УДК 581.55+58.073+574.2+574.472

ЗУБР И ПОДДЕРЖАНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛУГОВ (НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА БРЯНСКИЙ ЛЕС)

О.И. Евстигнеев[1], *О.В. Солонина*[2]

Проанализированы изменения растительности суходольных лугов заповедника Брянский лес в результате жизнедеятельности зубров (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758) после их реинтродукции в 2011 г. Показано, что зубр – это эдификатор, который определяет структуру, динамику и видовой состав сообществ. Зубры создают экологическую и фитоценотическую неоднородность суходольного луга. На месте постоянного выпаса зубров формируются микрогруппировки отавы (*Poa angustifolia*, *Festuca rubra* и *Agrostis gigantean* и др.), на каталках – пионерные группировки растений (*Chenopodium* spp., *Echinochloa crusgalli*, *Filaginella uliginosa*, *Juncus articulates*, *Polygonum persicaria*, *Conyza canadensis*, *Erodium cicutarium*, *Erysimum cheiranthoides* и др.), а на участках луга, которые не затронуты активной деятельностью копытных, сохраняется высокотравье (*Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens* и др.) – исходный элемент мозаики. Разнообразие микросайтов обеспечивает совместное существование в сообществе видов, которые различаются по экологии и жизненным формам. Почва под отавой и на каталках из-за меньшей сомкнутости травяного покрова сильнее прогревается и становится суше. В связи с этим на каталках и в отаве в полтора-два раза больше сухолуговых видов, чем в высокотравье. В микрогруппировках высокотравья преимущество получают длиннокорневищные растения, на отаве – дерновинные, а на каталках – стержне- и кистекорневые растения. Каталки, представляющие собой зоогенные нарушения почвенного покрова, поддерживают в составе луга популяции слабоконкурентных малолетников. В результате деятельности зубров видовое разнообразие сосудистых растений в сообществе увеличивается в два-три раза.

Ключевые слова: суходольный луг, *Bison bonasus*, микромозаичность, видовое разнообразие.

Выяснение природных механизмов поддержания биологического разнообразия – необходимая основа для разработки методов рационального природопользования. Максимальным видовым разнообразием отличались климаксовые биогеоценозы доагрикультурного времени (Коротков, 1991; Восточноевропейские …, 1994; Смирнова и др., 2013). Однако в настоящее время из-за многовековой деятельности человека такие сообщества на территории Европы не сохранились (Бобровский, 2010; Восточноевропейские …, 2004; Евстигнеев, 2009, 2010). По этой причине важная задача экологии – восстановление структуры отдельных сообществ и всего биогеоценотического покрова доагрикультурного облика. Возможный путь такого восстановления – выяснение механизмов поддержания биологического разнообразия в связи с жизнедеятельностью популяций сохранившихся эдификаторов (Евстигнеев, Беляков, 1997; Смирнова, Торопова, 2008; Смирнова и др., 2011). Таким эдификатором в лесной зоне на протяжении практически всего голоцена был зубр (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758) (Калякин, Турубанова, 2004). Этот вид вместе с другими стадными копытными (турами, тарпанами) создавал в лесной зоне полуоткрытые и открытые ландшафты, формировал высокопродуктивные пастбища, удобряя почву, а также обеспечивал устойчивое существование светолюбивой флоры (Смирнова, 2004). В настоящее время популяции зубра малочисленны и находятся под опекой человека. В связи с этим любые эдификаторные (средопреобразующие) проявления зубра должны быть в центре внимания исследователей.

Цель настоящей работы – анализ изменения растительности суходольных лугов заповедника Брянский лес под влиянием реинтродукции зубров.

Район, объекты и методы исследования

Территория заповедника Брянский лес в ботанико-географическом плане относится к Полесской

Все сотрудники Государственного природного биосферного заповедника Брянский лес: [1]Евстигнеев Олег Иванович – вед. науч. сотр. (quercus_eo@mail.ru); [2]Солонина Ольга Викторовна – ст. науч. сотр. (caniformia@mail.ru).

