

А. А. ГОРШКОВА

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ СТЕПНЫХ ПАСТБИЩ ВОРОШИЛОВГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ В СВЯЗИ С ИХ УЛУЧШЕНИЕМ

ВВЕДЕНИЕ

Наша партия и Советское правительство требуют от работников сельского хозяйства дальнейшего улучшения имеющихся естественных кормовых угодий и расширения сеяных сенокосов и пастбищ. Об этом ярко свидетельствуют постоянные заботы правительства о дальнейшем развитии сельского хозяйства степных и лесостепных районов Европейской части Союза. На это же указывается и в директивах XIX съезда партии по пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР на 1951—1955 гг.: «Главной задачей в области сельского хозяйства и впредь остается повышение урожайности всех сельскохозяйственных культур, дальнейшее увеличение общественного поголовья скота при одновременном значительном росте его продуктивности, увеличение валовой и товарной продукции земледелия и животноводства путем дальнейшего укрепления и развития общественного хозяйства колхозов, улучшения работы совхозов и МТС на основе внедрения передовой техники и агрокультуры в сельском хозяйстве».¹ Об этом же говорят и решения Сентябрьского пленума КПСС.

Однако многие вопросы улучшения, а также более рационального использования пастбищных и сенокосных травостоев могут быть правильно решены только на основе детального биоэкологического изучения растений и их сообществ. Особенно важно такое изучение в условиях засушливых степей, полупустынь и пустынь.

Работ, посвященных биоэкологической характеристике основных степных растений, в настоящий момент пока еще немного. А между тем, «для того, чтобы понять, что такое степь (что можно отнести и к степному пастбищу, — А. Г.), безотлагательно необходимо изучить биологию и экологию степных элементов», — писал еще в 1910 г. один из лучших знатоков южнорусских степей И. К. Пачоский.

Под влиянием постоянного выпаса скота на месте целинных разнотравно-типчаково-ковыльных степей обычно появляются пустынно-степные растительные сообщества. Изменения, происходящие в степных сообществах под влиянием выпаса скота, касаются не только строения самого

¹ Резолюции XIX съезда Коммунистической партии Советского Союза. Госполитиздат, 1953, стр. 15—16.

травостоя, но и всего биогеоценоза в целом, в том числе животного населения степи. Так как выпас вызывает изменение всех условий существования растений, то, помимо основной задачи по изучению растительности сенокосов и пастбищ, нами проводились наблюдения над факторами внешней среды: влажностью почвы, климатом и животным населением.

Исследования велись в течение двух летних сезонов (1950 и 1951 гг.) под общим руководством Е. М. Лавренко и непосредственным А. М. Семеново-Тянь-Шанской на базе Деркульской научно-исследовательской станции Института леса Академии Наук СССР. Место нахождения Деркульской научно-исследовательской станции (в Беловодском районе Ворошиловградской области) было избрано нами вследствие расположения там нескольких конных заводов и наличия целинных степей. Последние находятся на разных ступенях пастбищной дигрессии, что дало возможность провести изучение всех изменений в травостое пастбищ по сравнению с сенокосной разнотравно-типчаково-ковыльной степью с мало измененным степным травостоем.

Кроме того, некоторые наблюдения проводились нами на колхозных пастбищах, к которым относятся все не пригодные для распахки участки, так называемые «бросовые земли»: склоны балок и оврагов, склоны самой долины р. Деркул и некоторые участки поймы.

Задачей наших работ было изучение: 1) основных типов пастбищ Беловодского р-на, 2) основных растений степных пастбищ и их биологических типов, 3) изменений степного травостоя под влиянием пастбы, 4) подземных частей сенокосных и пастбищных степных фитоценозов, 5) фенологического ритма сенокосных и пастбищных фитоценозов, 6) влияния выпаса на животное население степи.

1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ БЕЛОВОДСКОГО РАЙОНА ВОРОШИЛОВГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Деркульская научно-исследовательская станция Института леса Академии Наук СССР,¹ служившая, как указано выше, базой наших работ, расположена на левом очень пологом склоне к долине р. Деркул, левого притока Северного Донца, в самом восточном углу Ворошиловградской обл.

В основе геологического строения этого района лежит толща меловых отложений, относящихся к верхнему сенону. Выше мела залегают глинистые и песчаные третичные отложения (палеоген). Послетретичные отложения, сложенные красной глиной, плащобразно покрывают коренные породы, повторяя при этом очертания древнего рельефа. Выше красной глины залегает толща лёссовидных суглинков.

Одновременно с формированием послетретичных осадков шло формирование современного рельефа, формы которого явились дальнейшим развитием более древних форм, возникших в течение неогена. Широкие древние долины рек и балок прорезают пологие сглаженные водоразделы, сложенные коренными породами (мел и третичные пески) и перекрытые лёссовидными суглинками. Глубина вреза долин достигает 50—100 м. Долины рек и водоразделы между ними имеют резко асимметричный профиль.

Одной из характерных черт климата юго-восточной части Украины является резко выраженная засушливость и континентальность, что особенно свойственно району наших исследований. Последнее и заставило проф. В. В. Докучаева выбрать бассейн Деркула для своих работ.

¹ Бывший Старобельский участок Особой экспедиции под руководством В. В. Докучаева.

Сухое и жаркое лето, относительно непродолжительная, но холодная зима, вместе с быстро проходящей весной, определяют климатический режим исследованного нами района. Для лета характерны частые засухи и суховеи. Среднее годовое количество осадков не превышает 300—400 мм, причем максимум их приходится на первую половину лета и имеет характер ливней. Наиболее благоприятным временем года для развития растительности является весна, пока не наступила жара и почва еще богата запасом весенней влаги; кроме того на май и июнь приходится максимум осадков. Но в некоторые годы уже весной наступает засуха, вызванная суховеями, сильно понижающими относительную влажность воздуха, и тогда район страдает от неурожая и отсутствия кормов для скота.

Основу почвенного покрова района составляют типичные малогумусные черноземы (южные) с содержанием гумуса 5—8%; иногда с признаками солонцеватости.

II. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ПАСТБИЩ БЕЛОВОДСКОГО РАЙОНА ВОРОШИЛОВГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

1. ЦЕЛИННЫЕ ВОДОРАЗДЕЛЬНЫЕ СЕНОКОСЫ И ПАСТБИЩА

Сохранившиеся водораздельные целинные степные участки, принадлежащие системе конных заводов, в литературе давно уже получили название «старобельских степей», по имени Старобельского уезда (теперь района) бывшей Харьковской губ. Таким образом, под этим названием объединяется ряд целинных степных участков (Деркульская, Лимаревская, Стрелецкая, Ново-Александровская степи), расположенных в бассейне рек Деркул, Евсуг, Камышная и Айдар.

На карте растительности Европейской части Союза (м.: 2 500 000, 1950), эти степи отнесены к северным разностям разнотравно-типчаково-ковыльных степей. В пределах же Украины степи этого типа разделяются на три основных варианта: 1) гигротический, 2) мезотический и 3) ксеротический (Клеонов и Лавренко, 1938). Вышеназванные степи относятся к последнему, ксеротическому варианту, приуроченному к южным разностям обыкновенных черноземов и к северным разностям южных черноземов.

Старобельские степи еще в прошлом столетии неоднократно посещались ботаниками: В. М. Черпачевым, А. Н. Красновым (1893), Г. И. Танфильевым (1894, 1898). В начале же настоящего столетия в этих степях работали В. И. Талиев (1907) и Г. И. Ширяев (1904).

Наиболее обстоятельным геоботаническим исследованием в Старобельских степях является работа, проведенная в 1926—1928 гг. Е. М. Лавренко и Г. И. Дохман и опубликованная в 1933 г. Г. И. Дохман кроме того опубликовала в 1930 г. работу, специально посвященную фитоценологической характеристике этих степей. Указанные авторы отмечают, что роль эдификаторов в этих степях играют дерновинные злаки: *Festuca sulcata*, *Stipa rubentiformis*, *S. Lessingiana*, *S. capillata*, единично встречаются *Stipa dasyphylla*, *S. Grafiana*, *S. Joannis*. Довольно много *Koeleria gracilis*; из корневищных злаков наиболее обилен *Bromus riparius*. Однако большое участие принадлежит и разнотравью, особенно обильны: *Salvia nutans*, *Salvia nemorosa*, *Phlomis tuberosa*, *Vicia tenuifolia*, *Peucedanum ruthenicum*, *Seseli campestre*, *Plantago stepposa*, *Verbascum lychnitis*, *Silene viscosa* и др. В целом, по мнению цитированных авторов, одной из особенностей Старобельских целинных степей является смешение «северного степного разнотравья», более мезофитного (как: *Filipendula*

hexapetala, *Trifolium montanum*, *Vicia tenuifolia* и др.), и «южного степного разнотравья», более ксерофитного (как *Adonis wolgensis*, *Salvia nutans*, *Jurinea multiflora* и др.). Естественно, что представители «северного разнотравья» приурочены к более влажным условиям обитания (северные склоны балок, ложбины). Представители же «южного разнотравья», наоборот, характерны для южных экспозиций, с более или менее разреженным травостоем. Наши наблюдения подтвердили эту характеристику Старобельских степей.



Рис. 1. Общий вид Деркульской целинной степи.

В настоящее время травяной покров этих степей очень сильно изменен и представляет собою различные стадии пастбищной дигрессии травостоя, начиная от сенокосных степных участков с разнотравно-типчачово-ковыльным травостоем и до сбоев, покрытых *Linosyris villosa* и *Ceratocarpus arenarius*.

Деркульская целинная степь (рис. 1), служащая сенокосом и пастбищем, явилась основным объектом нашего исследования; более подробная ее характеристика приводится ниже, в разделе, посвященном пастбищной дигрессии травостоя.

2. ЦЕЛИННЫЕ ПАСТБИЩА, РАСПОЛОЖЕННЫЕ НА СКЛОНАХ БАЛОК, ВПАДАЮЩИХ В ДОЛИНУ Р. ДЕРКУЛ

Как уже указывалось, древние балки являются характерными элементами рельефа для левого пологого склона долины р. Деркул. Начинаясь высоко на водоразделе, в 12—15 км от долины реки, балки прорезают пологие склоны водораздела, спускаясь в долину р. Деркул. На всем протяжении они имеют пологие, более или менее задернованные асимметричные склоны, причем правый, южный склон отличается большей крутизной и меньшей задернованностью по сравнению с левым,

северным склоном. По дну балок местами имеется современный размыв и русло водотока. Обычно южные склоны балок, в свою очередь, прорезываются боковыми отвершками балок и короткими оврагами, между которыми склон характеризуется наличием крутых, выпуклых «взлобий», где сильно развиты эрозионные процессы, почвы смыты, растительность очень разрежена и на поверхность выходят коренные породы (песок, щебенка песчаника и мела).

Растительный покров этих балок изучался нами на примере балки Криничной, расположенной на территории станции Института леса Академии Наук СССР, и балки Буденновской, входящей в землепользование колхоза им. В. В. Докучаева (с. Городище).

Общее направление балок, их одинаковое строение и протяженность делают их удобными для сравнения, так как они отличаются лишь по характеру растительного покрова.

Балка Криничная располагается среди старых лесных полос и, находясь на территории станции, не подвергается выпасу. Наоборот, Буденновская используется как пастбище.

Невыпасаемая Криничная балка отличается почти сплошным задернением склонов на всем своем протяжении и большей или меньшей сохранностью травостоя. Изучение растительного покрова производилось нами методом закладки экологических профилей в наиболее характерных местах поперек балки с подробным описанием растительного покрова, почв и характера рельефа.

В результате этих наблюдений выяснено, что на склонах южной экспозиции, в их верхней более или менее горизонтальной части, располагаются разнотравно-злаково-грудницевые сообщества. В верхней части балки покрытие почвы в таком травостое составляет 60%. Грудница (*Linosyris villosa*) придает этим ассоциациям характерный серый фон. Разрастается это растение большими куртинами, промежутки между которыми заняты типчаком (*Festuca sulcata*), ковылями (*Stipa Lessingiana* и *Stipa capillata*), разнотравьем (*Phlomis pungens*, *Salvia stepposa*, *Medicago romanica* и др.). Производительность этих участков может быть до 16 ц/га зеленой массы.

В нижней части южного склона количество *Linosyris villosa* уменьшается и заметно увеличивается количество ковылей. В этих ассоциациях покрытие достигает 70%, причем на долю ковылей приходится уже более 50%. *Linosyris villosa* составляет незначительную примесь к группе степного разнотравья. Производительность же здесь несколько понижается — до 14 ц/га за счет большой массы грудницы в первом случае.

На северном склоне располагаются разнотравно-злаковые сообщества с преобладанием типчака (*Festuca sulcata*) и *Agropyrum repens*. Из разнотравья обильны: *Salvia verticillata*, *Euphorbia virgata*, *Salvia nemorosa*, *Thalictrum minus* и др. Местами встречаются небольшие заросли дерезы *Caragana frutex*. По мере повышения по северному склону условия существования становятся все более ксерофитными, что находит свое выражение в резкой смене растительности. Так, в верхней части склона совсем отсутствуют ковыли и господствующим злаком является *Festuca sulcata* с незначительной примесью житняка (*Agropyrum pectiniforme*), пырея (*Agropyrum repens*). Из разнотравья господствуют *Artemisia austriaca*, *Achillea nobilis*, *Teucrium polium*, *Vicia tenuifolia*, *Medicago romanica* и др. Кроме того здесь в большом количестве встречаются сорняки (*Falcaria soides*, *Eryngium planum*, *Euphorbia virgata* и др.).

Дно балки покрыто остепненными лугами, где преобладают *Bromus inermis*, *Agropyrum repens* и более мезофильное разнотравье. Встречаются

даже настоящие луговые участки с господством *Alopecurus pratensis*, *Sanguisorba officinalis*, *Veronica spuria*, *Tanacetum vulgare* и др. Обычно такие лужайки чередуются с зарослями терна.

Общие закономерности распределения растительности даны на рис. 2.

В средней части балки Криничной южные склоны характеризуются большой крутизной. Здесь более резко выражены процессы смыва и размыва. Травяной покров крайне разрежен. Уцелевшие дерновины ковыля (*Stipa Lessingiana*) сильно наклонены вниз по склону и местами, видимо, сползают, образуя микрооползни. Такой же сползающий вид имеет большинство растений. Лучше всего здесь чувствует себя, благодаря наличию корневищ, *Agropyrum repens*. Единично встречаются: *Agropyrum pectiniforme*, *Bromus tectorum*, из разнотравья *Artemisia austriaca*, *Centaurea Marschalliana*, *Centaurea orientalis*, *Teucrium polium*, *Marrubium*

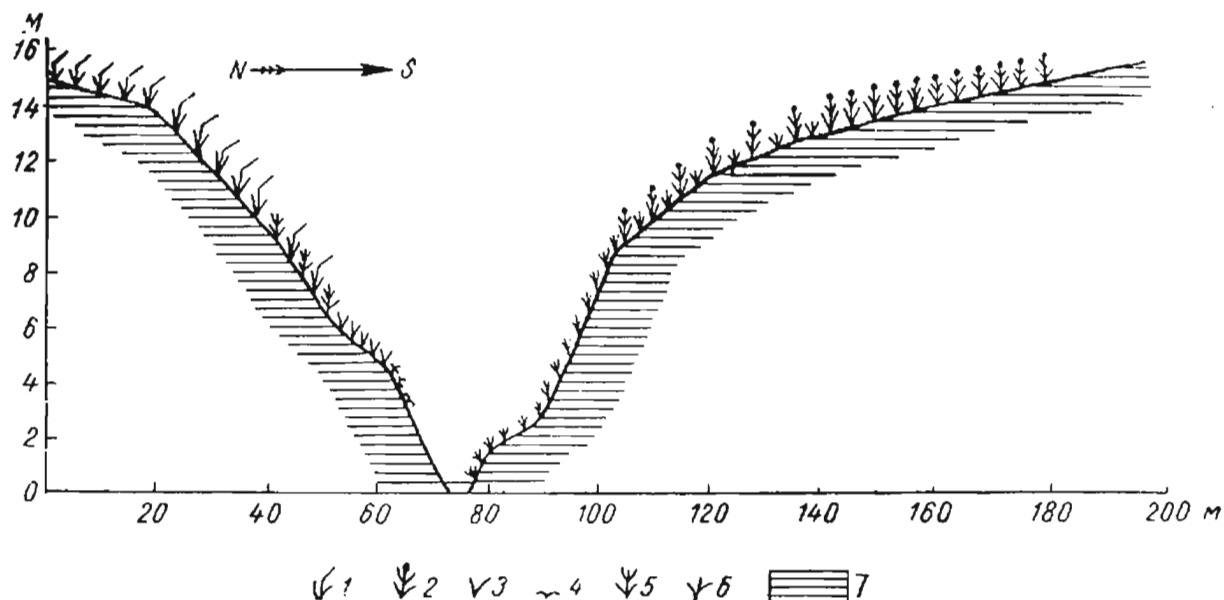


Рис. 2. Распределение растительности по рельефу в верховье балки Криничной.

1 — *Stipa Lessingiana*; 2 — *Festuca sulcata*; 3 — *Agropyrum repens*; 4 — *Artemisia austriaca*; 5 — *Linosyris villosa*; 6 — разнотравье; 7 — суглинок и его обнажение на южном склоне, почти лишенное растительности.

praecox, *Euphorbia virgata* и др. Но растительность дна балки и северного склона почти не отличается от описанных примеров в верховьях балки.

В нижней части балки южные склоны становятся более пологими и более задернованными. Но и здесь происходит смыв почвы и на поверхность выходит щебенка мела и песчаника. Поэтому травянистый покров очень разрежен и представлен отдельными дерновинами злаков: *Agropyrum pectiniforme*, *Stipa capillata*, и куртинками *Onosma tanaiticum*, *Centaurea Marschalliana*, *Thymus Marschallianus*, *Achillea pannonica*, *Inula hirta*, *Verbascum phlomoides*, *Teucrium polium*, из бобовых: *Medicago romana*, *Astragalus subulatus*. В верхней части склона *Onosma tanaiticum* сменяется *Linosyris villosa*, которая образует здесь разнотравно-злаково-грудницевую ассоциацию, весьма близкую к таковой в верховьях балки (рис. 3).

Таким образом, распределение растительности по южному склону находится в прямой зависимости от степени крутизны склона, что, в свою очередь, обуславливает различную интенсивность процессов эрозии. В низовьях балки различаются задернованные, полужадернованные и обнаженные южные склоны. Северный склон на всем протяжении балки отличается большим однообразием растительного покрова, равномерным

задернением разнотравно-злаковыми ассоциациями и хорошей продуктивностью. Эти северные склоны выкашиваются и дают хорошее сено.

Растительность выпасаемой Буденновской балки сильно отличается от не подвергавшихся выпасу участков балки Криничной. В ее верховьях, где выпас скота незначителен, южный склон характеризуется такой же сменой растительности сверху вниз, как это наблюдалось в Криничной балке. Точно так же на верхней пологой части мы находим разнотравно-злаково-грудницевую ассоциацию с покрытием почвы травостоем до 60%. В средней части балки, где очень сильно влияние пасущегося здесь ранней весной скота, южные склоны также отличаются наличием полуобнаженных и обнаженных участков и скотопрогонных троп с чрезвычайно разреженным травостоем; общее покрытие здесь составляет около 30%. Господствующие в Криничной балке на подобных местообитаниях *Agropy-*

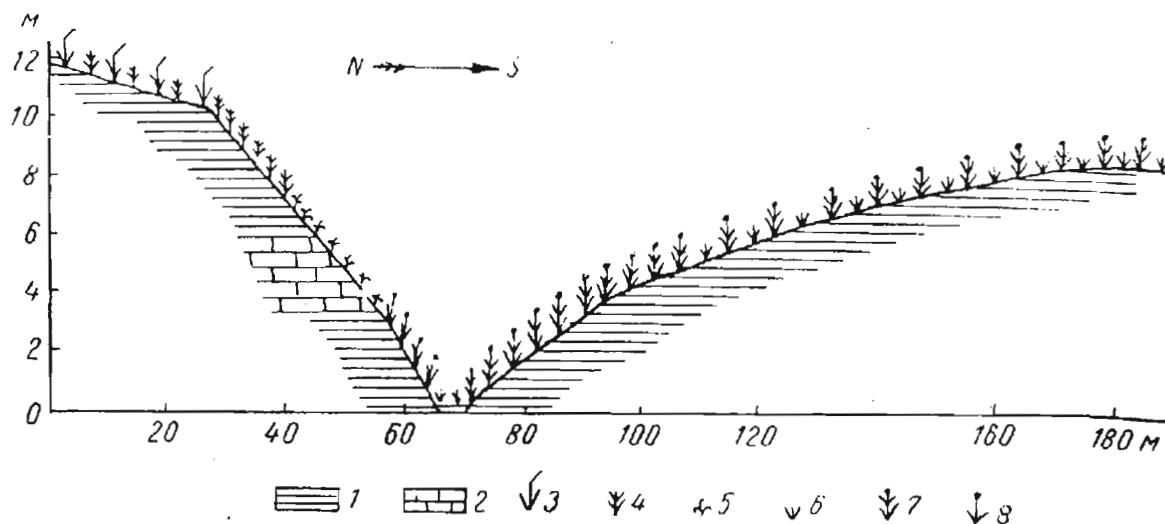


Рис. 3. Распределение растительности по рельефу в нижней части балки Криничной.

1 — суглинок; 2 — мел; 3 — *Stipa Lessingiana*; 4 — *Linosyris villosa*; 5 — *Onosma tanaiticum*; 6 — разнотравье; 7 — *Festuca sulcata*; 8 — *Medicago romanica*.

rum repens и *Stipa Lessingiana* здесь сохраняются в виде незначительной примеси к разнотравью, в котором доминируют плохо поедаемые виды: *Centaurea Marschalliana*, *Linosyris villosa*, *Salvia nutans*, *Falcaria sioides*, *Convolvulus arvensis* и др.

В нижней части балки, непосредственно рядом с селением, где выпас скота производится очень интенсивно, южный склон особенно сильно обнажен. Здесь часто на дневную поверхность выходит щебенка мела, особенно по тропам, выбитым скотом, где нет уже сомкнутого растительного покрова и откуда смыта почва. Некоторые наиболее пологие участки мелового склона полузадернованы, другие же, крутые, наоборот, совсем лишены растительности. Даже полузадернованные меловые склоны отличаются пестротой растительного покрова. Небольшие пятна (куртины) и отдельные растения располагаются на более пологих участках склона. Среди растений здесь преобладают виды, характерные для меловых обнажений, приспособленные к жизни на подвижном субстрате, обычно плохо поедаемые, с сильным запахом и жестким опушением. Чабрец (*Thymus cretaceus*) образует куртинки по наиболее пониженным участкам микрорельефа, где возможно скопление мелких частиц мела, почвы и гумуса, выделяясь на белом фоне темными пятнами. Более повышенные и крутые участки склонов, откуда уже полностью смыт весь гумус и мелкозем, заняты *Pimpinella titanophila*, *Hyssopus cretaceus*, *Centaurea*

Marschalliana и *Onosma tanaiticum*, образующими небольшие куртинки. Наличие этих видов говорит о том, что здесь идут очень интенсивно эрозионные процессы, первым толчком к развитию которых является выпас скота.

На северном пологом склоне также наблюдается иная растительность, по сравнению с аналогичным склоном балки Криничной, что в конечном итоге объясняется усиленным выпасом по балке Буденновской. Здесь также местами имеются четко выделяющиеся тропинки, выбитые скотом. Но там, где склоны невысоки и пологи, они почти незаметны, так как скот проходит по всей поверхности склона, не придерживаясь отдельных троп.

В верхней части Буденновской балки северный склон, как и в балке Криничной, покрыт разнотравно-злаковыми группировками, но вследствие выпаса типчак и ковыли здесь выпадают, за исключением единичных экземпляров, а сохраняются *Agropyrum repens*, *Bromus inermis*;

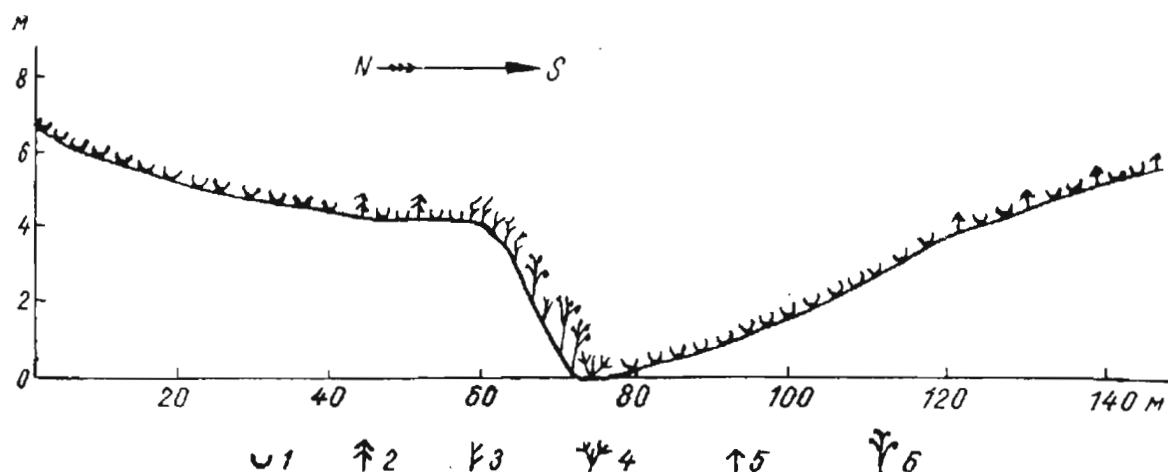


Рис. 4. Распределение растительности по рельефу в нижней части балки Буденновской.

1 — *Artemisia austriaca*; 2 — *Euphorbia virgata*; 3 — *Ceratocarpus arenarius*; 4 — *Prunus spinosa*; 5 — *Artemisia maritima* s. l.; 6 — *Caragana frutex*.

разнотравье представлено очень жалкими, обкусанными экземплярами. Очень характерно наличие пастбищных сорняков и непоедаемых растений: *Verbascum lychnitis*, *Marrubium praecox*, *Salvia nutans*, *Euphorbia virgata*, *Delphinium consolida*, *Plantago stepposa*, *Eryngium planum* и др.

В средней части балки, где происходит особенно интенсивный выпас, травостой на северном склоне еще более выбит и соответственно этому разнотравно-злаковые группировки верховьев балки сменяются здесь злаково-разнотравно-полынными, причем основную массу травостоя составляют такие сорные полыни, как *Artemisia absinthium* и *Artemisia scoparia*. Из злаков в значительном количестве встречаются: *Poa angustifolia* и *Poa bulbosa*. Местами много объединенной *Medicago romanica*, а также обильны такие виды, как *Delphinium consolida*, *Achillea pannonica* и др. Общее покрытие почвы травостоем составляет 40%.

В нижней части балки, около села Городище, где наблюдаются не только интенсивный выпас, но и постоянный прогон скота, злаково-разнотравно-полынные ассоциации сменяются разнотравно-полынковыми с господством полынника *Artemisia austriaca*. Из злаков встречаются *Poa bulbosa*, *Bromus tectorum* и очень жалкий *Agropyrum repens*. Из прочего разнотравья обильны тысячелистник *Achillea pannonica*, но господствуют на этих участках сорняки и непоедаемые растения: молочай (*Euphorbia virgata*), живокость (*Delphinium consolida*), синяк (*Echium vulgare*) и др.

