
СООБЩЕНИЯ

ДОЛГОСРОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СПЕКТРА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

© 2024 г. О. В. Созинов^{1,*}, К. В. Щукина^{2,**}, Д. С. Кессель², Н. С. Ликсакова²,
Д. М. Мирин³, М. В. Нешатаев², А. Г. Хмарик²

¹Гродненский государственный университет им. Янки Купалы
пер. Доватора, 3/1–143, Гродно, 230000, Беларусь

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, лит. В, Санкт-Петербург, 197022, Россия

³Санкт-Петербургский государственный университет
Средний пр-т В.О., 41/43, Санкт-Петербург, 199178, Россия

*e-mail: o.sozinov@grsu.by

**e-mail: schukina@binran.ru

Поступила в редакцию 20.12.2023 г.

Получена после доработки 08.07.2024 г.

Принята к публикации 09.07.2024 г.

Проведены исследования изменений видового состава и спектра биоморф луговой растительности на территории научно-опытной станции “Отрадное” (Ленинградская область, Россия), произошедших за 60-летний постагрогенный период: временной отрезок — с момента прекращения интенсивного луговодства в 1955–1960 гг. до 2018–2022 гг. Показана относительная стабильность спектра жизненных форм при значительной долговременной видовой изменчивости сообществ за рассматриваемый временной отрезок. По прошествии 60 лет, в последние 20 из которых хозяйственное использование сохранившихся луговых участков прекращено, произошло увеличение видового богатства сообществ за счет роста количества длиннокорневишных видов. Дерновинные злаки и осоки демонстрируют относительную стабильность участия.

Начальные стадии зарастания луга лесом характеризуются появлением кустарничков, кустарников и деревьев. На уровне тенденций усилилось доминирование многолетних летнезеленых трав и повысилась роль тонко-длиннокорневишных растений. На первой стадии зарастания лугов лесной растительностью отмечен рост участия одно-двулетних летнезеленых трав.

Ключевые слова: луг, динамика растительности, биоморфа, станция Отрадное, корневая система, видовой состав, Ленинградская область, экологический градиент, закустаривание, растительные инвазии

DOI: 10.31857/S0006813624070025, EDN: PSUSXA

Жизненные формы отражают адаптации растений ко всему комплексу факторов внешней среды, как абиотических, так и фитоценологических (Serebryakov, 1962), достаточно точно характеризую функциональную структуру ценоза. Именно поэтому биоморфологический анализ широко применяется в фитоценологии при комплексном рассмотрении луговых ценофлор (Marakulina, Degteva, 2008; Parinova, 2010; Egorova, 2013).

Исследования луговой растительности в условиях экстенсивного сельского хозяйства яв-

ляются актуальным направлением в современной геоботанике. Это дает возможность сравнить полученные нами данные с результатами других исследователей. Изучение изменчивости видового состава лугов, восстанавливающихся после использования, дает разные, иногда противоположные, результаты. Масштабное исследование сукцессий на заброшенных сельхозугодьях Европы (Prévosto et al., 2011) продемонстрировало сильное влияние перехода к более поздним (30–35 лет с момента прекращения хозяйственной

деятельности) стадиям сукцессии на флористический состав лугов и пустошей. В ходе сукцессии общее количество “устойчивых” видов (тех, чья численность изменилась менее, чем на 40%) уменьшилось, а также произошло значительное изменение видового состава при заселении деревьев и кустарников. Однако изучение залежей в Ярославской области (Mirin et al., 2023) показало, что при зарастании сельхозугодий лесом в период с 10 до 30 (35) лет существенных изменений в травостое не происходит. При исследовании разновозрастных залежей (от 1 до 40 и более лет) островной поймы Северной Двины (Архангельская обл.) установлено, что в период 20–40 лет после забрасывания количество видов приближается к естественным пойменным угодьям (индекс Жаккара — 0.49), однако и через 40 лет состав ценофлоры не становится идентичен естественным сообществам (Porova et al., 2019).

Луг, на котором проводились исследования, расположен на территории Научно-опытной станции “Отрадное” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН) (Дендрологический парк им. С.Я. Соколова, далее — НОС “Отрадное”). Станция находится в Приозерском районе Ленинградской области (60°50' с.ш. и 30°15' в.д.) на северном берегу крупного (~70 км²) озера Отрадное. Изучаемые луга расположены на пологом склоне южной экспозиции (вторая озерная терраса, сложенная безвалунными средними и тяжелыми суглинками, которые на глубине 30–50 см подстилаются ленточными глинами) (Svyazeva et al., 2011). От озера луговой массив отграничен полосой прибрежного леса — черноольхово-вязовника (*Ulmus laevis* + *Alnus glutinosa*). В верхней части склона луга граничат с сосновым лесом с опушкой из подроста ольхи серой на водораздельной равнине.

До 1939 г. на этой части Карельского перешейка большинство не занятых лесом земель находились под искусственно созданными сеянными лугами и пашнями (Makarevich, 1963). Со второй половины 1950-х гг. территория НОС “Отрадное” стала полигоном экспериментальных геоботанических исследований луговой растительности — здесь располагался геоботанический опытный участок “Шенниковский луг” (Shennikov, 1963; Makarevich, 1963, 1970). Геоботаники БИН РАН под руководством А.П. Шенникова изучали влияние удобрений, режимов

косьбы на состав и структуру луговых сообществ; внутривидовые и межвидовые взаимоотношения луговых растений (Shennikov, Makarevich, 1963). К тому времени растительность рассматриваемой территории уже некоторое время находилась в стадии смены травостоев сравнительно простого по строению и однородного посевного ценоза природными, которые характеризуются богатством видового состава. Из видов, оставшихся от сообществ сеяных лугов, в составе присутствовали *Alopecurus pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Phleum pratense* L., *Festuca pratensis* Huds., *Trifolium pratense* L., *T. repens* L. При закладке опытов (1955 г.) в злаково-разнотравном травостое лугов преобладали: *Agrostis tenuis* Sibth., *Anthoxanthum odoratum* L., *Alopecurus pratensis* и *Alchemilla monticola* Opiz (Makarevich, 1963). При этом видовой состав был однородным по всему профилю луга, от основания склона до его вершины, тогда как по биомассе в нижней части склона преобладали злаки, а в верхней — разнотравье (Shennikov, Makarevich, 1963).

Экспериментальные работы, в которые входили различные режимы кошения и внесения удобрений, осуществлялись на луговом стационаре НОС “Отрадное” вплоть до 1980-х гг. В конце 1990-х — начале 2000-х гг. на этих лугах проводился активный выпас скота (овец). Интенсивное хозяйственное использование данных лугов прекратилось в начале 2000-х гг. На части территории НОС “Отрадное”, занятой в прошлом лугами, после прекращения хозяйственной деятельности начались сукцессионные процессы формирования вторичной лесной растительности (сероольшанников, березняков и осинников).