подпровинции Восточно-европейской провинции Европейской широколиственнолесной области (Растительность …, 1980). С октября 2011 г. заповедник проводит программу по реинтродукции зубра (Ситникова, 2013). К настоящему времени сформирована вольная популяция, состоящая из 24 особей. Животные держатся преимущественно вокруг кордона Пролетарский (квартал 10), где их подкармливают. Часть времени зубры пасутся и отдыхают на ближайшем злаковом лугу, который стал объектом нашего исследования. Доминанты сообщества: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Poa angustifolia* L., *Agrostis gigantea* Roth. Луг расположен в пределах суглинистой моренно-зандровой местности и занимает площадь 11 га. За четыре года здесь сформировалась мозаичность растительности, обусловленная жизнедеятельностью зубров. Треть луга закартировали с помощью GPS-навигатора. На карте отмечали однородные контуры растительности. В каждом варианте контура сделали геоботанические описания в 11-кратной повторности на площадках по 25 м^2. Всего выполнено 33 описания. На площадках выявляли видовой состав сосудистых растений и определяли участие видов по шкале Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989).

Видовое разнообразие микрогруппировок оценивали с помощью следующих показателей: видовое богатство, видовая насыщенность, число видов сосудистых растений разных эколого-ценотических групп и жизненных форм (Оценка …, 2000). Видовое богатство – число видов в сообществе. Этот показатель определяли, как число видов на 11 площадках, которые относятся к одному контуру растительности. Видовая насыщенность – среднее арифметическое число видов, полученное из 11 описаний. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ), в соответствии с представлениями А.А. Ниценко (1969), понимали крупные группы экологически близких видов, которые в своем генезисе связаны с разными типами сообществ. Соотношение ЭЦГ определяли по общему списку видов, встреченных на 11 площадках. При этом использовали классификацию ЭЦГ, разработанную для Европейской России (Восточноевропейские …, 2004), которая доступна на сайте Института математических проблем биологии РАН (http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg). Характеристика жизненных форм растений дана по И.Г. Серебрякову (1962). Геоботанические описания обработаны по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в программе SpeDiv (Смирнов, 2006).

Обсуждение материалов

Картографирование луга, на котором в течение четырех лет паслись и отдыхали зубры, показало, что в сообществе сформировалась зоогенная мозаичность растительности. На исходном злаковом лугу (микрогруппировки фоновые), который слабо эксплуатировался зубрами, появились участки, где животные интенсивно паслись (микрогруппировки отавы), а также каталки с выбитой растительностью (микрогруппировки каталок). Рассмотрим эти группировки растений.

Микрогруппировки фоновые – исходный вариант сообществ, сформированный на месте залежи – пахотной земли, оставленной без обработки (рис. 1). Пашню забросили 27 лет назад, сразу после организации заповедника. К моменту изучения (июнь 2014 г.) фоновые микрогруппировки были олигодоминантными. Судя по встречаемости и баллам покрытия–обилия, максимальное участие принадлежало трем высокотравным и длиннокорневищным травам сухолуговой группы: *Calamagrostis epigeios, Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*. Перечисленные виды отличаются высокой вегетативной подвижностью, большой биомассой, а также значительной длительностью

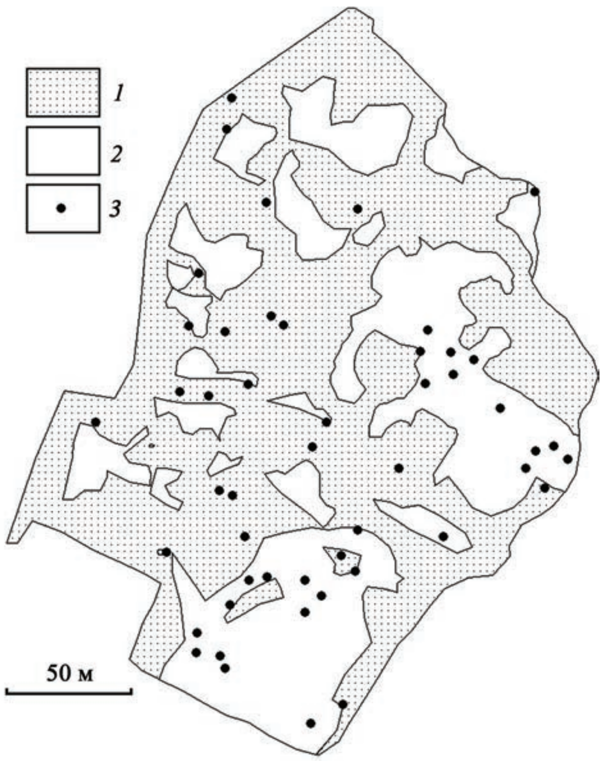

Рис. 1. Фрагмент луга (квартал 10, выдел 40; площадь закартографированной части 3,87 га) с микрогруппировками растений: *1* – фоновые, *2* – отава, *3* – каталки