Таким образом, в растительном покрове северного склона на всем его протяжении наблюдается смена в растительном покрове, представляющая собой дигрессионный ряд как следствие усиленного и неумеренного выпаса (рис. 4).

Обобщая вышеизложенное, можно сделать вывод, что изменение и распределение травяного покрова на склонах балок происходит под влиянием различных факторов, из которых наибольшее значение имеют: экспозиция и крутизна склонов, характер коренных пород, интенсивность эрозионных процессов и интенсивность выпаса. Интенсивность эрозионных процессов очень тесно связана с интенсивностью выпаса, а также с характером коренных пород, слагающих склон. Склоны, сложенные суглинком, менее подвержены действию эрозионных процессов, и на них преобладают задернованные и полужадернованные участки и сравнительно редко встречаются обнажения. Южные склоны с близким залеганием мела, обычно более крутые, отличаются большей интенсивностью эрозионных процессов, и на таких склонах всегда преобладают полужадернованные и обнаженные участки.

3. ЗАЛЕЖИ КАК ПАСТБИЩНЫЕ УГОДЬЯ

В связи с общей задачей характеристики пастбищ, нами были изучены залежи колхоза им. В. В. Докучаева. Обследованные залежи расположены на водоразделе между балками и на склоне водораздела к долине р. Деркул.

Как известно, процесс восстановления растительности степи после распахки называется зацелинением залежей. При нормальном режиме процесс зацелинения проходит через ряд стадий, начиная от стадии полевых сорняков и кончая стадией вторичной целины. Это явление хорошо изучено, и мы при исследовании залежей ограничились лишь констатацией имеющихся стадий зацелинения, а также попытались дополнить изучение надземной части почвенными разрезами и наблюдениями подземной части залежных группировок. Все изученные нами залежи были разделены на 4 типа, в зависимости от степени зацелинения.

а. Молодые залежи в стадии полевых сорняков — одно-двухлетние залежи. Травяной покров слагают полевые сорняки, характерные для соседних распаханых и засеянных участков. Травяной покров почти не сомкнут. В нем доминируют однолетники — *Sideritis montana*, *Ceratocarpus arenarius*, корнеотпрысковые — *Cirsium setosum*, *Linaria vulgaris*, *Euphorbia virgata*, а также *Artemisia absinthium*, *Ajuga pseudochia* и др.

б. Залежи в корневищной стадии зацелинения. Полевые сорняки отодвинуты на второй план. Резко бросается в глаза доминирование длиннокорневищного пырея *Agropyrum repens*; из разнотравья набор видов почти тот же самый, что и на одно-двухлетних залежах.

в. Дерновинно-корневищные залежи. К этому типу относится большинство залежей исследованного нами района. Они носят переходный характер от корневищной стадии к господству степных дерновинных злаков и прочих степных многолетников. Залежи этого типа отличаются большой пестротой и комплексностью травяного покрова. При общем покрытии травостоем 80% почвы, на долю *Agropyrum repens* приходится 30%, а на долю *Festuca sulcata* — 25%. Имеется много бобовых: *Medicago romanica* составляет до 10% покрытия. Многочисленно представлены здесь и степные виды из разнотравья: *Achillea pannonica*, *Taraxacum* sp., *Asperula glauca*, *Salvia nemorosa*; обильны также *Artemisia austriaca*, *Galium ruthenicum*, *Phlomis pungens*, *Falcaria sioides* и др. Эти растения

на площади располагаются неравномерно, пятнами (куртинами), образуя очень пестрый травостой.

г. Залежки дерновинной стадии зацелинения. Доминируют дерновинные злаки: типчак (*Festuca sulcata*) и ковыли (*Stipa stenophylla*, *S. Lessingiana*, *S. capillata*). Кроме того, из злаков здесь встречаются *Bromus inermis*, *Poa angustifolia*, *Hierochloa odorata*. Сорное разнотравье почти совсем вытеснено степными видами. На менее пологих участках, расположенных ближе к балке Криничной, почва характеризуется большой солонцеватостью. Соответственно этому в растительном покрове данных участков доминирует *Linosyris villosa*, выносящая большое засоление. Злаки, хотя и отодвинуты на второе место, но тоже обильны.

Таким образом, на всех вышеуказанных типах залежек, благодаря незначительному выпасу, процесс зацелинения идет нормально. Одногодичные с сорняками залежки сменяются корневищными, последние — дерновинно-корневищными и, наконец, на части залежек наблюдается переход к дерновинной стадии зацелинения, которая сменяется вторичной целиной, если поддерживать умеренный выпасной режим этих участков. Но в условиях усиленного и продолжительного выпаса перечисленные стадии, как известно, выпадают и молодые сорные залежки переходят в разнотравно-сорные. Такой тип залежек нами был встречен на водоразделе между Криничной балкой и Буденновским Яром. Подобные выпасаемые участки характеризуются отсутствием сомкнутого покрова и преобладающую роль в них играют сорно-полевые виды: *Artemisia absinthium*, *A. scoparia*, *Euphorbia virgata*, *Sideritis montana*, *Delphinium consolida*, *Convolvulus arvensis*, а из злаков: *Agropyrum repens* (в очень угнетенном состоянии), *Poa angustifolia*, однолетние коостры. Доминирующие здесь виды плохо поедаются скотом и в хозяйственном отношении такой тип залежек не представляет никакой ценности.

В дальнейшем, при продолжающемся выпасе на этих участках, видимо, начнут доминировать полынок (*Artemisia austriaca*), а на солонцеватых черноземах и солонцах — *Artemisia maritima* s. l. Сорно-полынная стадия залежки превратится в полынно-полынный выгон. Продолжающийся бессистемный выпас может привести к стадии полного сбоя, с доминированием однолетников, характерных для сбитых участков, — спорыша (*Polygonum aviculare*) и особенно устели-поле (*Ceratocarpus arenarius*). Подобные группировки очень характерны для участков, прилегающих непосредственно к селению, к молочным фермам, местам стоянок скота и к водопоям, где скот не только поедает почти все растения, но и вытаптывает их. Говорить о кормовом достоинстве таких участков и о их продуктивности, конечно, совсем не приходится.

4. ПАСТБИЩА ДОЛИНЫ Р. ДЕРКУЛ

Исследованием лугов и других типов растительности, расположенных в долине р. Деркул, мы специально не занимались. Очень беглые наблюдения, однако, показывают, что в окрестностях селений Городище, Ново-Деркул происходит интенсивный процесс остепнения лугов долины, связанный, видимо, с недостаточным затоплением долины во время половодьев и неумеренным выпасом скота. Одновременно идет процесс изменения растительности под влиянием засоления. Таким образом, в настоящее время в пойме р. Деркул наблюдается два основных взаимосвязанных действующих фактора — недостаточное увлажнение и засоленность, которые в сочетании с мезорельефом поймы определяют разнообразие ее растительного покрова.

В пойме хорошо различаются наиболее пониженные участки старых русел, пологие склоны к ним и более возвышенные, равнинные участки, а также наиболее высокие незаливаемые гривы. Все высокие гривы заняты группировками серой полыни — *Artemisia maritima* s. l. + *Artemisia austriaca* с участием *Kochia prostrata*, *Plantago salsa* и *Goniolimon tataricum*. Значительное участие также в сложении травостоя этих группировок принимают такие лугово-степные и луговые виды, как *Poa angustifolia*, *Agropyrum repens*, *Achillea millefolium*, местами *Geranium collinum*. Проникли сюда и сорные виды — *Artemisia absinthium*, *Euphorbia virgata*, что является следствием нерационального режима этих пастбищ.

По шлейфам высоких грив, по направлению к низинным участкам поймы, вследствие поднятия солей по почвенным капиллярам и смыву солей с бугров, сформировались типичные солончаки. В соответствии с этим находится и характер травяного покрова. Основную массу травостоя составляют *Salicornia herbacea*, *Plantago salsa*. Из видов, выносящих большое засоление, здесь обильны: *Aster tripolium*, *Echinopsilon sedoides*, *Atriplex pedunculata* и другие. В качестве небольшой примеси здесь сохраняется *Artemisia maritima* s. l. В кормовом отношении подобные участки особой ценности не представляют.

Основная же территория долины, представляющая участки старых русел, занята лугами, в составе которых большую роль играют злаки: костер (*Bromus inermis*), пырей (*Agropyrum repens*) лисохвосты (*Alopecurus pratensis* и *A. ventricosus*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), полевица (*Agrostis alba*) и др. Эти участки, как было сказано выше, используются как сенокосы. Но после покоса здесь также происходит выпас скота, что сильно отражается на характере травостоя этих лугов. Скот поедает наиболее ценные злаки и способствует большому засорению деркульских лугов.

5. ПАСТБИЩА ПО МЕЛОВЫМ СКЛОНАМ

Несколько особняком среди всех типов пастбищ района стоят участки крутых меловых склонов долины на правом берегу Деркула и впадающих в него балок. Меловые отложения на протяжении всей долины Деркула сложены свитой белого пишущего мела, относящегося к верхним слоям сенона: выше мела залегают песчаные слои палеогена, представленные мощной толщей песков с прослоями синего песчаника (повидимому бучакский ярус). Выше песков лежат обычно четвертичные суглинки. Но местами они бывают смыты, и тогда на поверхность выходят пески. Иногда же, наоборот, смытыми оказываются пески, и тогда суглинок залегает на мелу или сам мел непосредственно является почвообразующей породой. На крутых склонах, где мел выходит на поверхность, развиты обнажения его, образующиеся под совместным воздействием эрозийных процессов и хозяйственной деятельности человека. На огромную роль последней в формировании микроландшафтов меловых обнажений указывал в своих работах В. И. Талиев. Особенно большие обнажения приурочены к склонам, расположенным вблизи крупных населенных пунктов (Городище, Беловодск и др.). Здесь толща мела прорезается бесчисленными оврагами, рывтинами и промоинами. На самих склонах образуются и формируются обнажения меловой толщи, осыпи, конусы овражных выносов и т. д., являющиеся результатом влияния вырубки лесов на склонах, сплошной распашки водоразделов, а главное пастбищ скота.

Влияние выпаса прежде всего сказывается в том, что скот поедает ценные в противоэрозионном отношении растения, разрушает дернину злаков, а также создает систему скотобойных дорожек, превращающихся впоследствии в промоины, рытвины и овраги. В результате на всех этих местообитаниях развивается своеобразная флора и растительность меловых обнажений.

В качестве примера, отражающего закономерности в распределении растительных группировок на мелах, можно привести описание южного склона Городищенской горы непосредственно против центра поселка Городище. Склоны горы в нижней своей части представлены здесь буграми, выбросами и обвалами старых, теперь уже частично заброшенных каменоломен мела, с разреженной растительностью. Растительные группировки, встречающиеся на этих участках, представляют собой различные стадии зарастания обнаженного мелового субстрата.

Верхняя часть склона, сложенная песком, имеет более сформировавшийся, но очень сильно испорченный выпасом травостой. Основу его составляют разреженные кусты песчаной полыни (*Artemisia Marschalliana*) и молочая (*Euphorbia Seguieriana*). Между этими растениями располагаются дерновинки житняков (*Agropyrum pectiniforme* и *A. imbricatum*), а также сорняки: *Salsola ruthenica*, *Ceratocarpus arenarius*, *Malva neglecta*, *Polycnemum arvense*, *Polygonum aviculare* и др. Местами уже с мела заходят сюда *Pimpinella titanophila*, *Asperula exasperata* и *Thymus cretaceus*.

На обнаженных участках мела растительность меняется в зависимости от подвижности субстрата, накопления гумуса и т. д.

На самых «свежих» молодых подвижных осыпях и размывах встречаются лишь те растения-пионеры, которые способны переносить постоянное передвижение субстрата: *Hyssopus cretaceus* и *Scrophularia cretacea*. Оба эти растения лежат на подвижной поверхности осыпи, болтаясь на длинном одревесневшем обнаженном корне. Единично здесь же встречаются экземпляры *Pimpinella titanophila*, *Scabiosa ochroleuca*, *Matthiola fragrans*, *Astragalus albicaulis*, *Artemisia maritima* s. l. Между их кустами вся поверхность изрыта следами и бороздами струйчатого размыва, и все время наблюдается постоянное перемещение и передвижение небольших частиц щебенки мела. Эти растения встречаются также на выбросах окопов и на стенках свежих разработок мела.

На участках с более уплотненной поверхностью на более старых обнажениях, где нет такого постоянного передвижения частиц, основным растением является *Artemisia hololeuca*, образующая своеобразные серебристые подушки. Вместе с ней на подобных участках встречаются *Pimpinella titanophila*, *Matthiola fragrans*, а в нижних частях склона и *Plantago salsa*. В местах же, где начинается незначительное накопление мелкозема и гумуса (в нижних частях осыпей, в понижениях между выбросами, у подножия склонов и т. д.), *Artemisia hololeuca* исчезает, уступая место чабрецу (*Thymus cretaceus*) и его спутникам: *Asperula exasperata*, *Artemisia maritima* s. l., иногда *Plantago salsa* и др.

Тимьян, или чабрец (*Thymus cretaceus*) приурочен к тем местообитаниям на меловых склонах, где сверху мела накопилось уже какое-то количество мелкоземистых, окрашенных гумусом в серый цвет частиц. Участки, занятые чабрецом, показывают на последующую стадию зарастания мела, когда вслед за ним, среди его плетей, появляются другие виды и главным образом злаки (*Poa angustifolia*, *Poa compressa*, *Festuca sulcata*). Такие группировки приурочены к южным склонам горы, к горизонтальным понижениям между выбросами или к нижним частям осыпей и склонов. Но в то же время господство *Thymus cretaceus* очень часто указывает,

наоборот, на процесс разрушения травяного покрова под совместным воздействием выпасаемого здесь скота и процессов эрозии. В таких случаях стадия господства тимьяна предшествует появлению обнажений и является промежуточной между стадией с господством злаков (ковыли, типчаки, житняки) и появлением меловых растений на обнажениях. В нижних частях склона, на шлейфе его, господствует лебеда (повидимому *Atriplex tatarica*), среди зарослей которой пятнами встречаются участки, занятые полынью *Artemisia maritima* s. l. и чабрецом *Thymus cretaceus*.

Растительность меловых обнажений и на северном и на южном склонах Городищенской горы в общем представлена одними и теми же видами и очень попорчена скотом.

Отличительной чертой мелов Городища является то, что здесь отсутствует совсем *Artemisia tanaitica* Klok.,¹ полынь донская, очень характерная на всех меловых обнажениях в бассейне р. Деркул.

Из вышеизложенного видно, что меловые склоны, обладая разреженным травяным покровом с участием плохо поедаемых видов, являются плохими кормовыми угодьями.

Тем не менее проводимый здесь выпас скота ведет к дальнейшему развитию различных форм эрозии.

III. ОСНОВНЫЕ РАСТЕНИЯ СТЕПНЫХ ПАСТБИЩ И ИХ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ

Крупнейшие русские натуралисты В. В. Докучаев, Г. Н. Высоцкий и др. при составлении программ комплексных исследований обязательным разделом работ включали ризологические исследования. Это было началом ризологических работ в России.

Теперь каждому стало ясно, что исследование растительных сообществ немыслимо вне связи с условиями обитания, в частности с почвенными условиями. Связь же эта может стать понятной только при изучении корневых систем, которые ее осуществляют.

При изучении подземной части фитоценоза геоботаника интересуют характер взаимодействия корневых систем различных растений, мощность развития корневых систем, характер ветвления, процессы отмирания и возобновления, ритм развития, распределение по генетическим горизонтам почвы, влияние различных факторов, действующих положительно и отрицательно на рост и развитие корневой системы и всего растения, и др. Без подобных знаний нельзя правильно понять условий, в которых находится тот или иной фитоценоз, правильно понять структуру самого фитоценоза и биологических процессов, проходящих внутри его.

Необходимость изучения корневых систем обуславливалась также тем, что в особенностях строения корневой системы можно получить ответ на вопрос, почему при наблюдающейся пастбищной дигрессии одни виды вытесняются другими, и понять биологические особенности видов, способных обильно разрастаться на сильно выпасаемых участках.

Наблюдаемая в природе смена аспектов, обусловленная различной ритмикой компонентов фитоценоза, стоит в тесной связи с определенными

¹ *Artemisia tanaitica* Klok. = *A. salsoledes* auct. fl. tan.

колебаниями почвенной влажности и погодных условий. Под воздействием этих факторов обособляются определенные группы растений, ритм развития которых тесным образом согласован с режимом влажности почвы.

Изучение корневых систем главнейших степных и пастбищных растений помогло нам глубже подойти к изучению фенологического развития степных пастбищ и объяснило основные закономерности развития растений в зависимости от условий увлажнения.

Работы по изучению корневых систем проводились нами в тесной увязке со всеми основными наблюдениями на тех же опытных участках в сенокосной степи и на пастбищных загонах конного завода. Кроме того, мы изучали подземные части степных травянистых сообществ на склонах балок с целью выяснения их противоэрозионного значения. Склоны балок в большинстве случаев используются в качестве выгонов. Травяной их покров, естественно, изменяется под влиянием выпаса. Одновременно с этими изменениями на склонах начинают проявляться эрозионные процессы. Поэтому изучение подземных органов основных растений на крутых склонах балок является важным моментом при исследовании эрозионных процессов и должно оказать большую помощь при выработке мер борьбы с ними.

За последние годы в СССР и за границей опубликовано большое количество ризологических работ. Работы эти проведены в различных областях, с различными объектами и для различных целей.

В обширной литературе, посвященной этому вопросу, имеется несколько работ обзорного характера (Красовская 1925, 1928, 1946; Бейдеман, 1938; отчасти Шалыт, 1950), в которых даны более или менее полные сводки всех исследований по изучению подземных органов отдельных растений и фитоценозов. Поэтому ниже указываются лишь те работы, которые имеют непосредственное отношение к месту наших работ и к объектам нашего изучения.

Работ, специально посвященных изучению корневых систем травянистых растений в районе, непосредственно прилегающем к бассейну р. Деркул, по существу нет. Однако уже в самом начале организации здесь исследовательских работ в 1894 г. В. В. Докучаев при составлении «Программы исследований на участках девственной степи Деркульского конного завода Старобельского уезда» в первом разделе указывал на необходимость изучения подземных частей степных трав. Затем в 1898 г. Г. И. Танфильев опубликовал работу «Ботанико-географические исследования в степной полосе», в которой приведены некоторые данные по глубине проникновения корневых систем растений целинной степи Деркульского конного завода. Всего им приведено 38 измерений корневых систем растений, взятых в целинной степи, на пойменных солонцах в долине р. Деркула, на мелу и на песках.

Этим исчерпываются все указания на изучение в Деркульских степях корневых систем травянистых растений.

Кроме изучения распределения подземных органов растений в основных степных и пастбищных группировках, нами было проведено также исследование корневых систем отдельных более важных и интересных растений.

В основу разделения изученных растений на группы, характеризующиеся тем или иным типом корневой системы, положена классификация корневых систем, предложенная Г. Н. Высотским (1915), дополненная Л. И. Казакевичем (1922) и Е. М. Лавренко (1935). Как известно, по этой классификации все травянистые и полукустарниковые многолетники

разделены по характеру своих подземных органов на следующие группы:

- 1) стержнекорневые:
 - а) короткостержнекорневые,
 - б) длинностержнекорневые;
- 2) стержне-кистекарневые;
- 3) дерновинные:
 - а) рыхлодерновинные,
 - б) плотнодерновинные;
- 4) луковичные;
- 5) корневищные:
 - а) короткокорневищные,
 - б) длиннокорневищные;
- 6) корнеотпрысковые.

Положив эту классификацию в основу изучения корневых систем отдельных растений, мы сочли возможным дополнить ее, на основании своих исследований, характеристикой побегообразования, способом перезимовывания и отрастания надземных побегов. Это дало нам возможность более детально подойти к анализу основных групп многолетних травянистых растений и полукустарников в сенокосной степи и на пастбищных участках и дать описание наиболее важных из них. Знание же биологии основных групп растений необходимо для организации рационального использования пастбищ и ухода за ними, а также для повышения их урожайности.

1. ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

а) Стержнекарневые

Для всей этой группы характерно отсутствие вегетативного размножения.¹ Обычно главный корень обслуживает растение в течение всей его жизни. Роль боковых корней увеличивается к старости, в особенности у партикулирующих видов.

Короткостержнекарневые и длинностержнекарневые растения, кроме основного различия — в длине проникновения главного корня, по нашим наблюдениям, отличаются также по характеру корневой шейки. Если у короткостержнекарневых корневая шейка, как правило, расчленена на отдельные части и у некоторых видов наблюдается партикуляция, то у длинностержнекарневых корневая шейка имеет округлую форму, не отличается по толщине от остальной верхней части корня, никогда не разделяется на обособленные отделности и не партикулирует.

а. Короткостержнекарневые. Сюда относятся: *Salvia nutans*, *Stachys recta*, *Centaurea orientalis* и другие.

Salvia nutans L. — шалфей поникающий. Это растение очень характерно для целинной сенокосной степи, степных пастбищ и склонов балок. Предпочитает тяжелые суглинистые почвы; никогда не встречается на

¹ Под вегетативным размножением нами понимается размножение растения без участия в этом процессе генеративных органов: размножение при помощи корневищ, корневых отпрысков, укоренения надземных побегов. Некоторые авторы (Радкевич и Шубина, 1935) относят к этому типу размножения также и партикуляцию. Мы же считаем на основании своих наблюдений и замечаний Г. Н. Высоцкого (1915), что партикуляция не есть способ вегетативного размножения (во всяком случае в наших условиях), а является характерным признаком многих степных растений, показывающим определенную возрастную стадию растения. Появление новых особей путем партикуляции нами не наблюдалось.

песках. Особенно пышно и хорошо разрастается на разрыхленных почвах: старых залежах, смытых почвах, выбросах при копке ям и канав, а также на выбросах нор землероев (о чем будет сказано ниже).

Образует прикорневую розетку из длинночерешковых яйцевидных листьев. Из середины розетки выходит односточный опушенный прямой генеративный побег.

Зацветает в первой половине мая и до второй половины июня этим растением создается характерный красивый аспект в степи. Степь на всем ее пространстве кажется синей от цветущих соцветий *Salvia nutans*.

В начале второй половины июня шалфей поникающий массово плодоносит, а ко второй половине июля, после созревания семян, его генеративный побег отмирает. Тут и там по степи торчат сухие, черные отмершие генеративные побеги шалфея поникающего, но в прикорневой розетке в течение всего лета сохраняется по нескольку живых листьев.

В начале сентября, после дождей, среди последних появляются новые молодые листочки, образующие густую зеленую розетку.

Корень у этого шалфея короткостержневой;¹ идет вглубь почти до 80—90 см. Корневая шейка находится на одном уровне с поверхностью почвы и разветвлена до глубины 1.5—2 см, как бы на отдельные участки, на которых развиваются розетки листьев и генеративные побеги. У взрослых особей довольно часто наблюдается партикуляция, т. е. шейка и корень могут быть расчленены на партикулы до глубины 18—19 см. Наблюдать полное отделение партикул друг от друга нам не удалось (рис. 5).

На глубине 3 см от главного стержневого корня отходят боковые ответвления; диаметр их у основания равен 2 мм. Они располагаются почти горизонтально и идут в стороны на 20—30 см, разветвляясь, в свою очередь, на более мелкие корешки. Другая часть ответвлений располагается на глубине 15 см. Таким образом, деятельные корни *Salvia nutans* располагаются в слое почвы 3—20 см, хорошо обеспеченном водой рано весной и в первую половину лета (май), когда происходит наиболее интенсивный рост и развитие шалфея. Затем в течение наиболее жаркого и сухого периода наступает фаза созревания семян и отмирания генеративных побегов. В это время идет, видимо, накопление питательных

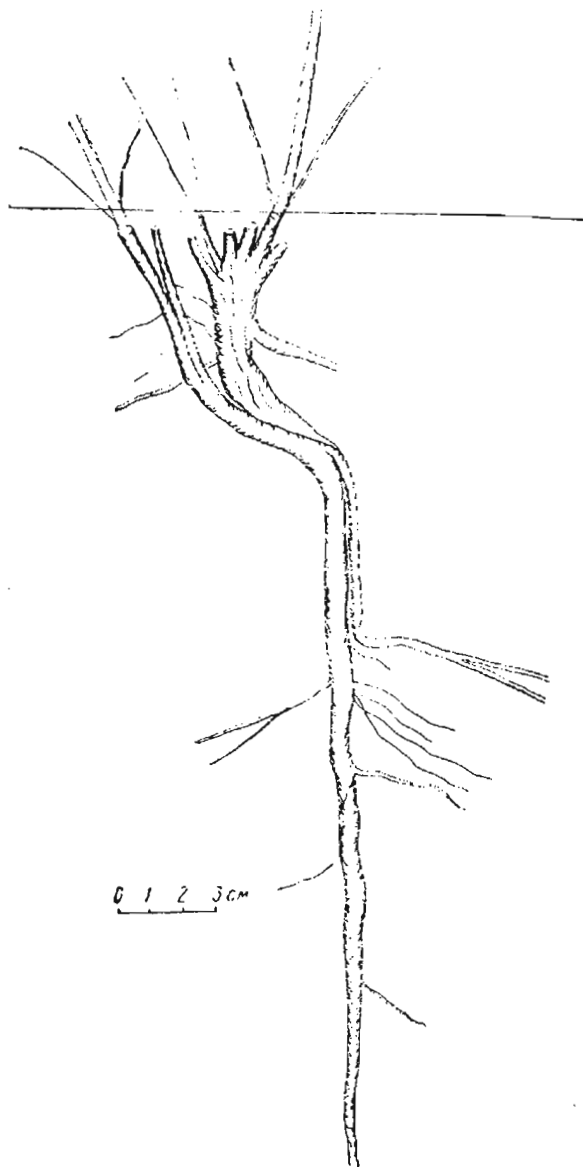


Рис. 5. *Salvia nutans*. Корневая система.

¹ Нами изучалось обычно по два-три экземпляра каждого вида растения с использованием траншейного метода.

веществ за счет незасохших листьев розетки. Осенью наблюдается некоторое оживление в развитии растения: появляются новые листочки из почек, заложившихся, видимо, в течение лета внутри розетки, и одновременно становятся уже заметными почки возобновления, заложившиеся на верхней части корневой шейки, ниже поверхности почвы, у основания розеток.

На зиму отмирают все листья и молодые листочки розеток, вместе с летними почками. Почки же, расположенные на шейке, перезимовывают и ранней весной в них развиваются новые розетки и побеги. Таким путем у *Salvia nutans* каждый год появляется на шейке корня новая розетка, у основания или рядом с которой видны следы — «шрамы» старых прошлогодних розеток. По количеству этих следов можно, видимо, сосчитать примерный возраст особи.

Stachys recta L. — чистец прямой. Распространен на водораздельных целинных участках и по склонам балок. Очень широко встречается также на старых залежных участках с суглинистыми почвами.

Растение до 30—40 см высоты с прямыми восходящими стеблями. Листья сидячие, продолговато-ланцетные.

Начинает вегетировать в апреле, зацветает в конце мая, а в конце июля генеративные побеги начинают отмирать. В августе, в начале сентября, после дождей наблюдается появление вторичных побегов и даже вторичное цветение.

