

## БОТАНИКА, МИКОЛОГИЯ, ЗООЛОГИЯ, МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 581.524.3.(34)

Т. А. Гузова, М. Ю. Тиходеева

**ПРЕОБРАЗОВАНИЯ БИОГЕОЦЕНОЗОВ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ  
В ПРОЦЕССЕ ЗАРАСТАНИЯ ОЛЬХОЙ СЕРОЙ  
(*ALNUS INCANA* (L.) MOENCH)**

В работе представлены результаты исследования трансформации условий среды при зарастании суходольных лугов ольхой серой. Зафиксировано снижение освещенности, значительное увеличение мощности подстилки. В верхних горизонтах почвы под ольхой, по сравнению с лугом, снижается численность и биомасса дождевых червей на единицу площади. Преобразование факторов окружающей среды существенно сказывается на развитии травянистого растительного покрова: под влиянием ольхи снижается видовое богатство и видовая насыщенность, резко падает обилие (покрытие) травянистой растительности, возрастает флористическая гетерогенность.

В 60-летнем сероольшанике не развивается подрост коренной древесной породы — ели. Зарастание луга через ольху серую (в отличие от осины и березы) тормозит прохождение автогенной сукцессии, направленной на формирование коренного типа растительности — ельника. Библиогр. 29 назв. Ил. 5. Табл. 3.

*Ключевые слова:* ольха серая, зарастание суходольных лугов, биотоп, растительный покров, трансформация.

Т. А. Guzova, M. Yu. Tikhodeeva

**TRANSFORMATION OF UPLAND MEADOW'S BIOGEOCENOSIS DURING PROCESSES OF  
OVERGROWTH BY THE GRAY ALDER (*ALNUS INCANA* (L.) MOENCH)**

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; tanguz4@mail.ru, marinaur@list.ru

The article presents results of a study of the environmental conditions transformation during the formation of new phytocenoses by the grey alder. Processes of overgrowing meadows by alder entail a change of habitat characteristics, in particular, reduction of brightness and temperature, a significant increase in litter thickness. In addition, abundance and biomass of earthworms per area unit is reduced in upper soil horizons under the alders, compared to the meadow. Conversion of environmental factors significantly affects the development of herbaceous vegetation: species richness and abundance (cover) of herbaceous vegetation plummets under the influence of alder, as well as floristic heterogeneity of the cover.

Undergrowth of spruce — indigenous tree species does not develop in the 60-year-old alder. Overgrowing meadows through the gray alder (compared with aspen and birch) inhibits the passage of autogenous succession, aimed at establishing indigenous vegetation type — spruce. Refs 29. Figs 5. Tables 3.

*Keywords:* alder, overgrowing meadows, habitat, vegetation cover, transformation.

Т. А. Гузова (tanguz4@mail.ru), М. Ю. Тиходеева (marinaur@list.ru): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

## Введение

Во второй половине XX века по всей территории земного шара в районах активного землепользования было зафиксировано значительное сокращение площадей, занятых луговыми фитоценозами, по сравнению с историческим максимумом. Так, в отдельных районах Великобритании площадь лугов уменьшилась в 6 раз [1], в странах Восточной Европы и России — в 3 раза [2]. Такая тенденция сохраняется и в XXI веке [3]. Уменьшение луговых площадей в первую очередь связано с прекращением их эксплуатации в качестве сельскохозяйственных угодий. За период с 1990 по 2010 г. в РФ площадь эксплуатируемых лугов сократилась на 1,9 млн. га [4]. Между тем луговые сообщества играют важную роль в поддержании  $\alpha$ - и  $\beta$ -разнообразия биосферы, являются средой обитания и кормовой базой более чем половины видов наземных позвоночных лесной зоны [5, 6], регулируют гидрологический режим территорий [7–9], и поэтому сокращение их площадей не может не волновать исследователей. Необходимость изучения процессов деградации лугов была четко сформулирована многими учеными [10, 11]. Но значительное число работ, появившихся в последнее время, направлено на изучение преимущественно горных и пойменных лугов. Основное внимание в них уделяется, главным образом, вопросам классификации луговой растительности или изучению ее продуктивности. Суходольные материковые луга, объекты нашего изучения, оказались менее привлекательными для исследования, и это несмотря на то, что на их долю приходится наибольшие суммарные площади луговых сообществ лесной зоны. Относительно недавние отечественные работы касаются анализа этого типа луговой растительности [12; 13]. Однако они направлены на выявление синтаксонов и лишь вскользь затрагивают вопросы деградации суходольных лугов в результате их зарастания мелколиственными древесными породами после прекращения эксплуатации.

Одним из видов деревьев, активно участвующих в процессе восстановления лесной растительности на лугах, выступает ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench). Благодаря особенностям размножения и развития, эта порода быстро заселяет вырубку, заброшенные пашни, сенокосные и выпасные угодья. Важнейшей отличительной характеристикой ольхи является ее способность вступать в симбиотические отношения с азотфиксирующими корневыми актиномицетами (актинобактериями) из р. *Frankia* (*Frankia alni*), что позволяет ей в значительной степени улучшать собственное корневое питание и почвенные условия в местах произрастания [14]. Эта порода весьма нетребовательна к условиям среды и способна быстро их модифицировать.

Цель данной работы состоит в изучении поведения ольхи серой на этапах последовательного зарастания суходольного луга. Основные задачи — описать состав и строение сероольховых синузий; исследовать их влияние на изменение условий освещенности, влажности, температурного режима, характеристик почвы и подстилки; оценить влияние на микробиологическую активность почвы; исследовать преобразование состава и биомассы почвенной мезофауны; выявить влияние ольхи на луговую растительность через оценку изменения видового состава и обилия видов напочвенного покрова.

## Материал и методика

Сбор материалов проводился нами в течение полевых сезонов 2008–2014 гг. на вторичных суходольных лугах государственного Нижне-Свирского природного заповедника (Лодейнопольский район, Ленинградская область).

Объект исследования — разрастающийся на суходольном лугу массив серой ольхи. По классификации Т. А. Работнова (1939), этот сероольшаник относится к группе суходольных. Фоновое луговое сообщество близко по флористическому составу к асс. *Cerastio-Deschampsietum* [15]. Это достаточно однородная ассоциация щучковых лугов, для которой характерна большая группа видов, включающая как луговые мезофиты (*Poa pratensis*, *Phleum pretense*, *Festuca rubra*, *Veronica chamaedrys*), так и гигромезофиты (*Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, *Galium uliginosum*).

Для изучения изменений показателей биотопа и растительного покрова в луговом фитоценозе под влиянием ольхи серой исследованное древесное сообщество было поделено на зоны, соответствующие последовательным этапам восстановления лесной растительности на лугу. Количество и размеры зон определяли по возрасту ольхи: 60 лет — ядро древостоя; 5–15 лет — переходная зона от ольхи к лугу; с проростками ольхи 1–3 лет — зона возобновления, в большинстве своем вегетативного происхождения. Так же был исследован участок луга, прилегающий к массиву ольхи, где проростков ольхи обнаружено не было.

При описании в зонах с присутствием ольхи была измерена плотность и высота деревьев, а также высота прикрепления кроны. Особи ольхи разбивали на высотные ранги (до 0,5 м; 0,5–0,9 м; 1–1,4 м; 5–2,9 м; 3 м и выше), их плотность учитывали отдельно. Возраст определяли по спилам стволов и с помощью возрастного бурава, у молодых особей подсчитывали число годовых приростов по основной оси первого порядка ветвления. Был определен видовой состав подлеска, высота деревьев, входящих в него, и их плотность.