В 2018 г. сотрудниками лаборатории общей геоботаники БИН РАН на данном участке заложен эколого-ценотический профиль по орographicкому градиенту на склоне юго-западной экспозиции к северному берегу оз. Отрадное (луговой фрагмент катены) (Sozinov et al., 2022). В 2022 г. в 600 м к ЮВ от профиля в расположенном выше по склону луговом массиве заложена серия пробных площадей (ПП) для исследования процессов формирования лесной растительности на участке зарастающих вторичных плакорных лугов (рис. 1).

Целью настоящего исследования было выявление особенностей долговременной изменчивости видового состава и спектра биоморф травянистых

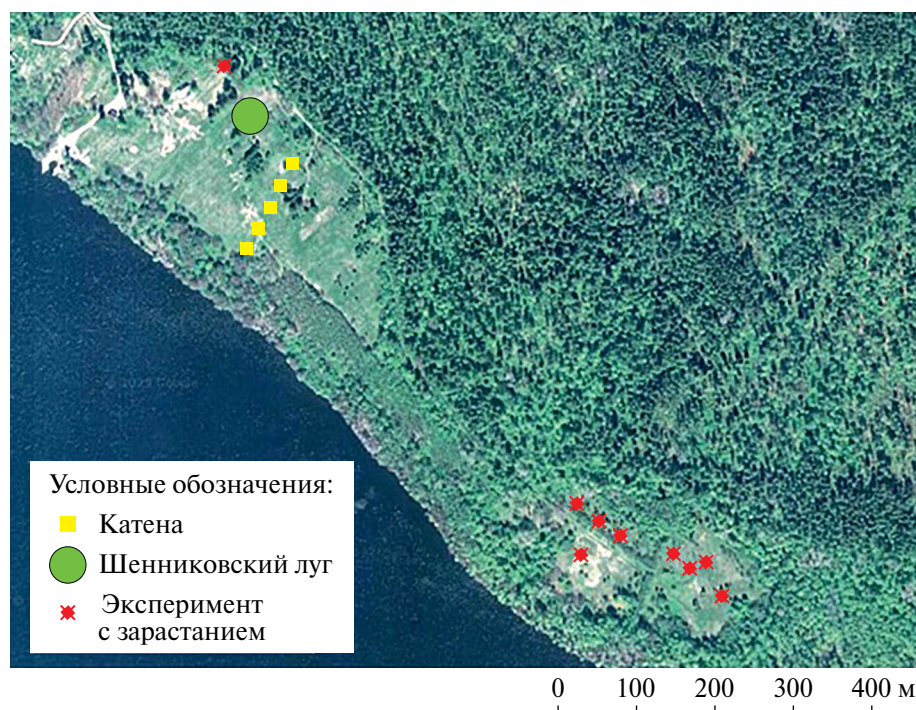


Рис. 1. Схема размещения пробных площадей на территории НОС “Отрадное” (основа Google Map).

Fig. 1. The layout of the sample plots on the territory of the Otradnoye RES (the base is taken from Google Map).

растений луговой растительности после прекращения сельскохозяйственной деятельности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Геоботанические описания 1955–1960 гг. в луговом массиве, частью которого является “Шенниковский луг”, заимствованы из статьи А.П. Шенникова и В.Н. Макаревич (Shennikov, Makarevich, 1963). Большая часть этих описаний сделана на экспериментальных участках в верхней, более возвышенной, части лугового массива (~0.5 га). Для полного охвата видового разнообразия данного луга на катене заложен геоботанический профиль из пяти мониторинговых ПП, 100 м² каждая, пересекающий луговой массив с юго-запада на северо-восток, с ежегодной повторностью описаний (2018–2021.) (Sozinov et al., 2022).

Также в 2022 г. заложена серия из 18 ПП (100 м²), включающая четыре варианта по градиенту зарастания (в каждом варианте по четыре-пять повторностей (*n*)) (см. рис. 1). Для выявления изменений, произошедших в биоморфологической структуре сообществ, выбраны

описания ПП первых двух вариантов зарастания лугов лесом. Вариант 1 (*n* = 4): чистый или почти чистый луг (всходы и подрост деревьев и кустарников отсутствуют или их покрытие не превышает 5%); вариант 2 (*n* = 5): начальная стадия зарастания луга, проективное покрытие кустарников и подрост деревьев от 5 до 20% с высотой подрост до 1.5 м.

В пределах ПП проведены геоботанические описания растительных сообществ (Ipatov, Mirin, 2008). Названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (Czerepanov, 1995). Гербарные образцы хранятся в LE и GRSU. Классификация жизненных форм проведена отдельно по двум вариантам системы: по И.Г. Серебрякову (Serebryakov, 1962, 1964) и сводке М.Ю. Тихоходевой, В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015), основанной на материалах Н.И. Науменко (Naumenko, 2008) и Л.П. и Г.П. Рысиных (Rysin, Rysina, 1987).

Статистическая обработка материала осуществлялась с помощью критерия Манна–Уитни в PAST 4.10 (Hammer et al., 2001); вычислен индекс Жаккара (Denisova, 1999).

Биоморфологический анализ ценофлоры лугов НОС “Отрадное” проводился на основе своего списка из 123 видов, отмеченных в описаниях из архивных данных, а также в современных описаниях сообществ катены и лугов, зарастающих лесом.

В классификации жизненных форм трав по И.Г. Серебрякову (Serebryakov, 1964) используются морфологические особенности их подземных органов. Поэтому, кроме анализа спектра жизненных форм ценофлоры лугов НОС “Отрадное”, нами изучена изменчивость участия биоморф по типам корневой системы в сложении луговой растительности. Еще Б.А. Быков (Быков, 1970) отмечал, что познать законы формирования растительных сообществ, пути их становления, взаимосвязей со средой обитания, изменений и смен растительных группировок возможно только при глубоком знании подземных частей растений (цит. по: Oleynikova, 2018). Поскольку существует много разных вариантов классификаций травянистых растений по типам корневых систем (Serebryakov, 1962, 1964; Zhmylev et al., 2021; Tikhodeeva, Lebedeva, 2015 и т.д.), и, кроме того, в зависимости от условий среды, один и тот же вид может иметь разный тип биоморфы, мы использовали для анализа видов две классификации: исходная – И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) и модифицированная по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015). Это было сделано также для подтверждения тенденций, обнаруженных в ходе изучения долговременной изменчивости спектра биоморф травянистых растений лугов после прекращения на них сельскохозяйственной деятельности. Используемые классификации типов корневых систем несколько отличаются друг от друга. В сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015) больше градаций, кроме того, дерновинные формы включены в классификацию на равных с остальными типами, тогда как в использованном нами варианте системы И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) образование дернины у растений трактуется как самостоятельный признак.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ долгосрочной изменчивости спектра жизненных форм (без учета типов корневых систем) травянистых растений на лугах (включая

и начальные стадии зарастания лесом) за период в 60 лет показал его относительную устойчивость ($p > 0.05$) (табл. 1). Стабильность в составе жизненных форм в ходе сукцессии лугов отмечали и другие исследователи (Pospelov, Pospelova, 2001; Egorova, 2013). Например, колебания числа видов отдельных жизненных форм в луговых сообществах поймы р. Оки в течение первой половины XX в. (период в 30–50 лет) составляли от двух до пяти видов (Egorova, 2013).