Корень — типично короткостержневой (рис. 6). Корневая шейка, так же как и у *Salvia nutans*, расчленена на отдельные участки. Иногда у старых экземпляров наблюдается и расчленение на партикулы до глубины 1.5 см. На глубине от 3 до 6 см отходит большое количество тонких боковых, сильно ветвящихся поверхностных корешков, достигающих 12 см длины и служащих для перехватывания влаги из поверхностных слоев почвы. Ниже этих поверхностных корней, на глубине примерно от 3 до 10 см, от стержня корня отходят еще и шнуровидные корни, очень крепкие, плотные и покрытые коричневой корой. Подобные корни равномерно распределены по всей поверхности стержневого корня, расходясь почти горизонтально и достигая 20 см длины. На них имеются ответвления второго порядка до 3 см длины. На последних видны еще более мелкие и короткие ответвления третьего порядка. На глубине 25 см корень разветвляется на две равные части, уходящие косо вниз. Диаметр их у основания равен 2 мм. Эти корни позволяют растению использовать влагу из более глубоких слоев почвы.

По нашим наблюдениям, у *Stachys recta*, так же как и у многих травянистых растений, различается два типа почек возобновления, из которых происходит развитие надземных побегов.

Летом и весной, в период интенсивного развития растения, закладываются у основания стеблей и в пазухах нижних листочков почки, которые мы называем «летними». Из них к концу лета могут образоваться вторичные побеги рядом с засохшими первыми летними побегами. Из этих почек происходит и «отрастание» после скашивания. Второй тип почек обеспечивает возобновление растения весной после перезимовывания. Эти почки закладываются на корневой шейке и хорошо заметны лишь в конце августа, в сентябре. Из них ранней весной начинается развитие побегов. Эти почки мы называем «осенними».

Centaurea orientalis L. — василек восточный. Это растение приурочено главным образом к склонам балок, где почвы сравнительно маломощные, смытые, часто сильно солонцеватые и где мел во многих случаях является почвообразующей породой. Единично василек восточный встречается

в целинной степи на участках, расположенных на обширных террасовидных поверхностях к балке Ревухе.

Centaurea orientalis — растение с прямыми ветвящимися стеблями, до 40—50 см высоты. Вегетировать начинает поздней весной, цветет в начале августа.

Корень — короткостержневой. Шейка корня на 1—1.5 см скрыта под землей и расчленена на отдельные отростки до 2 см длины. От каждого отростка отходит по несколько (2—3) розеток листьев с войлочными

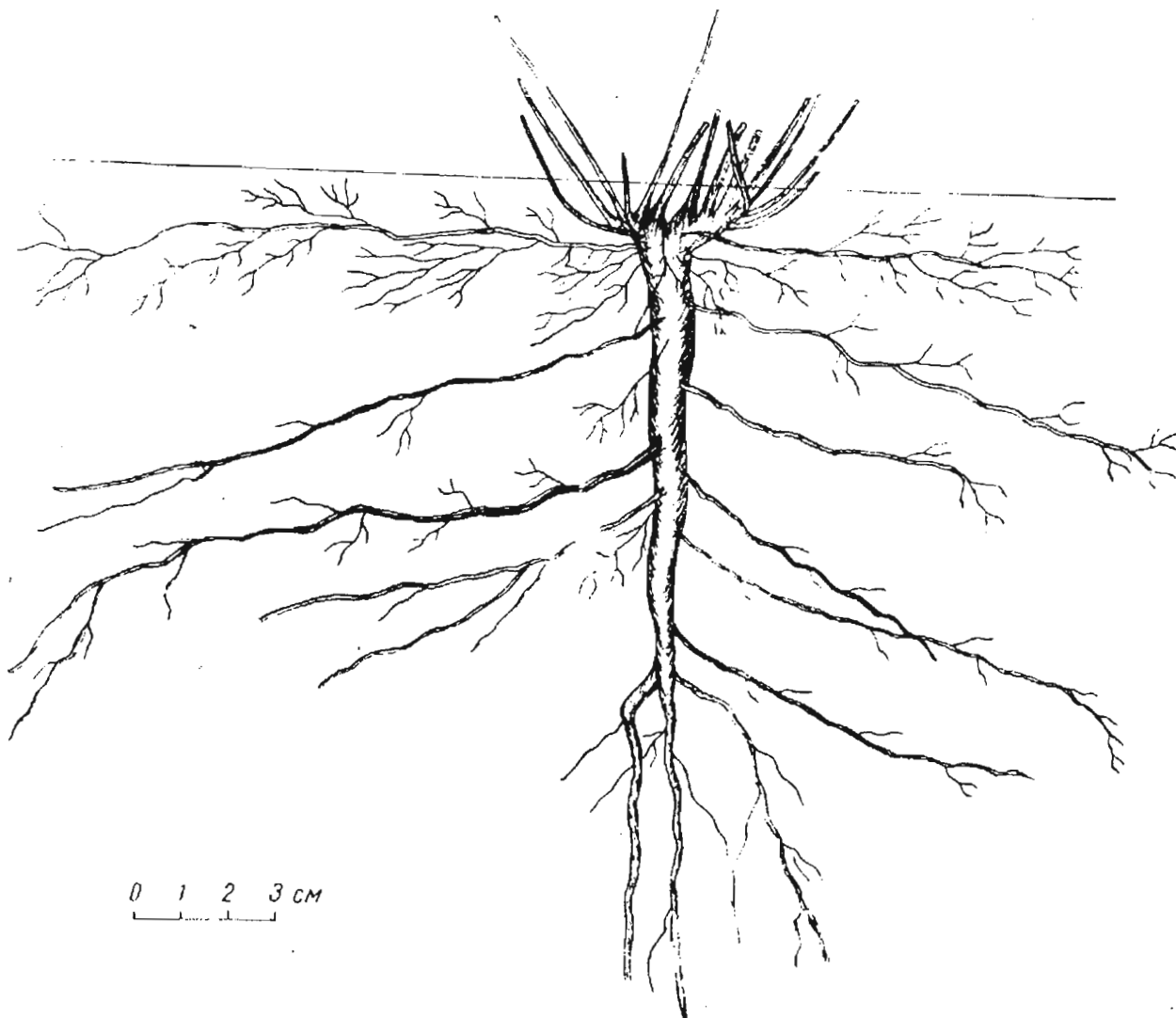


Рис. 6. *Stachys recta*. Корневая система.

обертками (остатками черешков листьев) у основания (рис. 7). Сам стержневой корень ветвится слабо, причем основная масса ответвлений располагается на глубине от 2 до 4 см по длине корня. Большая часть из них представляет собой боковые корни, достигающие длины 15—20 см. Эти боковые корни, в свою очередь, также сильно ветвятся. Другая часть боковых корней представляет собой мелкие корешки. Все описанные ответвления корня служат для перехватывания поверхностной дождевой влаги.

На участках с близким залеганием каменистых материнских пород часто наблюдается искривление главного стержневого корня, как это видно на рисунке 7, где на глубине 19 см корень загнулся и пошел в сторону под прямым углом, по направлению залегания основной толщи мела.

Осенние почки возобновления закладываются на шейке корня. Зимуют в хорошо защищенном состоянии, так как покрыты войлочным покровом. Летние почки возобновления закладываются внутри розеток листьев.

б. Длинностержнекорневые. Сюда относятся: *Eryngium campestre*, *Seseli campestre* и др.

Eryngium campestre L. — синеголовник степной. Встречается единично в целинной сенокосной степи, обильно разрастается на всех типах пастбищ в исследованном нами районе. Этому способствует непоедаемость его скотом и глубоко идущая корневая система.

Это серовато-зеленое растение имеет ветвящийся стебель с немногочисленными колючими, глубоко перисто-раздельными листьями, основная масса которых образует прикорневую розетку. По своему развитию *Eryngium campestre* — позднелетнее растение. Он начинает вегетировать значительно позднее других степных видов. Зацветает только в середине июля, а плодоносит в середине августа, в конце же августа его побеги начинают отмирать, и к моменту созревания семян стебель его отрывается от основания и весь высохший «куст» *Eryngium campestre* перекачивается по степи в виде «перекати-поля».

Корневая шейка, где закладываются почки возобновления, находится на глубине 5 см. Почки возобновления защищены оберткой из остатков сухих волокнистых влагалищ листьев. Первые листья появляются в конце мая, когда почва уже бедна влагой. Пряча почки глубоко в почву, растение как бы защищает их от иссушения. Шейка корня имеет диаметр около 2.6 см. На глубине же 70 см диаметр корня мало изменяется и равняется 2 см. Таким образом, корень, проходя на значительную глубину, до 2—2.5 м, на всем протяжении остается очень мощным и толстым.

До глубины 50 см корень ответвлен короткими, до 2 см длины, тонкими сезонными корневыми мочками, выходящими из особых бугорков на стержне корня (рис. 8).

Г. Н. Высоцкий в заметке «О некоторых корешках» (1926б), при описании корневой системы другого вида этого рода — *Eryngium planum*, также указывал на наличие вначале загадочных для него «бородавок» на корне этого растения. В дальнейшем сотрудниками Г. Н. Высоцкого опытным путем было выяснено, что во влажное время вегетационного периода из этих бугорков развиваются обильные корневые мочки, которые затем отмирают. У экземпляра, изученного нами, только на глубине 50 см отвивался первый боковой корень с диаметром в 1 см, который направлялся резко вниз.

Таким образом, у *Eryngium campestre* мы видим ряд приспособлений к довольно засушливому климату района. В связи с тем, что это растение поздно зацветает, его корневая шейка с почками возобновления находится на глубине 5 см, чем защищает себя от излишнего иссушения. Корневая система проникает в более влажные слои почвы, с более или менее постоянным содержанием влаги. Для использования весенней влаги в более верхних слоях служат временные корневые мочки.

Seseli campestre Bess. — жабрица степная, с отметкой «sp.» встречается в целинной сенокосной степи и на степных выпасах, а также по склонам балок.

Стебель сильно ветвистый, доверху олистственный, образующий большие кусты. Зацветает только во второй половине июля, и тогда особенно резко выделяются цветущие экземпляры этого растения в виде белых шаров на общем фоне уже осенних аспектов степи. В конце августа начинает отмирать.

Корень, так же как и у *Eryngium campestre* и большинства зонтичных, длинностержневой. Корневая шейка тоже погружена в почву, на глубину 4—5 см, одета влагалищами из отмерших оснований листьев. Диаметр корня у основания 1.8 см, на глубине 13 см — 1.5 см, на глубине 100 см, до которой он был откопан, — 0.6 см. Основная масса боковых ответвлений корня располагается на глубине от 10 до 15 см. Эти боковые корни первого порядка достигают в длину 28 см. Отходя от стержневого корня, они направляются вверх, заканчиваясь на глубине 2—3 см от поверхности и давая массу ответвлений, кото-

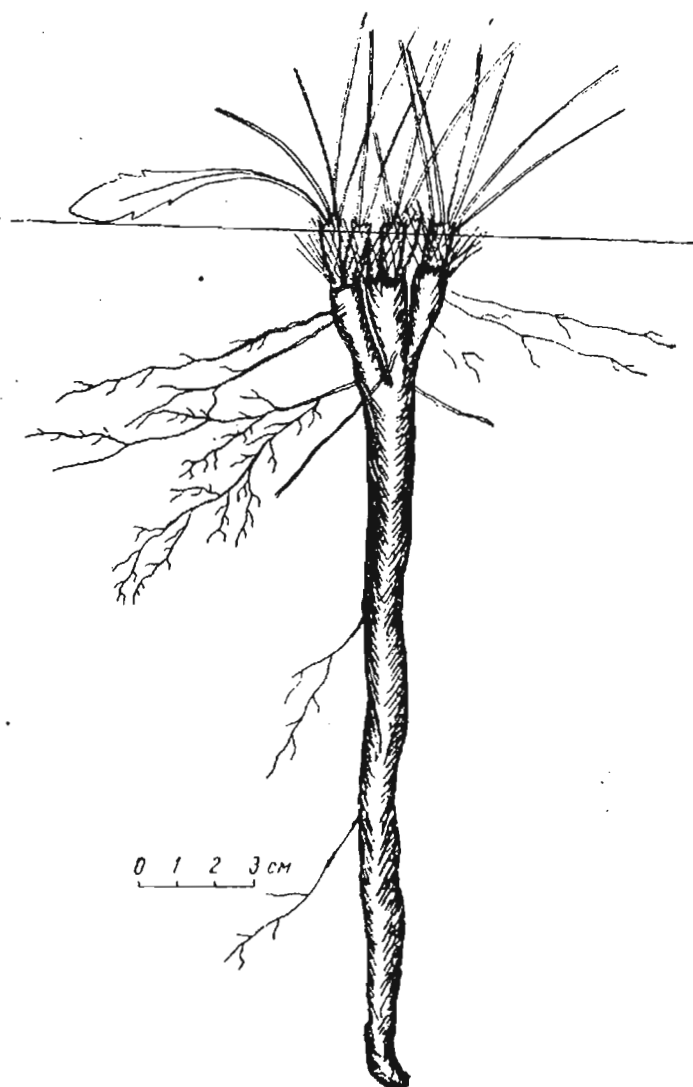


Рис. 7. *Centaurea orientalis*. Верхняя часть корневой системы.

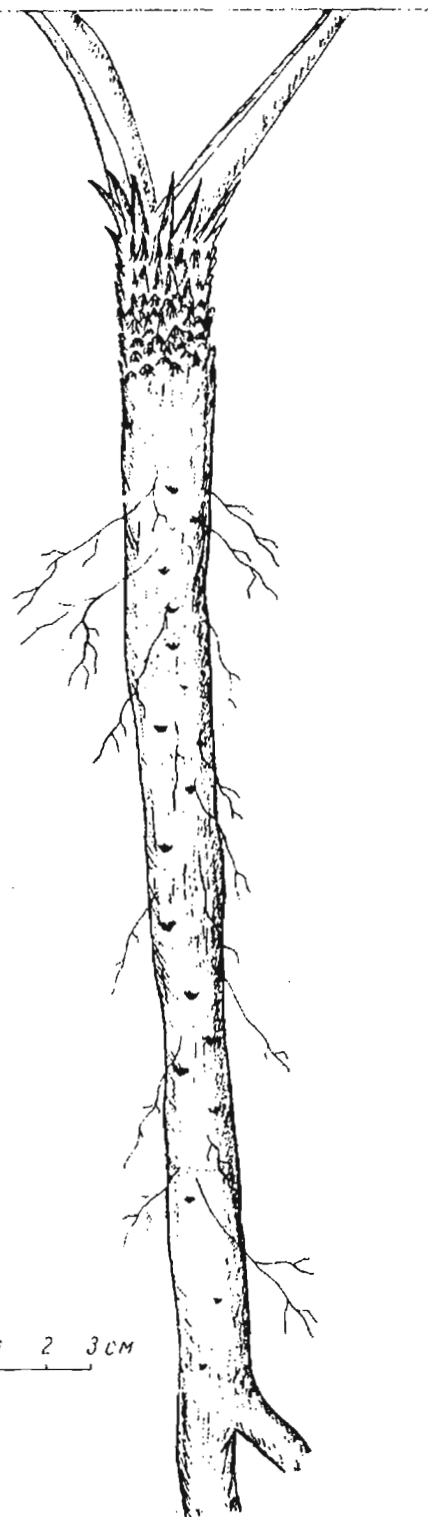


Рис. 8. *Eryngium campestre*. Верхняя часть корня.

рые, несомненно, предназначены для улавливания поверхностной дождевой влаги; они довольно густо покрыты корнями второго порядка в 1 мм диаметром, а последние — волосовидными корешками третьего порядка в 0.1 мм диаметром.

На глубине от 14 до 55 см имеются только лишь немногочисленные волосовидные веточки первого порядка, несущие более мелкие корешки

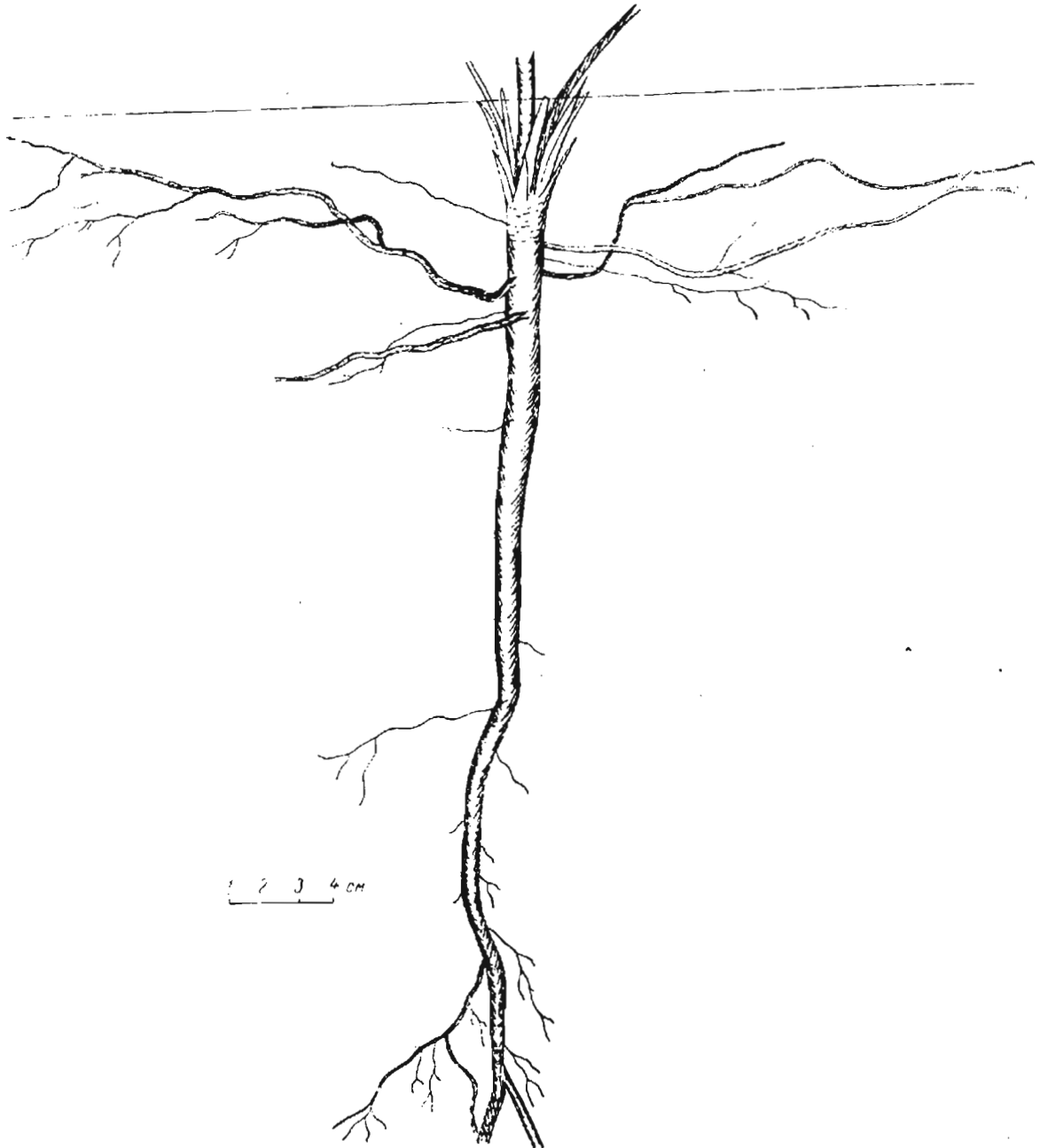


Рис. 9. *Seseli campestre*. Корневая система. Верхняя часть.

второго порядка. На глубине 55 см от корня отчленяются несколько крупных боковых корней, уходящих косо вниз (рис. 9).

Почки возобновления закладываются летом в основании шейки корня на глубине 5—6 см; эти почки защищены основаниями отмерших листьев. Развитие надземных побегов из этих почек происходит лишь в конце мая следующего года.

б) Стержне-кистековые

Подземные органы стержне-кистекового типа носят промежуточный характер между стержнекорневым и кистековым типами.

В верхней своей части корень стержневой, но на глубине 3—15 см от него отходят более мелкие корни, образуя кисть.

О подобного рода подземных органах писал еще Г. Н. Высоцкий (1915). К ним он относил, например, *Pulsatilla patens* и др. растения. Из изученных нами растений к этому типу относятся из травянистых растений — *Phlomis pungens* и полукустарничек *Teucrium polium*.

Phlomis pungens Willd. — зонник колючий. Распространен почти всюду: в целинной сенокосной степи, на степных пастбищах, по склонам балок. Особенно пышно разрастается на выпасаемых участках степи, так как скот его не поедает. Поэтому летом, в период его цветения и пло-

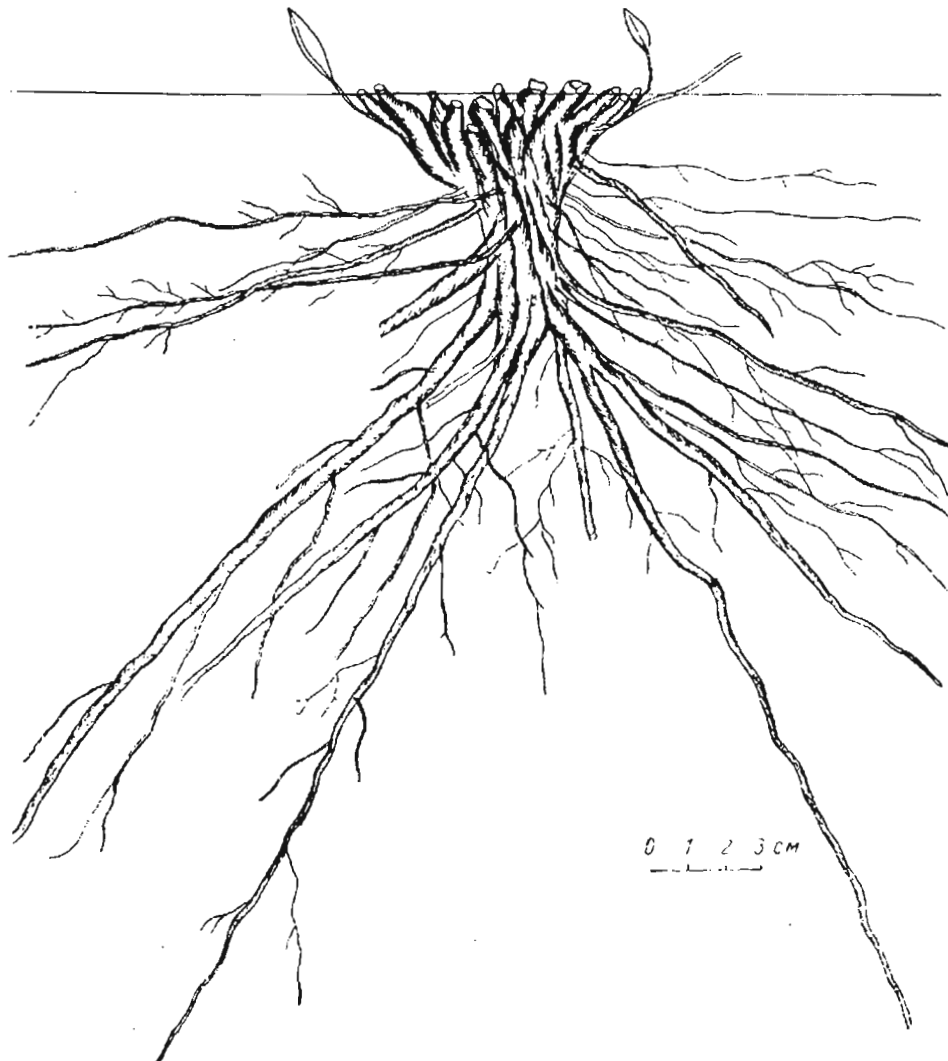


Рис. 10. *Phlomis pungens*. Корневая система.

доношения, на всех пастбищах очень характерны большие кусты *Phlomis pungens*, образующие после окончания вегетации «перекати-поле».

Вегетирует с конца апреля, зацветает в первой половине июня. В последних числах июня и в первых числах июля — плодоносит, а во второй половине июля начинает отмирать; по степи в это время тут и там перекатываются его побуревшие кусты.

Корень стержне-кистевой (рис. 10). Шейка корня находится на уровне почвы, кверху расширена, диаметр ее равен 7.5 см. Горизонтальная верхняя часть шейки корня (каудекса) покрыта пеньками, представляющими собой следы отмерших побегов. Кроме того на шейке корня можно заметить некоторое подобие партикуляции, так как корень в верхней части начинает расщепляться на отдельные. Верхняя стержневая часть

корня постепенно сужается книзу до глубины 15 см. На этой глубине корень разделяется на множество разветвлений с диаметром 3—5 мм. Эти «кистекорни» проникают в почву до глубины 60 см. Они густо оветвлены, по всей их длине отходят более мелкие корни с диаметром в среднем около 1 мм, направляющиеся косо в стороны на расстояние до 15 см. На этих корнях, в свою очередь, также располагаются мелкие волосовидные, короткие, до 2 см длины, корешки второго порядка.

Ближе к поверхности почвы, непосредственно от стержневой части корня отходят горизонтальные многочисленные тонкие, сильно оветвленные поверхностные корни, достигающие 30 см длины.

Таким образом, верхний слой почвы оказывается густо переплетенным этими поверхностными корнями и их оветвлениями. Благодаря такой сетке корней, растение может получать влагу непосредственно из поверхностных слоев почвы в течение лета, используя летние дожди. Все корни зопника покрыты темнокоричневой легко отделяющейся корой.

Летом на шейке корня у самой поверхности почвы закладываются почки возобновления, причем интересно отметить, что они располагаются по периферии самой шейки, а в центре ее их нет. Отсюда можно сделать вывод, что центральная часть является более старой и отмирание тканей начинается в центре. Из этих заложившихся летом почек развитие надземных побегов начинается рано весной.

в) Дерновинные

О способе роста и отмирания дерновинных растений в литературе до сих пор имеется очень мало указаний. А. Л. Токунова (1938) в заметке, посвященной морфологии, биологии и экологии *Festuca varia* Naenke, на стр. 219 пишет: «Дернина состоит из более молодой центральной части, а на периферии окружают ее старые листья и отмершие влагалища» и далее: «так как кочка (овсяницы) растет центром, то с возрастом она приобретает все более и более выпуклую форму». С подобным мнением согласиться трудно. Если дерновина растет к центру с самого начала своего появления, т. е. после прорастания семени и образования первых побегов, то каким образом возникают большие кочки *Festuca varia* от 8 до 50 см в диаметре?

Наши наблюдения в природе говорят о том, что молодая дерновина дерновинных злаков и двудольных, возникнув из семени, довольно равномерно разрастается в радиальных направлениях от центра.

Это достигается тем, что от первоначального центра отходит большое количество сильно укороченных корневищ. Последние дают боковые ответвления также разрастающиеся в стороны. Естественно поэтому, что центральная часть должна быть более старая, а периферические ее части более молодые. Поэтому не случайно в целинной степи, а особенно на склонах часто можно видеть дерновины типчака и ковылей с отмершими центральными частями. Рост надземных побегов и корней у этих злаков происходит от живой периферической части. Таким образом, дерновина одновременно и растет и разрушается. Это подтверждается характеристикой дерновины *Festuca sulcata* в последней сводке, посвященной кормовым растениям сенокосов и пастбищ СССР, под редакцией И. В. Ларина (1950): «Старая дернина характерна тем, что середина ее „лысая“, лишенная живых побегов; последние располагаются по периферии куста. Такое же явление наблюдается и у других степных злаков (ковылей, житняков), и менее ярко оно выражено у мезофильных кустовых злаков лесной зоны» (стр. 393).

