

551.4
N 240

ЭКОЛОГИЯ РЕЛИКТОВЫХ ЛАНДШАФТОВ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

*Под редакцией заслуженного деятеля науки России,
профессора Ф. Н. Милькова*

0575576

Издательство
Воронежского университета
1994

00

дубрава у городища Ростиславль с терном колючим и сви-
диной кроваво-красной в Озерском районе Московской об-
ласти и др.

По-видимому, сюда следует отнести и степные сообще-
ства по р. Пахре у с. Зеленая Слобода и у Боровского Кур-
гана в окрестностях Москвы, которые В. С. Говорухин
(1959) считал «фрагментами древней лесостепи последни-
ковых термических максимумов».

ИССОПНИКИ И «СНИЖЕННЫЕ АЛЬПЫ» СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Специфические микроклиматические и почвенные усло-
вия мелов в сочетании со сложным историческим прошлым
территории привели к формированию своеобразных расти-
тельных сообществ «сниженных альп», отличающихся от
плакорной растительности особым флористическим соста-
вом, возрастом, характером фитоценотической структуры и
динамикой формирования. Эти своеобразные кальцефитно-
петрофитные луговые степи, преимущественно разнотравно-
осоковые и разнотравно-злаково-осоковые с участием ряда
кальцефитно-петрофильных и частично ореофильных видов
лугово-степного разнотравья, широко распространены в По-
долии и в среднерусской лесостепи, где располагаются на
слаборазвитом щебнистом черноземе, обычно в сочетании с
тимьянниками и тимьянниковыми степями на обнажениях
известняка и мела и образуют с ними взаимопереходы.

С. В. Голицын (1965) отмечал, что эти сообщества —
совокупность разновозрастных реликтов: доледниковых, лед-
никовых и голоценовых (см. главу: «Краткий очерк исто-
рии взглядов на реликты в ландшафтах среднерусской лесо-
степи»). Придерживаясь этой точки зрения, ниже излагают-
ся современная география и структура этих реликтовых со-
обществ.

В пределах среднерусской лесостепи четко различаются
два варианта кальцефитных луговых степей: южный мело-
вой и северный известняковый (Виноградов, Голицын, 1954;
Голицын, 1965) или Верхнеоскольско-Донской и Верхне-

донской (Лавренко, 1980), которые характеризуются флористическим своеобразием. Северный известняковый район располагается по долинам Дона и Быстрой Сосны, а южный меловой район охватывает территории, расположенные в верховьях рек Северского Донца, Оскола, Айдара и в бассейне Дона с его правыми притоками, т. е. восточную часть Курской, почти весь запад и юго-запад Воронежской, большую часть Белгородской (к востоку от г. Белгорода), северо-восток Харьковской и северо-запад Луганской областей.

На территории Воронежской области в районе Донского Белогорья происходит стык «сниженных алы» с сообществами «иссоповой флоры» (Виноградов, Голыцын, Дорониц, 1960). На меловом коренном склоне долины Дона от с. Гремячье до устья р. Потудань «сниженные алы» отсутствуют. Причина этого, вероятно, кроется в бывшей значительной облесенности крутых долинных склонов Дона, о чем свидетельствуют остатки нагорных дубрав и наличие на обнажениях мела типичных лесных растений. Флористически богатые участки кальцефитных луговых степей подымаются до правобережья Дона только южнее г. Лиски, особенно на стыке Тихой Сосны с Доном.

Типичные «сниженные алы» — это сомкнутые сообщества со стопроцентным покрытием и густым моховым подседом, произрастающие на задернованных склонах, покрытых слоем черносема, подстилаемого мелом. Такие сообщества характерны для северной части мелового барьерта кальцефитных луговых степей. Южнее, в том числе на территории Воронежской области, все большее значение приобретают разреженные сообщества. Такие сообщества, расположенные на слабоэрозированных известняковых почвах, терригенного типа, обычны во периферии района размещения «сниженных алы».