Для оценки степени преобразования биотопа внутри каждой выделенной зоны люксметром (Ю116) и сквозистометром [16] фиксировали изменения освещенности, а с помощью термогигрометра (ТКА-ПКМ) определяли температуру и влажность на уровне травостоя, подстилки, поверхности почвы и гумусового горизонта. Измерения проводили в 10-кратной повторности в пасмурный день и одновременно во всех зонах. Интенсивность деятельности микробиоты верхнего горизонта почвы оценивали путем измерения протеазной активности — потенциальной способности почв разлагать белки и полипептиды. От активности ферментов — протеаз, продуцируемых почвенными организмами, зависит мобилизация и круговорот азота. Протеазную активность определяли аппликационным методом [17], закладывая в трех точках каждой зоны фрагменты киноплёнки на разные сроки экспозиции (3, 5 и 7 дней). Для оценки сезонных изменений состава и мощности подстилки в градиенте увеличения возраста зарастания луга ольхой трижды в течение вегетационного сезона — в мае, июле и в сентябре — с учетных площадок (0,1 м<sup>2</sup>) во всех зонах собирали подстилку, разделяли ее на фракции (листовой опад, древесные остатки, ветошь) и взвешивали. Кроме того, нами был проведен анализ изменения численности, биомассы и состава почвенной мезофауны. Это крупные (от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров) почвенные беспозвоноч-

ные, хорошо различаемые невооруженным глазом, — кольчатые и плоские черви, многоножки, крупные паукообразные, насекомые на разных стадиях развития, моллюски. В каждой зоне сообщества нами были взяты по 3 почвенные пробы — кубы земли объемом 1 дм<sup>3</sup>. В камеральных условиях кубы почвы были измельчены и исследованы на предмет обнаружения в них представителей мезофауны. Найденные организмы были сосчитаны и взвешены.

Для изучения напочвенной растительности в каждой зоне в направлении от дуга к центру сероольшаника было заложено по пять трансект. Ширина трансект составила 1 м, расстояние между ними внутри зон — 1–1,5 м в зависимости от ширины самой зоны. В каждой трансекте было заложено по 40 учетных площадок (0,1 м<sup>2</sup>), внутри которых оценивали общее проективное покрытие (ОПП) видов, проективное покрытие (ПП) травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, покрытие отдельных видов, а также покрытие опада и ветоши, толщину подстилки и высоту травостоя, особенности микрорельефа и положение относительно ствола ольхи. Всего было заложено и описано 800 учетных площадок.

Камеральная обработка данных производилась с помощью программы Statistica 7, с применением стандартных методов статистической обработки: корреляционный анализ, однофакторный дисперсионный анализ и регрессионный анализ.

Для анализа флористического сходства выделенных зон всех исследуемых участков нами был рассчитан индекс флористического сходства Сьёренсена (Ks) [18]. Для оценки их ценотической близости использовали коэффициент Глисона (KG). Изменение степени флористической гомогенности сообществ мы определяли, используя индекс биотической дисперсии Л. Коха (IBD).

### Результаты и обсуждение

Ядро древостоя суходольного сероольшаника состоит из 60-летних деревьев, высотой 15–16 м и диаметром стволов 26–28 см. Абсолютная полнота (сумма площадей сечений) древостоя высокая — 42 м<sup>2</sup>/га. Заметим, что деревья в возрасте 10–30 лет и высотой 2–10 м образуют насаждения в старой части сообщества плотностью  $19,6 \cdot 10^3$  шт./га, а на его периферии —  $16,2 \cdot 10^3$  шт./га. Таким образом, для развития молодых поколений ольхи под пологом древостоя складываются более благоприятные условия, чем на открытом лугу. В данном случае мы не наблюдаем неоднократно описанного для древесных форм эффекта тормозящего влияния взрослого древостоя на развитие всходов того же вида [19], а наоборот, констатируем благоприятствование взрослых особей ольхи серой развитию возобновления под собственным пологом.

Следующая по мере продвижения ольхи на луг зона возрастом зарастания 5–15 лет простирается до тех пор, пока в растительном покрове повсеместно встречаются проростки *A. incana*. На всем протяжении она затенена общим куполом крон 60-летних деревьев. Ширина этой зоны составляет 2–5 м. Элементы древостоя представлены особями ольхи преимущественно порослевого происхождения высотой 0,5–3 м. В этой зоне обильно присутствует молодая поросль ольхи (до 0,5 м), ее плотность —  $13,6 \cdot 10^3$  шт./га.

На следующем этапе зарастания отмечается появление единичных особей ольхи в возрасте 1–3 года. Эта зона продолжается от внешнего края общего купола

крон на ширину 4–6 м. Абсолютным доминантом в напочвенном покрове на всем протяжении зоны является *Filipendula ulmaria* L. Граница сплошного фронта лабазника — внешняя граница этой зоны.

Нами также были изучены видовой состав и плотность подлеска исследуемого сероольшаника. Здесь преобладает черемуха (*Padus avium* Mill.), встречаются рябина (*Sorbus aucuparia* L.) и ива (*Salix aurita* L.). Несмотря на произрастание еловых лесов в непосредственной близости от изучаемого нами сообщества, ни взрослых особей, ни елового подростка под пологом серой ольхи нами обнаружено не было.

Анализ размерных характеристик зон и интенсивности развития возобновления по краю массива ольхи позволил определить скорость периферийного разрастания сероольшовой синузии — она составляет около 1,2–1,5 м/год. Следует особо подчеркнуть, что молодые особи ольхи интенсивно развиваются и под пологом сформировавшегося древостоя. Это дает возможность массиву ольхи, разрастаясь и не допуская под свой полог ель, длительно удерживать занимаемую территорию, и это несмотря на то, что с 60 лет, в силу биологических особенностей, ольха серая начинает активно отмирать.

Высокая скорость разрастания и другие особенности биологии ольхи приводят к тому, что эта порода быстро и в значительной степени преобразует под себя основные характеристики биотопа. Уровень подпологовой освещенности — один из показателей биотопа, на который ольха, образуя древостой высокой сомкнутости, оказывает наиболее сильное влияние. По мере увеличения возраста зарастания ольхи освещенность существенно снижается (табл. 1). В зоне ольхи возрастом 1–3 года из-за сильного бокового затенения общим куполом кроны уровень освещенности составляет 41 % относительно луга. В зоне 60-летней ольхи этот показатель снижается до 10 % (табл. 1).