Естественный процесс отмирания на крутых склонах ускоряется вследствие того, что центральная часть дерновины покрывается мелкоземом, принесенным с выпележающих участков. Этот процесс наиболее интенсивно происходит весной, когда мелкозем приносится талыми водами и задерживается внутри дерновины. Слой мелкозема иногда достигает 1.5 см. Впоследствии в центральной разрушенной части дерновины могут поселиться стержнекорневые растения или злаки.

У живой дерновины типчака и ковыля основания побегов, покрытые отмершими влагалищами, и узлы кушения располагаются ниже поверхности почвы. Поэтому все изученные нами злаки можно отнести к «степному типу задернения». Этот тип дерновинных растений, по Т. С. Гейдеман (1931), отличается тем, что основания побегов, окутанных влагалищами листьев и образующих плотную дернину, погружены в почву, так что почки возобновления побегов находятся на глубине 1.5—3 см от поверхности почвы междерновинных промежутков. Интересные сведения о способе побегообразования у различных групп злаков (плотнокустовых, рыхлокустовых и корневищных) мы находим также у В. И. Евсеева (1949).

У группы плотнокустовых злаков новые побеги закладываются внутри влагалищ старших по возрасту побегов. Молодые побеги, возникнув таким образом, собственной корневой системы в течение некоторого времени не образуют, а пользуются корневой системой материнских побегов.

Появление молодых побегов у плотнокустовых злаков приурочено к периоду после цветения, затухая к осени. По нашим наблюдениям зимуют они в виде молоденьких, бесхлорофильных побегов, хорошо защищенных влагалищами листьев.

Отмирание побегов начинается после плодоношения и продолжается вплоть до зимовки, но основное количество побегов уходит под снег в жизнеспособном состоянии.

Что касается строения самих корней этих злаков, то, по нашим наблюдениям, а также по данным М. С. Шалыта (1950) и других авторов, у злаков различается два типа корней. Первые из них нежные, тонкие, с обильем корешков; они располагаются в поверхностном слое почвы до глубины 10 см, расходясь радиально в стороны на расстояние 45—50 см. Менее всего эта поверхностная сеть корней выражена у ковылей.

Корни второго типа более грубые, до 1.5 мм в диаметре. Расходятся они косо и вертикально вниз. До глубины 50—70 см эти корни обильны и сильно ветвятся. В последующих глубинах эти корни единичны, проходят по трещинам, подтекам гумуса, червоточинам.

По мощности развития корневой системы злаки можно расположить в таком порядке: ковыли, житняк, тонконог, типчак, мятлик живородящий.

Из двудольных к группе дерновинных растений относится *Linosyris villosa*. Ее своеобразное грубое корневище с сильно укороченными междоузлиями при разрастании образует плотную дернину. Характер распространения корней имеет много общего со злаками. Более подробное описание строения корневых систем злаков и грудницы мохнатой дано ниже.

Далее мы приводим описание следующих дерновинных растений: из злаков — *Stipa Lessingiana*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Agropyrum pectiniforme*; из двудольных — *Linosyris villosa*.

Stipa Lessingiana Trin. — ковыль Лессинга. Из многочисленных видов ковылей, распространенных в Деркульской степи, наиболее обилен ковыль Лессинга. Являясь самым ксерофильным из перистых ковылей, он распространен в сенокосной степи и по склонам балок. Из ковылей он является наиболее хорошим в кормовом отношении. На выпасаемых степных

участках ковыль охотно поедается лошадьми и при продолжительном выпасе совсем выпадает из травостоя. Под влиянием выпаса меняется и мощность дерновин. В целинной сенокосной степи величина его дерновины достигает 12—15 см в диаметре. На сильно выпасаемых участках — 2—4 см.

Начинает вегетировать ковыль рано, в апреле, в середине мая цветет, а к концу июня созревают плоды.

Как указывалось выше, корни ковыля, как и других дерновинных растений, разделяются на два типа — поверхностные и глубинные. Поверхностная сетка корней у ковыля Лессинга выражена слабее, чем у других изученных нами злаков. Основная масса глубинных корней направляется прямо вниз до глубины 100—120 см; другая часть их располагается под некоторым углом ближе к поверхности, на глубине 30—40 см. Корни довольно грубые, диаметр их 1.5 мм, в верхней части они одеты чехликами.

Как известно, при выпасе ковыли прежде других злаков выпадают из травостоя. Такая неустойчивость ковылей определяется особенностями их биологии.

Ковыли не имеют хорошо развитой поверхностной сети корней, как *Festuca sulcata*, *Coeleria gracilis*. Особенно хорошо развита эта поверхностная сеть корней у *Agropyrum pectiniforme*. При иссушении почвы при выпасе и недостатке влаги ковыли оказываются неспособными в полной мере использовать влагу летних дождей. Кроме этого имеется и вторая биологическая особенность, обуславливающая быстрое выпадение ковыльного травостоя.

По наблюдениям В. Г. Танфильева (1939) на степных пастбищах Ростовской области, выяснилось, что из числа дерновинных злаков ковыли обладают наиболее высокой отавностью. Различная отавность злаков дала возможность указанному автору довести число отчуждений за два года у ковыля узколистного до 12 раз, у тырсы — до 9 и у типчака — только до 7. При этом числе отчуждений у различных злаков наблюдалась различная степень гибели дерновин. У ковыля узколистного она равнялась 70%, у тырсы — 50% и у типчака — только 5%. В связи с высокой отавностью ковыли на сильно выпасаемых участках стравливаются в течение сезона больше чем другие злаки. Это ведет к истощению у них запаса пластических веществ и к ослаблению дерновины (Смелов, 1937).

Высокая отавность и большая устойчивость ковыля при условии одинакового числа срезов объясняются значительной глубиной узлов кущения (Танфильев, 1939). Если у ковыля Лессинга и украинского узлы кущения находятся на глубине 2.4 см, у тырсы на глубине 2 см, то у келерии на глубине 0.9—1 см, а у типчака всего лишь на глубине 0.8 см.

Festuca sulcata Наск. — типчак, овсяница бороздчатая. И. В. Ларин (1950) пишет, что из 30 родов злаков, играющих заметную роль в создании травяного покрова, второе место по распространенности и кормовому значению после рода пыреев (*Agropyrum*) принадлежит овсяницам (*Festuca*).

В исследованном нами районе *Festuca sulcata* является наиболее распространенным злаком. Это самое обычное растение на водораздельных степных пастбищах и по северным склонам балок.

Festuca sulcata отличается небольшой величиной дерновины и характером корневой системы. Диаметр дерновины в сенокосной степи — до 10 см, на степных пастбищах — до 4—6 см.

Цветет в середине мая; плоды созревают к половине июня, а с начала июля побеги его постепенно засыхают. Оживление в вегетации наблюдается, как и у большинства степных злаков, осенью, после дождей.

По сравнению с другими степными злаками, типчак обладает наиболее поверхностной корневой системой, проникающей в основном всего лишь на 40—60 см, с радиусом ее в ширину до 10—15 см. Корни типчака более тонки по сравнению с корнями ковыля и окрашены в темнобурый цвет. Сильно развита приповерхностная сеть тонких корней, перехватывающая небольшие осадки и влагу, поступающую в почву в виде росы. На склонах наличие такой сетки мелких корешков в поверхностном слое почвы скрепляет эти слои и препятствует размыву.

Как известно, типчак относится к наиболее выносливым видам по отношению к стравливанию. Последнее объясняется слабой его отавностью, а также малым ростом. Приземное расположение листвы предохраняет типчак от полного скусывания животными всех его листьев.

Koeleria gracilis Pers. — тонконог стройный. Особенно обилен в сенокосной целинной степи. Широко распространен также в разнотравно-злаково-типчаковой ассоциации по северному склону балок. Являясь хорошим кормовым растением, тонконог стройный вместе с тем хорошо выдерживает выпас и на пастбищных участках держится дольше ковылей. Это объясняется, по нашему мнению, тем, что тонконог стройный по сравнению с ковылем имеет более развитую сетку приповерхностных корней, о значении которой говорилось выше.

Цветет в конце мая, к середине июня созревают плоды. В июле тонконог, как и большинство степных злаков, подсыхает. Во второй половине августа и в первой половине сентября у него появляется новая зеленая листва.

Величина дерновины у этого растения примерно такая же, как у *Festuca sulcata*, — до 9—10 см в диаметре.

Особенностью корневой системы *Koeleria gracilis* является ее большая разветвленность. На глубине 1—2 см от поверхности почвы располагается система горизонтальных корешков до 20 см длины, в диаметре 0.8 мм. На расстоянии 1—2 см друг от друга по всей длине корня отходят корешки второго порядка. Длина их достигает 4 см, диаметр — 0.2 мм. Эти ответвления, в свою очередь, несут тонкие корешки третьего порядка, 1—2 см длины. Этими поверхностными горизонтальными корнями создается густая водоулавливающая сеть.

Корни второго типа, более грубые, идут под углом 45° к поверхности почвы и затем вертикально вниз. Эти корни, в отличие от горизонтальных, одеты чехликами, образованными из почвенных частиц, а также белой, легко отделяющейся корой. Окончания их располагаются на глубине 1—1.3 м, в горизонтах с более или менее постоянным водным режимом.

Agropyrum pectiniforme Roem. et Schult. — пырей гребневидный. Особенно распространен по южным склонам балок со смытыми почвами, там где на поверхность выходят щебенки мела, песчаника и олок; хорошо растет также на участках с разреженной растительностью. Благодаря своей способности расти в таких неблагоприятных условиях и хорошим кормовым качествам, может быть широко использован для закрепления склонов.¹

¹ Подобные опыты из литературы известны. Так, в Ворошиловградской области сотрудником Ворошиловградского сельскохозяйственного института М. А. Каймакан (1951) были проведены посевы нескольких форм местного высокопродуктивного жителя на меловых склонах. Эти формы весной развиваются раньше и быстрее, чем культурные, а осенью дают хорошую отаву. Получаемые урожаи в течение четырех лет как в чистых посевах, так и в злаково-бобовых травосмесях были не ниже среднего урожая для плакорных условий степи.

По нашим наблюдениям, житняк начинает вегетировать позднее по сравнению с ковылями, типчаком и тонконогом. Цветет в половине июня, а в конце июля и начале августа плодоносит.

Agropyrum pectiniforme обладает мощной корневой системой. От основания довольно рыхлой дерновины отходит большое количество корней диаметром 1.2 мм. Как и у тонконога, у него имеется поверхностная сетка сильно оветвленных корней. Длина поверхностных корней до 18—20 см, а их оветвлений — 2.5—3 см.

На глубине 30 см глубинные корни, идущие косо вниз, меняют направление на вертикальное. На глубине 40—50 см корни становятся значительно тоньше. Основная масса глубинных корней проникает до 1—1.20 м глубины. Боковые оветвления этих корней расположены гуще чем у тонконога, и достигают 3.5 см длины. Они также одеты чехликами и легко отделяющейся корой.

Linosyris villosa (L.) D. C. [*Galatella villosa* (L.) Rchb.]¹ — грудница, чахлица, степная астра. Это своеобразное растение обладает рядом морфологических и биологических особенностей, которые позволяют ему на степных пастбищах занимать господствующее положение.

Н. Ф. Комаров, приводя данные об изменении травостоя степей в исторический земледельческий период, отмечает, что сейчас «некоторые виды явно сузили ареалы своего распространения, опустив свои северные границы к югу» (1951, стр. 227). В качестве такого примера им приводится *Linosyris villosa*, которая за последние 150 лет в южных районах Средне-Русской возвышенности будто бы уменьшила площадь своего распространения, и ее северная граница будто бы значительно отодвинулась к югу. Это утверждение подтверждается автором ссылками на замечания Гюльденштедта, посетившего в 1774 г. южные районы Европейской части России и оставившего описания этих мест. Сопоставляя описания Гюльденштедта со своими собственными наблюдениями, Н. Ф. Комаров пришел к выводу, что под влиянием хозяйственной деятельности человека *Linosyris villosa* вместе с другими видами, характерными в этих районах для солонцеватых почв, «значительно уменьшила свое обилие в северной части ареала» (там же, стр. 231).

Однако наблюдения последних лет, в том числе и наши, не подтверждают такое заключение Н. Ф. Комарова, а свидетельствуют об обратном — о широком распространении степной астры в северных районах ее ареала.

Как известно из литературных источников, *Linosyris villosa* является вместе с полынями постоянным компонентом дерновинно-злаковых (типчаково-ковыльных и ковыльно-типчаковых) и опустыненных степей. Севернее, в зоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей и даже в южных районах лесостепи, *Linosyris villosa*, как и другие явно ксерофильные виды, приурочена только к солонцам, солонцеватым почвам или участкам со смытыми почвами, т. е., по словам Е. М. Лавренко (1940), к заведомо «экстразональным» местообитаниям.

Подобная приуроченность этих полупустынных и даже пустынных по своему составу и структуре растительных группировок очень характерна для южных районов Средне-Русской возвышенности, в частности — для восточных районов Украины, т. е. как раз для тех мест, в которых побывал во второй половине XVIII в. Гюльденштедт, а следовательно упоминания его о *Lynosyris villosa*, видимо, следует отнести к подобным местообитаниям.

¹ Визначник рослин УРСР (Определитель растений УССР). Київ, 1950.

Так, например, в районе наших исследований *Linosyris villosa* очень широко встречается именно на южных склонах балок и водоразделов, где распространены солонцы и солонцеватые почвы. На подобных участках степная астра вместе с ксерофитными полукустарничками образует своеобразные, разреженные сообщества. На южных склонах почти всех балок, впадающих в р. Деркул, встречаются растительные сообщества, в которых *Linosyris villosa* господствует. Кроме этих участков, *Linosyris villosa* в обследованном районе широко распространена также на степных водораздельных пастбищах.

Зацветает грудница в конце июля; массовое цветение начинается в начале августа; плодоносит грудница в конце сентября.

Еще Г. Н. Высоцкий считал, что *Linosyris villosa* следует отнести к группе дерновинных растений. «Группа дерновинных растений, — писал он, — является переходной к группе ползучих, но ее представители обладают сильно укороченными побегами, которые не стелются, а плотно прижимаются друг к другу, разветвляясь от более или менее сохранившегося центра дерновины. . . В эту группу следует причислить растения, которые растут более или менее плотными дерновинами, как, например, чахлица (*Linosyris villosa*, *Linosyris glabrata*). . . Эти растения часто образуют расходящиеся от центра круги с вымирающими к старости центрами» (1915, стр. 1369).

Наши наблюдения (Горшкова и Семенова-Гян-Шанская, 1952) подтвердили справедливость этих указаний Г. Н. Высоцкого и показали, что компактная дерновина *Linosyris villosa* (рис. 11) образована из небольших, прижатых друг к другу корневищ с укороченными междоузлиями, расположенными в самом поверхностном слое почвы на глубине 1—1.5 см. Рост и развитие дерновины происходит от центра к периферии (рис. 12).

Формирование укороченных корневищ у грудницы начинается на 3—4-й год жизни растения, а затем следует его ветвление. Нарастает корневище передним (верхним) концом, на котором расположена почка роста. Противоположный конец его постепенно отмирает, причем одновременно отмирают и отходящие от него многочисленные корни, образующие густую «бороду». Таким образом, самые старые концы корневищ оказываются в центре дерновины, и, вследствие отмирания, между ними получают разрывы и дерновина распадается на отдельные части.

Этим и объясняется отмеченное Г. Н. Высоким строение дерновины грудницы с «отмершим» центром.

От нижней части укороченных корневищ *Linosyris villosa* отходят многочисленные темноокрашенные грубые толстые корни, образующие густую щетку. Часть их расходится широким радиусом (до 30—50 см) в поверхностном слое почвы; эти корни перехватывают поверхностную влагу. Другие корни проникают вглубь до 90—100 см и получают воду из более глубоких горизонтов почвы. Горизонтально расходящиеся корни оветвлены значительно сильнее по сравнению с корнями, уходящими вертикально. На последних видны редкие и тонкие корешки второго

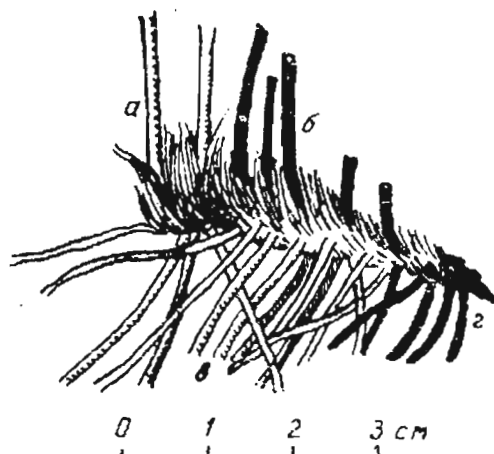


Рис. 11. *Linosyris villosa*. Укороченное корневище.

а — живые побеги; б — остатки прошлогодних отмерших побегов; з — живые корни; г — отмершие корни.

порядка с диаметром в десятые доли миллиметра и длиной 2—3 см. Почки возобновления молодых надземных побегов закладываются на

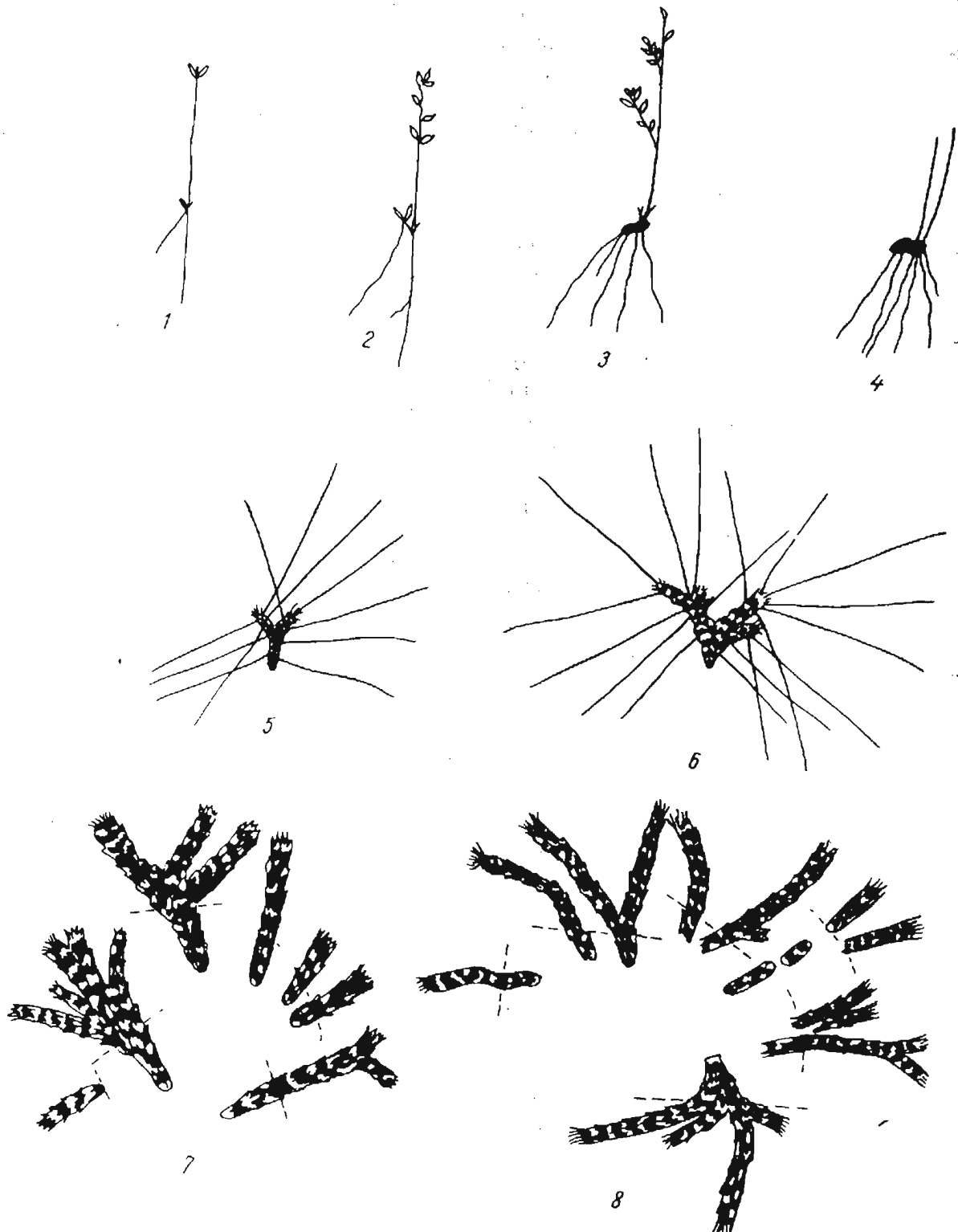


Рис. 12. Выходы и молодые особи *Linosyris villosa*.

1, 2, 3, 4 — вертикальные срезы выходов; 5, 6, 7, 8 — горизонтальные срезы разновозрастных дерновины (части дерновины, находящиеся к центру от прерывистой линии, — отмершие).

переднем конце корневищ. Ежегодно отрастающие молодые побеги окутаны светлосерыми влагалищами отмерших листьев.

Особенности строения подземных органов помогают гряднице переносить условия недостаточного увлажнения. Густое войлочное опушение

и характер надземных побегов также способствуют общей сопротивляемости этого растения в борьбе за влагу, а слабая поедаемость, грубость и прочность побегов делают *Linosyris villosa* более приспособленной к пастбищному режиму и вытаптыванию.

Одной из биологических особенностей *Linosyris villosa* является то, что при срезании надземных побегов последние почти не отрастают. На оставшихся при срезании частях стеблей в лучшем случае отрастает по нескольку листочков. Вероятно, эту особенность можно использовать как меру борьбы с *Linosyris villosa* — засорителем пастбищ, применяя раннее и повторное скашивание.

г) Корневищные

К этой группе относится большое количество двудольных растений и злаков, обитающих в сенокосной степи и на степных пастбищах. В качестве примеров мы остановимся только на некоторых наиболее характерных из них. Из злаков — *Bromus inermis*, *Agropyrum repens*; из двудольных — *Veronica steppacea*, *Pyrethrum millefoliatum*, *Centaurea Marschalliana*.

Для всей этой группы растений характерно следующее: корневища располагаются на глубине 3—8 см; иногда они разрастаются латкообразно и создают систему более или менее связанных друг с другом корневищ. Иногда же более старые части корневища начинают рано отмирать, и связь между разветвлениями корневищ прерывается, в результате чего образуется латка, состоящая из не связанных друг с другом растений.

Bromus inermis Leyss. — костер безостый, так же как и пырей ползучий, в целинной сенокосной степи приурочен к перерытым землероями участкам. Обилен костер безостый и на крутых, полуобнаженных участках, по склонам, преимущественно северным, балок. На степных выпасах костер безостый также приурочен к слепышинам (выбросам землероя-слепыша) с перерытой почвой.

Фенологическая ритмика у костра безостого такая же, как у пырея ползучего (см. далее).

Корневища костра безостого, по сравнению с пыреем, укорочены, длина их 8—10 см, располагаются на глубине 4—5—6 см. По всей длине корневищ отходит многочисленные корни до глубины 50—70 см. Корни густо покрыты корешками второго порядка, 4—5 см длины. Последние несут корешки третьего порядка, 1—2 см длины, и корешки следующего, четвертого порядка, 2—1.5 см длины. Летние и осенние почки, из которых развиваются побеги, закладываются на концах корневищ.

Agropyrum repens (L.) Р. В. — пырей ползучий. Благодаря строению своих подземных органов, пырей ползучий обладает способностью легко и быстро захватывать новые территории. Кроме того, *Agropyrum repens* предпочитает рыхлые, неуплотненные почвы. Эти его свойства объясняют приуроченность его в степи к выбросам землероев и участкам с рыхлыми почвами. По балкам встречается на обнаженных участках склонов с суглинистыми почвами и по дну балок.

В районе наших исследований пырей ползучий в целинной степи и на залежах достигал 50 см высоты. Но в литературе есть указания, что в особо благоприятных условиях пырей ползучий может достигать высоты 170 см (Ларип, 1950).

По нашим наблюдениям, пырей ползучий начинает цвести в половине июня, плоды его созревают к половине июля. Размножается это растение, в основном, корневищами. Длинные и мощные корневища его (до 20—30 см одно междоузлие) располагаются на глубине 5—8 см. От них на глубину 60—80 см отходят многочисленные белые корни, густо покрытые боковыми веточками до 3 см длины. И летние и осенние почки возобновления закладываются на корневище. Из верхушечной почки продолжается рост корневища в длину, а из боковых развиваются молодые надземные побеги.

Veronica steppacea Kotov. — вероника степная. Довольно обильна в целинной сенокосной степи, на степных сбоях, а также по склонам балок. Растение от 15 до 30 см высоты. Растет небольшими латками.

Начинает вегетировать в апреле. В первых числах июня зацветает, в начале июля плодоносит, а в конце июля генеративные побеги уже отмирают. В конце августа, после дождей, наблюдается вторичная вегетация, а также и вторичное цветение.

Характер корневища точно такой же, как у описанного далее *Sentaurea Marschalliana*. Светлокоричневые молодые корневища начинают ветвиться. Впоследствии боковые ветви в месте ветвления отмирают, отчлениваются от главного корневища, и таким образом возникает система не связанных друг с другом корневищ. Длина их 4—6 см, диаметр 2—3 мм. По всей длине корневищ отходят многочисленные светлокоричневые корни, расходящиеся под углом 45° к поверхности почвы и достигающие длины 40—50 см. Они равномерно оветвлены короткими, до 3 см, корешками. Осенние почки возобновления закладываются на переднем конце корневища без особой защиты влагалищами отмерших листьев. Летние почки закладываются в нижней части стебля.

Pyrethrum millefoliatum (L.) М. В. — ромашник тысячелистный. Разрастается латками. Хорошо переносит сбой, вследствие чего особенно обилен на сильно выпасаемых водораздельных участках, а также встречается по южным склонам балок на смытых и солонцеватых почвах. Как неоднократно отмечалось в литературе (Высоцкий, 1926а; Шалыт, 1950), *Pyrethrum millefoliatum* образует «проткань» в тех ассоциациях, в которых он встречается. В исследованном нами районе *Pyrethrum millefoliatum* создавал такую «проткань» в злаково-грудницево-ромашниковой ассоциации на склонах балок и на выбитых пастбищах, а также и в других ассоциациях, образуя латки диаметром до 1.5 м.

Генеративные побеги ромашника достигают 25 см высоты, одиночные или в числе 2—3. Листья же образуют розетки, очень плотно сидящие на разветвляющемся корневище. Зацветает ромашник в конце мая—начале июня; в начале июля начинает плодоносить. В конце июля верхние листья подсыхают, а в августе *Pyrethrum millefoliatum* снова вегетирует за счет появления новых листочков в центре розетки.

Pyrethrum millefoliatum обладает очень мощной корневой системой. В самом поверхностном слое почвы, на глубине 1.5—3 см, располагается масса темнокоричневых, горизонтально расположенных грубых корневищ. Длина их достигает 20 см при диаметре в поперечнике равном 0.4—0.5 см. Кроме того, корневища сильно ветвятся, образуя ответвления до 3—4 см длины. Каждый год на переднем конце корневища закладываются почки. В течение первой половины лета молодые участки корневища остаются мягкими, эластичными; темноокрашенная кора появляется на них только к осени. Очень часто у старых экземпляров ромашника старая часть корневища бывает отмершей и легко отламывается. Иногда при этом теряется непосредственная связь между «ветками» корневища,

несущими самостоятельные розетки листьев, и осуществляется таким образом вегетативное размножение.