Анализ многочисленных описаний, сделанных нами на мелах и известняках среднерусской лесостепи, позволяет различать три категории объединения растений: открытые группировки, серийные и климаксовые сообщества. Для форм совместного произрастания растений, которые представлены в виде разобщенных консорциев, не объединенных между собой фитоценоотическими связями, мы сохраняем предложенный В. Д. Александровой (1981, 1983) термин «открытые группировки». Открытые группировки либо представляют собой кратковременные образования пиничальных

стадий, либо наблюдаются в крайних эдафических условиях — подвижные осыпи, обнажения коренных пород. По характеру приуроченности к субстрату открытые группировки были объединены в три варианта (Семенова-Тян-Шанская, 1954; Абрамова, 1973):

- 1) на плотном и рыхлом мелу, полностью лишенном мелкоземистых частиц и гумуса;
- 2) на рыхлом мелу с началом накопления гумуса и мелкозема;
- 3) на меловых намывах у подножий склонов и шлейфах наноса.

В результате проведенной классификации фитохоры, представляющие собой открытые группировки, были объединены в 30 типов. Для их обозначения термин «ассоциация» и др., применяемые при классификации фитоценозов, не пригоден вследствие отсутствия «ассоциированности». Вслед за В. Д. Александровой (1981, 1983) мы использовали для обозначения единицы, объединяющей сходные открытые группировки, выражение «тип открытой группировки», или термин «комитация».

Из 30 выделенных комитаций на территории среднерусской лесостепи 3 имеют малое распространение и состоят из 1—2 группировок. В остальных 27 комитациях можно выделить группировки, отличающиеся по составу содоминантных и сопутствующих видов, но общих по доминантным видам. Комитации образуют экологические ряды, связанные с увеличением содержания мелкозема и уменьшением щебнистости субстрата. На рыхлом мелу с мелкоземистыми слабо-развитыми почвами черноземного типа они сменяются вполне развитыми серийными сообществами, в сложении которых значительная роль принадлежит злакам и разнотравью. Особенностью большей части этих серийных сообществ является то, что при выработавшемся составе эдификаторов и соэдификаторов, сформировавшейся ярусной и синузальной структуре они не обладают устойчивостью, так как наличие иной, чем в климаксовых сообществах, жизненной формы, неопределенность состава второстепенных компонентов и неустойчивость местообитаний, связанная с наличием свободных экологических ниш и процессами денудации и эрозии, определяют динамичность этих сообществ.

Основная часть серийных сообществ относится к длительно существующим, не уступающим, по-видимому, по времени своего существования климаксовым сообществам,

так как их наличие постоянно поддерживается процессами эрозии.

Характерной особенностью растительности меловых обнажений является комплексность, которую можно назвать петролитогенной (Карамышева, 1961). Понятие «петролитогенная комплексность» относится нами к таким явлениям неоднородности растительного покрова, которые вызываются неодинаковой глубиной залегания плиты коренной породы и мощностью мелкозема. На различных участках одного и того же склона действие эрозии проявляется по-разному: на одних участках происходит снос мелкозема и все время обнажается коренная порода, на других (в депрессиях склона) — этот мелкозем откладывается. Поэтому даже на небольших склонах в связи с различной степенью почвообразовательного процесса возникают крайне разнообразные, хаотически чередующиеся местообитания и создаются условия для неоднородности растительного покрова. В связи с непрерывным действием эрозии соотношение площадей между отдельными пятнами постоянно меняется и создается подвижный петролитогенный комплекс.

Группировки на плотном и рыхлом мелу с неразвитыми почвами включают в себя 11 комитаций, в том числе и ископники. Приведем их краткую характеристику.

Сообщества *Artemisia salsoloides* являются серийными группировками первичных сукцессий, они сменяют открытые группировки меловых эндемиков. При усилении процессов эрозии группировки полыни солянковидной сменяются группировками иссопа мелового, реже — норичника мелового или качима высочайшего. Они приурочены к склонам западных, южных и восточных экспозиций и располагаются чаще в основании меловых холмов (микророзона С). В этой полосе денудация несколько ослабляется и, очевидно, устанавливается некоторое подвижное равновесие между приходом и сносом делювия. У подножия склонов (микророзона Д) поступления делювия начинают преобладать над сносом, и группировки полыни солянковидной сменяются группировками подорожника солончакового и полыни меловой. В микророзоне В эти сообщества отсутствуют, здесь располагаются открытые группировки меловых эндемиков (норичник меловой, левкой пахучий, полынь беловойлочная и др.). Нередко экотопы полыни солянковидной располагаются на выровненных площадках вершин пологих мергелистых склонов, предваряя на склоне открытые группировки меловых эндемиков.