Таблица 1. Изменение показателей освещенности, температуры и влажности в зонах зарастания ольхи с увеличением ее возраста

Измеряемые показатели	Возраст зарастания ольхи, лет				
	0 (луг)	1–3	5–15	60	
Освещенность, клк	84,61±7,89	21,4±2,14	0,14±0,12	0,07±0,09	
Сквозистость, %	94±7,12	41±5,12	19±11,53	9,6±3,52	
Воздух	Температура, °С	30,9±0,82	27,9±0,11	27,2±0,12	30,4±0,95
	Влажность, %	50,6±1,12	58,6±1,33	62,6±1,93	58,4±1,29
Травостой	Температура, °С	29,2±0,32	28,7±0,23	27,2±0,41	28,5±0,12
	Влажность, %	69,3±2,15	64,3±2,2	66,8±2,71	64,5±1,12
Подстилка	Температура, °С	28,1±0,38	28±0,3	27,6±0,15	27,1±,31
	Влажность, %	79,1±2,76	75,9±2,09	75,9±1,82	82,7±2,24
Почва	Температура, °С	26,4±0,18	24,7±0,36	28,9±0,98	25,6±0,12
	Влажность, %	76,8±2,52	85,6±3,1	85,6±2,63	73,1±2,1

Температура и влажность в экотопе под влиянием ольхи изменяются неравномерно (табл. 1). В зоне зарастания 5–15 лет, где древостой формирует сомкнутую крону, практически на всех уровнях, по сравнению с этим показателем на лугу, снижается температура. Влажность в этой зоне в среднем выше, чем на лугу. Наиболее влажной и холодной оказалась подстилка в условиях дефицита освещения — под

пологом 60-летней ольхи, но влажность почвы здесь наименьшая. Такие же результаты были получены и при повторной оценке, путем определения остаточной влажности почвы. Корневая система ольхи иссушает почву, а разреженный травостой (общее проективное покрытие ниже 25%) не задерживает влагу в ее поверхностных слоях. Самая холодная и влажная почва в зоне ольхи возрастом 1–3 года, где доминирует *Filipendula ulmaria*, высота которой достигает 180 см, а проективное покрытие близко к 100%. Почва здесь нагревается слабо, и испарение с ее поверхности незначительно.

Средообразующее влияние серой ольхи, благодаря симбиозу с клубеньковыми азотфиксирующими актиномицетами, связано с ее способностью обогащать почву азотом посредством разложения богатого минеральными элементами и соединениями азота листового опада. Накопление основных элементов питания (азота, фосфора, калия) листьями ольхи зависит от температуры воздуха и количества осадков, а также от площади и массы листьев. С возрастом (от 1 до 15 лет) содержание элементов питания в листьях увеличивается [20], а листовая опад накапливается в подстилке. Анализ подстилки в выделенных зонах показал, что ее мощность по мере увеличения возраста зарастания ольхи постепенно возрастает: под пологом 60-летнего суходольного ольшаника она в среднем в 2 раза больше, чем на лугу. В составе подстилки, собранной во всех зонах суходольного сероольшаника, выделено три фракции: остатки травянистых растений, листовая опад и другие остатки древесных растений.

Мы также рассмотрели изменение фракционного состава подстилки на лугу и в зоне ольхи возрастом 60 лет в течение сезона. На лугу подстилка состоит в основном из ветоши, количество которой снижается к июлю, когда трава нарастает и не отмирает, а затем снова увеличивается к концу сезона (рис. 1). За зиму эта фракция подстилки практически не разлагается. Листовой опад попадает на луг только осенью. Некоторое его количество сохраняется до весны и полностью разлагается в течение летнего периода.

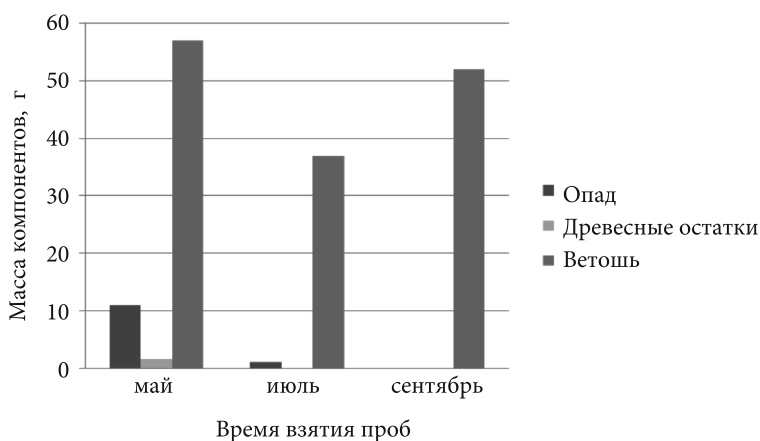


Рис. 1. Изменение фракционного состава подстилки на лугу в течение сезона

С мая по сентябрь изменяется количество опада и древесных остатков и под ольхой (рис. 2). Количество древесных остатков увеличивается к середине лета, дальше в течение сезона эта фракция медленно разлагается к осени, после чего сохраняется неизменной до мая. Также с сентября по май нами не зафиксировано изменений в количестве листового опада, что, на наш взгляд, свидетельствует о высокой интенсивности листопада во второй половине лета и медленном его разложении в зимний период. В первой половине лета, напротив, прошлогодний лиственный опад разлагается полностью. Обилие компонентов ветоши, доля которых в составе подстилки не так велика, как на лугу, тем не менее изменяется в течение сезона аналогичным образом: незначительное количество ветоши, сохранившейся с весны, полностью разлагается к середине лета и снова начинает накапливаться только в сентябре.

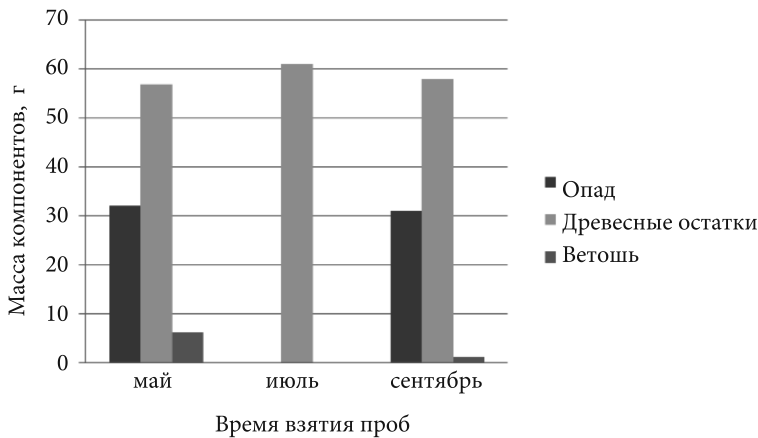


Рис. 2. Изменение фракционного состава подстилки под ольхой в течение сезона

На основе сделанных в зонах луга и ольшаника почвенных разрезов нами было определено, что оба сообщества образованы на дерново-глеевых почвах. Мощность гумусового горизонта на лугу и под ольхой менее 10 см. На лугу за гумусовым следует глееватый горизонт (мощность 13 см), сменяющийся сырым глеевым горизонтом (мощность 22 см). В ольшанике на глубине 8–10 см обнаружен сажистый горизонт. Это свидетельствует о пожаре в прошлом, после которого, вероятно, и сформировалось исследуемое древесное сообщество. Следующий горизонт в разрезе в ольшанике — глеевый, мощность его составляет 29 см. Глубина разреза под ольхой — 53 см, на лугу — 60 см. В обоих разрезах на этих глубинах залегает ржаво-красный сырой тяжелый суглинок и начинает быстро просачиваться вода, заливая дно разреза.