Наши исследования показали, что на лугах НОС “Отрадное” выявленная устойчивость формируется при значительной долговременной видовой изменчивости сообществ: индекс Жаккара для архивных и актуальных данных для сообществ катены составил 0.33. При сравнении луговых сообществ, находящихся на начальных стадиях зарастания, с архивными описаниями луговых ценозов получены значения индекса Жаккара 0.35 и 0.41 (для архивного списка видов и видовых спектров описаний вариантов зарастания 1 и 2 соответственно). Опушечно-луговые и опушечно-сорно-луговые виды, среди которых *Steris viscaria* (L.) Rafin., *Cerastium holosteoides* Fries, *Dianthus deltoides* L., *Omalotheca sylvatica* (L.) Sch. Bip. & F. Schultz, *Plantago lanceolata* L. и др., сменились за 60 лет на опушечно-лесные и опушечные виды: *Aegopodium podagraria* L., *Angelica sylvestris* L., *Centaurea phrygia* L. Появились болотно-луговые (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Poa palustris* L.), а также инвазивные (*Lupinus polyphyllus* Lindl., *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl) виды. Общими для всех четырех анализируемых списков видов (архивные данные, катена, два варианта зарастания) остались 26 видов растений (21.2% полного видового списка).

В списке видов 1960-х гг. насчитывается 61 вид. В видовом списке сообществ катены отмечено 68 видов. Ценофлора лугов варианта 1 содержит 60 видов трав, а варианта 2 – 70 видов трав.

Наши исследования луговой катены показали, что травостой и, в целом, травяные ценозы за прошедшие 60 лет сильно изменились, как и предсказывал А.П. Шенников (Shennikov, Makarevich, 1963). Произошла смена видового состава участвующих в сложении травостоя растений, сформировались новые сообщества (табл. 2). Актуальная растительность ценотически дифференцирована по склону: в нижней части склона располагаются сообщества болотистых

Таблица 1. Спектр групп жизненных форм видов в травостое (число видов, шт.) (жизненные формы приведены по системе И.Г. Серебрякова, 1962, 1964)

Table 1. The spectrum of groups of life forms of species in the herbage (number of species) (life forms are given according to the system of I.G. Serebryakov, 1962, 1964)

Жизненная форма Life form	“Шенниковский” луг “Shennikovsky” meadow		1-я стадия зарастания луга лесом First stage of overgrowing the meadow with forest	2-я стадия зарастания луга лесом Second stage of overgrowing the meadow with forest
	1955–1960	2018–2021	2022	
Многолетние летнезеленые травы, mlT Perennial summergreen herbs, mlT	51	63	49	58
Многолетние зимнезеленые травы, mzT Perennial wintergreen herbs, mzT	5	2	4	6
Одно-двулетние летнезеленые травы, odlT Annual and biennial summergreen herbs, odlT	5	3	7	6
Летнезеленый кустарник, IK Summergreen shrub, IK	0	0	1	1
Летнезеленый кустарничек, IKk Summergreen dwarf shrub, IKk	0	0	0	1
Bcero / Total	61	68	61	72

гигромезофитных (таволговых и двукисточнико-вых) лугов, выше находятся настоящие мезофит-ные луга с доминированием *Alopecurus pratensis* L. и *Arrhenatherum elatius*, а в верхней части склона — злаковые луга с *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.

Сообщества катены и варианта 1 зарастания лугов лесом относятся к одной сукцессионной стадии. Однако их ценотическая принадлежность неодинакова (см. табл. 2).

В луговом массиве, зарастающем лесной рас-тительностью, на котором заложены постоянные пробные площадки вариантов 1 и 2, встречаются настоящие мезофитные и гигромезофитные луга (см. табл. 2). Обильными видами здесь являются: *Lupinus polyphyllus*, *Alopecurus pratensis*, *Calamagros-tis epigeios*, *Aegopodium podagraria*, *Chamaenerion an-gustifolium* (L.) Scop., *Dactylis glomerata*, *Filipendu-la ulmaria*.

“Шенниковский” луг (луговая катена). На лу-говой катене НОС “Отрадное” доминирова-ние многолетних летнезеленых трав усилилось и стало подавляющим (см. табл. 1). Сходные ре-зультаты получены для лугов и пустошей Евро-пы в ходе масштабного исследования сукцессий на заброшенных сельхозугодьях: число летнезе-

леных видов значительно увеличилось в каждом местообитании (Prévosto et al., 2011). Остальные жизненные формы (многолетние зимнезеленые травы и одно-двулетние летнезеленые травы) на “Шенниковском” лугу в среднем вдвое снизили свое присутствие.

Анализ спектра групп травяных видов по типам строения корневых систем по системе И.Г. Се-ребрякова (Serebryakov, 1962, 1964) на террито-рии “Шенниковского” луга показал изменения, произошедшие за 60 лет (табл. 3). Незначи-тельно сократилась доля короткокорневищно-кистекорневых трав. Если в 1960-х гг. они в процентном отношении по количеству ви-дов являлись лидирующей группой биоморф, то в настоящее время доминирующей био-морфой в составе фитоценозов стали тонко-длиннокорневищные растения (в том числе за счет сокращения доли всех прочих жизнен-ных форм). Число тонко-длиннокорневищных видов увеличилось более, чем в 1.5 раза (см. табл. 3). Уменьшилась доля стержнекорневых травянистых растений. Отмечено, что ранее здесь было зафиксировано увеличение обилия корневищных растений — в 1970-х гг., на участ-ке луга без хозяйственного использования (в от-