Наиболее обычны сообщества полыни солянковидной для правобережья Дона, Белой и Богучарки, реже они встречаются в Верхнемамонском, Россошанском и Подгоренском районах.

Общее проективное покрытие в среднем 30—35%, проективное покрытие полыни солянковидной — от 5 до 45%. В пределах комитации можно выделить 13 группировок, отличающихся по составу содоминантных видов. Группировки, в которых содоминантами являются иссоп меловой, качим высочайший, льнянка меловая, характеризуются низким проективным покрытием (5—20%) и приурочены к плотному мелу.

В надземной части группировки разрежены, в подземной, как правило, сомкнуты: корни полыни солянковидной и других видов перекрывают друг друга, особенно это относится к поверхностному слою (25—30 см), где ветвится основная масса корней. Такие участки микросообществ прерываются выходами чистого мела. Большая часть видов, входящих в эти сообщества, отличается небольшими отметками обилия (sol.) и малой степенью постоянства. Подавляющее число видов, входящих в состав солянковидных полынных, являются облигатными и факультативными кальцефитами. Пестрота видового состава свидетельствует о том, что эти сообщества — не закономерно сложившиеся группировки и в известной степени должны быть отнесены к случайным зарослевым группировкам. Эта стадия становления растительного покрова соответствует семиагрегации. В пределах этой комитации зарегистрировано 85 видов (в среднем на 1 м² 13 видов).

Комитация иссопника мелового может располагаться на любых обнажениях мела, лишенных гумуса и мелкозема, как на старых коренных, так и на молодых эрозионных, антропогенного происхождения, участках. На крутых склонах иссопники приурочены к микроразностям В и С, на пологих — только к микроразности В, где наиболее сильны эрозионные процессы.

Иссоп меловой — основной пионер зарастания рыхлых меловых обнажений, при усилении процесса накопления гумуса и мелкозема иссопники сменяются меловочабрецовниками. Сообщества иссопа мелового широко распространены на мелах к югу от линии г. Острогожск — г. Лиски — с. Шестаково — г. Бутурлиновка — с. Воробьевка, но особенно характерны иссопники для самых южных районов.

Довольно часто на значительных площадях иссоп меловой является единственным доминантом. Тем не менее были выделены 14 группировок, отличающихся по составу доминантов, что связано с географическим положением и экологическими условиями. На плотных обнажениях мела ими являются льнянка меловая, левкой пахучий, качим высочайший, бедренец известколюбивый, норичник меловой, полынь беловойлочная; на рыхлом мелу — головчатка уральская, овсяница меловая, копеечники меловой и украинский, астрагал рогоплодный, оносма простейшая, тимьян меловой. Проективное покрытие в среднем 20—25%, доминанта — 15—20%. В пределах комитации широко распространены не только семиагрегации, но и агрегации.

Иссопники наиболее богаты в видовом отношении среди комитаций этой группы. Всего зарегистрировано 115 видов. Видовой состав иссопников сформирован в основном кальцефитами, остальные эколого-ценотические группы представлены незначительным числом видов. Среднее число видов на 1 м² — 11 (от 4 до 24).

Группировки льнянки меловой размещаются на плотных коренных мелах, реже — на меловом щебне подвижных осыпей южных экспозиций. При усилении струйчатого размыва меловольновники сменяются иссопниками или меловоноричниками. При демулационных процессах в массе появляется чабрец меловой. Группировки с доминирующей ролью льнянки меловой встречаются по долинам Дона, Белой, Толучеевки на незначительных площадях. Льнянка меловая плохо переносит совместное существование с другими видами, особенно сильно разрастающимися (полыни, чабрец и др.), поэтому образует только агрегации. Проективное покрытие низкое и колеблется от 10 до 20%, на долю доминанта приходится 5—15%. Флористический состав бедный — 34 вида. Среднее число видов на 1 м² — 6 (от 3 до 12).