По всей длине корневища отходит большое количество шнуровидных плотных темноокрашенных корней, уходящих косо вниз. На глубине 18—20 см корни сильно оветвлены и в поперечнике составляют всего лишь

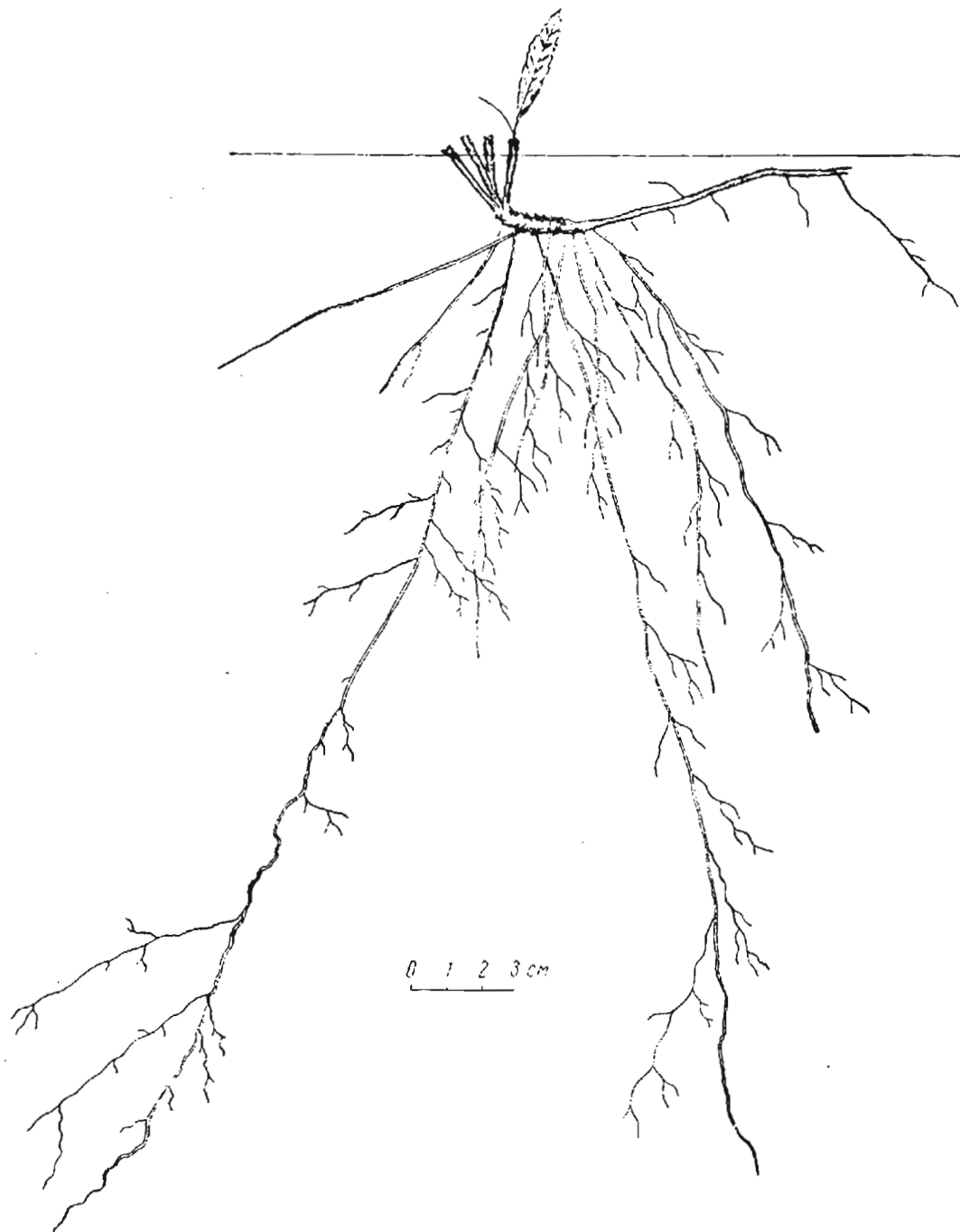


Рис. 13. *Pyrethrum millefolium*. Корневище с корнями.

0.4 мм (рис. 13). Длина боковых корешков равняется 10—12 см. На них можно видеть более тонкие, нитевидные оветвления следующих порядков, образующие сосущую часть.

Почки возобновления у ромашника также двух типов, как это было уже отмечено для многих других видов. Летние почки закладываются внутри розетки листьев и в нижней части стеблей, в пазухах листочков. Они служат для возобновления побегов после их отмирания во время

летней засухи или стравливания. Осенние почки, по нашим данным, закладываются уже на самом корневище.

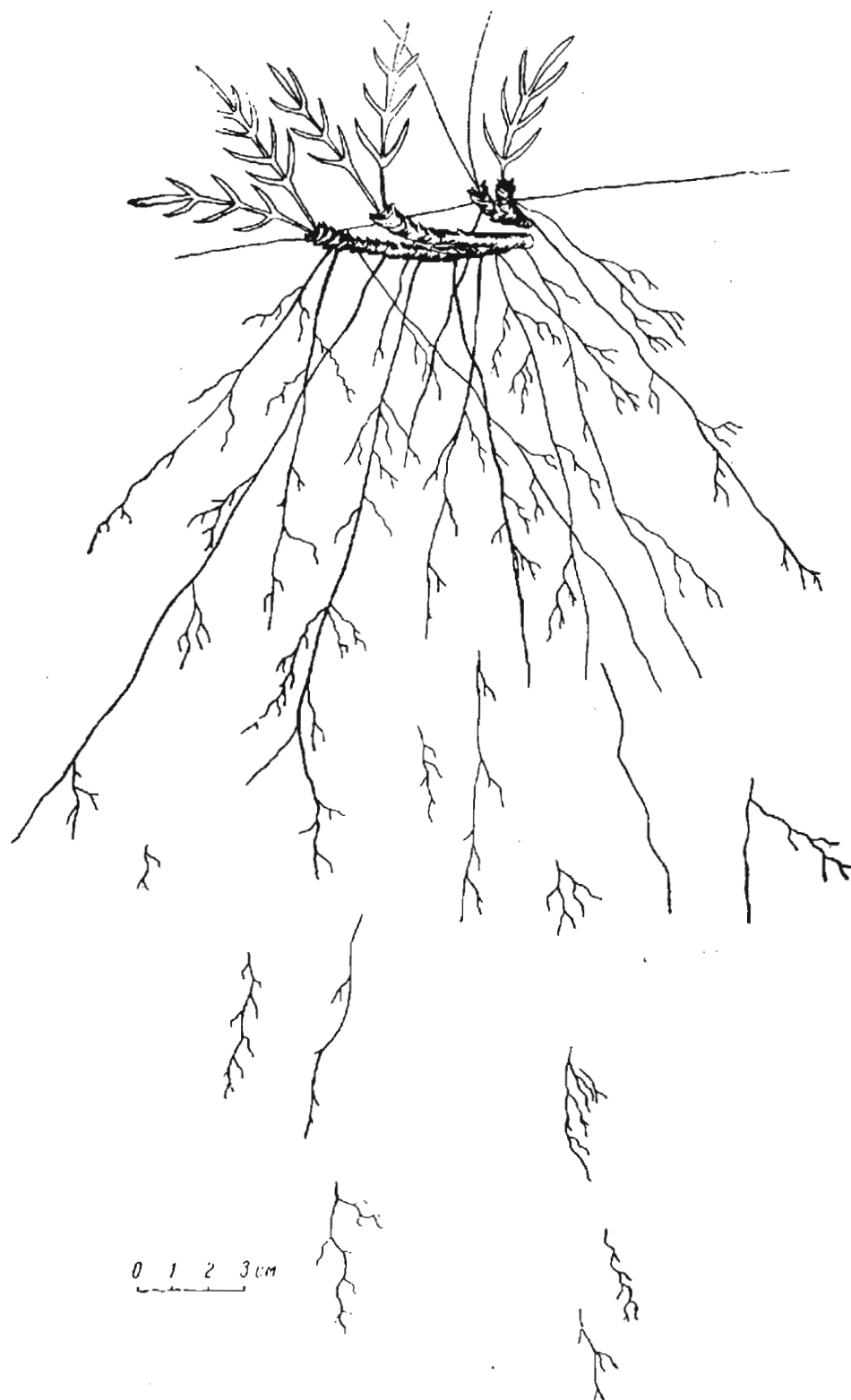


Рис. 14. *Centaurea Marschalliana*. Корневище с корнями.

Centaurea Marschalliana Spr. — василек Маршаллов. Растет на смытых почвах склонов балок. Обилен также и на целинной сенокосной степи. На степных пастбищах при сильном выпасе встречается реже.

Растение до 10 см высоты, беловолочное, с розеткой прикорневых листьев, из основания которых выходят стелющиеся стебли с 1—3 корзинками. Имеются также немногочисленные стеблевые листья.

Начинает вегетировать с конца апреля, зацветает в половине мая. В начале июня плодоносит, а к концу июня генеративные побеги начинают отмирать. В первой половине августа наблюдается вторичная вегетация, а у многих экземпляров и вторичное цветение.

Пальцеобразное корневище *Centaurea Marschalliana* располагается на глубине 1 см. По ходу роста корневище ветвится, вследствие чего образуется система веерообразно расходящихся ответвлений (рис. 14).

Задние старые концы корневища постепенно отмирают, вследствие чего теряется связь между его отдельными веточками. Все корневище одето массой отмерших оснований прикорневых листьев прошлых лет. От всей живой части корневища отходят многочисленные шнуровидные корни с диаметром у основания, равным 1—2 мм. Корни густо и равномерно оветвлены корешками двух порядков. Глубина проникновения корней до 60—80 см.

Летние почки возобновления закладываются внутри розеток листьев. Они плотно прикрыты белым шелковистым войлоком. Осенние почки возобновления, дающие на следующий год побеги, закладываются на переднем конце корневища.

2. ПОЛУКУСТАРНИЧКИ

В литературе до сих пор еще нет полной и точной классификации жизненных форм растений, в том числе и полукустарничков, хотя по этому вопросу высказывалось большое число авторов. Исчерпывающая сводка по истории этого вопроса дается в последней работе, посвященной классификации жизненных форм, М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1949).

В этой работе автор приходит к следующим основным выводам: «Отмирание растений зимою не является неперенным и неотъемлемым свойством травянистых растений и неотмирание и свойство перезимовать, в свою очередь, не является свойством только древесных пород» (стр. 70).

Развивая дальше это положение применительно к полукустарничкам, М. В. Сенянинова-Корчагина указывает, что прежний критерий для выделения полукустарничков по признаку отмирания части надземных побегов осенью [Варминг, 1902; Талиев, 1931; А. Прозоровский, 1940; Дю Ри (Du Rietz), 1931, и ряд других исследователей] не является достаточно надежным. Автор далее указывает, что анатомические признаки, используемые некоторыми учеными для выделения жизненных форм (степень одревеснения стебля, пучковый и беспучковый тип строения стебля), также оказались неточными (Радкевич, 1928; Василевская, 1940).

На основании проведенных анатомических исследований одновозрастных стеблей 52 видов растений болот, хвойных лесов и аркто-альпийцев, М. В. Сенянинова-Корчагина предлагает называть полукустарничками только «те растения, у которых пробковест нижняя часть стеблей, как у типичных кустарников, а верхняя остается покрытой лишь эндодермисом, как у травянистых растений» (стр. 77). В заключение она приводит более развернутое определение: «...полукустарнички — *Semifruticuli* — это низкие (до 80 см) многолетние, многоствольные (от основания ветвящиеся) растения, у которых нижняя часть ветвей имеет перидерму, а верхняя — покрыта только эндодермисом, и поэтому травянистая. Количество накопленной древесины ниже среднего» (стр. 77). На основании этой характе-

ристыки М. В. Сенянинова-Корчагина в группу полукустарничков включает как растения с неотмирающими на зиму верхушками побегов, так и с отмирающими.

Не отрицая справедливости данного положения, нужно заметить, что формы с не отмирающими на зиму верхушками побегов встречаются главным образом в таежно-лесной зоне, где была проведена указанная работа. В степной же зоне нами не было встречено ни одной подобной формы полукустарничков.

Исходя из кратких наблюдений над биологией полукустарничков в районе наших работ, можно дополнительно к приведенной характеристике полукустарничков добавить характер расположения зимующих почек возобновления. У степных травянистых многолетников, по нашим наблюдениям, осенние почки возобновления закладываются на шейке корня или на подземных органах-корневищах, боковых корнях с отпрысками и т. д. Таким образом, растения этой группы относятся к гемикриптофитам или геофитам, реже к хамефитам [Раункьер (Raunkiaer), 1937]. У полукустарничков же зимующие почки закладываются на шейке корня и на надземной опробковевшей части побегов, и поэтому все они должны быть отнесены к хамефитам.

Изученные нами полукустарнички можно разделить на две группы по характеру их надземных побегов.

Первая группа отличается отчетливой дифференциацией надземных побегов. У этих растений можно различать три категории надземных побегов. Многолетние, не отмирающие на зиму побеги первого порядка, достигающие высоты 8 см. Высота этих побегов обусловлена, видимо, мощностью залегания снегового покрова, который является для них защитой. Поэтому они иногда бывают распростерты по поверхности почвы, что наблюдается у *Kochia prostrata*. От этих побегов отходят также неотмирающие многолетние побеги второго порядка, в свою очередь, густо покрытые короткими зелеными олиственными, отмирающими на зиму веточками третьего порядка. Собственно эти одногодичные зеленые побеги отмирают не целиком. Их основания к осени на расстоянии нескольких миллиметров и до сантиметра буреют, покрываются корой и становятся многолетними.

По характеру подземных органов полукустарнички этой группы относятся к коротко- и длинностержнекорневым растениям.

Ко второй группе полукустарничков относятся в исследованном нами районе полыни. У них все надземные побеги отмирают зимой, за исключением лишь небольшого участка основания стеблей 0.5—1.5 см длиной. Эти самые нижние части стебля перезимовывают, не отмирая, и у их основания закладываются почки возобновления, из которых весной развиваются новые побеги. По типу подземных органов эта группа достаточно разнообразна.

Ниже приводится характеристика двух групп полукустарничков в следующем порядке. Первая группа: *Silene supina*, *Astragalus subulatus*, *Gypsophila altissima*, *Teucrium polium*, *Kochia prostrata*; вторая группа: *Artemisia Marschalliana*, *A. maritima* s. l., *A. austriaca*.

Silene supina М. В. — смолевка приземистая встречается в разреженных степных группировках на смытых щебнистых почвах на мелу.

Надземные побеги, ветвясь у основания, образуют приземистый компактный куст. От верхней разветвленной части шейки корня отходят одревесневшие многолетние побеги первого порядка, довольно крупные, до 4—5 см длины и до 0.5—0.6 мм в диаметре. Многочисленные не отмирающие на зиму побеги второго порядка, достигающие 6 мм длины, рас-

полагаются по всей длине многолетних побегов первого порядка. Наконец, густо олиственные, отмирающие на зиму травянистые побеги третьего порядка, до 8 см длины, отходят от побегов второго порядка.

Смолевка приземистая зацветает в начале июля, в первой половине августа уже созревают ее плоды.

Корень короткостержневой. Корневая шейка находится на одном уровне с поверхностью почвы и разветвлена на отдельные участки до 3 см длины, а также сильно расширена кверху — до 11 см в диаметре (рис. 15).

Доходя до толщи плотного мела (на глубине около 30 см), главный корень меняет свое направление и располагается параллельно поверхности меловой толщи. На глубине 18 см от главного корня отходят крупные боковые ответвления до 10 мм в диаметре. Кроме того, корень довольно

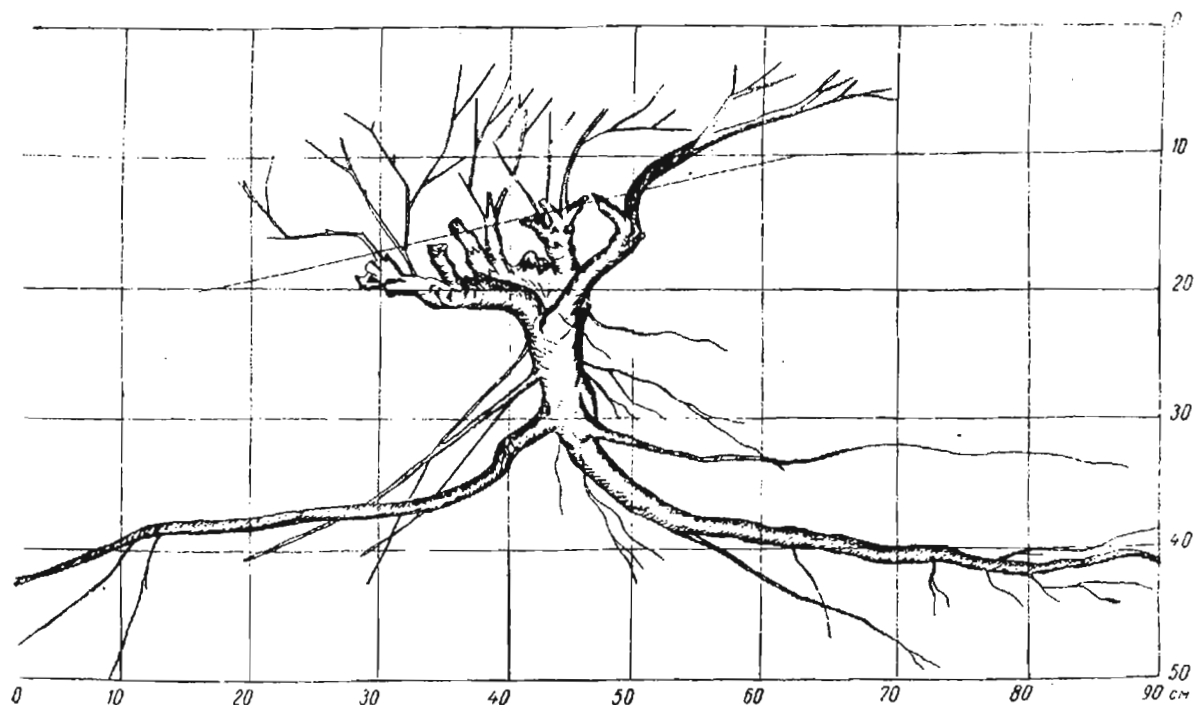


Рис. 15. *Silene supina*. Корневая система.

густо и равномерно оветвлен более мелкими корешками от 3 до 12 см длины. И главный корень, и оветвления покрыты белой мягкой эластичной корой.

Летние почки возобновления закладываются на побегах первого и второго порядков; из них развиваются молодые побеги в случае срезания старых. Осенние зимующие почки также закладываются на побегах первого и второго порядков; развитие побегов из этих почек начинается ранней весной.

Astragalus subulatus М. В. — астрагал шиловидный. Обилел на южных склонах балок со смытыми почвами. Реже встречается в целинной сенокосной степи и на степных выпасах.

Надземная часть этого полукустарничка имеет форму довольно компактного куста до 10—15 см высоты, образующегося вследствие сильного ветвления побегов. Многолетние побеги, отходящие от шейки корня, так называемые побеги первого порядка, покрыты серой, легко отделяющейся корой — перидермой. Побеги эти имеют длину до 2—3 см. На высоте 3 см от уровня почвы от побегов первого порядка отходят отмирающие на зиму побеги второго порядка, тоже покрытые корой, но более

мягкой и тонкой. По всей длине последних располагаются многочисленные, короткие (до 5 см длины), густо олиственные веточки третьего порядка.

Период вегетации у этого астрагала начинается в апреле. Цветет он во второй половине июня. В августе, после дождей, может цвести второй раз.

Корень короткостержневой и по сравнению с другими полукустарничками — слабо развит. Диаметр корневой шейки равен всего лишь 3—4 мм, а на глубине 30 см толщина корня была равна 1.5 мм. Боковые ответвления первого порядка немногочисленны, покрыты редкими корешками следующего порядка, сосредоточены в первых 5 см почвы.

Летние почки возобновления закладываются на побегах второго и первого порядков. Осенние зимующие почки закладываются на шейке корня и также на побегах первого и второго порядков.

Gypsophila altissima L. — качим высочайший. Это растение особенно обильно распространено по южным склонам балок со смытыми почвами и с близким залеганием мела.

Форма роста у *Gypsophila altissima* типичная для полукустарничков, приближающаяся к рыхлой «подушке». Только во время цветения вырастают высокие, до 60 см, многочисленные генеративные побеги. Длина побегов первого порядка у этого полукустарничка 4—5 мм, от них отходят побеги второго порядка (до 4—6 см длины), от последних — многочисленные зеленые одногодичные побеги третьего порядка (вегетативные до 5—8 см длины).

Качим высочайший начинает вегетировать в апреле, зацветает в начале июля, к середине августа созревают плоды.

Корень короткостержневой. Шейка корня разветвлена на отдельные участки до 3 см длины. На уровне поверхности почвы, где располагается основание корневой шейки, диаметр ее равен 4.5 см. На глубине от 6 до 18 см главный корень покрыт крупными (4 мм у основания) корнями второго порядка, простирающимися, в основном, параллельно поверхности на 20—25 см. По их длине располагаются корешки третьего порядка 2—3 см длины. Остальная нижняя часть корня покрыта многочисленными короткими корешками, до 4—6 см длины, направляющимися косо вниз.

Осенние почки возобновления, как и у всех полукустарничков, закладываются на корневой шейке, ниже уровня почвы, а также на побегах первого и второго порядков.

Teucrium polium L. — дубровник белойочный. Встречается единично в целинной сенокосной степи и на степных пастбищах, но очень обильен по южным склонам балок со смытыми почвами, где мел является подстилающей породой, а также на зарастающих меловых осыпях.

Подземная часть растения имеет вид довольно плотного куста, образующегося вследствие ветвления от основания многолетних побегов, достигающих 4—6 см. Эти побеги разветвляются на многочисленные побеги второго порядка (2—5 см длины), от которых отходят также многочисленные молодые побеги третьего порядка (до 8 см длины) (рис. 16).

Вегетировать дубровник начинает в апреле; зацветает только в начале июля; к середине августа созревают плоды.

По характеру корневой системы мы относим его к стержнекнестевым растениям, хотя в литературе, в частности у Г. Н. Высоцкого (1915), имеется указание, что это растение должно быть отнесено к дерновинному типу. Наши наблюдения показали, что у него нет укороченных корневищ, наличие которых характерно для растений дерновинного типа.

От утолщенной и разветвленной шейки корня, которая располагается на одном уровне с поверхностью почвы, отходит прямой без боковых корней стержневой корень. На глубине 3—5 см он разветвляется на несколько более или менее равных по величине корней (рис. 17). Они густо покрыты боковыми корнями. Глубина проникновения корней небольшая, до 40—60 см. Все более крупные корни покрыты темнокоричневой потрескавшейся корой.

У дубровника есть еще одна категория корней. От побегов первого и второго порядков, находящихся по краям куста и лежащих на поверхности почвы, отходят придаточные тонкие корешки, до 7—8 см длины. Они располагаются в самом поверхностном слое почвы до глубины 1.5—2 см.

Осенью на шейке корня видны молодые побеги, весной энергично трогающиеся в рост. На побегах первого и второго порядков также закладываются осенние зимующие почки, дающие травянистые, однолетние побеги третьего порядка.

Kochia prostrata Schrad. — прутняк простертый. Прутняк изредка встречается в степной целинной степи, более обилен на сильно выпасаемых степных участках, а также довольно обилен на южных склонах балок с солонцеватыми почвами и с разреженным травостоем.

От деревянистой шейки корня отходят многочисленные надземные ветвящиеся побеги, создающие приземистый куст. Дифференциация надземных побегов у прутняка такая же, как и у вышеописанных четырех видов полукустарничков, поэтому останавливаться на ней не будем.

Начинает вегетировать прутняк в апреле, зацветает в начале августа, плодоносит же в конце этого же месяца.

Корень длинностержневой (рис. 18). Корневая шейка, располагающаяся на одном уровне с поверхностью почвы, сильно утолщена и расширена кверху, так что диаметр ее достигает 7.5 см. Кроме живых старых и молодых побегов, на корневой шейке сохраняется много отмерших старых побегов. На глубине около 3—6 см описанное утолщение переходит непосредственно в стержневой корень с диаметром до 3 см, причем эта толщина корня остается неизменной до глубины 70 см.

Непосредственно от стержня корня подробно изученного экземпляра отходят тройного рода боковые корни: 1) на глубине 10 см — очень крупная ветвь корня до 9 мм в диаметре, идущая параллельно главному корню; 2) в верхней части обильны более мелкие, густо ветвящиеся корни до 14 см длины; 3) по всей длине корня равномерно отходит очень тонкие, волосовидные эфемерные корешки до 5 см длины. Корень покрыт серой плотной потрескавшейся корой.

В целом, наше описание корневой системы прутняка совпадает с таковым М. С. Шалыта (1950), но приповерхностной корневой системы, о которой он пишет, нами обнаружено не было.

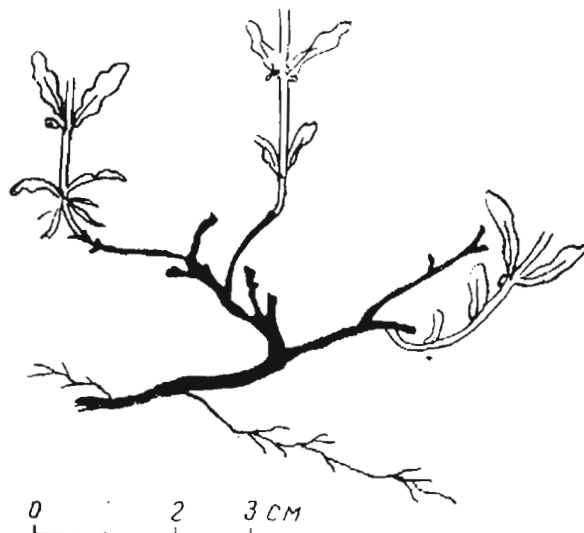


Рис. 16. *Teucrium polium*. Характер ветвления и образования многолетних (черные) и однолетних побегов.

Почки возобновления двух типов — летние и осенние и закладываются так же, как у предыдущих видов.

Artemisia Marschalliana Spreng. — полынь Маршаллова. Встречается единично на целинных водораздельных участках и по склонам балок. Предпочитает почвы с легким механическим составом.