Результаты измерения протеазной активности почвы выявили своеобразие сероольшаников по сравнению с другими древесными сообществами. Проведенные ранее исследования для липы мелколистной [21, 22] показали достоверные отличия в протеазной активности почвы на участках, расположенных под пологом липы, на границе кроны и луга и непосредственно на лугу. Было обнаружено, что процесс разрушения эмульсионного слоя на киноплёнке в луговом сообществе

идет в 1,5 раза быстрее, чем под липами, что объясняется ризосферным эффектом, который выражается в многократном увеличении микробиологической активности и наиболее ярко проявляется на лугу в условиях густого травостоя с большим участием злаков. Аналогичные результаты показали исследования, проведенные и для оценки эдификаторной силы ели и сосны обыкновенной [23, 24]. В случае же с ольхой снижения ризосферного эффекта при крайне разреженном напочвенном покрове в зоне древостоя не проявляется (рис. 3). В трех зонах выявлено синхронное и равное по интенсивности разрушение эмульсионного слоя. В зоне ольхи возрастом зарастания 1–3 года эмульсионный слой разрушается медленнее и не в такой степени, как в остальных зонах (рис. 3). Это объясняется абсолютным доминированием в растительном покрове этой зоны *Filipendula ulmaria*, которая замедляет рост и развитие других видов разнотравья. Вследствие меньшего обилия корней разнотравья в почве этой зоны снижается ризосферный эффект и эмульсионный слой разрушается медленнее. В зонах ольхового древостоя, где живой напочвенный покров крайне разрежен (проективное покрытие трав меньше 25%), происходит, вероятно, компенсация низкого ризосферного эффекта за счет активности азотфиксирующих симбиотических актиномицетов (р. *Frankia*) на корнях ольхи. Аналогичные результаты получены и при анализе подстилки: активная деятельность почвенной микробиоты под пологом ольхи приводит к высокой интенсивности разложения листового опада, сопровождающейся накоплением рыхлой сильно деформированной подстилки. Толщина подстилки в ольшанике в два раза больше луговой. Богатый макроэлементами опад ольхи привлекает микробных детритофагов и почвенных беспозвоночных, определяя почвоулучшающие свойства ольховых биогеоценозов.

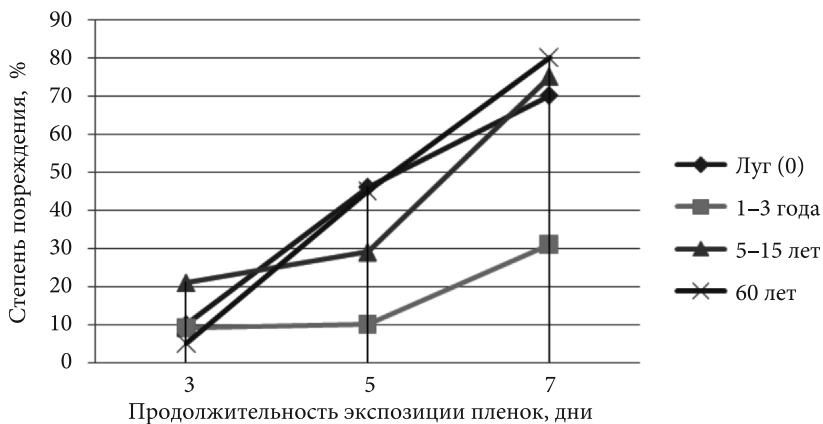


Рис. 3. Интенсивность разрушения эмульсионного слоя киноплёнок на разных этапах зарастания луга ольхой

Важную роль в разложении растительных остатков, трансформации органического материала, формировании гумусового горизонта и улучшении структуры почв, круговороте биогенных элементов и поддержании гомеостаза почвенной биоты в целом играют почвенные беспозвоночные [25]. Не меньшее значение имеет косвенное влияние животных на растения в результате изменения условий их



произрастания (пищевого, воздушного и водного режима почв) и конкурентных взаимоотношений между отдельными видами. Среодообразующее влияние животных на почву в наибольшей степени выражено на лугах [26].

Наши исследования показали, что почвенная мезофауна фонового лугового сообщества представлена теми же группами организмов, что и фауна беспозвоночных в почвах под ольшаником. Лишь моллюски не были нами обнаружены в почвенных пробах, взятых в зоне ольхи возрастом 60 лет (табл. 2).

Таблица 2. Изменение параметров в составе почвенной мезофауны при увеличении возраста зарастания ольхой серой суходольного луга

Представители мезофауны			Возраст зарастания							
			0 (луг)		1–3 года		5–15 лет		60 лет	
			<i>n</i> *	<i>m</i> **	<i>n</i>	<i>m</i>	<i>n</i>	<i>m</i>	<i>n</i>	<i>m</i>
Моллюски	Класс брюхоногие		3	0,02	1	0,1	1	0,1		
Кольчатые черви	Класс малощетинковые дождевые черви		38	5,07	37	5,57	20	7,88	1	0,07
	Энхитреиды		4	0,03	9	0,05	4	0,01	9	0,04
Членистоногие	Класс насекомые	Яйца			1	0,02	1	0,02		
		Личинки	6	0,09	1	0,01	1	0,01	4	0,09
		Имаго	20	0,1	2	0,03	5	0,06	7	0,07
	Класс губоногие					1	0,01	3	0,01	
	Класс многоножки		2	0,01			1	0,01	1	0,07

\* *n* — кол-во (экз./дм<sup>3</sup>)

\*\* *m* — масса (г/дм<sup>3</sup>)

Однако численность и биомасса обитателей верхних горизонтов почвы по мере увеличения возраста ольхи значительно варьирует. На лугу явными доминантами мезофауны и по количеству особей, и по их биомассе выступают дождевые черви. Вероятно, здесь, в отличие от остальных зон, складываются наиболее благоприятные для их жизнедеятельности условия температуры, влажности, аэрации почвы, а также питания. В питании дождевых червей большое значение имеют отмершие подземные органы травянистых растений [27]. А проективное покрытие и число видов травянистых растений в зоне луга максимально (см. табл. 3). Субдоминантами мезофауны луга являются членистоногие, среди которых преобладают взрослые особи и личинки жесткокрылых насекомых (жужелицы, щелкуны, стафилины, пьявицы) и муравьев. Большинство насекомых поедает определенные виды или группы видов луговых трав. Для них характерна узкая пищевая специализация [28]. Изменение влажности верхних горизонтов почвы (табл. 1) в зоне ольхи возрастом зарастания 1–3 года при сохранении высокого значения среднего проективного покрытия травостоя незначительно влияет на дождевых червей (табл. 2). Количество же особей других представителей класса малощетинковых кольчатых червей — энхитреид, в этой зоне возрастает. Они питаются отмершими органами

растений, а также поедают нематод, которые поражают корни луговых трав [29]. Представители типа Членистоногие более чутко отреагировали на изменение условий среды в зоне края синузии: количество особей насекомых как в стадии имаго, так и личинок здесь ниже, чем на лугу. Возможно, это также связано со скудностью пищевого рациона для данной группы организмов: в проективном покрытии здесь абсолютным доминантом является таволга, а обилие других видов снижено.