Группировки полыни беловойлочной приурочены к коренным обнажениям мела (микрозона В), где имеется незначительное количество подвижных мелкоземистых частиц. Е. М. Лавренко (1940) считает ее типичным эрозиофилом. Комитация полыни беловойлочной является пионером на обнажениях мела с плотной поверхностью, плохо переносит вытаптывание и совместное произрастание с другими видами. На коренных обнажениях мела отдельные экземпляры полыни отстоят друг от друга на значительном расстоянии. Между ее подушками изредка встречаются иссоп меловой,

бедренец известколюбивый, оносма простейшая, овсяница меловая, лен украинский, тонконог Талиева и др. При усилении процессов гумусонакопления и массового разрастания чабреца полынь беловойлочная быстро погибает. При усилении струйчатого размыва полынь уступает место иссопу.

Группировки полыни беловойлочной встречаются на мелах к югу от линии г. Острогжск — г. Лиски — с. Шестаково — г. Бутурлиновка — с. Воробьевка на значительных площадях. Изучение подземных органов полыни беловойлочной показало, что разрозненные, далеко отстоящие друг от друга подушки своими подземными органами нередко смыкаются, образуя фрагменты микросообществ. Такая стадия становления растительного покрова соответствует семи-агрегациям. Проективное покрытие в среднем 25%, на долю доминанта приходится от 10 до 25%. В пределах комитации отмечено 66 видов. Среднее число видов на 1 м² — 11.

Комитация *Hedysarum cretaceum* имеет ограниченное распространение на территории среднерусской лесостепи. Она расположена только по правобережьям Толучеевки и Меловатки (вблизи их слияния) в Калачеевском районе и приурочена к крутым склонам южных экспозиций (микроразона В, реже С) с плотным меловым субстратом, реже покрытым меловым щебнем. Копеечник меловой не только успешно способствует задержанию склонов, но и не снижает при этом покрытия, поэтому меловокопеечники могут проходить как серийные группировки (от группировок на плотных мелах до группировок на рыхлом мелу с началом накопления гумуса и мелкозема). При этом исчезают такие виды, как иссоп меловой, норичник меловой, смолевка меловая, дрок донской, и появляются чабрец меловой, оносма простейшая, дубровник беловойлочный и злаки. Всего в пределах комитации нами зарегистрировано 52 вида. Общее проективное покрытие в среднем 30—35%, на долю доминанта приходится 20—25%, число видов на 1 м² — 14 (от 6 до 28).

Норичник меловой довольно обычен на юге Лискинского и в более южных районах, но выступает в роли доминанта сравнительно редко. Меловоноричники могут произрастать только на подвижных осыпях молодых эрозионных обнажений, стенках меловых оврагов. Так же, как и иссоп меловой, он является пионером зарастания рыхлых меловых обнажений и предпочитает южные, хорошо прогреваемые, крутые склоны (микроразона В).

Нами были выделены следующие группировки, отличающиеся по составу содоминантных видов: норичник меловой — иссоп меловой; норичник меловой — бедренец известколюбивый; норичник меловой — чабрец меловой. Последняя группировка свидетельствует о начале следующего этапа процесса зарастания.

Комитация представлена, как правило, агрегациями, реже встречаются семиагрегации. Всего в пределах комитации зарегистрировано 67 видов, большинство из них — облигатные кальцефиты. Проективное покрытие — 10—15% (от 5 до 25%), норичника мелового — 5—15%, видовое обилие — 7 (от 3 до 15).

Группировки левкоя пахучего располагаются только на старых обнажениях коренного мела на «лбах» склонов (микророзона В) и встречаются в основном на юге Лискинского района, занимая незначительные площади. Как и все эрозофилы, левкой пахучий является одним из пионеров зарастания плотных мелов и не выносит совместного произрастания с другими сильно разрастающимися видами. Общее проективное покрытие в среднем 15—20% (от 5 до 25%), левкоя пахучего — 5—20%, видовое обилие — 9 (от 3 до 17). В группировке отмечено 49 видов.