От шейки корня отходит множество одревесневших у основания коротких вегетативных побегов. Основания этих побегов на 1—1.5 см покрыты

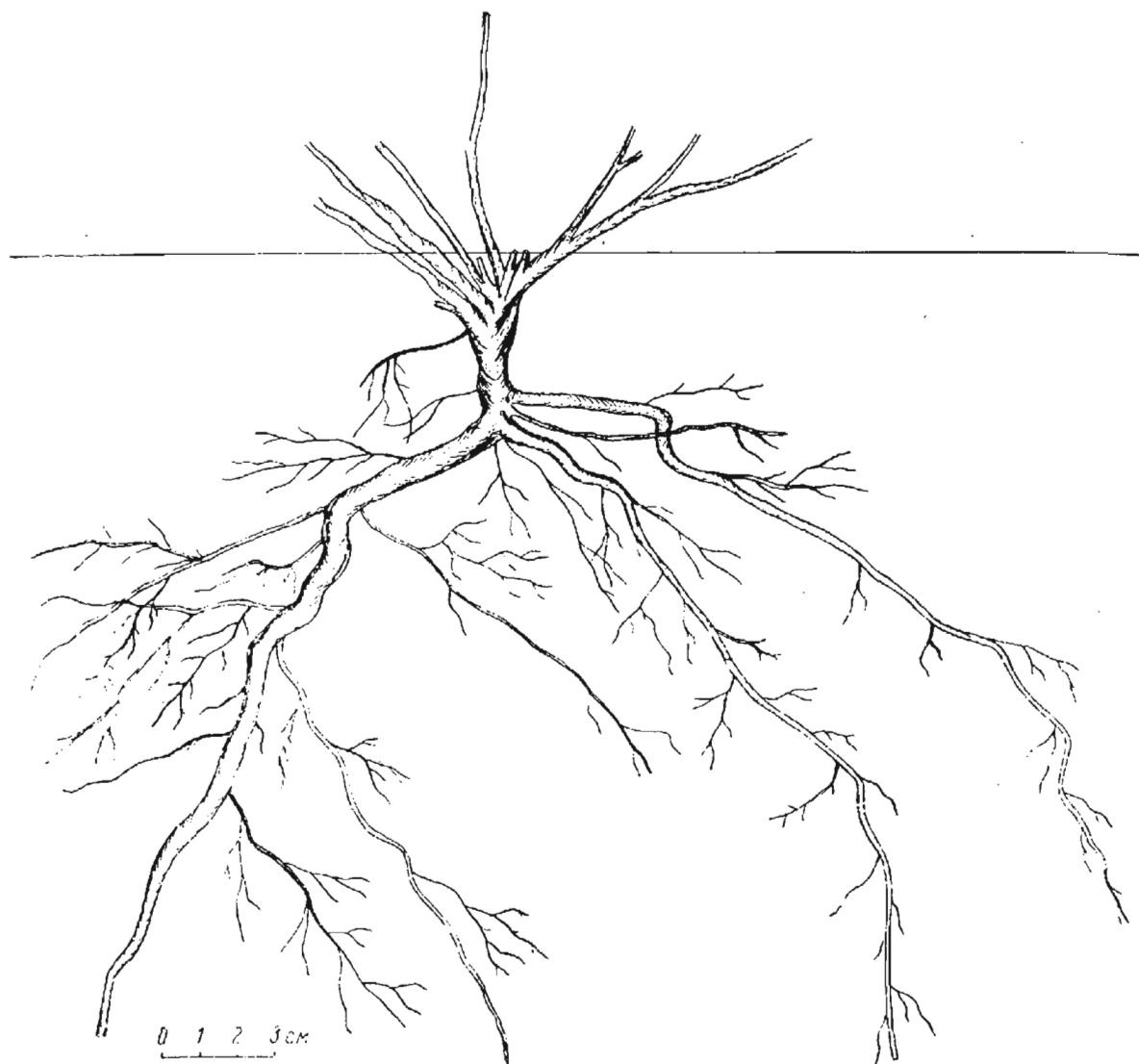


Рис. 17. *Teucrium polium*. Верхняя часть корневой системы.

перидермой. Генеративные побеги достигают 50—60 см длины. Основное количество вегетативных и генеративных побегов отходит от наружного края корневой шейки, в то время как центральная часть ее, видимо, более старая, постепенно отмирает и выкрошивается (рис. 19).

Artemisia Marschalliana начинает вегетировать в апреле, цветет только в половине августа, плоды созревают к половине сентября.

Корневая система короткостержневого типа. Корневая шейка, располагающаяся на одном уровне с поверхностью почвы, сильно расширена и утолщена кверху, до 13 см в диаметре.

У старых экземпляров наблюдается партикуляция; корневая шейка расщеплена на отдельные партикулы от 2 до 12 см длины. Утолщенная верхняя часть корня на глубине 5 см переходит в обычный стержневой

корень с диаметром около 2 см. На глубине 17 см его диаметр равняется 1.7 см.

Боковые корни, до 5 мм в диаметре, сосредоточены на глубине 3—8 см. Расходятся они почти в горизонтальном направлении, на 50—60 см

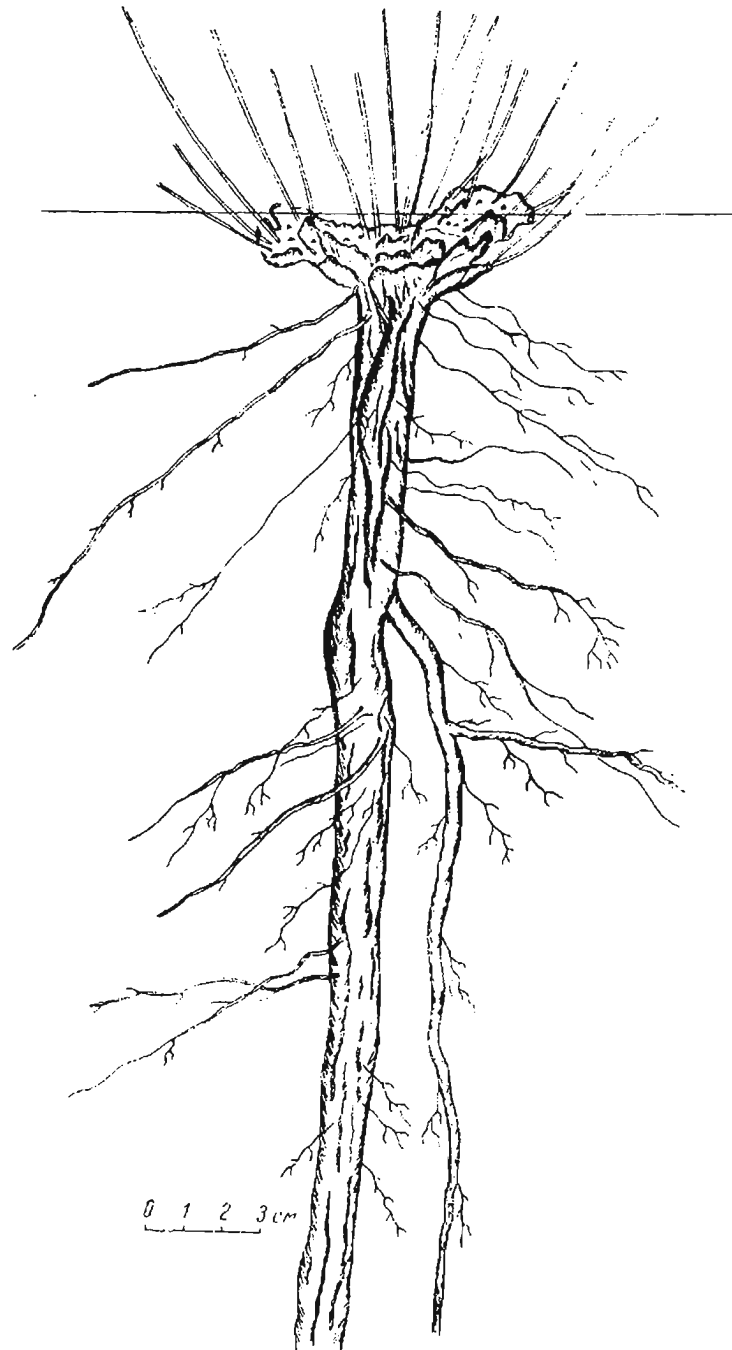


Рис. 18. *Kochia prostrata*. Верхняя часть корневой системы.

в стороны. Эти крупные боковые корни густо покрыты более тонкими и короткими корешками с диаметром у основания меньше 1 мм. От самого верха утолщенной корневой шейки и по всей ее длине отходят многочисленные тоненькие корешки, повидимому, эфемерного типа.

Почки возобновления закладываются на шейке корня и на одревесневшей части надземных побегов.

Artemisia maritima s. l. — полынь морская. Это растение довольно обильно на крутых склонах, на сильно смытых, щебенчатых и солонцеватых почвах. Разрастается отдельными экземплярами на конусах овражных выносов, на обнажениях мела, по бровкам и обнаженным склонам оврагов. Почти на всех местообитаниях кустики полыни распространены на площади довольно диффузно — на расстоянии 20—30 см друг от друга. Между кустами полыни могут существовать другие растения лишь с более поверхностной корневой системой.

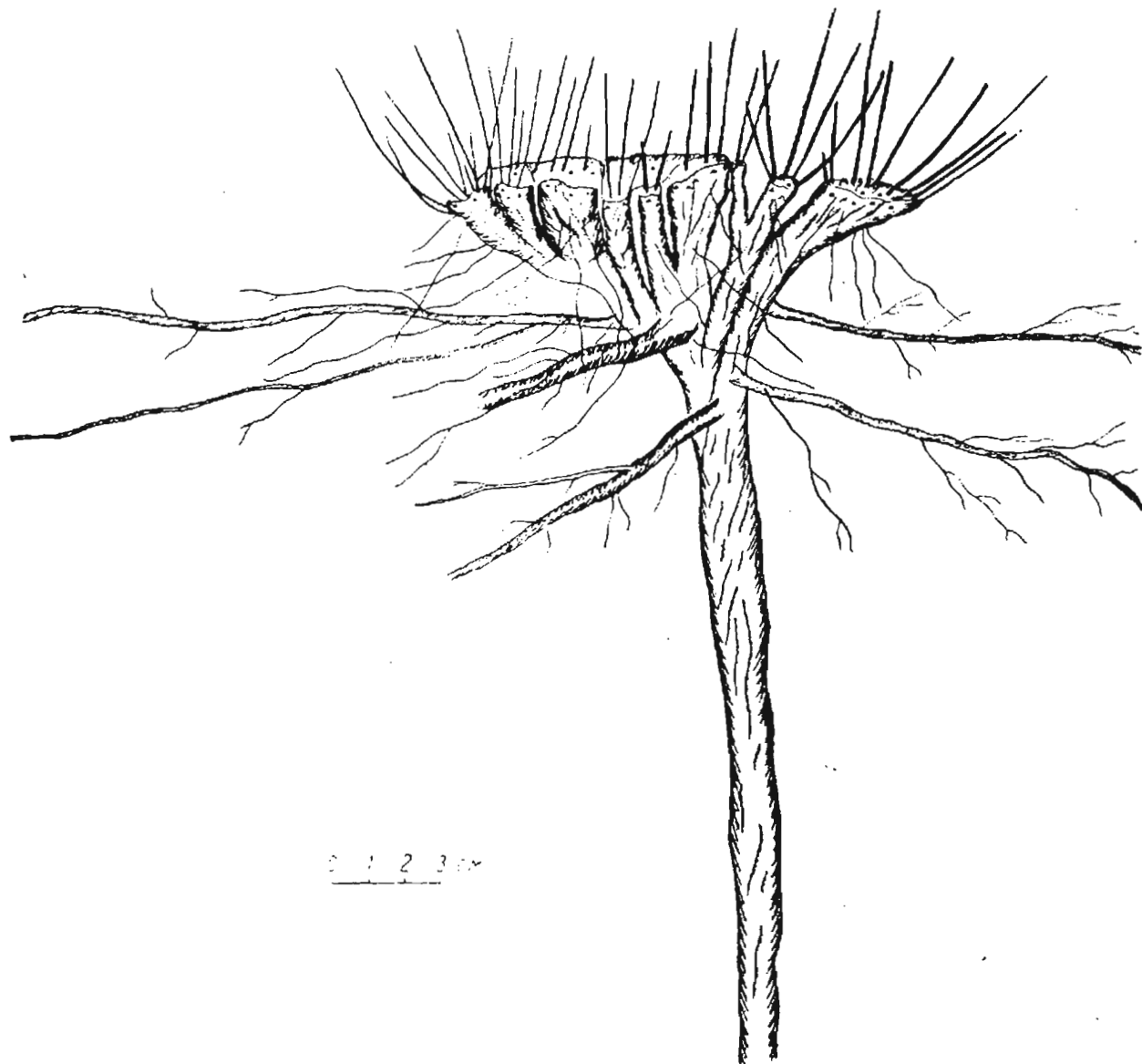


Рис. 19. *Artemisia Marschalliana*. Верхняя часть корневой системы и нижняя часть надземных побегов.

От деревянистой шейки корня отходят многочисленные надземные побеги, образующие рыхлый куст. Нижняя часть побегов от основания и до 3—4 см длины одревесневшая, далее переходит в травянистые, густо олиственные побеги. Последние достигают 7—10 см высоты. Генеративные же побеги отходят от основания одревесневших побегов и имеют длину до 20 см.

Эта полынь начинает вегетировать в апреле, зацветает в начале августа, но массовое цветение ее проходит в сентябре.

Корень длинностержневой 1.5—2 м длины. На глубине 20—30 см главный корень оветвлен немногочисленными боковыми корнями до 20—

30 см длины. Настоящего вегетативного размножения не обнаружено, но наблюдается явление неполной партикуляции. Иногда у старых экземпляров полыни происходит расщепление деревянистой шейки корня на отдельные партикулы. Сам же корень на протяжении всей жизни остается цельным. Вообще подземные органы этого растения имеют большую пластичность.

На обнаженных суглинистых склонах оврагов, на их бровках и осыпях сильно меняется облик этого растения. Вследствие ежегодного смывания и осыпания почвы постепенно обнажаются верхние части корня. Вначале надземная часть растения повисает вниз по склону и так продолжает существовать, но потом надземные побеги засыхают и обламываются. В замену им, на обнаженной части корня (иногда очень значительной, до 20 см) у поверхности склона из спящих почек появляется масса молодых побегов, до 5 см длины. Таким образом, каждый год по мере осыпания склона возникают новые пучки побегов в нижней части обнаженного корня. Побеги, расположенные на верхней части корня, засыхают и свешиваются вниз по склону сухими торчащими прутьями. Этот способ возобновления Г. Н. Высоцкий считает особой формой корнеотпрыскового возобновления. К группе растений, обладающих такой формой возобновления, Г. Н. Высоцкий (1926а) относит многие растения глинистых осыпей и глинистокаменистых обрывов.

Таким способом полынь приспосабливается к условиям существования на склоне, на обнаженной подвижной осыпи. Это дает ей возможность цвести, давать семена, которые, прорастая, закрепляют осыпь. В связи с этим ее свойством *Artemisia maritima* s. l. может быть использована при закреплении склонов.

Осенние почки возобновления располагаются на шейке корня по всей ее верхней части, как это описано выше. Кроме того, зимующие почки закладываются на одревесневшей части надземных побегов. Эти же почки могут функционировать не только весной, но и летом.

Artemisia austriaca Jacq. — полынь австрийская (полынок). В целинной сенокосной степи полынок встречается единично. Но на пастбищах разрастается очень обильно, образуя сплошные заросли. Это объясняется тем, что *Artemisia austriaca* обладает такими биологическими особенностями, которые позволяют полынку выживать при сильном выпасе и даже разрастаться. К таким биологическим особенностям относятся высокая энергия вегетативного размножения полынки, способность его переносить большое уплотнение и сухость верхних слоев почвы, вытаптывание и скусывание побегов пасущимися животными. Эти особенности полынки в значительной степени обуславливаются характером его корневой системы.

Надземные побеги полынки прямые серовато-войлочные, до 10—15 см высоты; ветвятся слабо. Перидермой покрыты только основания побегов.

Полынок начинает вегетировать в конце апреля, а зацветает только в начале августа; плодоносит в сентябре. Вегетирует в течение всего лета и осени и отмирает в надземной части только в октябре одним из последних.

Корневая система *Artemisia austriaca* корнеотпрыскового типа. От длинных тонких стержневых корней у полынки на глубине 2—3 см отходят многочисленные боковые корни. Они чаще всего располагаются почти параллельно поверхности почвы, на глубине 2—4 см, после чего резко углубляются вниз. Длина этих корней в горизонтальном их положении — 15—20 см. На этих боковых корнях, специализированных

для целей вегетативного размножения, по всей их длине, на расстоянии 2—3 см друг от друга, закладываются почки, из которых развиваются надземные дочерние побеги. Так осуществляется вегетативное размножение, благодаря которому полынок быстро завоевывает свободные площади, разрастаясь большими латками. Кроме отпрысков, по всей длине боковых корней видны следы отмерших побегов, а также волосовидные корешки, улавливающие влагу.

И от материнских, и от дочерних надземных побегов на метр и более в глубину уходят стержневые корни. По всей длине они покрыты боковыми корешками, дающими очень небольшую массу. Поэтому поверхностные слои почвы на участках, занятых полынковыми сбоями, оказываются мало пронизанными и скрепленными корнями. Если такие участки полынковых сбоев располагаются на крутых склонах, то покров из полынка не может служить препятствием сильному размыву, так как поверхностные слои почвы оказываются недостаточно скрепленными корнями полынка. Этому способствует еще и строение надземных органов *Artemisia austriaca*, стоящих далеко друг от друга и также не препятствующих процессам смыва и размыва.

Зимующие почки осенью закладываются на боковых корнях и имеют вид бугорков.

3. КУСТАРНИКИ

Caragana frutex С. Koch. — дереза. Является вторым злостным засорителем пастбищ после *Linosyris villosa*. Дереза — кустарник до 100—120 см высоты, разрастающийся большими куртинами. Цветет в мае.

На изученных нами пастбищах заросли дерезы занимают большие площади на целинных сенокосах, конских пастбищах (в загонах), выгонах для крупного и мелкого рогатого скота и т. д. Особенно широким распространением пользуются дерезняки на пастбищных участках в целинной степи конского завода.

Изучение распространения зарослей *Caragana frutex* показало, что они приурочены все же к определенным элементам рельефа: 1) к северным пологим склонам балок левого склона долины р. Деркул, сложенным мощной толщей суглинков, залегающих на песках с прослоями песчаников; 2) к террасовидным понижениям пологих склонов водоразделов в верховьях этих же балок; 3) к еле заметным ложбинам на водораздельных участках, подвергающихся вынасу; 4) к крутым обрывистым склонам правого берега р. Деркул, где заросли дерезняков связаны с выходами коренных пород.

Поселяясь первоначально на пологих северных склонах балок или на террасовидных поверхностях склонов и верховьях балок, где развиты солонцеватые разности южных черноземов, дереза образует сообщества, резко отличные от сообществ окружающей степи. В дерезняках произрастают более теневыносливые и мезофильные растения, ютящиеся под густым пологом ветвей *Caragana frutex*, где создаются особые условия увлажнения и освещения.

По нашим наблюдениям (Семенова-Тян-Шанская и Горшкова, 1951), *Caragana frutex* образует сплошные заросли, занимающие нередко участки в несколько сот квадратных метров, давая густую поросль колючих, сильно ветвящихся побегов. Вместе с ней в первый кустарниковый ярус входят в небольшом количестве миндальник *Amygdalus nana* и раkitник *Cytisus ruthenicus*, достигающие 40—60 см и обычно развивающиеся там, где *Caragana frutex* не достигает максимальной густоты и высоты.

Под густым пологом ветвей дерезы травянистый покров сравнительно разрежен и образован следующими видами: *Poa nemoralis* sp., *Agropyrum repens* cop., *Agropyrum imbricatum* sp., *Festuca pratensis* sp., *Bromus riparius* sol., *Bromus inermis* sp.-cop., *Poa angustifolia* sol., *Asparagus officinalis* sol., *Chenopodium album* sol., *Berteroa incana* sp., *Thalictrum minus* sp., *Paeonia tenuifolia* sp., *Vicia tenuifolia* sp., *Lathyrus tuberosus* sol. В местах, где *Caragana frutex* изрежена, на опушках и на прогалинах между ее зарослями, развиваются степные злаки — ковыли, типчак и степное разнотравье.

Caragana frutex является, как впервые указал Г. П. Высоцкий (1922—1923), корневищным растением. Наши наблюдения показывают, что благодаря способности ее к вегетативному размножению, дереза очень быстро захватывает новые территории. На расстоянии 1—1.5, а иногда и 2 м от сплошной «стены» зарослей дерезы, среди типчакового и ковыльного травостоя, встречаются очень небольшие, до 15—20 см высотой, одиночные побеги *Caragana frutex* как будто бы семенного происхождения. Но при раскопках этих побегов оказывается, что они связаны с опушенными кустами основной заросли длинными, расположенными на глубине 6—10 см корневищами, тянущимися на 1.5—2 м в сторону степи. Мощная сеть этих темнобурых, покрытых крепкой корой, толстых (1—2 см) корневищ располагается горизонтально на глубине 6—10 см (рис. 20). От горизонтально расположенных корневищ отходят многочисленные надземные побеги группами до 7—10 штук, образующие густые заросли. Кроме того, тут же в поверхностном слое почвы очень хорошо развита мощная сетка многочисленных сосущих корешков, отходящих как от самих корневищ, так и от более мелких корней второго и третьего порядков. До глубины 1.5—2 м идут шнуровидные, покрытые темнокоричневой корой, вертикально расположенные корни дерезы, диаметром 0.5—1 см, дающие менее густую, чем корневища, сеть более мелких ответвлений. На рис. 21 показан характер распределения корневой системы дерезы и расположения подземных органов сопровождающих ее растений. Четко видна мощная сетка корневищ и многочисленных корней *Caragana frutex*, расположенных в поверхностных слоях почвы, образующих как бы механическое препятствие, через которое с трудом пробиваются корневые системы других растений и, в частности, злаков. Под пологом ветвей дерезы могут существовать растения, обладающие или поверхностными корневыми системами и корневищами, или, наоборот, стержнекорневые растения, пробивающие своими мощными, вертикально идущими корнями сетку корневищ *Caragana frutex*. К первым относятся — *Agropyrum repens*, *Bromus riparius*, *Vinca herbacea*, луки и другие виды; ко второй группе — *Lavathera thuringiaca*, *Libanotis intermedia* и др. Дерновинные злаки и светолюбивые и ксерофильные растения приурочены в дерезниках к «окнам», т. е. к пятнам, где сама дереза почему-либо оказывается более слабой, или к местам, куда она не смогла еще проникнуть.

Заросли *Caragana frutex* продвигаются на степные участки своей опушкой при помощи длинных корневищ, дающих на концах единичные надземные побеги, о которых было сказано выше. Подобные побеги образуют как бы авангард при продвижении зарослей дерезы на соседние целинные сенокосные и пастбищные участки.

Скашивание этих побегов, проникающих в степь, усиливает их кущение, так как взамен одного скошенного весной побега уже к августу у основания его начинают усиленно разрастаться новые побеги из спящих почек, расположенных на корневищах. Скусывание надземных побегов пасущимися животными, особенно лошадьми, которые, хотя и

неохотно, но все же поедают дерезу, также стимулирует ветвление и рост побегов из спящих почек. Но особенно буйно разрастается дереза после перепашки. Участки, занятые дерезой, после первого подъема пласта требуют очень тщательной и неоднократной культивации и последующей перепашки.

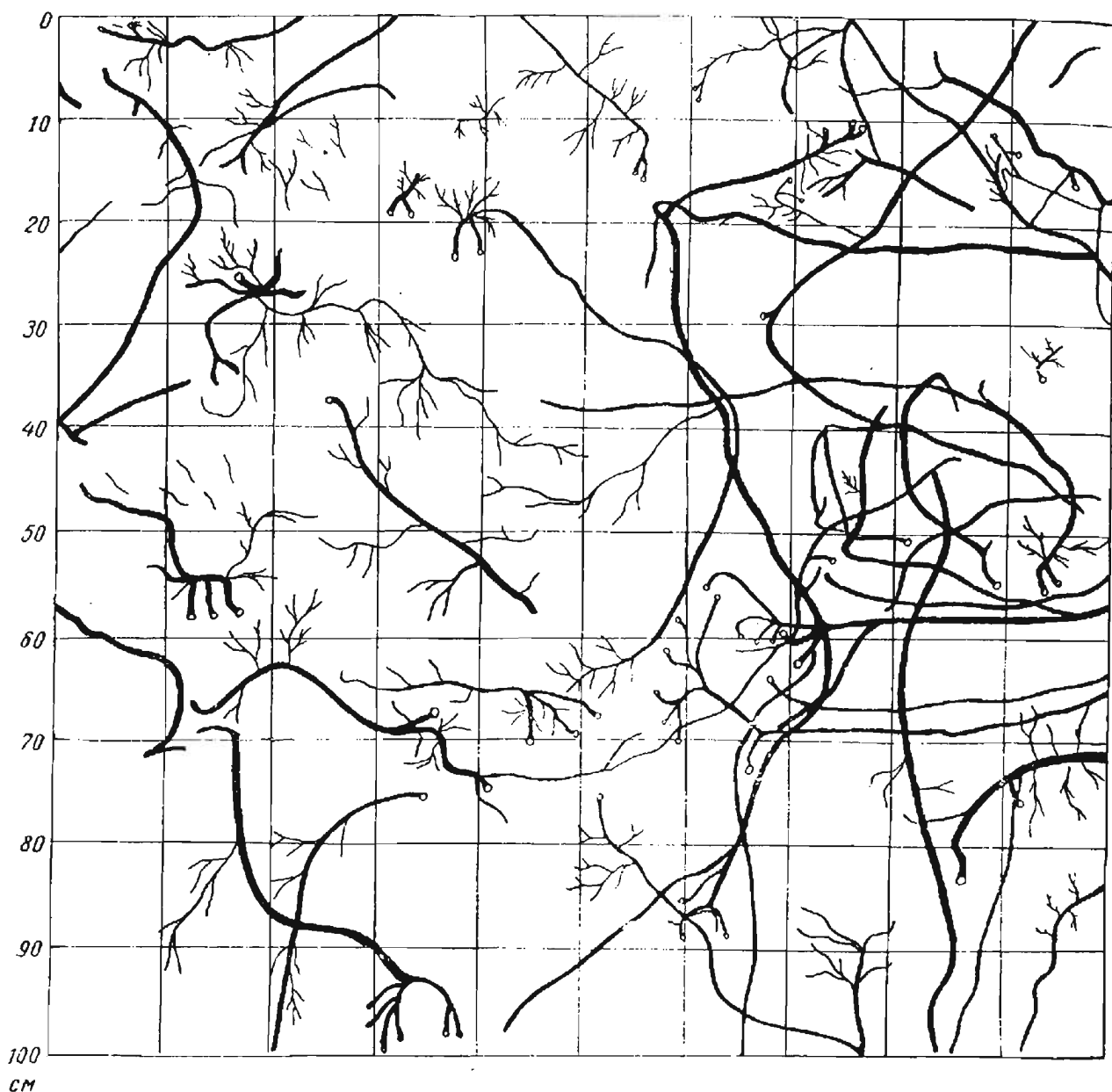


Рис. 20. Распределение корневищ *Caragana frutex* на глубине около 10 см от поверхности почвы. Террасовидное понижение на южном пологом склоне балки Ревухи. (Горизонтальная проекция).