Таблица 2. Фрагмент синоптической таблицы сравниваемых луговых сообществ

Table 2. Fragment of a synoptic table of compared meadow communities

Сравниваемые варианты лугов Compared variants of meadows	Начальные стадии зарастания луга лесом: вариант 1 (1-1 – 1-4) и вариант-2 (2-1 – 2-5) Initial stages of overgrowing the meadow with forest: variant 1 (1-1 – 1-4) and variant-2 (2-1 – 2-5)									Луговая catena Meadow catena					*Архив *Archive
	1-2	1-4	2-3	1-1	2-5	2-2	1-3	2-1	2-4	1	2	3	4	5	
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	V ⁵	V ⁴	V ³	V ³	IV ²	IV ²	V ⁴	V ²	V ³	IV ³	V ⁴	V ⁴	V ²	V ²	V ³
<i>Geum rivale</i> L.	V ³	I ⁺	I ^R	I ²				II ⁺	I ⁺	V ²	III ¹	V ²	V ⁺	IV ¹	V ¹
<i>Galium album</i> Mill.	II ²	V ³	IV ²	II ²	V ²	I ⁺	III ²	II ⁺	III ¹	V ²	II ⁺	IV ²	IV ²	IV ²	
<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.		III ⁴	V ⁵	V ⁵	V ⁵	V ⁵		IV ³		I ⁺	V ³	V ¹		V ²	
<i>Dactylis glomerata</i> L.	IV ³	IV ³	II ²	I ²	IV ²	V ³	V ³	IV ²	I ⁺	V ³	V ²	IV ²	V ³	II ¹	V ³
<i>Aegopodium podagraria</i> L.		II ²				I ^R	V ⁴	IV ⁴		I ⁺		IV ¹		II ¹	
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	II ³	II ²	I ³			I ²		I ^R	V ³	V ⁵	V ⁴	IV ²	I ⁺	V ²	
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.				III ³		IV ²	V ⁴	V ⁴	V ²						
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth						I ¹		V ⁴	V ⁴					V ⁵	
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert											V ⁵				
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.		I ⁺				I ⁺				II ²	V ²	V ⁴	V ²	IV ²	V ¹
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl					I ¹					I ⁺	I ⁺	IV ²	IV ⁵	V ²	
<i>Festuca rubra</i> L.				I ⁺	V ²							I ⁺			V ⁴
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.					III ²								I ⁺		V ⁴
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	IV ²	III ²	IV ²	II ¹	V ³	V ²	I ²		I ¹	IV ¹	V ¹	IV ²	IV ²	V ²	V ⁴
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	III ²	IV ²	II ²		III ²	III ¹	I ¹	III ¹	I ⁺	II ⁺		V ¹	IV ¹		V ⁵
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	V ²	II ⁺	III ⁺	I ⁺	IV ⁺	II ⁺	V ²	I ⁺	II ¹	IV ⁺	II ⁺	IV ²	III ⁺	IV ²	V ³
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	V ²	V ²	II ¹	III ⁺		V ³	IV ²	V ²	III ¹	V ²			V ²	IV ¹	III ⁺
<i>Trifolium medium</i> L.		I ¹	II ²	II ⁺	I ⁺		II ¹	V ³	IV ²		I ⁺			V ²	I ⁺
<i>Achillea millefolium</i> L.		I ¹	I ^R		V ²						II ¹	II ⁺	II ¹	II ⁺	V ⁴
<i>Carex pallescens</i> L.	I ⁺	I ⁺	I ⁺		I ⁺			I ⁺				I ⁺			V ³
<i>Rumex acetosa</i> L.	I ⁺				II ⁺			I ⁺				I ⁺	II ⁺		V ³
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski		I ²		V ²		III ²	V ³	II ⁺	III ³	IV ²	IV ⁺	V ²	II ⁺		
<i>Agrostis gigantea</i> Roth					V ³	II ²	I ¹	I ⁺		I ⁺	I ⁺				
<i>Rubus idaeus</i> L.				III ³		I ^R		I ²	I ²						
<i>Geranium pratense</i> L.										II ⁺	III ⁺	III ²	III ³	II ¹	
<i>Centaurea jacea</i> L.										I ⁺		I ⁺			V ³
<i>Ranunculus auricomus</i> L.											I ¹			I ⁺	V ³
<i>Rhinanthus minor</i> L.															V ³
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.															V ³
<i>Trifolium pratense</i> L.															V ³
<i>Trifolium repens</i> L.															V ⁴

Примечания. Серой заливкой выделены доминирующие виды. Римскими цифрами I–V даны классы константности (встречаемости): I – вид присутствует, менее чем в 20% описаний; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – в более 80% описаний. Арабскими цифрами в степени даны баллы обилия по шкале Браун–Бланке (Neshtayev, 2001). *архив – средние значения константности и обилия для 5 ПП (архивные данные за 1955–1960 гг.).

Notes. Dominating species are highlighted with gray filling. Roman numerals I–V: the classes of (frequency): I – the species is present in less than 20% relevés; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – over 80% relevés. Superscript Arabic numerals: points of abundance according to Braun–Blanquet's scale (Neshtayev, 2001). *archive – average values of the constancy and abundance for 5 sample plots (archive data of 1955–1960).

сутствии кошения и внесения удобрений). По сравнению с исходным состоянием сеяного луга за 10 лет более чем вдвое уменьшилось проективное покрытие дерновинных растений при разрастании корневищных (Makarevich, 1970). Наши исследования показывают, что за 60 лет доминирование в сообществах частично перешло от короткокорневищно-кистекорневых видов (*Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*) к длиннокорневищным (*Arrhenatherum elatius*, *Calamagrostis epigeios*, *Elytrigia repens*), что противоречит классической концепции смен на лугах В.Р. Вильямса (Wil'yams, 1922). Исследование изменений, произошедших на западноевропейских лугах, выведенных из хозяйственного использования (прекращение кошения и выпаса), также свидетельствует об увеличении в их составе видов, размножающихся с помощью корневищ и корневых отпрысков (Prévosto et al., 2011). Следует отметить, что среди современных доминантов присутствуют и короткокорневищно-кистекорневые растения. В части сообществ по-прежнему обильна лисохвост луговой, в нижней части катены доминирует таволга вязолистная.

Анализ спектра видов по строению корневых систем по классификации, приведенной в работе М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015), показал сходные тенденции. Доля короткокорневищных и кистекорневых форм осталась практически неизменной, число длиннокорневищных видов увеличилось более чем в два раза (табл. 4). Еще резче проявляется разница в количестве видов со стержневой корневой системой: их на лугах катены стало практически вдвое меньше, чем в 1950–1960-х гг. Уменьшилась и доля наземноползучих растений. Возможно, из-за ухудшения светового режима на фоне сильного задернения почвы выпали из состава травостоя *Veronica officinalis* L., *V. serpyllifolia* L., *Trifolium repens* L.

Однако в целом спектр биоморф исследуемого луга на НОС “Отрадное” по типам корневой системы достоверно не изменился ($p > 0.05$), изменения отмечаются лишь на уровне тенденций (рис. 2).