Группировки бедренца известколюбивого отличаются широкой амплитудой условий существования. Они встречаются на подвижных осыпях, коренных обнажениях плотного мела, шлейфах и конусах выноса, предпочитая склоны южной, юго-западной и юго-восточной экспозиции крутизной 10—50°. Характерны почти для всех меловых районов среднерусской лесостепи, где занимают значительные площади, уступая только иссопникам, чабрецовникам и высококачимникам. На территории региона бедренец является основным пионером зарастания не только рыхлых, но и плотных обнажений мела, так как он хорошо выносит уплотнение мелового субстрата, произрастая совместно с чабрецом меловым. В южных степных районах группировки из бедренца характерны для промежуточной стадии между инициальными группировками меловых эндемов (иссопа, норичника, полыни) и последующими стадиями образования мелово-чабрецовников и тимьянниковых степей. Постоянными субдоминантами бедренца, в зависимости от экотопов, являются иссоп меловой, норичник меловой (на подвижных осыпях); левкой пахучий, льнянка меловая (на плотном мелу); качим высочайший, дубровник беловойлочный, оносма простейшая

(смесь щебенки с мелкоземом); типчак (на зарастающих участках). В пределах комитации выделяются агрегации и семиагрегации. Общее проективное покрытие сильно колеблется: от 5 до 55%, видовое обилие — 15 (от 10 до 28). Флористический состав комитации довольно богатый — 169 видов и включает представителей различных эколого-ценотических групп.

Группировки из качима высочайшего размещаются на рыхлых обнажениях мела юго-западной, юго-восточной и южной экспозиции в микроразонах В и С. Они широко распространены во всех районах с выходами мела, но особенно характерны для северо-западных районов Воронежской области, где занимают значительные площади. Качим образует промежуточную стадию в процессе зарастания меловых склонов между инициальными группировками меловых эндемиков и меловочабрецовниками с сопутствующими им злаками и разнотравьем. Другими субдоминантами качима являются: иссоп меловой, солнццвет монетолистный, оносма простейшая. Группировки качима проходят как серийные от группировок на голых обнажениях мела до группировок на мелах со значительным количеством гумуса и мелкозема, причем состав субдоминантов меняется. Качим хорошо произрастает и на вполне развитых почвах, где входит в состав ассоциаций кальцефильно-петрофильного разнотравья. Проективное покрытие колеблется от 10 до 55%, видовое обилие — 14 (от 6 до 28). Флористический состав комитации богатый — 182 вида.

Комитация *Hedysarum ussuriense* встречается только по правобережью рек Овчинная и Белая. Группировки располагаются на меловых склонах разных экспозиций в микроразонах В и С как на твердом меле, так и на меловом рухляке. Содоминантами копеечника украинского являются: полынь солянковидная, тимьян меловой, головчатка уральская, иссоп меловой. Среднее проективное покрытие — 35% (от 5% на южных склонах до 45 — на западных), среднее число видов на 1 м² — 11 (от 6 до 15). Всего в пределах комитации отмечено 67 видов.

Группировки овсяницы меловой приурочены к рыхлым обнажениям мела без признаков накопления гумуса. Наиболее частыми их местообитаниями являются микроразоны В и С северо-восточных склонов, покрытых меловым рухляком (крутизна 25—30°). Мелоовсянники имеют незначительное распространение, так как овсяница меловая довольно

редко выступает в роли доминанта. Встречаются в районах на незначительных площадях. Содоминанты — полынь беловойлочная, иссоп меловой и др. Проективное покрытие — 30% (от 15 до 45), видовое обилие — 16 (от 8 до 28). Всего отмечено 86 видов.

Таким образом, всего выделено 11 типов открытых группировок на плотном и рыхлом мелу с неразвитыми почвами. В территориальном отношении наиболее распространенными среди комитаций этой группы являются иссопники.

На мелах с началом накопления гумуса и мелкозема выделено 11 типов открытых группировок. Самое широкое распространение среди комитации этой группы имеют меловочабрецовники, остальные типы открытых группировок занимают незначительные площади. К комитациям этой группы относятся группировки с доминирующей ролью астрагала белостебельного, оносмы простейшей, дубровника беловойлочного (все районы, довольно часто), эфедры двуколосковой (Лискинский, Павловский и др.), чабреца двуформенного, астрагала рогоплодного (Россошанский, Кантемировский районы), копеечника крупноцветкового (Бобровский район). На сильно сбитых участках появляются группировки молочая Сегье и шалфея поникшего.