Летом 1950 г. нам пришлось вести наблюдения над возобновлением и развитием дерезы на распаханном участке, расположенном на пологом склоне балки, профиль через которую приведен на рис. 22. Целинный пласт с дерезой был перепашан в конце июля. В середине августа участок издали представлял собою поле, занятое сплошными молодыми побегами дерезы, высотой в 15—20 см, густо олиственными и придающими всему участку яркозеленый цвет, подобно зеленеющему посеву озими. При ближайшем рассмотрении оказалось, что молодые побеги дерезы развиваются от кусков и кусочков корневищ, разрезанных плугом при перепашке. Для того чтобы из спящих почек, расположенных на корневищах,

развились молодые побеги, необходимо только, чтобы кусок корневища не засох и находился бы в почве на некоторой глубине. Наиболее благоприятной для развития молодых побегов является глубина от 5 до 35 см; причем очень часто молодые бледные побеги дерезы поднимаются от корневища с глубины 50—60 см и не доходят даже

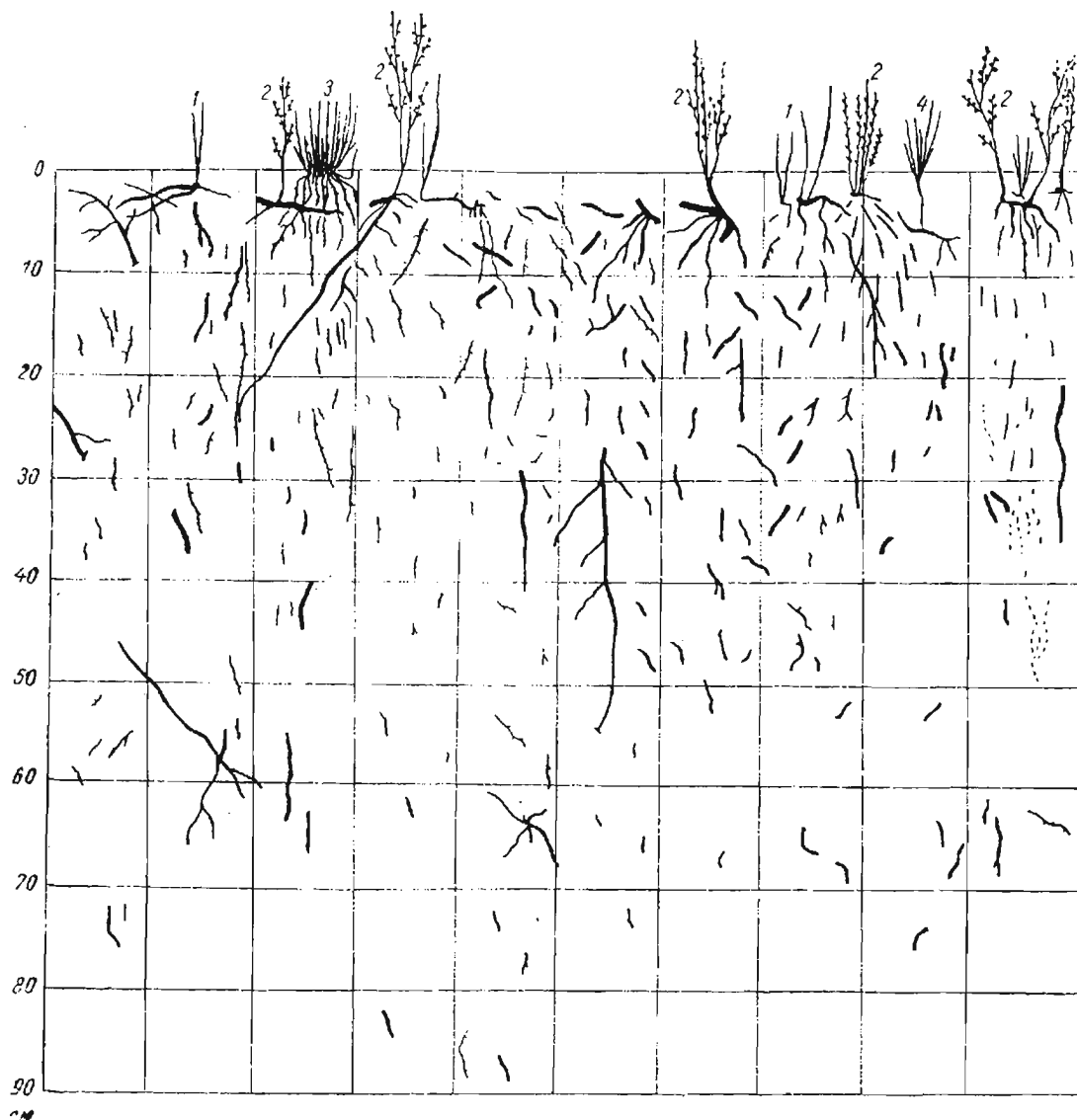


Рис. 21. Вертикальный разрез через заросль дерезы на южном пологом склоне балки Ревухи.

1 — *Agropyrum repens*; 2 — *Caragana frutex*; 3 — отмершие дерновинки ковыля *Stipa Lessingiana*; 4 — *Carex* sp.

до поверхности почвы. Тем не менее щетка побегов на поверхности распаханного участка очень велика, так как от одного куса корневища длиной в 15—50 см отходило, по нашим наблюдениям, от 5 до 15 побегов. На 1 м² (в месте наибольшей густоты побегов) было обнаружено 207 экземпляров молодых побегов дерезы, высотой от 4 до 47 см. В месте наиболее слабого развития побегов дерезы их было на 1 м² 42 экземпляра от 3 до 12 см высоты.

Подсчеты количества побегов дерезы на нераспаханном целинном участке показали, что на 1 м² приходится при разреженном состоянии

62 экземпляра побегов от 3 до 40 см высоты, а при густом стоянии — 150 экземпляров, высотой в среднем до 80 см; причем в последнем случае наблюдалось полное отсутствие молодых побегов, а все побеги имели деревянистый стебель.

Приведенные цифры ясно говорят о сильной тенденции к возобновлению, развитой у *Caragana frutex* в результате повреждения ее корневищ.¹

На рис. 23 показано образование побегов у дерезы после перепашки и скашивания. Такая способность к возобновлению надземных побегов даже из кусочков корневищ способствует чрезвычайно быстрому захвату дерезой новых территорий, делает ее очень устойчивой на раз занятых участках и препятствует проникновению под ее полог других растений.

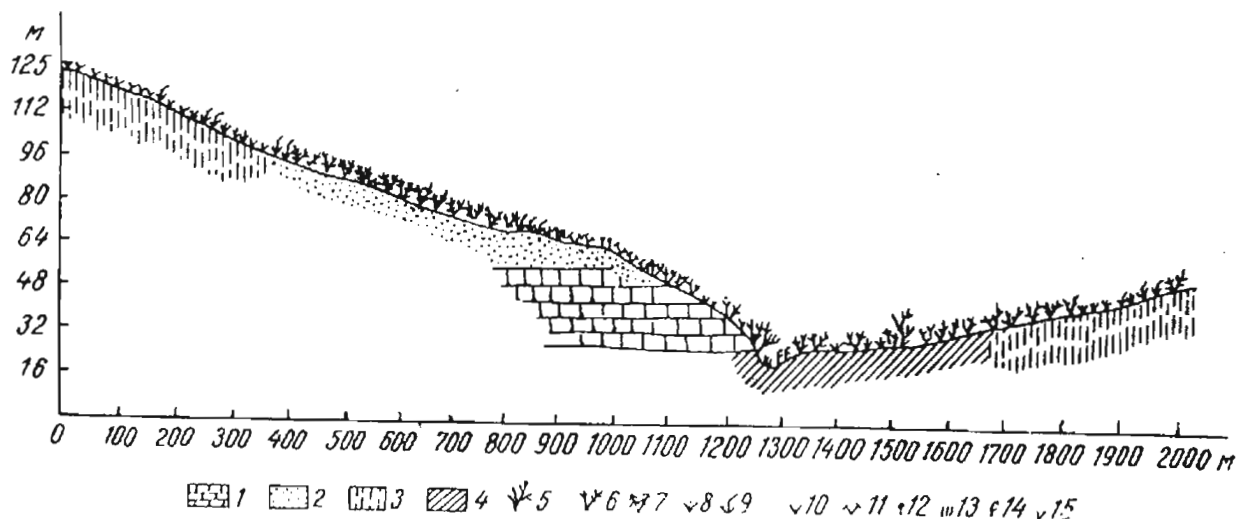


Рис. 22. Профиль, показывающий распределение зарослей дерезы в верховьях балки на левом склоне долины р. Деркул. 10 VIII 1950.

1 — толщина мела; 2 — песок; 3 — суглинок; 4 — балочный аллювий; 5 — кусты терна; 6 — заросли дерезы; 7 — кусты ракитника; 8 — типчаковые пастбища; 9 — ковыльи пастбища; 10 — полыньевое пастбище; 11 — песчано-полынные участки (с *Artemisia Marshalliana*); 12 — полужаросшие пятна песков; 13 — луговые участки в днище балки; 14 — заросли мусорных растений; 15 — растительность смытых пятен с выходами щебенки мела. Профиль идет с севра на юг.

Способность дерезы легко распространяться затрудняет также решение вопроса о первоначальных местообитаниях дерезы в обследованном нами районе, а широкое развитие ее на выпасаемых участках подтверждает до известной степени взгляды М. В. Маркова (1935, 1939) о связи зарослей степных кустарников с участками, подвергающимися выпасу. По нашим данным, дереза является злостным засорителем пастбищ и сенокосных степных целинных участков. Повидимому, первоначально она была связана все же с определенными местообитаниями, характеризующимися лучшими условиями увлажнения, но в дальнейшем широко распространилась не только на склонах балок с солонцеватыми почвами, но в некоторых случаях вышла на водоразделы, захватив огромные площади. Причиной такого сильного развития дерезы является, видимо, выпас и недостаточный уход за степными целинными сенокосами и пастбищами.

Caragana frutex является одним из самых распространенных кустарников в пределах лесостепи и в подзоне разнотравно-типчаково-ковыль-

¹ Разрастание зарослей дерезы на старых сурчинах, наблюдавшееся Б. С. Виноградовым (1937), связано также, повидимому, с травмированием корневищ дерезы сурками и способностью ее быстро захватывать новые территории с разрыхленной почвой.

ных степей. Поэтому вопрос о происхождении зарослей *Caragana frutex* в нашем районе имеет и теоретическое значение в плане проблемы взаимоотношения леса и степи.

Наиболее распространенным является мнение, высказанное впервые С. И. Коржинским (1888—1891) и Г. И. Танфильевым (1894), поддержанное в дальнейшем многочисленными исследователями, в том



Рис. 23. Развитие новых побегов *Caragana frutex* от кусочка корневища на перепаханном участке.

числе и Е. М. Мавренко (1940), о том, что заросли степных кустарников являются формостом поселения леса в степи. Древесные породы, появляясь в виде отдельных деревьев в зарослях кустарников, в дальнейшем разрастаются и образуют роицы, окруженные кустарниковой опушкой. В настоящий момент препятствием к широкому распространению кустарников в сохранившихся целинных степях в лесостепи и в северных районах степной зоны является сенокос, а в прошлом таким задерживающим фактором для распространения их были, повидимому, пожары.

Противоположную точку зрения по вопросу о происхождении кустарниковых зарослей в степях развивает М. В. Марков (1935, 1939),

считающий, что заросли кустарников являются вторичным явлением возникшим в результате уничтожения лесов и последующего усиленного выпаса.

Топографическая приуроченность кустарниковых зарослей в степях Европейской части Союза, встречающихся в верхних частях склонов долин, балок и водоразделов, несомненная связь их в ряде случаев с выходами коренных щебенчатых пород и опушечное положение на окраинах лесных массивов говорят о том, что они связаны с местообитаниями, где условия увлажнения уже недостаточны для роста леса, но еще вполне достаточны для произрастания кустарников. Эта мысль, высказанная Е. М. Лавренко (1940), не противоречит основной концепции М. В. Маркова, так как уничтожение леса и дальнейшая пастьба скота способствуют изменению первоначальных условий увлажнения в сторону большего иссушения, в результате чего создаются условия, неблагоприятные для жизни древесных пород, но пригодные для существования степных кустарников.

Изучение биологии отдельных степных кустарников и подробное изучение условий их существования могут дать многое для решения вопроса о происхождении этих зарослей и помочь при выработке мер борьбы с ними, так как в некоторых случаях кустарники являются нежелательными элементами на степных сенокосах и пастбищах.

Подытоживая все вышеизложенное по биологии *Caragana frutex*, можно сделать следующие выводы:

1. В подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей первичные заросли *Caragana frutex* приурочены к местообитаниям с более повышенными условиями увлажнения. Такими первоначальными местообитаниями дерезняков являются пологие склоны, террасовидные понижения в верховьях балок, ложбины и т. д.

2. В дальнейшем, благодаря скоплению снега непосредственно около опушек дерезняков, увлажнение этих опушечных местообитаний увеличивается, а это, в свою очередь, способствует хорошему росту дерезы и продвижению ее на соседние территории. Благодаря хорошо развитому вегетативному размножению дерезы, захват ею новых участков происходит очень быстро.

3. Скашивание и выпас усиливают кущение дерезы, способствуют росту новых ее побегов и в конечном итоге — расширению площади дерезняков. Стимуляция кущения побегов, вызванная скашиванием, происходящая одновременно с отрастанием отавы, наблюдалась нами неоднократно. Выпас также способствует разрастанию дерезы, о чем говорит приуроченность сплошных зарослей ее к пастбищным участкам, где дереза является засорителем последних. Это происходит, во-первых, вследствие вытаптывания и поедания основных степных растений (главным образом злаков) и выпадения их (при чрезмерном выпасе) из травостоя; во-вторых, вследствие слабой поедаемости самой дерезы, поедаемой очень неохотно (по словам пастухов и загонщиков, только лошадьми и овцами); в-третьих, благодаря вытаптыванию, также стимулирующему отрастание побегов дерезы.

Особенно пышно дерезняки развиваются на огромных пространствах конских пастбищ, подвергающихся ежегодно прогону табунов. Происходящие при этом поломка надземных частей дерезы и повреждение ее побегов только способствуют ее кущению и образованию новых побегов. Уплотнение же почвы при ежедневном прогоне конских косяков не настолько сильно, чтобы препятствовать возобновлению дерезы.

4. Перепашка дерезняков с очень тщательной последующей обработкой почвы и с выкашиванием дерезы перед пахотой является, повидимому, наиболее радикальной мерой в борьбе с дерезой. Но эта мера ведет за собой уже полное уничтожение первоначальной целинной растительности и превращение ее в пахотные угодья.

5. Рациональной же мерой борьбы с дерезой на сенокосах и пастбищах, без коренной ломки самих угодий видимо, может быть очень тщательное многократное выкашивание ее зарослей, с полным уничтожением и удалением скошенных побегов. Особенно важны позднеосенний покос, необходимый как препятствие к скоплению снежных сугробов зимой на месте дерезняков, и ранневесенние скашивания молодых побегов дерезы. Такое систематическое ослабление дерезы и уничтожение скоплений снега в ее зарослях, как мы предполагаем, поможет другим растениям, в частности степным злакам, лучше развиваться и разрастаться.

6. Что касается мнения о том, что заросли степных кустарников являются форпостами леса в степных условиях, то это вряд ли приложимо к дерезнякам, обследованным нами на пастбищах и сенокосной степи. В некоторых местах лес несомненно надвигается на степные участки своей кустарниковой опушкой, образованной степной вишней, миндальником и дерезой. Подобные случаи, повидимому, имеют место на склонах к долине р. Деркул и по склонам глубоко врезаемых балок. Вероятно также, что дерезняки на правом берегу р. Деркула являются остатками сведенных бывших здесь когда-то лесов. Во всяком случае этот вопрос требует более углубленных специальных исследований.

Изучение подземных органов и других биологических особенностей степных растений показало, что ритмика их развития связана до известной степени с особенностями строения их корневых систем.

1. В степи, после цветения эфемеров и эфемероидов, из многолетних трав прежде всего в мае и начале июня цветет группа короткостержнекорневых растений. К этому же времени приурочено цветение большинства корневищных и дерновинных растений. Общим у всех этих групп является сравнительно небольшая глубина проникновения в почву основной массы корней.

Так, у группы короткостержнекорневых растений (*Salvia nutans*, *Stachys recta* и др.) основная масса деятельных корней находится в первых 10—15 см. Остальная часть корней у этих растений покрыта короткими боковыми корешками. Глубина проникновения корней до 80—90 см. У корневищных видов (*Pyrethrum millefoliatum*, *Centaurea Marschalliana* и др.) корни проникают примерно на такую же глубину, как и у предыдущей группы. По длине они равномерно покрыты короткими боковыми корешками. Примерно на этих же глубинах и в этих же горизонтах почвы распределяются корни дерновинных растений. Для них также характерно сосредоточение поверхностных корней в верхнем (0—10 см) горизонте почвы и равномерное покрытие боковыми корешками по всей длине основных корней, уходящих вглубь почвы.

По данным анализа влажности почвы на Деркульской целинной степи видно, что эти группы цветут в то время, когда почва еще богата запасом весенней влаги. Так, 18 V 1951 на глубине 20 см влажность почвы была равна 30.1%, на глубине 70 см — 34.5%. В середине же июля, когда цветут длинностержнекорневые растения, влажность на этих глубинах сильно понизилась; она была равна на глубине 20 см — 19.8%, на глубине 70 см — 23.2%. Полукустарнички же цветут в августе, когда влажность почвы еще меньше.

2. Длинностержнекорневые растения (*Eryngium campestre*, *Seseli campestre* и др.), по нашим наблюдениям, цветут на два месяца позднее по сравнению с первыми группами. Как отмечалось выше, корни длинностержнекорневых растений достигают глубины 2.5 м, т. е. доходят до горизонтов почвы с более или менее постоянным содержанием влажности на протяжении всего вегетационного периода; влажность почвы в этих глубоких горизонтах колеблется всего лишь от 27.7 до 26.5%.

В поверхностном слое почвы у этих растений совсем не имеется корней или располагаются немногочисленные корни для улавливания дождевой влаги. Основная же масса боковых корней располагается ниже 70 см, где, по существу, корни предыдущих групп уже единичны.

3. У разных типов растений различно закладываются почки возобновления — осенние и летние, и поэтому различно идет отрастание надземных побегов после срезания, скашивания или скусывания. У изученных степных многолетних растений наблюдаются следующие типы заложения почек и отрастания побегов в случае отчуждения (скашивания, скусывания) последних:

а) У многолетних трав с хорошо развитыми надземными вегетативными побегами осенние зимующие почки закладываются на погруженных в землю корневых шейках. У растений, относящихся к этой группе, на нижних частях стеблей имеются летние почки, дающие боковые побеги только в случае срезания главного побега. Часть побегов при срезании отрастает из почек на шейке корня. Сюда относятся: *Medicago romanica*, *Oxytropis pilosa*, *Stachys recta*.

б) У многолетних трав с прикорневыми розетками листьев осенние зимующие почки закладываются также на шейке корня, погруженной в почву. Внутри розеток в пазухах листьев имеются почки, из которых в течение вегетационного периода происходит возобновление розеток в случае скусывания последних. К этой группе относятся: *Salvia nutans*, *Seseli campestre* и др.

в) По особому типу идет возобновление у корневищных многолетних трав: осенние зимующие почки возобновления у этой группы закладываются на корневище; летние почки — в пазухах листьев розеток (если последние имеются) или листьев стебля. Представителями этой группы являются: *Pyrethrum millefoliatum*, *Centaurea Marschalliana*, *Veronica steppacea*.

У корнеотпрысковых видов, в отличие от последней группы, осенние почки закладываются на боковых корнях, специализированных для целей размножения.

г) У группы дерновинных трав зимуют не почки, а молодые побеги около 0.5 см длины.

Большинство из этих четырех групп относится к гемикриптофитам.

д) У полукустарничков стержнекорневых и стержнекистекорневых почки возобновления¹ зимуют на шейке корня, а также на надземных побегах первого и второго порядков. Летние почки появляются на побегах второго порядка. В случае срезания надземных побегов, отрастание идет от сохранившейся части побегов первого порядка, причем отрастают все полукустарнички медленно. В эту группу входят: *Gypsophila altissima*, *Silene supina*, *Astragalus subulatus*, *Kochia prostrata*, *Artemisia maritima* s. l., *A. Marschalliana*, *Teucrium polium*.

Все представители последней группы являются хамефитами.

¹ Нужно заметить, что у полукустарничков осенью, кроме почек, имеются молодые укороченные побеги, продолжающие свой рост весной.

IV. ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА, СТРУКТУРЫ И УРОЖАЙНОСТИ СТЕПНОГО ТРАВСТОЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПАСТЬБЫ

Пастбищная дигрессия степного травостоя и связанный с этим ряд сукцессий растительного покрова давно привлекали внимание исследователей.

Б. А. Келлер (1916), Г. Н. Высоцкий (1915), И. К. Пачоский (1917) и другие авторы изучали в разных районах и разных экологических условиях те изменения, которые происходят с травостоем целинных степей под влиянием неумеренного и бессистемного выпаса. Основные выводы этих исследований сводятся к тому, что под влиянием неумеренной пастьбы травостой претерпевает изменения, в результате которых, в частности, меняются характер и структура ценоза, происходит замена мезофильных видов более ксерофильными. При этом меняется качество кормов, их питательность и продуктивность в сторону ухудшения. Поэтому понятно, что эти вопросы приобретают большое значение при решении пастбищной проблемы.

Как известно, еще И. К. Пачоский (1917) для причерноморского района подзон типчаково-ковыльных и южной части разнотравно-типчаково-ковыльных степей установил следующие стадии дигрессии травяного покрова под влиянием пастьбы:

1. Стадия недостаточного выпаса (или полное отсутствие последнего). При таком режиме целинной степи наблюдается отмирание дерновинных злаков, так как их возобновлению препятствует большое скопление мертвых остатков растений, главным образом тех же злаков. Постепенно место дерновинных злаков занимает корневищными злаками (*Agropyrum repens*, *Bromus inermis*), т. е. происходит олуговение степи.

2. Стадия умеренного выпаса (ковыльная стадия). Эдификаторами растительного покрова являются настоящие степные дерновинные злаки (ковыли, типчак). Бурьянистое мезофильное разнотравье, появляющееся в степи при ее олуговении, в этой стадии подавляется дерновинными злаками.

3. Стадия угасания ковылей (типчаковая стадия). Под влиянием усиливающегося выпаса особенно обильно разрастается типчак (*Festuca sulcata*). Ковыли же из травостоя постепенно выпадают. Заметна общая ксерофитизация растительного покрова.

4. Стадия тонконогового сбоя. Типчак, способный обильно развиваться при определенной пастбищной нагрузке, при ее увеличении, так же как ранее ковыли, изреживается, и основным злаком становится мятлик живородящий или тонконог (*Poa bulbosa*). Из разнотравья разрастаются несьедобные или малоценные в кормовом отношении растения, такие, как молочай, полыни.

5. Стадия выгона. В местах прогона скота и около его стойбищ разрастаются приспособившиеся к выпасу однолетники — с распростертыми стеблями — *Atriplex tatarica* и *Polygonum aviculare*.

Другие авторы, например Б. А. Келлер (1916) для разнотравно-типчаково-ковыльных степей б. Саратовской и Воронежской губ., К. М. Залесский (1918) для Донских разнотравно-типчаково-ковыльных степей и др., приводят в основном совпадающие, но несколько отличные схемы пастбищной дигрессии травяного покрова под влиянием выпаса.

Свои характерные отличия имеет пастбищная дигрессия и в районе наших работ.

Разнотравно-типчаково-ковыльные степи, о которых подробно говорилось в одном из предыдущих разделов, расположенные на водоразделах и на пологих склонах к балкам, претерпевают под влиянием пастбы ряд изменений. Наиболее детально эти изменения изучались нами на территории Деркульского конного завода, основанного в 1776 г. Завод этот расположен на левом пологом склоне к долине р. Деркул и обладает огромными участками нераспаханных разнотравно-типчаково-ковыльных степей, где производится покос и выпас коней. Часть этих степей в начале 90-х годов прошлого столетия была разделена лесными полосами на отдельные загоны. В настоящий момент загоны, расположенные ближе к заводу, а также участки перед ними, непосредственно прилегающие к колодцам, водоямам и прогонам, являются наиболее вытопанными и на всех них господствует грудница *Linum catharticum*, придающая пастбищам характерный серебристо-серый тон. На рис. 24 представлен план загонов.

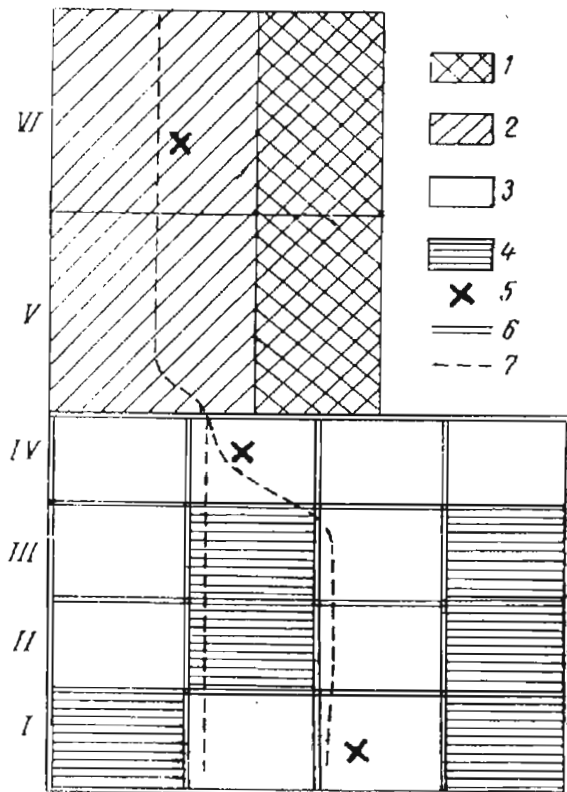


Рис. 24. План расположения пастбищ конного завода в сел. Ново-Деркул.

1 — лес; 2 — сенокос; 3 — пастбищные загоны; 4 — перепашанные загоны; 5 — наблюдательные площадки; 6 — лесные полосы; 7 — дороги. I—VI — номера рядов пастбищных загонов.

системы фитоценозов и отдельных растений. Нужно заметить, что этот ряд наблюдательных площадок был подобран так, что он явился и дигрессионным рядом, отражающим различную степень сбитости травяного покрова на пастбищах по сравнению с косимой целинной степью.

Ниже приводятся описания косимой разнотравно-типчаково-ковыльной степи и загонов, в которых проводились наши наблюдения.

1. СЕНОКОСНАЯ РАЗНОТРАВНО-ТИПЧАКОВО-КОВЫЛЬНАЯ СТЕПЬ

Довольно подробное описание состава этой степи, построенное в основном на обзоре имеющихся литературных данных, приведено выше. Здесь же мы отметим, что травостой этой степи характеризуется двух-трехъярусным сложением на протяжении всего сезона. Первый ярус, как правило, образуют высокие двудольные растения, такие, как *Salvia nutans*, *Verbascum phlomoides*, *V. lychnitis*, *Phlomis tuberosa*, *Peucedanum ruthenicum* и др. Их соцветия возвышаются над вегетативными побегами ковыля и метелками других злаков. Второй ярус (до 40–45 см высоты) в основном составляют злаки. И, наконец, в третьем ярусе (подседе) 0–10 см высоты располагаются такие более низкие растения степи, как *Adonis wolgensis*, *Thymus Marschallianus* и др. и однолетники. Общее

проективное покрытие почвы достигает 90%, а истинное 30—35% (рис. 25).

Очень характерной чертой строения подобных степных сообществ является мозаичность в распределении основных групп растений, обусловленная, по нашим наблюдениям, роющей деятельностью грызунов.