удержания территории (Зозулин, 1959; Жукова, 1995; Уланова, 1995). Это позволяет им сформировать максимальную сомкнутость в надземном и подземном ярусах. Проективное покрытие в надземной сфере составляет 100%. Ранее показано, что почвенный горизонт группировок с участием этих видов отличается значительной насыщенностью корневищами (Зозулин, 1959; Евстигнеев и др., 1999). Кроме того, жесткие листья и стебли вейника, отмирая осенью, медленно разлагаются и формируют подстилку толщиной до 3 см, которая препятствует появлению проростков (Уланова, 1995). Все это отражается на видовом составе группировок.

Фоновые группировки отличаются минимальными значениями видовой насыщенности и видового богатства: на учетных площадках насчитывается в среднем только 10 видов сосудистых растений, а на всех площадках встречено лишь 32 вида (табл. 1). Это свидетельствует о том, что фоновые группировки, состоящие в основном из длиннокорневищных растений, характеризуются ценотической замкнутостью и не доступны для внедрения большинства луговых растений. В эколого-ценотическом спектре доминируют сухолуговые растения (табл. 2). Помимо перечисленных выше видов с высоким постоянством встречаются *Achillea millefolium* L., *Convolvulus arvensis* L., *Poa angustifolia* и *Polygonum convolvulus* L. Число влажно-луговых видов в два раза меньше, среди них наибольшая встречаемость характерна для *Agrostis gigantea*, *Galium mollugo* L. и *Rumex acetosa* L. Остальные эколого-ценотические группы представлены единичными видами: особи, которые внедрились в группировки высокотравья, редко доживают до плодоношения или существуют на низком уровне численности и жизненности.

Микрогруппировки отавы. За четыре года на части луга зубры сформировали группировки растений, состоящие из отавы. Отава – трава, выросшая в тот же год на месте стравленной. На долю этих микрогруппировок приходится 38%

Таблица 1

Характеристика разнообразия сосудистых растений в микрогруппировках суходольного луга, освоенного зубрами

Параметры разнообразия	Микрогруппировки растений		
	фоновые	отава	каталки
Среднее покрытие яруса С, %	100	98	10
Число видов на 11 площадках	32	41	67
Диапазон числа видов на 11 площадках	8–11	13–19	19–32
Среднее число видов на 11 площадках ($M \pm \sigma$)	10,0±1,10	16,7±1,74	24,1±4,21

Обозначения: M – среднее арифметическое, σ – среднее квадратическое отклонение.

Таблица 2

Число видов (и доля в %*) разных эколого-ценотических групп в микрогруппировках суходольного луга, освоенного зубрами

Эколого-ценотические группы	Микрогруппировки растений		
	Фоновые	Отава	Каталки
Сухолуговая	16 (50,0)	27 (65,9)	33 (49,2)
Влажно-луговая	7 (21,9)	8 (19,5)	13 (19,4)
Аллювиальная луговая	2 (6,3)	1 (2,4)	7 (10,4)
Неморальная лесная	3 (9,4)	3 (7,4)	4 (6,0)
Черноольховая лесная и опушечная	2 (6,2)	1 (2,4)	5 (7,5)
Адвентивная	2 (6,2)	1 (2,4)	4 (6,0)
Боровая (бореальная опушечная)	–	–	1 (1,5)

*За 100% принято число видов на 11 площадках (размер каждой площадки 25 м^2).

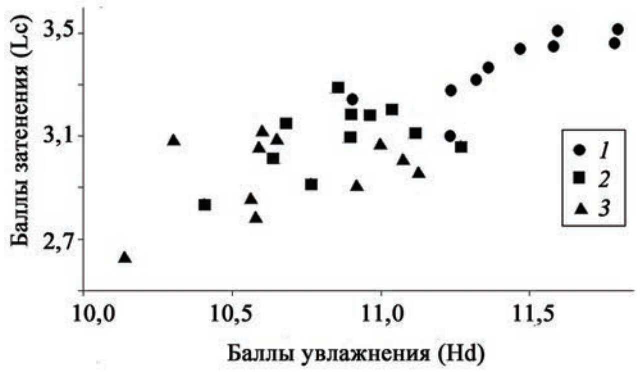

Рис. 2. Распределение в экологическом пространстве геоботанических описаний микрогруппировок суходольного луга: *1* – фоновые, *2* – отава, *3* – каталки