В среднерусской лесостепи меловочабрецовники располагаются на сравнительно хорошо сохранившихся склонах, на рыхлом мелу с довольно значительной примесью гумуса и мелкозема. Они образуют взаимопереходы с низкоосоковыми, проломниковыми и овсецовыми степями и флористически сходны с ними. Вместе с чабрецом меловым тут растут шлемник приземистый, шиверския подольская, минуардия щетинковая, клаусия солнцелюбивая и др. Проективное покрытие меловочабрецовников в среднем 30—35% (от 15 до 45). Видовое обилие — 17 (от 8 до 27). Флористический состав насчитывает 282 вида.

Проведенные нами наблюдения за динамикой растительного покрова иссопников и «сниженных альп» среднерусской лесостепи показали, что при соблюдении некоторых общих закономерностей, установленных ранее для меловых и известняковых обнажений других регионов (Семенова-Тян-Шанская, 1954; Матяшенко, 1975; Володина, 1979), сукцессионные смены в регионе исследования проявляют своеобразные черты, что связано с географическим положением территории, характером субстрата, а также своеобразным флористическим составом. Процесс формирования расти-

тельности на каменистых, в том числе и меловых, местообитаниях отличается некоторыми существенными чертами, позволяющими отнести ее к первичным сукцессиям (primary succession), которые заключаются в последовательной смене растительных сообществ на первично-обнаженных субстратах (Clements, 1963). По существу, к первичным сукцессиям нужно относить все те смены, которые протекают на незатронутых биогенными процессами поверхностях, независимо от того, первично или вторично создались эти поверхности. В тех местах, где почвенный и растительный покров уничтожены процессами эрозии полностью, восстановление растительности идет по тому же типу, что и на первично-обнаженном субстрате (Карамышева, 1963).

Большая продолжительность первичных сукцессий определяется тем, что они начинаются на субстратах, не затронутых биогенными процессами. Поэтому одновременно с формированием фитоценоза происходит и создание его среды: коренное преобразование первичного субстрата как под влиянием самой растительности, так и под влиянием внешних факторов. Поэтому ведущими процессами будут эндоэкогенез и сингенез.

Первичные сукцессии на каменистых местообитаниях заключаются в последовательной смене примитивных несформировавшихся группировок (комитаций) более устойчивыми сложившимися сообществами и заканчиваются созданием таких сообществ, которые наиболее полно отражают черты почвенно-климатических условий данной зоны. Заключительное сообщество первичных сукцессий на меловых обнажениях можно рассматривать как эдафический климакс (Одум, 1959), так как расположение их на склонах создает недостаточную устойчивость местообитаний, которые подвергаются эрозии; кроме того, они связаны с почвами, хотя и зонального типа, в то же время маломощными и слабо развитыми. Термин «климакс» мы используем как синоним зонального типа растительности, принятого в отечественной геоботанической литературе.

На основании наблюдений растений «сниженных альп» нами были выделены формации класса формаций петрофильного варианта луговых степей: низкоосоковые степи, пустынноовсецовые и проломниковые степи. В территориальном отношении они занимают около 15% всей площади меловых обнажений. Наиболее типичными местообитаниями этих сообществ являются вершины пологих холмов с бо-

лее или менее развитым почвенным покровом, подстилаемым мелом на глубину уже 10—15 см. В ландшафтном отношении особый интерес представляют меловые останцы или полуостанцы правильной округлой формы, которые располагаются на склонах речных долин или балок. К ним особенно часто приурочены низкоосоковые или проломниковые степи. Нередко они располагаются также в истоках крупных балок, т. е. почти у самых водоразделов.

Среди формаций кальцефитных луговых степей ведущее место в территориальном отношении принадлежит низкоосочникам. Эта формация включает три класса ассоциаций: злаковые низкоосочники, разнотравные низкоосочники и полукустарничковые низкоосочники.