Основу почвенных беспозвоночных животных в зоне ольхи возрастом зарастания 5–15 лет также составляют дождевые черви. Здесь эта группа представлена более крупными особями: при уменьшении количества червей на единицу площади более чем в 1,5 раза их суммарная биомасса в 1,5 раза выше, чем в предыдущих зонах. Здесь, судя по всему, условия оказались более благоприятными для членистоногих — разнообразие этой группы наибольшее. В зоне 60-летней ольхи обнаружено меньше всего дождевых червей на единицу площади. Возможно, из-за крайне разреженного травянистого покрова и, следовательно, недостатка питательных элементов в верхних горизонтах представители этой группы опустились в более глубокие слои почвы. Количество и разнообразие членистоногих в этой зоне не снижается. Таким образом, по мере зарастания исследуемого луга ольхой происходит значительное снижение численности и общей биомассы представителей группы дождевых червей на единицу площади. А таксономическое разнообразие членистоногих за счет появления представителей класса Губоногие в этом направлении увеличивается, хотя численность и биомасса их невелики.

Трансформируя факторы окружающей среды, ольха существенно влияет на развитие подпологовой растительности. При описании фонового лугового сообщества было обнаружено 44 вида сосудистых растений. Явных доминантов в растительном покрове не выявлено, преобладают светолюбивые луговые и опушечные виды. Наибольшего обилия достигают многолетние злаки: *Deschampsia caespitosa* (встречаемость  $p=0,50$ ; максимальное покрытие  $S_{max}=50$ ), *Poa pratensis* ( $p=0,59$ ;  $S_{max}=30$ ) и *Festuca pratensis* ( $p=0,43$ ;  $S_{max}=50$ ). В группе разнотравья основная доля участия в покрове луга приходится на такие виды, как *Angelica sylvestris* ( $p=0,80$ ;  $S_{max}=50$ ), *Anthriscus sylvestris* ( $p=0,9$ ;  $S_{max}=35$ ), *Centaurea phrygia* ( $p=0,44$ ;  $S_{max}=90$ ), *Stellaria graminea* ( $p=0,64$ ;  $S_{max}=10$ ), *Lathyrus pratensis* ( $p=0,66$ ;  $S_{max}=30$ ), *Veronica chamaedris* ( $p=0,89$ ;  $S_{max}=40$ ).

В зоне ольхи возрастом зарастания 1–3 года видовое разнообразие сосудистых растений снижается до 37. Несмотря на такое незначительное различие в количестве видов, облик травостоя меняется кардинально. В растительном покрове этого участка безоговорочно доминирует *Filipendula ulmaria* ( $p=0,97$ ;  $S_{max}=100$ ). За ее счет проективное покрытие травостоя не опускается ниже 70%. Высота таволги в среднем составляет 160 см. Остальные виды в покрове этой зоны оказываются в подчиненном положении: *Angelica sylvestris* ( $p=0,66$ ;  $S_{max}=30$ ), *Festuca pratensis* ( $p=0,07$ ;  $S_{max}=15$ ), *Lathyrus pratensis* ( $p=0,36$ ;  $S_{max}=10$ ). Под пологом таволги появляется *Melandrium dioicum* — вид, характерный для тенистых еловых, смешанных и мелколиственных лесов.

В зоне ольхи возрастом зарастания 5–15 лет под пологом молодых деревьев видовое разнообразие снижается относительно луга до 40. Здесь этот показатель выше, чем в предыдущей зоне, где таволга подавляет развитие других видов. Ведущие позиции в травостое занимают теневыносливые крупнотравные виды: *Anthriscus*

*sylvestris* ( $p=0,80$ ;  $S_{max}=70$ ), *Filipendula ulmaria* ( $p=0,73$ ;  $S_{max}=100$ ) и *Angelica sylvestris* ( $p=0,73$ ;  $S_{max}=70$ ). Из луговых злаков наиболее обильны *Poa pratensis* ( $p=0,50$ ;  $S_{max}=40$ ) и *Elythrigia repens* ( $p=0,25$ ;  $S_{max}=50$ ). На этом этапе зарастания под пологом ольхи появляются виды еловой свиты: *Oxalis acetosella* ( $p=0,27$ ;  $S_{max}=40$ ), *Majanthemum bifolium* ( $p=0,03$ ;  $S_{max}=3$ ). Укрепляют свои позиции виды, характерные для тенистых и влажных мест обитания: *Stellaria media* ( $p=0,66$ ;  $S_{max}=50$ ) и *Melandrium dioicum* ( $p=0,15$ ;  $S_{max}=50$ ).

Под пологом самых старых деревьев в зоне зарастания ольхи возрастом 60 лет основные параметры травостоя преобразованы ольхой сильнее всего: значительно снижается общее проективное покрытие видов, проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса, уменьшается высота травостоя и число видов на учетной площадке, падает проективное покрытие ветоши (табл. 3). Растительный покров здесь представляет собой отдельные редкие пятна видов еловых лесов, достигающих в этой зоне максимальных значений его обилия (рис. 5): *Oxalis acetosella* ( $p=0,59$ ;  $S_{max}=0$ ), *Majanthemum bifolium* ( $p=0,04$ ;  $S_{max}=5$ ), *Convallaria mayalis* ( $p=0,01$ ;  $S_{max}=10$ ), *Paris quadrifolia* ( $p=0,07$ ;  $S_{max}=5$ ). Однако даже эти виды демонстрируют здесь низкие значения встречаемости. Это указывает на высокую степень разреженности травостоя в этой зоне. Удержавшиеся под пологом ольхи луговые виды: *Melampyrum nemorosum* ( $p=0,01$ ;  $S_{max}=2$ ), *Veronica chamaedrys* ( $p=0,02$ ;  $S_{max}=20$ ), *Ranunculus acris* ( $p=0,01$ ;  $S_{max}=5$ ), *Elythrigia repens* ( $p=0,01$ ;  $S_{max}=5$ ) располагаются на периферии зоны, где складываются более комфортные условия благодаря боковому освещению.

В целом, по мере зарастания луга ольхой серой снижается общее проективное покрытие, покрытие трав и мхов, уменьшается высота травостоя (табл. 3), падает видовое разнообразие: снижается видовое богатство (число видов в зоне) и видо-

Таблица 3. Изменение основных параметров напочвенного покрова по мере зарастания луга ольхой

Параметры	Возраст зарастания				$\eta^2$
	Луг	1–3 года	5–15 лет	60 лет	
	Номер зоны				
	1	2	3	4	
Общее проективное покрытие, %	92	93	49	24	(-)0,82
Проективное покрытие трав, %	92	93	49	24	(-)0,78
Проективное покрытие мхов, %	15	18	3	3	(-)0,4
Высота травостоя, см	106	160	77	19	(-)0,82
Проективное покрытие опада, %	3	3	86	90	0,94
Проективное покрытие ветоши, %	87	71	11	2	(-)0,85
Толщина подстилки, см	3	3	4	5	0,65
Число видов на 10 м <sup>2</sup>	34	28	25	12	(-)0,86
Число видов в зоне	44	37	40	12	
Индекс Коха (IBD)	36,2	29,7	21,1	14,2	

Примечание. Квадрат корреляционных отношений ( $\eta^2$ ) демонстрирует влияние на параметр фактора номера зоны, который соответствует возрасту зарастания. В скобках — знак, определенный по знаку коэффициента корреляции Спирмана ( $r$ ).

вая насыщенность (число видов на учетной площадке), увеличивается толщина подстилки и проективное покрытие листового опада.

Заращение луга ольхой серой отрицательно влияет на развитие видов мохо-во-лишайникового яруса, на зеленые мхи рр. *Plagiomnium* и *Aulacomnium*. Их проективное покрытие снижается с 15 % на лугу до 4 % под пологом 60-летнего ольшаника. Наиболее благоприятные условия для мхов складываются в зоне возрастом заращения ольхи 1–3 года. В зоне развитого ольхового древостоя (60 лет) распространению мхов препятствует очень мощная и рыхлая подстилка, на которой мхам трудно удерживаться, а на лугу — злаковая дернина.