В отсутствие хозяйственного использования за последние 30 лет (период прекращения

Таблица 3. Изменчивость участия биоморф по типам корневой системы (число видов, шт.) в сложении луговой растительности (типы корневых систем приведены по системе И.Г. Серебрякова, 1962, 1964)

Table 3. Variability of the participation (number of species) of biomorphs (based on root system types) in the composition of meadow vegetation (types of root systems are given according to the system of I.G. Serebryakov, 1962, 1964)

Тип корневой системы Type of root system	“Шенниковский” луг “Shennikovsky” meadow				1-я стадия зарастания луга лесом First stage of overgrowing the meadow with forest		2-я стадия зарастания луга лесом Second stage of overgrowing the meadow with forest	
	1955—1960		2018—2021		2022			
	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)
Стержнекорневые, tr Taprooted, tr	13	21.3	9	13.2	14	23.3	13	18.6
Короткокорневищные, sr Short-rhizomatous, sr	7	11.5	4	5.9	5	8.3	7	10
Короткокорневищно-кистекорне- вые, srbr Short-rhizomatous-fibrous-rooted, srbr	20	32.8	24	35.3	18	30	23	32.9
Тонко-длиннокорневищные, tlr Thin-long-rhizomatous, tlr	16	26.2	29	42.7	20	33.4	23	32.9
Комбинированный тип, ct Combined type, ct	5	8.2	2	2.9	3	5	4	5.6
Bcero / Total	61	100	68	100	60	100	70	100

Таблица 4. Изменчивость участия биоморф по типам корневой системы (число видов, шт.) в сложении луговой растительности (типы корневых систем даны по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (2015))

Table 4. Variability of the participation (number of species) of biomorphs (based on root system types) in the composition of meadow vegetation (types of root systems are given according to M.Yu. Tikhodeeva and V.H. Lebedeva (2015))

Тип корневой системы Type of root system	“Шенниковский” луг “Shennikovsky” meadow				1-я стадия зарастания луга лесом First stage of overgrowing the meadow with forest	2-я стадия зарастания луга лесом Second stage of overgrowing the meadow with forest		
	1955–1960		2018–2021		2022			
	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)
Короткокорневищные Short-rhizomatous	14	23	13	19.1	13	21.7	16	22.9
Длиннокорневищные Long-rhizomatous	8	13.1	19	27.9	14	23.3	15	21.4
Стержнекорневые Taprooted	11	18	6	8.9	11	18.3	11	15.7
Стержнекистекорневые Tap-fibrous-rooted	3	4.9	4	5.9	3	5	2	2.9
Наземноползучие Ground creepers	6	9.9	2	2.9	2	3.3	4	5.7
Рыхлодерновинные Loose-cespitose	11	18	14	20.6	10	16.7	14	20
Плотнодерновинные Dense-cespitose	2	3.3	2	2.9	1	1.7	1	1.4
Кистекорневые Fibrous-rooted	3	4.9	4	5.9	2	3.3	3	4.3
Корневой полупаразит Root semi-parasite	1	1.6	0	0	1	1.7	1	1.4
Другие Other	2	3.3	4	5.9	3	5	3	4.3
Всего / Total	61	100	68	100	60	100	70	100

кошения) на луговой катене появились единичные особи древесных видов *Salix phylicifolia* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula pendula* Roth, *Pinus sylvestris* L., *Quercus robur* L., *Sorbus aucuparia* L., которые еще не сформировали на проанализированных участках древесный и кустарниковый ярусы.

Жизненная форма многих видов зависит также от строения зоны кущения, длины образующихся побегов и направления их роста (Wil'yams, 1922; Serebryakova, 1971). По этим признакам выделяют виды, образующие дернину. Дерновинные

растения распространены в целом ряде семейств однодольных и двудольных: Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae, изредка Asteraceae и др. (Shennikov, 1941). Соотношение видов, формирующих дернину — ключевой признак лугового фитоценоза (Rabotnov, 1984, 1985), — демонстрирует незначимое увеличение за период 60 лет. На сохранившихся участках “Шенниковского” луга доля дерновинных видов по классификации И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) возросла с 21.3 до 25% (соответственно, число видов увеличилось с 13 до 17). Аналогичная тенденция вы-

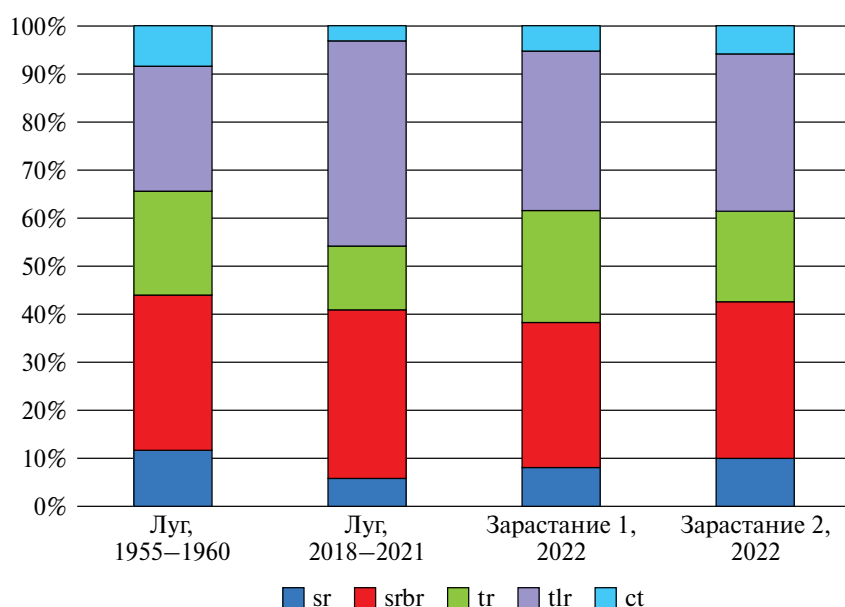


Рис. 2. Изменчивость участия биоморф по типам корневых систем в сложении луговой растительности: sr — короткокорневищные; srbr — короткокорневищно-кистекорневые; tr — стержнекорневые; tlr — тонко-длиннокорневищные; ct — комбинированный тип.

Fig. 2. Variability of the participation of biomorphs (based on root system types) in the composition of meadow vegetation: sr — short-rhizomatous; srbr — short-rhizomatous-fibrous-rooted; tr — taprooted; tlr — thin-long-rhizomatous; ct — combined type.

явлена и при анализе видов по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015) (см. табл. 4). Многие из выявленных изменений в соотношении биоморф можно объяснить более широким спектром сообществ, сформировавшихся за 60 лет под влиянием разнообразных эдафических факторов вдоль луговой катены (Sozinov et al., 2022). Если луга в 1950–1960-е гг. имели достаточно выровненный видовой состав, то сейчас на луговой катене сформировались сообщества широкого экологического диапазона от влажных до сухих лугов, в которых больше представлены виды семейств Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae, формирующие дернину.