Злаковые низкоосочники представлены в основном ковыльными, типчаковыми и овсецовыми низкоосочниками. Они слагаются из 2—3 ярусов. Общее проективное покрытие составляет в среднем 70—75%. Среднее число видов на 1 м² — 23. Типчаковые низкоосочники характерны для сильно выпасаемых участков.

Проективное покрытие в разнотравных низкоосочниках несколько выше, чем в злаковых, и составляет в среднем 75—80%. Среднее число видов на 1 м² — 33, на хорошо сохранившихся участках достигает 40—42 видов.

Полукустарничковые низкоосочники занимают промежуточное положение между тимьянниками и разнотравно-низкоосоковыми и злаково-низкоосоковыми степями. Они приурочены, как правило, к южным склонам крутизной 30—40°. При усилении почвенной дигрессии они сменяются тимьянниками. Проективное покрытие ниже, чем в других низкоосочниках, и составляет в среднем 60—65%. Среднее число видов на 1 м² — 19.

Проломниковые степи встречаются на правобережье Дона (от ст. Копанище до с. Костомарово), на Потудани, Ведуге, Девике с притоками, Тихой Сосне и Черной Калитве (до с. Ольховатка). Они располагаются по бровкам северных, северо-западных и северо-восточных склонов. Хорошо различаются 4 класса ассоциаций: злаково-проломниковые, низкоосоково-проломниковые, разнотравно-проломниковые и полукустарничково-проломниковые степи. Среднее проективное покрытие этих ассоциаций 70—75%, число видов на 1 м² — 27.

Пустынноовсецовые степи имеют ограниченное распространение в бассейнах Дона, Скупой Потудани, Ольшанке,

Потудани и др. Они располагаются на южных склонах со слаборазвитыми почвами черноземного типа. Проективное покрытие в среднем 70—75%, число видов на 1 м² — 29.

Из перечисленных сообществ наименее требовательны к почвенным условиям полукустарничковые ценозы. Во флористическом отношении они близки к тимьянникам и при усилении эрозии почв сменяются последними.

В результате обработки материалов полевых исследований выяснилось, что эколого-генетические ряды фитоценозов на меловых обнажениях среднерусской лесостепи соответствуют сукцессионным рядам. Поскольку в эколого-генетическом ряду фитоценозы располагаются в пространстве в той последовательности, в которой сменяют друг друга во времени, то эколого-генетический ряд в сущности сукцессионный ряд, развернутый в пространстве.

По мере выколаживания склонов и накопления гумуса и мелкозема происходит продвижение серийных сообществ вверх по склону.

Процесс формирования иссопников и «сниженных альп» среднерусской лесостепи характеризуется 4 основными стадиями.

1. Стадия инициальных группировок эрозиофилов. Пионерные группировки формируются на первичных обнажениях «лбов», для которых характерен сильный плоскостной смыв и интенсивный струйчатый размыв. Для чистого мела Е. М. Лавренко (1940) выделил особую экологическую группу растений-эрозиофилов, которые избегают участков с сомкнутым растительным покровом и энергично размножаются семенным или вегетативным путем. На коренных обнажениях чистого мела, где отсутствуют гумус и мелкозем, способны поселиться лишь немногие растения. В среднерусской лесостепи к ним относятся качим высочайший, смолевки меловая и приземистая, дрок донской, бедренец известколюбивый, иссоп меловой, льнянка меловая, норичник меловой, копеечник меловой, подорожник солончаковый, левкой душистый и др. Условия чистого мела переносят не только факультативные и облигатные кальцефиты, но и ряд обычных степных, лугово-степных и сорных растений, как, например, икотник, вязель, лядвенец, люцерна, шалфей и др. Но на чистых мелах они в большинстве случаев не обильны и чаще всего отличаются несколько худшим развитием.