от площади сообщества (рис. 1). Известно, что отава отличается большей сочностью и нежностью, чем жесткие и малопитательные надземные побеги взрослых особей *Calamagrostis epigeios* и других видов высокотравья. Недаром наблюдения показали, что зубры в течение всего сезона предпочитают пастись на отаве, тем самым постоянно поддерживая эти микрогруппировки. Т.А. Работнов (1984) пишет, что при стравливании травы увеличивается доступ солнечных лучей к поверхности почвы. В результате в дневные часы почва становится теплее и суше. Это подтверждает обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам: микрогруппировки отавы отличаются меньшими баллами затенения и влажности почвы (рис. 2).

Экологическое следствие выпаса – увеличение видового богатства и видовой насыщенности в 1,3 и 1,7 раза соответственно (табл. 1). Возрастание сухости почвы приводит к тому, что в группировках отавы доля сухолуговых видов увеличивается с 50 до 66 % (табл. 2). Появляются *Artemisia absinthium* L., *A. campestris* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Clinopodium vulgare* L., *Conium maculatum* L., *Dianthus deltoides* L., *Festuca rubra* L., *Geranium pusillum* L., *Myosotis arvensis* (L.) Hill, *Plantago lanceolata* L., *Potentilla argentea* L., *Turritis glabra* L. и др. Число видов в остальных эколого-ценотических группах уменьшается. В микрогруппировках отавы значительно снижается участие прежних доминантов – длиннокорневищных злаков *Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*. Известно, что вейник на песчаных почвах не выносит даже слабого выпаса и быстро сокращает численность (Работнов, 1984; Уланова, 1995), а костер и пырей резко снижают численность и жизненность при более интенсивном выпасе (Егорова, 1980; Виноградова, 1984). При этом в составе отавы возрастает участие дерновинно-длиннокорневищных (*Poa angustifolia*, *Festuca rubra*) и рыхлокустовых (*Agrostis gigantea*) злаков. Эти травы при многократном стравливании надземной массы усиливают побегообразование и увеличивают интенсивность вегетативного размножения (Егорова, 1996; Курченко, 2010). Кроме того, они слабее вытаптываются, а также дают густую и мало грубеющую отаву (Виноградова, 1984).

Микрогруппировки каталок. Эти микросайты представляют собой участки луга, на которых зубры выбивают землю копытами, а затем катаются на обнаженной почве. Возможные причины такого поведения – стремление животных избавиться от эктопаразитов и кровососущих насекомых, а также ускорить процесс линьки (Caboń-Raczyńska et al., 1987; European …, 2007). Зубры предпочитают кататься на одних и тех же местах. В результате образуются вытоптанные участки, имеющие округлую форму. На изучаемом лугу площадь каталок составляла от 5 до 90 м^2. К моменту начала исследований на долю каталок приходилось 2% от площади луга (рис. 1). На каталках выше плотность почвы, которая из-за отсутствия сомкнутой растительности лучше прогревается и становится суше. На это указывает обработка геоботанических описаний по шкалам Д.Н. Цыганова (1984): экологический режим каталок характеризуется меньшими баллами влажности почвы и затенения по сравнению с фоновыми микрогруппировками и отавой (рис. 2).