Луга, зарастающие лесом (вариант 1 и вариант 2). В верхней части склона и на бровке (1–2 стадии зарастания луга лесом) образовался комплекс луговых фрагментов с сообществами, находящимися на различных стадиях зарастания березой и ольхой серой. Луговые ценозы, находящиеся на начальных стадиях зарастания деревьями и кустарниками, по спектру многолетних трав флористически ближе к луговой растительности 60-летней давности, чем к современным сообществам “Шенниковских” лугов (см. табл. 1). Здесь (в варианте 2) абсолютное число видов, относящихся

к жизненной форме многолетних летнезеленых трав, возросло по сравнению с описаниями лугов в 1960-х гг., но их доля в суммарном видовом богатстве незначительно снизилась. Сохранилось присутствие многолетних зимнезеленых трав (тогда как на “Шенниковском” лугу оно сократилось). Появились кустарнички (*Vaccinium myrtillus* L.) и кустарники (*Rubus idaeus* L.), а также возросла доля одно-двулетних летнезеленых трав как индикаторов нарушения дернины (на “Шенниковском” лугу их количество уменьшилось). Современные нарушения дернины на этих лугах являются не антропогенными, а зоогенными, вызванными, преимущественно, деятельностью кабанов.

На первых стадиях зарастания луговых сообществ спектр биоморф по типам корневых систем достоверно не изменился за 60 лет ($p > 0.05$), но при анализе по системе И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) отмечены тенденции к усилению роли тонко-длиннокорневищных видов на фоне более плавного, чем на луговой катене, снижения доли короткокорневищных, комбинированных и короткокорневищно-кистекорневых видов растений на первой стадии зарастания и стабилизации на второй стадии

(см. табл. 3). Число и доля стержнекорневых видов на лугах, зарастающих лесом, практически не изменились, однако, существенно меняется их состав. Из 13 видов со стержневой корневой системой архивного списка на современных лугах сохранились два: *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. и *Pimpinella saxifraga* L. Виды преимущественно лугового и опушечно-лугового ценопита (*Leontodon autumnalis* L., *Plantago lanceolata*, *Dianthus deltoides*, *Trifolium pratense* L.) замещаются опушечно-лесными и сорно-луговыми видами (*Cirsium arvense* (L.) Scop., *Galeopsis speciosa* Mill., *Melampyrum nemorosum* L. и др.). Среди последних и инвазивный вид — люпин многолистный.

Анализ видов по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015) подтверждает тенденцию увеличения числа длиннокорневищных форм при относительном сохранении позиций растений с прочими типами корневых систем (см. табл. 4). Слабо представленные на первой стадии зарастания наземноползучие виды появляются на второй стадии зарастания лугов лесом, но не достигают количества, отмеченного на лугу в 1950–1960-е гг.

На первых стадиях зарастания луга лесом участие дерновинных видов (преимущественно, злаков и осок) очень незначительно падает с 21.3% в архивном списке видов до 18% — в сообществах варианта 1 и не меняется (21.1%) — в сообществах варианта 2. При этом в спектре дерновинных видов лугов первых стадий восстановления лесной растительности доля плотнодерновинных злаков, осок и ситников слегка уменьшается (с 6.6% в архивном видовом списке до 3.3% в списке видов варианта 1 и 2.9% — в списке видов варианта 2). Схожие тенденции проявились при анализе видового состава по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015) (см. табл. 4).

В процессе зарастания лугов варианта 2 в сообществах устойчиво появляются единичные экземпляры подроста древесных видов: *Acer platanoides* L., *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Alnus incana*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea* L.

ВЫВОДЫ

Биоморфологический состав луговых сообществ на постагрикультурной стадии (20 лет с момента прекращения хозяйственного использования) практически не изменился. Отличия от

исходного состояния проявляются в виде тенденций усиления роли в ценозах многолетних летне-зеленых тонко-длиннокорневищных трав.

Начальные стадии зарастания луга лесом сопровождаются появлением кустарничков, кустарников и деревьев, снижением числа наземноползучих видов трав, а также, на первой стадии зарастания, повышением участия одно-двулетних летнезеленых трав.

Применение двух классификаций типов строения корневых систем травянистых растений показало их эффективность в биоморфологическом анализе фитоценозов и позволило подтвердить основные тенденции изменения состава и спектра биоморф видов лугов после прекращения сельскохозяйственного использования.

Многолетняя изменчивость луговой растительности НОС “Отрадное” (Ленинградская область) при хозяйственном использовании и при его отсутствии показала достаточно устойчивый спектр жизненных форм на фоне повышения видового богатства и изменчивости видового состава.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках плановой темы Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации”, № 121032500047-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Вуков] Быков Б.А. 1970. Введение в фитоценологию. Алма-Ата. 225 с.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.
- [Denisova] Денисова С.И. 1999. Полевая практика по экологии. Учеб. пособие. Минск. 120 с.
- [Egorova] Егорова В.Н. 2013. Пойменные луга Средней Оки: мониторинг, проблемы сохранения и восстановления биоразнообразия и генофонда. Научное издание. М. С. 412.
- Hammer Øyvind Harper, David A.T., Paul D. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — *Palaeontologia Electronica*. 4(1): art. 4: 9 p.
http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- [Ipatov, Mirin] Ипатов В.С., Мирин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: методические рекомендации. СПб. 71 с.
- [Makarevich] Макаревич В.Н. 1963. Влияние на луговой травостой способов его использования. — В кн.:

- Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М.; Л. С. 39–103.
- [Макаrevich] Макаrevич В.Н. 1970. Растительный покров. — В кн.: Луговой фитоценоз и его динамика в зависимости от различных мер воздействия. Л. С. 24–28.
- [Marakulina, Degteva] Маракулина С.Ю., Дегтева С.В. 2008. Ценофлоры суходольных лугов средней и южной тайги Кировской области. — Бот. журн. 93(6): 840–851.
- [Mirin et al.] Мирин Д.М., Русаков А.В., Симонова Ю.В. 2023. Связь растительности и почв на примере залежных земель Ярославской области. — Российская ботаника в меняющемся мире: Тезисы докладов XV Делегатского съезда РБО и конференции “Российская ботаника в меняющемся мире”, посвященной 300-летию РАН (г. Санкт-Петербург, 10–13 сентября 2023 года). СПб. С. 70–71.
- [Naumenko] Науменко Н.И. 2008. Флора и растительность южного Зауралья. Курган. 512 с.
- [Neshatayev] Нешатаев Ю.Н. 2001. О некоторых задачах и методах классификации растительности. — Растительность России. 1: 57–61.
- [Oleynikova] Олейникова Е.М. 2018. Оценка структурного разнообразия травянистых растений. — Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 27(2): 161–182.
<https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10027>
- [Parinova] Паринова Т.А. 2010. Флористический анализ лугов островной поймы низовий р. Северной Двины. — Вестник Казанского ГАУ. 3(17): 130–135.
- [Porova et al.] Попова А.А., Паринова Т.А., Наквасина Е.Н. 2019. Биоэкологический анализ фитоценозов в динамике самовосстановления постарогенных экосистем в пойме р. Северная Двина. — Вестник Оренбургского гос. педагогического ун-та. 1(29): 30–40.
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2019.29.4>
- [Pospelov, Pospelova] Пospelов И.Н., Пospelова Е.Б. 2001. Повторная инвентаризация флоры низовий р. Бакады (Яму-Неру, Таймыр) через 70 лет. — Бот. журн. 86(5): 13–29.
- Prévosto B., Kuiters L., Bernhardt-Römermann M., Dölle M., Schmidt W., Hoffmann M., Van Uytvanck J., Bohner A., Kreiner D., Stadler J., Klotz S., Brandl R., 2011. Impacts of Land Abandonment on Vegetation: Successional Pathways in European Habitats. — *Folia Geobotanica*. 46: 303–325.
<https://doi.org/10.1007/s12224-010-9096-z>
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1984. Луговедение. М. 320 с.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1985. Экология луговых трав. М. 175 с.
- [Rysin, Rysina] Рысин Л.П., Рысина Г.П. 1987. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М. 208 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. 378 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л. С. 146–205.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М. 360 с.
- [Shennikov] Шенников А.П. 1941. Луговедение. Л. 511 с.
- [Shennikov] Шенников А.П. 1963. Задачи лаборатории экспериментальной геоботаники Ботанического института Академии наук СССР. — В кн.: Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М.; Л. С. 6–11.
- [Shennikov, Makarevich] Шенников А.П., Макаrevич В.Н. 1963. Краткий очерк природной флоры и растительности территории научно-опытной станции “Отрадное”. — В кн.: Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М.; Л. С. 33–38.
- [Sozinov et al.] Созинов О.В., Щукина К.В., Корблев А.П., Кессель Д.С., Ликсакова Н.С., Пукинская М.Ю. 2022. Флуктуации эколого-ценотических характеристик растительности луговой катены (Карельский перешеек). — Бот. журн. 107(11): 43–58.
<http://doi.org/10.31857/S0006813622110060>
- [Svyazeva et al.] Связева О.А., Лукс Ю.А., Латманизова Т.М. 2011. Интродукционный питомник Ботанического института им. В.Л. Комарова на северо-востоке Карельского перешейка (Ленинградская область). СПб. 343 с.
- [Tikhodeeva, Lebedeva] Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х. 2015. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ): Учеб. пособие. СПб. 166 с.
- [Wil'yams] Вильямс В.Р. 1922. Естественнo-научные основы луговoдства, или луговoведение. Общee земледелие. Ч. 2. М. 298 с.
- [Zhmylev et al.] Жмылев П.Ю., Уланова Н.Г. Чердынченко О.В. 2021. Биоразнообразие флористического состава фитоценозов. Подходы и методы: Уч. пособие. М. 112 с.
- [Vereshchagin] Верещагин А.Г. 2007. Липиды в жизни растений. М. 78 с.
- Voitsekhovskaja O.V. 2019. Phytochromes and Other (Photo) Receptors of Information in Plants. — *Russ J Plant Physiol*. 66(3): 351–364.
<https://doi.org/10.1134/S1021443719030154>
- [Zholkevich] Жолкевич В.Н. 1968. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М. 206 с.

LONG-TERM CHANGES IN THE SPECTRUM OF PLANT LIFE FORMS OF MEADOW PHYTOCENOSES

O. V. Sozinov^{1,*}, K. V. Shchukina^{2,**}, D. S. Kessel², N. S. Liksakova²,
D. M. Mirin³, M. V. Neshataev², A. G. Khmarik²

¹Grodno State University named after Yanka Kupala
Dovator Lane, 3/1–143, Grodno, 230000, Republic of Belarus

²V.L. Komarov Botanical Institute of RAS
Professor Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

³St. Petersburg State University
Sredniy Ave. Vasilyevskiy Isl., 41/43, St. Petersburg, 199178, Russia

*e-mail: o.sozinov@grsu.by

**e-mail: schukina@binran.ru

On the territory of the Otradnoye research and experimental station (Leningrad Region, Russia), the changes in the species composition and spectrum of biotopes of meadow vegetation were studied which occurred over a 60-year postagrogenic period: from the termination of intensive meadow farming in 1955–1960 to 2018–2022. A relative stability of the spectrum of life forms along with a significant long-term species variability of communities over the considered time period is shown. After 60 years, in the last 20 of which the economic use of the preserved meadow areas was terminated, there has been an increase in the species richness of the communities due to an increase in the number of long-rhizomatous species. Turf grasses and sedges show a relative stability of participation.

The initial stages of overgrowing the meadow with forest are characterized by the appearance of dwarf shrubs, shrubs and trees. At the trend level, the dominance of perennial summergreen herbs has increased and the role of thin-long-rhizomatous plants has increased. At the first stage of overgrowing the meadows with forest vegetation, an increase in the participation of annual and perennial summergreen herbs was noted.

Keywords: meadow, vegetation dynamics, biotope, Otradnoye research station, Schennikovskiy meadow, life form, root system, species composition, Karelian Isthmus, Leningrad Region, ecological gradient, shrub invasion, plant invasions

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the research project of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Vegetation of European Russia and North Asia: diversity, dynamics, principles of organization”, No. 121032500047-1.

REFERENCES

- Bykov B.A. 1970. Vvedeniye v fitotsenologiyu [Introduction to Phytocenology]. Alma-Ata. 225 p. (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and adjacent states. St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Denisova S.I. 1999. Polevaya praktika po ekologii. Uchebnoye posobiye [Field practice in ecology. Study guide]. Minsk. 120 p. (In Russ.).
- Egorova V.N. 2013. Poymennyye luga Sredney Oki: monitoring, problemy sokhraneniya i vosstnovleniya bioraznoobraziya i genofonda. Nauchnoye izdaniye [Floodplain meadows of the Middle Oka: monitoring, problems of conservation and restoration of biodiversity and gene pool. Scientific publication]. Moscow. P. 412 (In Russ.).
- Hammer Øyvind Harper, David A.T., Paul D.Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — Palaeontologia Electronica. 4(1): art. 4: 9 p.
http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. Opisaniye fitotsenoza: metodicheskiye rekomendatsii [Description of phytocenosis: methodological recommendations]. St. Petersburg. 71 p. (In Russ.).
- Makarevich V.H. 1963. Vliyaniye na lugovoy travostoy sposobov ego ispol'zovaniya [Influence of the ways of its use on meadow grass]. — In: Kompleksnyye eksperimental'nyye geobotanicheskiye issledovaniya [Comprehensive experimental geobotanical studies]. Moscow; Leningrad. P. 39–103 (In Russ.).
- Makarevich V.H. 1970. Rastitel'nyy pokrov [Vegetation cover]. — In: Lugovoy fitotsenoz I ego dinamika v zavisimosti ot razlichnykh mer vozdeystviya [Meadow phytocenosis I and its dynamics depending on various measures of influence]. Moscow; Leningrad. P. 104–110 (In Russ.).