Список растений пионерных группировок на плотном мелу насчитывает 76 видов, на осыпях — 52 вида, однако сре-

ди них лишь немногим принадлежит решающая роль в закреплении чистых меловых склонов. В лесостепных районах региона одним из основных закрепителей плотных слоев мела и осыпей являются качим высочайший, а также бедренец известколюбивый и чабрец меловой. В степной части добавляются полыни беловойлочная и солянковидная, левкой душистый. Иссоп и норичник на плотном мелу угнетены, тогда как первую стадию зарастания меловых осыпей с подвижным субстратом можно рассматривать как стадию господства их видов. Пионерные группировки характеризуются большой изреженностью, проективное покрытие составляет 5—15%, число видов на 1 м² 3—8. Растения расположены обособленно друг от друга, размещение их определяется, как правило, свойствами субстрата. Гораздо быстрее заселяются ложбинки на склонах, трещины коренных слоев мела, которые становятся очагами расселения. При накоплении мелкозема до 10—15 см первая стадия сменяется второй.

2. Стадия мелово-чабрецовников. Группировки чабреца мелового и сопутствующих ему видов располагаются в средней части склонов, где наблюдается лишь струйчатый размыв. В закреплении субстрата этой стадии принадлежит решающая роль. В надземной части растения смыкаются лишь частично, корневые системы смыкаются на глубине 15—20 см. Участки, занятые растительностью, нередко прерываются выходами чистого мела. Чабрец меловой легко вытесняет полынь беловойлочную, иссоп меловой и другие эрозиофилы. Успешное разрастание чабреца на меловых склонах объясняется его хорошей способностью к вегетативному размножению. Наряду с ним особенно обильны астрагал белостебельный, онома простейшая, дубровник беловойлочный, лен украинский и злаки (овсяница, тонконог, типчак, вейник, тимофеевка и др.). Проективное покрытие колеблется от 20 до 35%, число видов на 1 м² от 7 до 18.

3. Стадия ассоциаций кальцефитно-петрофитного разнотравья и полукустарничков. Сообщества, представляющие собой третью стадию, располагаются в нижней части склонов, у делювиальных подножий, где наблюдается незначительный струйчатый размыв. Здесь залегают слаборазвитые щебнистые почвы черноземного типа. Проективное покрытие — 40—55%, среднее число видов на 1 м² — 14. Сообщества, характеризующие эту стадию, представлены ассоциациями кальцефитно-петрофитного разнотравья с выраженной синузией полукустарничков и дерновинных злаков.

4. Стадия остепнения — заключительная стадия формирования растительности на мелах среднерусской лесостепи. Сообщества этой стадии располагаются у основания склонов на делювиально-пролювиальном шлейфе. Проективное покрытие составляет 60—75%. По всей территории региона сообщества этой стадии представлены разнотравно-типчаково-ковыльными степями, в лесостепной части — разнотравно-осоково-проломниковыми степями и несколько реже — овсецовыми.

Процесс формирования растительности на старых и молодых обнажениях мела иллюстрируют профили, характеризующие динамику развития меловых склонов в лесостепной и степной зонах.

Пастбищная дигрессия на крутых меловых склонах сопровождается плоскостным смывом и развитием линейной эрозии, что вызывает обнажение коренных слоев мела. Поэтому дерновинные злаки и осоки уступают место кальцефитно-петрофитному разнотравью и полукустарничкам. Пятичленный дигрессивный ряд заканчивается стадией господства эрозиофилов. Задача сохранения генофонда и ценофонда требует охраны 69 облигатных и факультативных видов кальцефитов. В дикорастущей флоре меловых обнажений много растений, которые отличаются хорошими противозерозионными и кормовыми свойствами. Экологическая обстановка мелов такова, что нужно в первую очередь использовать имеющиеся на них полезные растения, создав им соответствующие условия для роста и развития путем прекращения интенсивного выпаса. Введение их в культуру поможет разрешить проблему освоения смытых земель.

КЛЮКВЕННЫЕ БОЛОТА

Сообщества с развитым сфагновым покровом и клюквой встречаются на болотах среднерусской лесостепи сравнительно редко. Они сосредоточены обычно на надпойменных песчаных террасах и водоразделах с близким залеганием коренных пород. Такое местоположение клюквенных болот обуславливает недостаточное водно-минеральное питание, которое способствует развитию тех или иных сфагнов, а также цветковых растений, выдерживающих слабое минеральное питание и более или менее кислую реакцию среды. По мере накопления торфа и возрастания олиготрофности болот основным источником питания становятся атмосфер-