Постоянным использованием каталок зубрами обусловлено формирование пионерных ценотических незамкнутых группировок с покрытием от 5 до 20%. На каталках вследствие уничтожения сомкнутой растительности происходит резкое повышение разнообразия сосудистых растений. По сравнению с высокотравьем видовое богатство увеличивается в 2,1 раза, а видовая насыщенность – в 2,5 раза (табл. 1). Расширяется видовой состав всех эколого-ценотических групп растений (табл. 2). Это происходит в основном за счет слабоконкурентных растений – малолетников (однолетников и двулетников), которые представлены преимущественно стержне- и кистекорневыми растениями. Доля малолетников в микрогруппировках отавы составляет только 20%, в фоновых группировках – 25%, а на каталках – 37%. Быстротечный онтогенез – это адаптивное приспособление к постоянному нарушению почвенного покрова. Кроме того, большое число малолетников в сообществе свидетельствует о слабой конкуренции между растениями. Наиболее активны на каталках аллювиальные виды, среди которых много растений с коротким циклом воспроизведения: *Chenopodium album* L., *C. polyspermum* L., *C. urbicum* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Filaginella uliginosa* (L.) Opiz, *Juncus articulatus* L. и *Polygonum persicaria* L. В составе сухолуговых растений также много однолетников и двулетников: *Amaranthus retroflexus* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Erodium cicutarium* (L.) L'Her., *Erysimum cheiranthoides* L., *Geranium pusillum* L., *Malva pusilla* Smith, *Oenothera biennis* L., *Phalacroloma annuum* (L.) Dumort., *Polygonum aviculare* L., *P. convolvulus* L., *Setaria pumila* (Poir.) Schult., *S. viridis* (L.) Beauv., *Solanum nigrum* L., *Viola arvensis* Murr. Среди влажно-луговых растений можно заметить такие малолетники как *Stellaria media* (L.) Vill. и *Viola tricolor* L., а среди черноольховых – *Arctium lappa* L. и *Galium aparine* L. На каталках обычными становятся некоторые многолетники из черноольховой группы: *Chelidonium majus* L., *Rumex obtusifolius* L., *Urtica dioica* L. Отсутствие сомкнутого травяного покрова благоприятствует появлению проростков древесных растений: *Rubus idaeus* L., *Malus sylvestris* Mill., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L. и др. Вероятно, одна часть вновь появившихся растений могла прорасти из почвенного банка семян (Thompson et al., 1996), а другая – могла быть занесена зубрами из соседних сообществ эпи- и эндозоохорным способами (Евстигнеев и др., 2013).

Заключение

В статье показано, что зубр – это активная часть биогеоценоза, определяющая структуру, динамику и видовой состав растительных сообществ. Благодаря деятельности зубров на лугах появляются три типа микросайтов, которые создают экологическую и фитоценотическую неоднородность ценоза. Так, на месте постоянного выпаса зубров формируется отава, на каталках – пионерные группировки растений, а на участках луга, которые не затронуты активной деятельностью копытных, сохраняется высокотравье.

Разнообразие микросайтов обеспечивает совместное существование в сообществе видов, различающихся по экологии и жизненным формам. На каталках и в составе отавы в полтора-два раза больше сухолуговых видов, чем в исходных фоновых группировках. Это связано с тем, что почва под отавой и на каталках из-за меньшей сомкнутости травяного покрова сильнее прогревается и становится суше. В фоновых микрогруппировках высокотравья преимущество получают в основном длиннокорневищные растения, на отаве – дерновинные, а на каталках – стержне- и кистекорневые растения. Каталки, представляющие собой зоогенные нарушения почвенного покрова, поддерживают в составе луга популяции слабоконкурентных малолетников. В результате видовое разнообразие сосудистых растений в сообществе увеличивается в два-три раза. Таким образом, трофическая деятельность зубров, а также создание этими животными нарушений в виде каталок, создают условия для формирования многовидового состава лугов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М., 2010. 359 с. [*Bobrovskii M.V.* Lesnye pochvy Evropeiskoi Rossii: bioticheskie i antropogennye faktory formirovaniya. M., 2010. 359 s.].

Виноградова Т.А. Определитель луговых злаковых трав Нечерноземной зоны. Л., 1984. 112 с. [Vinogradova T.A. Opredelitel' lugovykh zlakovykh trav Nechernozemnoi zony. L., 1984. 112 s.].

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. Кн. 1. М., 2004. 479 с. [Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' / Pod red. O.V. Smirnovoi. Kn. 1. M., 2004. 479 s.].

Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. М., 1994. 364 с. [Vostochnoevropeiskie shirokolistvennye lesa / Pod red. O.V. Smirnovoi. M., 1994. 364 s.].

Евстигнеев О.И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов. Дис. … докт. биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 513 с. [Evstigneev O.I. Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh biogeotsenozov. Dis. … dokt. biol. nauk. Nizhnii Novgorod, 2010. 513 s.].

Евстигнеев О.И. Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования. Брянск, 2009. 139 с. [*Evstigneev O.I.* Nerusso-Desnyanskoe poles'e: istoriya prirodopol'zovaniya. Bryansk, 2009. 139 s.].

Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника Брянский лес) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 6. С. 34–41 [*Evstigneev O.I., Belyakov K.V.* Vliyanie deyatel'nosti bobra na dinamiku rastitel'nosti malykh rek (na primere zapovednika «Bryanskii les») // Byul. MOIP. Otd. biol. 1997. T. 102. Vyp. 6. S. 34–41].