- cenosis and its dynamics depending on various measures of influence]. Leningrad. P. 24–28 (In Russ.).
- Marakulina S.Yu., Degteva S.V. 2008. Cenofloras of dry meadows of the middle and southern taiga of the Kirov region. — *Bot. Zhurn.* 93(6): 840–851 (In Russ.).
- Mirin D.M., Rusakov A.V., Simonova Yu.V. 2023. The relationship of vegetation and soils on the example of fallow lands of the Yaroslavl region. — *Materialy nauchnoy konferentsii “Rossiyskaya botanika v menyayushchemsya mire”* [Materials of the scientific conference “Russian Botany in a changing world”], 10–12 September 2023. St. Petersburg. P. 70–71 (In Russ.).
- Naumenko N.I. 2008. Flora i rastitel’nost’ yuzhnogo Zaural’ya [Flora and vegetation of the southern Trans-Urals]. Kurgan. 512 p. (In Russ.).
- Neshatayev Yu.N. 2001. On some goals and methods of vegetation classification. — *Vegetation of Russia*. 1: 57–61 (In Russ.).
- Oleynikova Ye.M. 2018. Otsenka strukturnogo raznobraziya travyanistyykh rasteniy [Assessment of the structural diversity of herbaceous plants]. — *Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology*. 27(2): 161–182 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10027>
- Parinova T.A. 2010. Floristicheskiy analiz lugov ostrovnogo poymy nizoviy reki Severnoy Dviny [Floristic analysis of meadows of the island floodplain of the lower reaches of the Northern Dvina River]. — *Bulletin of the Kazan State Agrarian University*. 3(17): 130–135 (In Russ.).
- Popova A.A., Parinova T.A., Nakvasina Ye.N. 2019. Bioekologicheskiy analiz fitotsenozov v dinamike samovosstanovleniya postagrogennykh ekosistem v poyme reki Sebernaya Dvina [Bioecological analysis of phytocenoses in the dynamics of self-healing of postagrogenic ecosystems in the floodplain of the Severnaya Dvina River]. — *Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University*. 1(29): 30–40 (In Russ.).
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2019.29.4>
- Pospelov I.N., Pospelova Ye.B. 2001. A new revision of Bikada (Yamu-Neru) River vascular flora after 70 years. — *Bot. Zhurn.* 86(5): 13–29 (In Russ.).
- Prévosto B., Kuiters L., Bernhardt-Römermann M., Dölle M., Schmidt W., Hoffmann M., Van Uytvanck J., Bohner A., Kreiner D., Stadler J., Klotz S., Brandl R. 2011. Impacts of Land Abandonment on Vegetation: Successional Pathways in European Habitats. — *Folia Geobotanica*. 46: 303–325.
<https://doi.org/10.1007/s12224-010-9096-z>
- Rabotnov T.A. 1984. *Lugovedenie* [Meadow science]. Moscow. 320 p. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1985. *Ekologia lugovykh trav* [Ecology of meadow grasses]. Moscow. 175 p. (In Russ.).
- Rysin L.P., Rysina G.P. 1987. Morfostruktura podzemnykh organov lesnykh travyanistyykh rasteniy [Morphostructure of underground organs of forest herbaceous plants]. Moscow. 208 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynykh* [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1964. *Zhiznennyye formy vysshikh rasteniy i ikh izuchenie* [Life forms of higher plants and their study]. — In: *Field Geobotany*, Vol. 3. Moscow, Leningrad. P. 146–205 (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1971. *Morfogenez pobegov i evolutsiya zhiznennykh form zlakov* [Morphogenesis of shoots and evolution of life forms of cereals]. Moscow. 360 p. [In Russ.].
- Shennikov A.P. 1941. *Lugovedenie* [Meadow studies]. Leningrad. 511 p. [In Russ.].
- Shennikov A.P. 1963. *Zadachi laboratorii eksperimental’noy geobotaniki Botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR* [Tasks of the Laboratory of Experimental Geobotany of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences]. — In: *Kompleksnyye eksperimental’nye geobotanicheskie issledovaniya* [Comprehensive experimental geobotanical studies]. Moscow; Leningrad. P. 6–11 (In Russ.).
- Shennikov A.P., Makarevich V.N. 1963. *Kratkiy ocherk prirodnoy flory i rastitel’nosti territorii nauchno-opytной stanitsy “Otradnoye”* [A brief outline of the natural flora and vegetation of the territory of the Otradnoye Research and Experimental Station]. — In: *Kompleksnyye eksperimental’nye geobotanicheskie issledovaniya* [Comprehensive experimental geobotanical studies]. Moscow; Leningrad. P. 33–38 (In Russ.).
- Sozinov O.V., Shchukina K.V., Korabev A.P., Kessel D.S., Likakova N.S., Pukinskaya M.Yu. 2022. Changes in ecological and coenotic characteristics of meadow vegetation on the slope of a lake terrace (Karelian Isthmus). — *Bot. Zhurn.* 107(11): 43–58 (In Russ.).
<http://doi.org/10.31857/S0006813622110060>
- Svyazeva O.A., Luks Yu.A., Latmanizova T.M. 2011. *Introduktsionnyy pitomnik Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova na severo-vostoke Karel’skogo peresheyka (Leningradskaya oblast’)* [Introduction nursery of the V.L. Komarov Botanical Institute in the north-east of the Karelian Isthmus (Leningrad region)]. St. Petersburg. 343 p. (In Russ.).
- Tikhodeeva M.Yu., Lebedeva V.Kh. 2015. *Prakticheskaya geobotanika (analiz sostava pastitel’nykh soobshchestv): uchebnoe posobie*. [Practical geobotany (analysis of the composition of plant communities): study guide]. Saint-Petersburg. 166 p. (In Russ.).
- Wil’ams V.R. 1922. *Estestvenno-nauchnye osnovy lugovodstva, ili lugovedenie* [The natural science foundations of meadow farming, or meadow science. General agriculture. Part 2]. Moscow. 298 p. (In Russ.).
- Zhmylev P.Yu., Ulanova N.G., Cherednichenko O.V. 2021. *Bioraznoolazhie floristicheskogo sostava fitotsenozov. Podkhody i metody: Uchebnoe posobie* [Biodiversity of the floral composition of phytocenoses. Approaches and methods: textbook]. Moscow. 112 p. (In Russ.).