Значения коэффициента флористической однородности (индекс биотической дисперсии — индекс Коха (IBD)) демонстрируют ряд снижения флористической однородности напочвенного покрова (табл. 3) — покров становится более гетерогенным. В зоне 60-летнего ольшаника обширные пятна мертвопокровника чередуются с разреженными куртинами лесных видов (*Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Stellaria media*, *Paris quadrifolia*) и отдельными экземплярами *Anthriscus sylvestris*, *Angelica sylvestris* и *Filipendula ulmaria*.

Отдельные виды травостоя иллюстрируют поэтапное изменение облика растительного покрова, происходящее с увеличением возраста заращения луга ольхой серой. В связи с резким падением уровня светового достатка, снижением температуры и увеличением влажности (табл. 1) уже в зоне ольхи возрастом 1–3 года по сравнению с лугом значительно снижается обилие злаков (рис. 4). По мере продвижения вглубь участка этот показатель продолжает снижаться, и под пологом 60-летних деревьев виды этой группы практически не встречаются в растительном покрове.

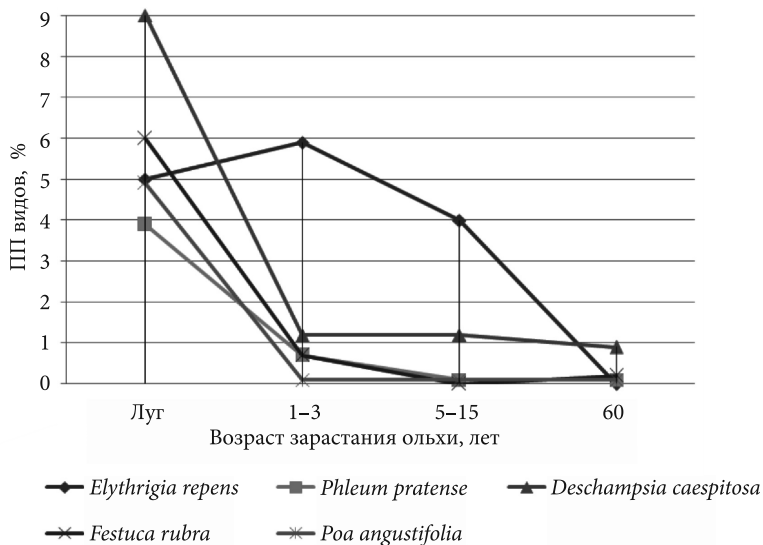


Рис. 4. Изменение проективного покрытия злаков по мере увеличения возраста заращения ольхи

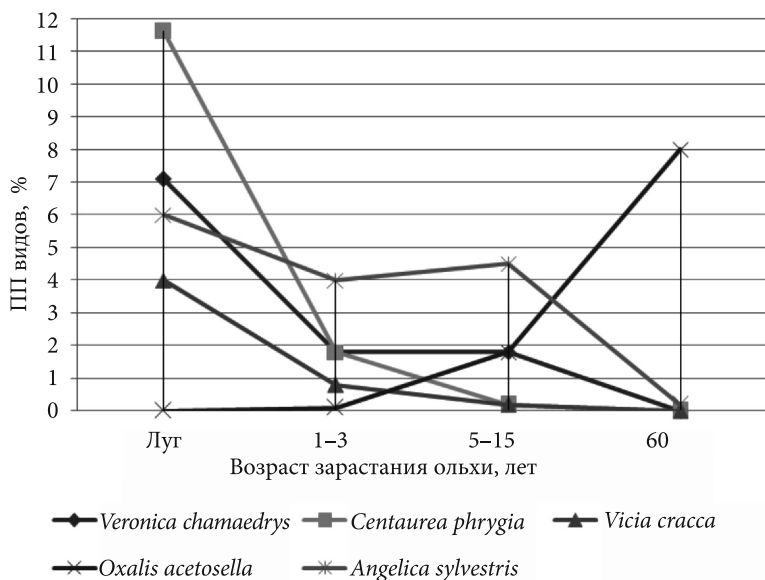


Рис. 5. Изменение проективного покрытия видов разнотравья по мере увеличения возраста зарастания ольхи

Изменившиеся условия биотопа влияют также на соотношении в растительном покрове групп луговых и лесных видов. Разрастающаяся ольховая синузия благоприятствует появлению под своим пологом лесных видов, в частности *Oxalis acetosella* и *Paris quadrifolia*. В результате этого, по мере увеличения площади сероольшаника, пестрый ковер луговой растительности сменяется в зоне 60-летнего древостоя редкими пятнами кислицы (рис. 5).

Определение флористического сходства путем вычисления коэффициента Сьёренсена ( $K_S$ ) для зон разного возраста зарастания ольхи, а затем их сравнение между собой и с фоновым луговым фитоценозом показало, что наиболее схожи участки, близкие по возрасту: при сравнении луга и зоны зарастания ольхи возрастом 1–3 года  $K_S = 79\%$ , как и при сравнении зон ольхи возрастом 1–3 года и 5–15 лет. Меньше всего общих видов обнаруживается для луговых фитоценозов и травостоя в зоне зарастания ольхи возрастом 60 лет —  $K_S = 48\%$ .

Ценотическую близость сообществ, формирующихся на разных этапах зарастания луга, по показателям проективных покрытий общих видов мы оценивали, рассчитывая значения коэффициента Глисона ( $K_G$ ). Для всех зон выявлена низкая степень фитоценотического сходства: между зонами ольхи возрастом 1–3 года и 5–15 лет, а также между зонами 5–15-летнего и 60-летнего сероольшаника выявлено максимальное значение  $K_G = 19\%$ , а между зоной луга и 60-летним древостоем  $K_G = 6\%$ .

Результаты представленной работы демонстрируют происходящие в процессе зарастания лугов ольхой серой количественные и качественные изменения таких факторов биотопа, как сквозистость, фракционный состав и мощность подстилки, состав почвенной мезофауны. Трансформация характеристик среды влечет за со-

бой изменение состава и структуры растительного покрова. В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Заращение луга ольхой серой ведет к изменению характеристик биотопа: снижению освещенности и значительному увеличению мощности подстилки.

2. В результате заращения луга ольхой изменяется количественный состав мезофауны верхних горизонтов почвы: значительно снижается численность и биомасса дождевых червей на единицу площади, а таксономическое разнообразие представителей типа Членистоногие в этом направлении увеличивается.

3. Отличий в протеазной активности почвы на участках заращения ольхи разных возрастов и на лугу не обнаружено: снижение ризосферного эффекта под пологом старой ольхи компенсируется обильной микробиотой, привлеченной богатым азотом листовым опадом.

4. Под влиянием ольхи снижается видовое богатство, видовая насыщенность и резко падает обилие (покрытие) травяного покрова.

5. В напочвенном покрове под пологом ольхи значительно снижается участие луговых и возрастает участие лесных видов.

6. Под пологом ольхи по сравнению с лугом возрастает флористическая гетерогенность растительного покрова.

7. При заращении луга ольхой серой возобновление ольхи благополучно развивается под пологом собственного древостоя, что позволяет ольхе длительно удерживать занимаемую территорию.