Евстигнеев О.И., Беляков К.В., Романовский А.М. и др. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск, 1999. 176 с. [*Evstigneev O.I., Belyakov K.V., Romanovskii A.M. i dr.* Biogeotsenoticheskii pokrov Nerusso-Desnyanskogo Poles'ya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya. Bryansk, 1999. 176 s.].

Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи соврем. биол. 2013. Т. 133. № 4. С. 392–400. [*Evstigneev O.I., Voevodin P.V., Murashev I.A.* Zookhoriya i dal'nost' raznosa semyan v khvoino-shirokolistvennykh lesakh Vostochnoi Evropy // Uspekhi sovrem. biol. 2013. T. 133. № 4. S. 392–400].

Егорова В.Н. Костер безостый // Биологическая флора Московской области. Вып. 5. М., 1980. С. 58–73 [*Egorova V.N.* Koster bezostyi // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 5. M., 1980. S. 58–73].

Егорова В.Н. Мятлик луговой // Биологическая флора Московской области. Вып. 12. М., 1996. С. 22–38. [*Egorova V.N.* Myatlik lugovoi // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 12. M., 1996. S. 22–38].

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.].

Зозулин Г.М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциации плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центральночерноземного гос. заповедника им. проф. В.В. Алехина. Курск, 1959. С. 3–314 [*Zozulin G.M.* Podzemnye chasti osnovnykh vidov travyanistykh rastenii i assotsiatsii plakorov Srednerusskoi lesostepi v svyazi s voprosami formirovaniya rastitel'nogo pokrova // Tr. Tsentral'nochernozemnogo gos. zapovednika im. prof. V.V. Alekhina. Kursk, 1959. S. 3–314].

Калякин В.Н., Турубанова С.А. Изменение видового состава и распространения ключевых видов (эдификаторов) мамонтового комплекса Восточной Европы с позднего плейстоцена до позднего голоцена // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М., 2004. С. 96–118 [*Kalyakin V.N., Turubanova S.A.* Izmenenie vidovogo sostava i rasprostraneniya klyuchevykh vidov (edifikatorov) mamontovogo kompleksa Vostochnoi Evropy s pozdnego pleistotsena do pozdnego golotsena // Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. Kn. 1. M., 2004. S. 96–118].

Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7–20. [Korotkov V.N. Novaya paradigma v lesnoi ekologii // Biol. nauki. 1991. № 8. S. 7–20].

Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L. сем. Poaceae) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. М., 2010. 516 с. [Kurchenko E.I. Rod polevitsa (*Agrostis* L. sem. Poaceae) Rossii i sopredel'nykh stran. Morfologiya, sistematika i evolyutsionnye otnosheniya. M., 2010. 516 s.].

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с. [*Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G.* Slovar' ponyatii i terminov sovremennoi fitotsenologii. M., 1989. 223 s.].

Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002–1014 [*Nitsenko A.A.* Ob izuchenii ekologicheskoi struktury rastitel'nogo pokrova // Bot. zhurn. 1969. T. 54. № 7. S. 1002–1014].

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольновой. М., 2000. 196 с. [Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii / Pod red. L.B. Zaugol'novoi. M., 2000. 196 s.].

Работнов Т.А. Луговедение. М., 1984. 320 с. [*Rabotnov T.A.* Lugovedenie. M., 1984. 320 s.].

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 431 с. [Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR. L., 1980. 431 s.].

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. М., 1962. 378 с. [*Serebryakov I.G.* Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoinykh rastenii. M., 1962. 378 s.].

Ситникова Е.Ф. Формирование вольной популяции зубра европейского в Брянской области // Перспективы создания вольной популяции зубров в Европейской России. Брянск, 2013. С. 95–104 [*Sitnikova E.F.* Formirovanie vol'noi populyatsii zubra evropeiskogo v Bryanskoi oblasti // Perspektivy sozdaniya vol'noi populyatsii zubrov v Evropeiskoi Rossii. Bryansk, 2013. S. 95–104].

Смирнов В.Э. SpeDiv – программа для анализа разнообразия растительности // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола, 2006. С. 142–143. [*Smirnov V.E.* SpeDiv – programma dlya analiza raznoobraziya rastitel'nosti // Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya. Ioshkar-Ola, 2006. S. 142–143].