8. Отсутствие подроста ели на всех стадиях заращения ольхой свидетельствует о торможении прохождения автогенной сукцессии, направленной на формирование коренного типа растительности — ельника.

## Литература

1. *Treweek J.* Ecology and environmental impact assessment // *Jour. of Appl. Ecol.* 1996. 33. P.191–199.
2. *Prach K.* Vegetation changes in a wet meadow complex, South Bohemia, Czech Republic. *Folia // Geobot. Phytotax.* 1993. Vol. 28. P.1–13.
3. *Prach K.* Alluvial meadows under changing management: Their degradation and restoration // *Wetlands: Monitoring, Modelling and Management.* London: Taylor & Francis Ltd., 2007. P.265–271.
4. *Иванько Я. М., Чернигова Д. Р.* Тенденции изменчивости земельных ресурсов в различных категориях предприятий агропромышленного комплекса // *Вестн. Алтайск. гос. аграрн. ун-та.* 2011. Вып. 6. С. 111–115.
5. *Ratliff R. D.* Meadows in the Sierra Nevada of California, state of Knowledge // *Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-84.* Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. Forest Service. US. Department of Agriculture. Berkeley (CA), 1985. 52 p.
6. *Murphy J. M., Sexton D. M. H., Barnett D. N., Jones G. S., Webb M. J., Collins M., Stainforth D. A.* Quantification of modeling uncertainties in a large ensemble of climate change simulations // *Nature.* 2004. Vol. 403. P.768–772.
7. *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 511 с.
8. *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1984. 320 с.
9. *Loheide I. S. P., Gorelick S. M.* Quantifying Stream-Aquifer Interactions Through Analysis of Remotely Sensed Thermographic Profiles and In-situ Temperature Histories // *Environment, Science and Technology.* 2006. Vol. 40. P.3336–3341.
10. *Muller S., Dutoit T., Alard D., Greviollet F.* Restoration and rehabilitation of species-rich grassland ecosystems in France: a review // *Rest. Ecol.* 1998. 6. P.94–104.
11. *McDonald A. W.* Succession during the recreation of flood-meadow 1985–1999 // *Appl. Veget. Sci.* 2001. Vol. 4. P.167–176.
12. *Маракулина С. Ю., Дегтева С. В.* Ценофлора суходольных лугов средней и южной тайги Кировской области // *Бот. журн.* 2008. Т. 93, № 6. С. 840–851.

13. Тищенко М. П. Синтаксономия суходольных настоящих лугов подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины // Растительный мир азиатской России. 2012. Т. 2, вып. 10. С. 114–126.
14. Hurd T. M., Raynal D. J., Schwintzer C. R. Symbiotic N<sub>2</sub> fixation of *Alnus incana* ssp. *Rugosa* in shrub wetlands of the Adirondack Mountains, New York, Usa // Oecologia. 2001. Vol. 10. P. 94–103.
15. Василевич В. И., Бибикина Т. В. Щучковые лисохвостные луга Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 2007. Т. 9, № 1. С. 29–41.
16. Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибикин В. П. Сквозистость древостоев (измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 11. С. 1615–1624.
17. Кузякина Т. И. К методике определения биологической активности почв методом аппликации // Труды Почв. Ин-та им. Докучаева. 1951. Т. 33. С. 255–261.
18. Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. СПб.: Изд-во ЛГУ, 1987. С. 72–80.
19. Comita L. S., Muller-Landau H. C., Aguilar S., Hubbell S. P. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community // Science. 2010. Vol. 329. P. 330–332.
20. Долгова Л. Н. Почвоулучшающая роль и семеноводство ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaerth.) и ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench.) в Республике Марий Эл: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01: Санкт-Петербург, РГБ ОД, 61:04-6/129-9. 2003. 150 с.
21. Ашик Е. В., Тиходеева М. Ю. Исследование фитогенного поля *Tilia cordata* Mill. в посадках *Pinus sylvestris* L. в отделении «Дубрава» заповедника Белгородской области // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. 2006. Вып. 3. С. 64–73.
22. Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. Эдификаторная роль липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в преобразовании напочвенного покрова сосняков // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. Матер. Всерос. науч. конференции с международным участием (СПб, 20–27 сентября 2011 г.). Т. 2: Структура и динамика растительных сообществ. Экология растительных сообществ. СПб., 2011. С. 472–475.
23. Ипатов В. С., Журавлева Е. Н., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 4. С. 558–568.
24. Журавлева Е. Н., Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. 2012. Вып. 2. С. 3–12.
25. Гиляров А. М. Соотношение органицизма и редукционизма как основных методологических подходов в экологии // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49, № 2. С. 202–217.
26. Криволицкий Д. А. Основные направления современной почвенной зоологии // Почвенная фауна Северной Европы. М., 1987. С. 11–18.
27. Акулова (Фролова) Л. И. Животное население (мезофауна) почв среднетаежных луговых экосистем европейского Северо-Востока России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2004. С. 32–80.
28. Работнов Т. А. Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. С. 146–169.
29. Гиляров М. С. Исследования почвенной энтомологии как метод диагностики почвенных типов // Энтотомол. обозрение. 1956. Т. XXXV. Вып. 3.1. С. 217–228.

## References

1. Treweek J. Ecology and environmental impact assessment. *Jour. of Appl. Ecol.*, 1996, 33, pp. 191–199.
2. Prach K. Vegetation changes in a wet meadow complex, South Bohemia, Czech Republic. *Folia Geobot. Phytotax.*, 1993, vol. 28, pp. 1–13.
3. Prach K. Alluvial meadows under changing management: Their degradation and restoration. *Wetlands: Monitoring, Modelling and Management*. London, Taylor & Francis Ltd., 2007, pp. 265–271.
4. Ivan'o Y. M., Chernigova D. R. Tendentsii izmenchivosti zemel'nykh resursov v razlichnykh kategoriiakh predpriatii agropromyshlennogo kompleksa [Trends variability of land resources in various categories of agricultural enterprises]. *Vestn. Altaisk. gos. agrarn. un-ta [Journal of the Altai State Agrarian University]*, 2011, 6, pp. 111–115. (In Russian)
5. Ratliff R. D. Meadows in the Sierra Nevada of California, state of Knowledge. *Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-84. Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. Forest Service. US. Department of Agriculture*. Berkeley, CA, 1985. 52 p.
6. Murphy J. M., Sexton D. M. H., Barnett D. N., Jones G. S., Webb M. J., Collins M., Stainforth D. A. Quantification of modeling uncertainties in a large ensemble of climate change simulations. *Nature*, 2004, vol. 403, pp. 768–772.

7. Shennikov A. P. *Lugovedenie* [Science of meadows]. Leningrad, LGU Publ., 1941. 511 p. (In Russian)
8. Rabotnov T. A. *Lugovedenie* [Science of meadows]. Moscow, MGU Publ., 1984. 320 p. (In Russian)
9. Loheide I. S. P., Gorelick S. M. Quantifying Stream-Aquifer Interactions Through Analysis of Remotely Sensed Thermographic Profiles and In-situ Temperature Histories. *Environment, Science and Technology*, 2006, vol. 40, pp. 3336–3341.
10. Muller S., Dutoit T., Alard D., Grevilliot F. Restoration and rehabilitation of species-rich grassland ecosystems in France: a review. *Rest. Ecol.*, 1998, 6, pp. 94–104.
11. McDonald A. W. Succession during the recreation of flood-meadow 1985–1999. *Appl. Veget. Sci.*, 2001, vol. 4, pp. 167–176.
12. Marakulina S. Iu., Degteva S. V. Tsenoflora sukhodol'nykh lugov srednei i iuzhnoi taigi Kirovskoi oblasti [Coenofloras of upland middle and southern meadows of the Kirov region taiga]. *Bot. zhurn. [Botanical Journal]*, 2008, 93 (6), pp. 840–851. (In Russian)
13. Tishchenko M. P. Sintaksonomiia sukhodol'nykh nastoiashchikh lugov podtaezhnoi podzony Zapadno-Sibirskoi ravniny [Sintaksonomija this upland meadows subtaiga subzone of West Siberian plain]. *Rastitel'nyi mir aziatskoi Rossii [Flora of Asian Russia]*, 2012, vol. 2, issue 10, pp. 114–126. (In Russian)
14. Hurd T. M., Raynal D. J., Schwintzer C. R. Symbiotic N<sub>2</sub> fixation of *Alnus incana* ssp. *Rugosa* in shrub wetlands of the Adirondack Mountains, New York, Usa. *Oecologia*, 2001, vol. 10, pp. 94–103.
15. Vasilevich V. I., Bibikova T. V. Shchuchkovye lisokhvostnye luga Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii [Schuchkovye lisokhvostnye meadows of north-west European Russia]. *Bot. zhurn. [Botanical Journal]*, 2007, vol. 9, no. 1, pp. 29–41. (In Russian)
16. Ipatov V. S., Kirikova L. A., Bibikov V. P. Skvozistost' drevostoev (izmerenie i vozmozhnosti ispol'zovaniia v kachestve pokazatel'ia mikroklimaticeskikh uslovii pod pologom lesa) [Drafty stands (measurement and possible use as an indicator of microclimatic conditions under the forest canopy)]. *Bot. zhurn. [Botanical Journal]*, 1979, vol. 64, no. 11, pp. 1615–1624. (In Russian)
17. Kuziakina T. I. K metodike opredeleniia biologicheskoi aktivnosti pochv metodom aplikatsii [Towards the method of determining biological activity of soil by application]. *Trudy Pochv. In-ta im. Dokuchaeva [Proceedings of the Dokuchaev Soil Inst]*, 1951, vol. 33, pp. 255–261. (In Russian)
18. Neshataev Iu. N. *Metody analiza geobotanicheskikh materialov [Methods for analyzing geobotanical materials]*. St. Petersburg, LGU Publ., 1987, pp. 72–80. (In Russian)
19. Comita L. S., Muller-Landau H. C., Aguilar S., Hubbell S. P. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, 2010, vol. 329, pp. 330–332.
20. Dolgova L. N. *Pochvouluchshaiushchaia rol' i semenovodstvo ol'khi chernoi (Alnus glutinosa (L.) Gaerth.) i ol'khi seroi (Alnus incana (L.) Moench.) v Respublike Marii El. dis. ... kand. s.-kh. nauk: 06.03.01 [The soil-improving role and seed black alder (Alnus glutinosa (L.) Gaerth.) and gray alder (Alnus incana (L.) Moench.) in the Republic of Mari El. PhD Diss.]*. St. Petersburg, RSL OD, 61:04-6/129-9, 2003. 150 p. (In Russian)
21. Ashik E. V., Tikhodeeva M. Iu. Issledovanie fitogennoogo polia *Tilia cordata* Mill. v posadkakh *Pinus sylvestris* L. v otdelenii "Dubrava" zapovednika Belgorodskoi oblasti [Research Phytogenic field of *Tilia cordata* Mill. in planting *Pinus sylvestris* L. in the department of "Dubrava" reserve the Belgorod region]. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*, 2006, issue 3, pp. 64–73. (In Russian)
22. Tikhodeeva M. Iu., Lebedeva V. Kh. Edifikatornaia rol' lipy melkolistnoi (*Tilia cordata* Mill.) v preobrazovanii napochvennogo pokrova sosniakov. Otechestvennaia geobotanika: osnovnye vekhi i perspektivy [Edificator role of linden (*Tilia cordata* Mill.) in the transformation of ground cover of pine forests. Fatherland geobotany: milestones and perspectives]. *Mater. Vseros. nauch. konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (SPb, 20–27 sentiabria 2011 g.). T. 2: Struktura i dinamika rastitel'nykh soobshchestv. Ekologiiia rastitel'nykh soobshchestv [Proceedings of the Scientific Conference with international participation (St. Petersburg, 20–27 September 2011). Vol. 2: Structure and dynamics of plant communities. Ecology of plant communities]*. St. Petersburg, 2011, pp. 472–475. (In Russian)
23. Ipatov V. S., Zhuravleva E. N., Lebedeva V. Kh., Tikhodeeva M. Iu. Fitogennoe pole *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae) [Phytogenic field of *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae)]. *Bot. zhurn. [Botanical Journal]*, 2009, vol. 94, no. 4, pp. 558–568. (In Russian)
24. Zhuravleva E. N., Ipatov V. S., Lebedeva V. Kh., Tikhodeeva M. Iu. Izmenenie rastitel'nosti na lugakh pod vliianiem sosny obyknovЕННОi (*Pinus sylvestris* L.) [Changes in vegetation in the meadows under the influence of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)]. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*, 2012, issue 2, pp. 3–12. (In Russian)
25. Giliarov A. M. Sootnoshenie organitsizma i reduksionizma kak osnovnykh metodologicheskikh podkhodov v ekologii [Value organicism and reductionism as the basic methodological approaches in ecology]. *Zhurn. obshch. biol. [Journal Society biol.]*, 1988, vol. 49, no. 2, pp. 202–217. (In Russian)



26. Krivolutskii D. A. Osnovnye napravleniia sovremennoi pochvennoi zoologii [Main directions of modern soil zoology]. *Pochvennaia fauna Severnoi Evropy* [Soil fauna of Northern Europe]. Moscow, 1987, pp. 11–18. (In Russian)

27. Akulova (Frolova) L. I. *Zhivotnoe naselenie (mezofauna) pochv srednetaezhnykh lugovykh ekosistem evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii: avtoref. dis. ... kand.* [Animal population (mesofauna) of soils of middle meadow ecosystems of the European North-East of Russia: Thesis of PhD Diss.]. Syktyvkar, 2004, pp. 32–80. (In Russian)

28. Rabotnov T. A. *Lugovedenie* [Science of meadows]. Moscow, MGU Publ., 1974, pp. 146–169. (In Russian)

29. Giliarov M. S. Issledovaniia pochvennoi entomologii kak metod diagnostiki pochvennykh tipov [Studies of soil entomology as a diagnostic method of soil types]. *Entomol. obozrenie* [Entomol. Review], 1956, vol. XXXV, issue 3.1, pp. 217–228. (In Russian)

Статья поступила в редакцию 14 апреля, принята 28 декабря 2015 г.

#### Сведения об авторах:

Гузова Татьяна Андреевна — аспирант

Тиходеева Марина Юрьевна — кандидат биологических наук, доцент

Guzova Tatiana A. — Post graduate student

Tikhodeyeva Marina Yu. — PhD, Associate Professor