Смирнова О.В. Реконструкция состава и структуры популяционных мозаик эдификаторов и формирующихся на их основе биогенных мозаик ассектаторов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М., 2004. С. 27–43. [*Smirnova O.V.* Rekonstruktsiya sostava i struktury populyatsionnykh mozaik edifikatorov i formiruyushchikhsya na ikh osnove biogennykh mozaik assektatorov // Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'. Kn. 1. M., 2004. S. 27–43].

Смирнова О.В., Луговая Д.Л., Проказина Т.С. Модельная реконструкция восстановленного лесного покрова таежных лесов // Успехи соврем. биол. 2013. Т. 133. № 2. С. 164–177 [*Smirnova O.V., Lugovaya D.L., Prokazina T.S.* Model'naya rekonstruktsiya vosstanovlennogo lesnogo pokrova taezhnykh lesov // Uspekhi sovrem. biol. 2013. T. 133. № 2. S. 164–177].

Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128. № 2. С. 129–144 [*Smirnova O.V., To-*

ropova N.A. Suktsessiya i klimaks kak ekosistemnyi protsess // Uspekhi sovrem. biol. 2008. T. 128. № 2. S. 129–144].

Смирнова О.В., Торопова Н.А., Луговая Д.Л., Алейников А.А. Популяционная парадигма в экологии и экосистемные процессы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 4. С. 41–47 [*Smirnova O.V., Toropova N.A., Lugovaya D.L., Aleinikov A.A.* Populyatsionnaya pa-radigma v ekologii i ekosistemnye protsessy // Byul. MOIP. Otd. biol. 2011. T. 116. Vyp. 4. S. 41–47].

Уланова Н.Г. Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М., 1995. С. 4–19. [*Ulanova N.G.* Veinik nazemnyi // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 10. M., 1995. S. 4–19].

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 198 с. [*Tsyganov D.N.* Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov. M., 1983. 198 s.].

Caboń-Raczyńska K., Krasińska M., Krasiński Z.F., Wójcik J.M. Rhythm of daily activity and behavior of European bison in the Białowieża Forest in the period without snow cover // Acta theriol. 1987. Vol. 32. P. 335–372.

European Bison. The Nature Monograph. Białowieża. 2007. 317 p.

Thompson K., Bakker J., Bekker R. The soil seed banks of North West Europe. Cambridge, 1996. 288 p.

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015

Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

EUROPEAN BISON AND MAINTENANCE OF BIODIVERSITY OF MEADOWS (ON THE EXAMPLE OF NATURE RESERVE BRYANSKY FOREST)

O.I. Evstigneev[1], *O.V. Solonina*[2]

Modification of upland meadow vegetation of nature reserve Bryansky forest (Bryansk region, the Russian Federation) as a result of vital activity of European bison (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758) after their reintroduction in 2011 have been analyzed. European bison is edificator that defines the structure, dynamics and species composition of plant communities. Bison creates environmental and phytocenotic heterogeneity of upland meadows. Patch of aftergrass with domination of *Poa angustifolia*, *Festuca rubra* and *Agrostis gigantea* are formed in place of permanent grazing of bison. Aggregation of pioneer plants (*Chenopodium* spp., *Echinochloa crusgalli*, *Filaginella uliginosa*, *Juncus articulates*, *Polygonum persicaria*, *Conyza canadensis*, *Erodium cicutarium*, *Erysimum cheiranthoides* and other) located on wallow sites. Domination of tall grasses (*Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*) of initial meadows is maintained in areas that are not affected by bison. A variety of microsites allows co-existence of species that differ in ecology and life forms in the community. The soil under aftergrass and in wallow sites becomes warmer and drier due to less closed ground vegetation. In this regard, number of dry meadow species in aftergrass and wallow sites was higher in half-two times than in initial tall grass meadow. Long-rhizomatous plants dominate in initial tall grass meadow, bunchgrass – in aftergrass sites and taproot and brush-root plants – in wallow sites. Representing zoogenic soil disturbance wallow sites maintain of the populations of largely uncompetitive short-lived plant species in meadows. Species diversity of vascular plants in the community increases two to three times as a result of bison vital activity.

Key words: upland meadow, *Bison bonasus*, micromosaic structure, species diversity.

All are scientific researchers of the State Nature Biosphere Reserve Bryansk Forest: [1]Evstigneev Oleg Ivanovich (quercus_eo@mail.ru); [2]Solonina Olga Victorovna (caniformia@mail.ru).