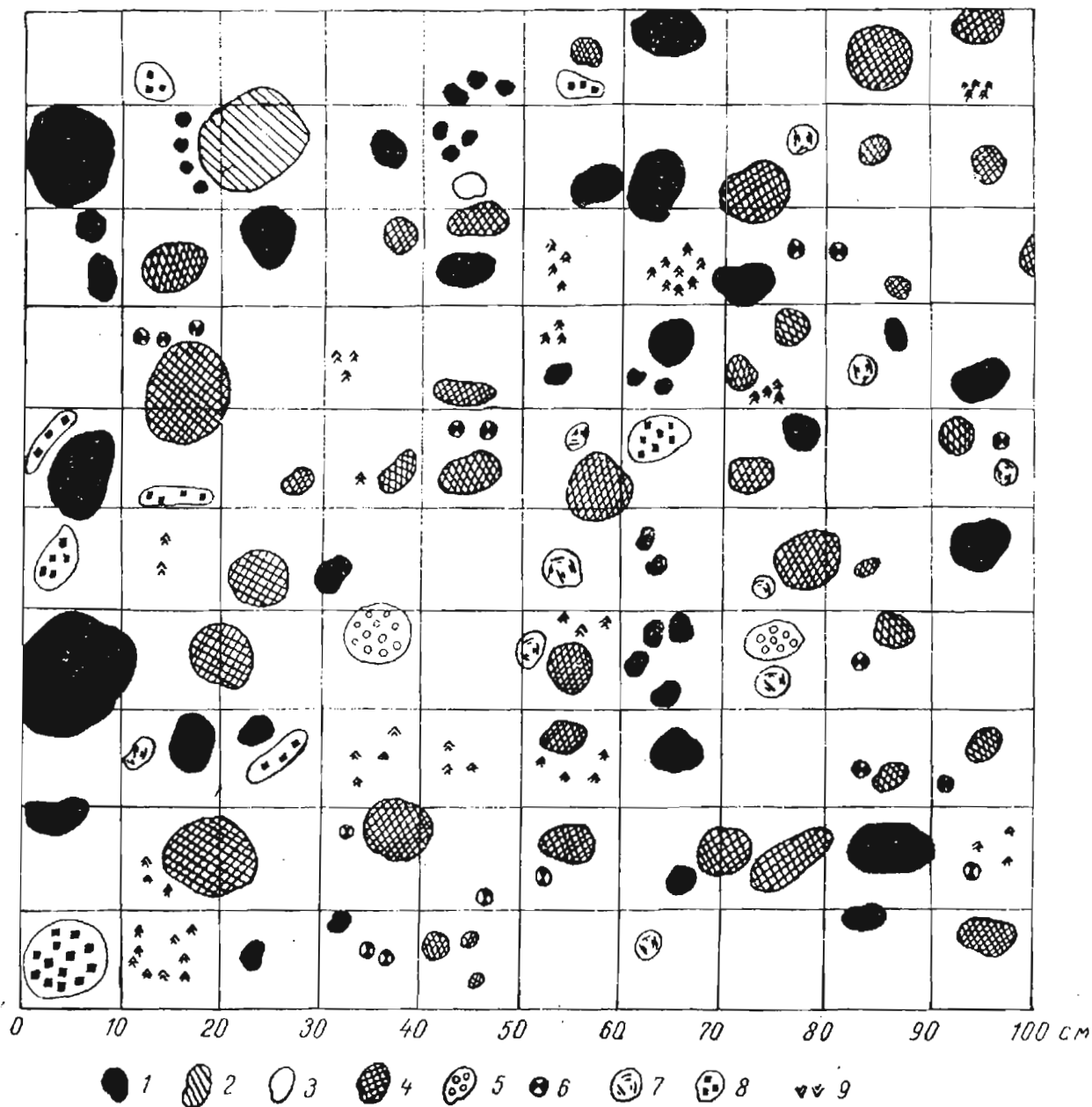


Рис. 25. Разнотравно-типчаково-ковыльная сенокосная степь. Горизонтальная проекция оснований растений.

1 — *Stipa*; 2 — *Medicago romanica*; 3 — *Coronilla varia*; 4 — *Festuca sulcata*; 5 — *Poa bulbosa*; 6 — *Erysimum canescens*; 7 — *Salvia nutans*; 8 — *Carex praecox*; 9 — *Taraxacum serotinum*.

Такие виды, как *Salvia nutans*, *Convolvulus arvensis*, *Artemisia austriaca*, *Agropyrum repens*, *Salvia nemorosa* и даже *Bromus riparius*, определенно приурочены к свежим и старым выбросам землероев с более рыхлой почвой.

Дерновинные злаки и разнотравье, обладающее мощной корневой системой (астрагалы, *Peucedanum ruthenicum*, *Eryngium campestre*),

предпочитают почву с более уплотненным субстратом между выбросами землерос.¹

Следует также отметить, что этот наиболее сохранившийся участок степи дает хорошие урожаи зеленой массы. На графике (рис. 26) показан запас зеленой массы в сухом виде на различных типах пастбищ.²

Мы видим, что в разнотравно-типчаково-ковыльной степи максимум урожайности отмечается в конце мая—начале июня. (Объясняется это

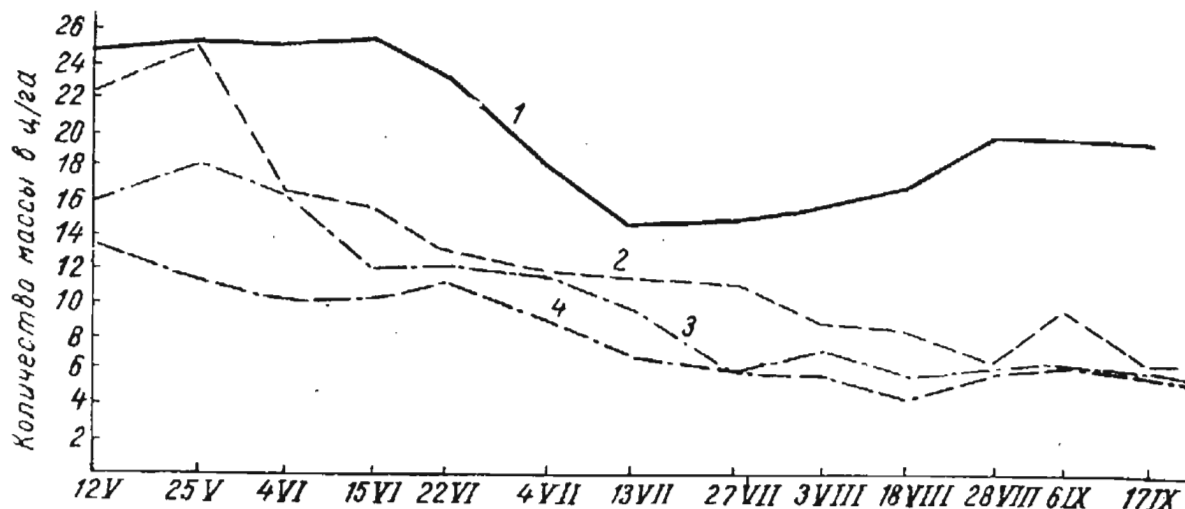


Рис. 26. Изменение количества валовой зеленой массы по сезонам на пастбищах различного типа (сухой вес в ц/га).

1 — разнотравно-типчаково-ковыльная степь; 2 — разнотравно-типчаково-грудничьевое пастбище (4 загона); 3 — мятликово-ромашниково-грудничьевое пастбище (1 загон); 4 — мятликово-ромашниково-грудничьевое пастбище (участок перед загонами).

тем, что в это время еще сохраняются в травостое некоторые поздневесенние виды, бутонизирует и цветет обильно *Salvia nutans*, степные злаки вегетируют и цветут.

Наименьшее количество зеленой массы было получено 13 июля (14,5 ц/га). Это и понятно, так как в степи начинается в это время период летнего покоя. Ранне- и поздневесенние виды отмирают совсем, другие виды временно прекращают вегетацию (большинство злаков, *Salvia nutans*, *Verbascum phlomoides*, *Oxytropis pilosa*, *Centaurea Marshalliana* и др.). Цветут лишь единичные виды. С начала августа наблюдается вторичный прирост травяной массы за счет вегетации осенних видов разнотравья — *Seseli campestre*, *Statice latifolia*, *Peucedanum ruthenicum* и отрастания обильной здесь тырсы (*Stipa capillata*).

2. ШЕСТОЙ ЗАГОН. РАЗНОТРАВНО-ТИПЧАКОВАЯ СТЕПЬ

(Покос и выпас по отаве)

Травостой носит, по существу, такой же характер, как и в разнотравно-типчаково-ковыльной степи, но заметно выпадение ковылей и прежде всего *Stipa dasyphylla* и *Stipa stenophylla*. Существует мнение, что травостой, находящийся в этой стадии дигрессии («стадия угасания ковылей»),

¹ Подробнее об этом будет сказано в разделе, посвященном деятельности землерос.

² Нами учитывалось валовое количество зеленой массы. На выпасаемых участках урожайность определялась при пастбищном режиме (без изоляции участков от выпаса).

не утрачивает кормовых качеств, а по мнению Н. Ф. Комарова (1951), для Хреновской степи, наоборот, они даже возрастают.

Общее покрытие почвы травостоем составляет 75—80%, истинное 25—30%. Так же как и в разнотравно-типчаково-ковыльной степи, степные фитоценозы в этой стадии депрессии характеризуются сложным, многоярусным строением.

3. ЧЕТВЕРТЫЙ ЗАГОН. РАЗНОТРАВНО-ТИПЧАКОВО-ГРУДНИЦЕВОЕ ПАСТБИЩЕ

Под влиянием продолжительного выпаса в разнотравно-типчаково-ковыльной степи наблюдается выпадение не только ковылей, но значительно падает обилие основного злака — *Festuca sulcata*. Изредка встречаются очень слабые, угнетенные дерновинки *Stipa Lessingiana*. Более обильна по сравнению с ковылем *Koeleria gracilis*, много *Poa bulbosa*. Наиболее обычным и распространенным растением в этом типе пастбищ становится грудница *Linosyris villosa*, вытесняющая злаки.

Наряду с этим наблюдается значительное обеднение состава травостоя, особенно за счет разнотравья. Из 104 видов, зарегистрированных в разнотравно-типчаково-ковыльной степи, в разнотравно-типчаково-грудницевой ассоциации сохраняется примерно половинное число — 56 видов. Обеднение травостоя происходит в первую очередь за счет выпадения хорошо поедаемых видов. Это представители северного разнотравья, такие, как *Vicia tenuifolia*, *Trifolium montanum*, *Polygala comosa*, *Myosotis silvatica* и другие виды, не способные при постоянном скусывании к быстрой регенерации и вегетативному размножению.

С другой стороны, наиболее обильно разрастаются виды не поедаемые или плохо поедаемые скотом, такие, как *Phlomis pungens*, *Eryngium planum*, *Euphorbia virgata*, *Verbascum lychnitis*, *Nepeta nuda*, *Melandryum viscosum*, *Onosma pseudotinctorium* и др. Также хорошо себя чувствуют и обильно разрастаются на выпасах типичные южные виды, мало ценные в кормовом отношении: *Linosyris villosa*, *Pyrethrum millefoliatum*, *Salvia nutans*, *Adonis wolgensis*, *Thymus Marschallianus*, *Goniolimon tataricum* и др. Значительно упрощается и структура травостоя. Проективное покрытие почвы понижается до 65—70%; не наблюдается также и трехъярусного строения сообщества, а вся масса травостоя располагается в первых 10—15 см от поверхности почвы.

Интересные наблюдения в этом отношении приводит Н. Ф. Комаров (1951) для Хреновской степи. Для подтверждения различий в структуре травостоя на выпасаемых участках и в косимой степи им были взяты весовые образцы зеленой массы с дифференциацией по высоте. Оказалось, что если на высоте 0—15 см от поверхности почвы в косимой степи и на пастбищном участке было примерно одинаковое количество массы, то выше 15 см в косимой степи масса травостоя была почти в полтора раза больше, чем на пастбищном участке.

Давая характеристику этому участку степи, превратившемуся под влиянием выпаса в разнотравно-типчаково-грудницевое пастбище, интересно отметить, что здесь наблюдается известное в литературе явление сглаживания границ отдельных ассоциаций. На то, что выпас нивелирует травостой, уменьшает мозаичность и комплексность в сложении растительного покрова, указывает ряд авторов — А. П. Шенников и Р. П. Боголовская (1927) для луговых травостоев, М. С. Шалыт (1927) для степных участков заповедника Аскания Нова, Н. Ф. Комаров (1951) для Хреновской степи и т. д.

Это же явление нивелирования травостоя наблюдалось и на изученных нами пастбищах. На огромных участках трудно заметить какие-либо различия в строении фитоценозов, о которых указывалось для разнотравно-типчаково-ковыльной степи. Наоборот, травостой поражает унылым однообразием на всем своем протяжении. Только по дну имеющихся здесь немногочисленных ложбин травостой носит более красочный характер. Здесь встречаются такие виды, как *Inula britannica*, *I. hirta*, *Trifolium montanum*, *Poa angustifolia*, отсутствующие на остальных, более высоких участках.

Что касается запаса зеленой массы, то, по нашим данным, как и следовало ожидать, наблюдается значительное понижение ее количества (рис. 26). В мае урожайность этих пастбищ мало уступает предыдущему

участку, но уже в начале июня она резко падает, доходя до 6.5 ц к концу августа. Это резкое падение урожайности объясняется тем, что совсем прекращает вегетацию обильный здесь *Poa bulbosa*, подсыхает листва у доминирующих здесь растений и многие растения, особенно злаки, оказываются значительно стравленными.

Урожайность поедаемой массы в загонах резко падает также вследствие зарастания их дерезой *Caragana frutex*. Загоны, особенно сильно засоренные дерезой, в настоящее время распахиваются и засеиваются различными кормовыми травами.

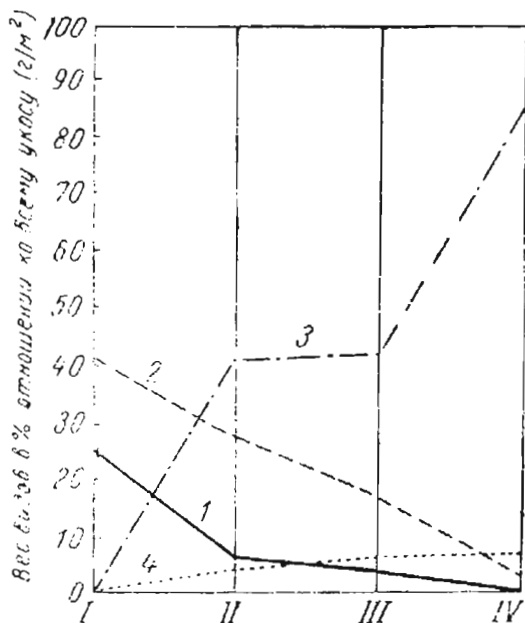


Рис. 27. Весовое соотношение главных видов растений в сенокосной степи и на степных пастбищах.

1 — *Stipa*; 2 — *Festuca sulcata*; 3 — *Linosyris villosa*; 4 — *Pyrethrum millefoliatum*. I — разнотравно-типчаково-ковыльная сенокосная степь; II — разнотравно-типчаково-грудничковое пастбище (четвертый загон); III — мятликово-ромашниково-грудничковое пастбище (первый загон); IV — мятликово-ромашниково-грудничковое пастбище (участок перед загонами).

выпадение ковылей; здесь встречаются только единичные угнетенные дерновинки *Festuca sulcata* и *Koeleria gracilis*. Таким образом, из злаков наиболее обильным (до 15% покрытия при общем покрытии 50%) становится мятлик живородящий — *Poa bulbosa* (рис. 27). Значительно возрастает количество *Kochia prostrata*, *Linosyris villosa*, *Pyrethrum millefoliatum*.

Пасущийся скот на таком пастбище должен поедать, кроме вышеперечисленных видов, малоценное в кормовом отношении разнотравье: *Goniolimon tataricum*, *Artemisia austriaca*, *Phlomis tuberosa*, *Thymus Marshallianus*, *Astragalus tanaiticus*, *Asperula glauca*, *Potentilla recta*, *Falcaria soides*, *Seseli campestre*, *Plantago stepposa* и др.

Следует также отметить, что на этих сильно сбитых пастбищах (четвертый и первый загоны и участок перед загонами) отсутствует мозаичность растительного покрова, обусловленная роющей деятельностью грызунов

4. ПЕРВЫЙ ЗАГОН. МЯТЛИКОВО-РОМАШНИКОВО-ГРУДНИЦЕВОЕ ПАСТБИЩЕ

По мере увеличения интенсивности выпаса на пастбищах увеличивается количество *Linosyris villosa* и других непоедаемых растений. В первом загоне, более сбито по сравнению с предыдущими, наблюдается почти полное

(главным образом слепыша). Последнее объясняется сокращением на пастбищах численности слепыша, видимо, вследствие сухости и уплотнения почвы, отсутствия сочных кормов и других изменений, возникающих в степи под влиянием выпаса.

5. УЧАСТОК ПЕРЕД ЗАГОНАМИ. МЯТЛИКОВО-РОМАШНИКОВО-ГРУДНИЦЕВОЕ ПАСТБИЩЕ

На участках, расположенных вблизи селения и водоема, перед загонами, где, кроме выпаса, производится ежедневный прогон скота, проективное покрытие почвы травостоем падает до 40%.

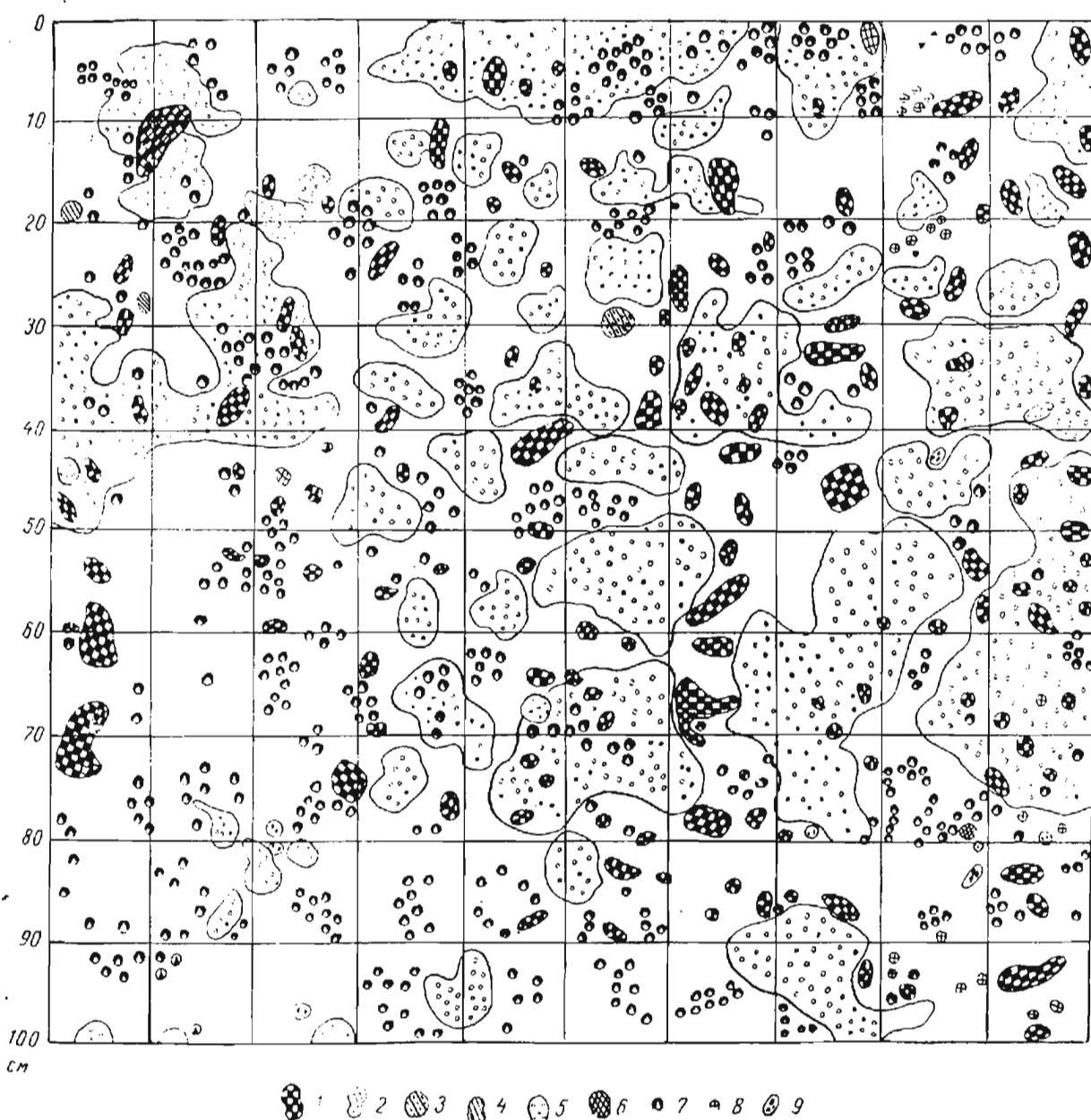


Рис. 28. Мятликово-ромашниково-грудницевое пастбище (участок перед загонами). Горизонтальная проекция оснований растений.

1 — *Pyrethrum millefoliatum*; 2 — *Poa bulbosa*; 3 — *Seseli campestre*; 4 — *Medicago romanica*; 5 — *Goniolimon tataricum*; 6 — *Festuca sulcata*; 7 — *Linosyris villosa*; 8 — *Artemisia austriaca*; 9 — *Carex praecox*.

При усиленном «скотобойном» режиме пастбища выпадают все дерновинные злаки, за исключением отдельных редких экземпляров и *Poa bulbosa*, который здесь, так же как и в первом загоне, развивается особенно обильно (рис. 28). Так как мятлик живородящий засыхает

довольно рано, в первых числах мая, а осеннее его развитие начинается только в первых числах сентября, то на протяжении всего летнего сезона на этом типе пастбищ господствуют два ксерофильных непоедаемых вида — *Linosyris villosa* и *Pyrethrum millefoliatum*, создающих здесь монотонные по существу, пустынно-степные ассоциации.

Другие представители степного разнотравья крайне редки и являются малоценными в кормовом отношении: *Eryngium planum*, *Euphorbia virgata*, *Phlomis pungens*, *Onosma polychromum*, *Teucrium polium*. Значительно увеличивается по сравнению с предыдущим участком количество полынка (*Artemisia austriaca*), прутняка (*Kochia prostrata*). Довольно обильны здесь также однолетние костры (*Bromus squarrosus*, *B. tectorum*) и другие однолетники.

Всего для пастбищ этого типа зарегистрировано 38 видов. Из них нет ни одного, относящегося к числу северного разнотравья; 6 видов или 16% составляют злаки; 60% — представители южного, в том числе пустынно-степного разнотравья.

Очень низко падает под влиянием выпаса общая производительность этих участков. В мае они дают еще значительные укосы (16—18 ц/га), так как в это время вегетирует еще *Poa bulbosa*, а также такие виды, как *Adonis wolgensis*, *Salvia nutans*, *S. nemorosa*, *Phlomis tuberosa*. В половине же августа было получено всего лишь 4.3% ц/га, причем основную массу урожая составляет *Linosyris villosa*.

По обочинам дорог и около водоемов господствуют два особенно хорошо приспособившихся к выпасу растения — *Ceratocarpus arenarius* и *Polygonum aviculare*, со значительным участием *Artemisia austriaca*. В кормовом отношении подобные участки не имеют, конечно, никакого значения.

В заключение нужно указать на следующее:

1. На участках, подвергавшихся интенсивному выпасу и прогону лошадей, разнотравно-типчаково-ковыльные участки степи превратились в пустынно-степные пастбища. При этом в процессе пастбищной дигрессии растительный покров степи проходит определенные, перечисленные выше стадии.

2. Все изменения травостоя, связанные с пастбищной дигрессией, сводятся к следующему: а) упрощается структура травостоя, понижается проективное покрытие, нивелируются границы отдельных ассоциаций, исчезает мозаичность и комплексность растительного покрова, обусловленная роющей деятельностью грызунов; б) происходит сильное флористическое обеднение травостоя, доходящее по существу до двух видов при последней стадии сбоя; наблюдается снижение массы травостоя, замена хороших кормовых растений непоедаемыми и т. д. Выпадают из травостоя представители северного разнотравья (*Polygala comosa*, *Licia tenuifolia*, *Filipendula hexapetala* и др.), и абсолютно доминируют на последних стадиях сбоя представители южных степей и полупустынь (*Linosyris villosa*, *Pyrethrum millefoliatum*, *Artemisia austriaca*, *Ceratocarpus arenarius*).

Это еще раз подтверждает мнение о том, что под влиянием пастбы происходит «опустынивание» степных травостоев в сравнительно северных районах и продвижение на север наиболее ксерофильных видов.

3. Подобные изменения травостоя происходят в основном по двум причинам: а) вследствие постоянных скусываний отбираются растения, способные к быстрому отрастанию и вегетативному возобновлению, а также отбираются непоедаемые растения, защищенные приспособлениями

химического (ядовитые) или морфологического порядка (наличие колючек, остей, режущих краев листьев, опушенности, грубости тканей и др.); б) вследствие выбивания мертвого покрова (калдана), играющего по мнению А. И. Мальцева (1922—1923), Н. А. Прозоровского (1940) и других авторов большую роль в сохранении влаги, так как ежегодно нарастающий мертвый покров как губка впитывает влагу и постепенно отдает ее нижележащим горизонтам почвы, а также мертвый покров задерживает высыхание почвы летом и прогревание ее весной.

Кроме того, в результате постоянного прогона табунов и утаптывания разрушается прежде всего структура верхних горизонтов почвы, которые, уплотняясь, становятся более пылеватыми, в связи с чем увеличивается испарение и происходит иссушение почвы. Вообще на пастбищах меняется весь режим циркуляции почвенной влаги и другие свойства почвы.

По полученным нами данным, касающимся сезонного запаса влаги на различных типах пастбищ, видно, что четвертый загон, в котором производится сильный выпас, довольно сильно отличается по запасам влаги от шестого загона, расположенного почти рядом, где производится покос, а выпаса почти нет. Уже в этих двух загонах заметно изменение травостоя в сторону его большей ксерофитизации. А первый загон и участок перед загонем, где господствует *Linosyris villosa*, резко отличаются по запасам влаги от шестого загона с разнотравно-типчаковым травостоем. Более подробные данные по влажности почвы на различных типах пастбищ приведены в следующем разделе.

В. ПОДЗЕМНЫЕ ЧАСТИ СЕНОКОСНЫХ И ПАСТБИЩНЫХ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

1. ПОДЗЕМНЫЕ ЧАСТИ СЕНОКОСНЫХ И ПАСТБИЩНЫХ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ В ПЛАКОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Кроме изучения корневых систем отдельных растений, были изучены подземные части различных фитоценозов.

Для этого нами применялся траншейный метод исследования с зарисовкой подземных органов. Для количественного учета массы и объема корней применялась модификация метода проф. Качинского. Брался небольшой монолит почвы с сечением 25×25 см² до глубины первых 30 см почвы (по 10 см каждый образец) без учета мощности почвенных горизонтов. Образцы брались в одной повторности. На поверхности монолита проводился учет надземной массы по видам, после чего под этой площадью обкапывался столб почвы того же сечения. Бралось 3 образца, каждый по 10 см мощности.

Для выделения подземных органов из почвы отмывкой использовались сита с ячейками различного диаметра. Сразу же после отмывки определялся объем отмытых корней, а затем учитывался вес корней в воздушно-сухом состоянии. Полученные данные перечислялись на площадь в 1 м².

Распределение подземных органов изучалось нами на всех наиболее характерных типах пастбищ: 1) на степных пастбищах конного завода, где нами проводились постоянные наблюдения; 2) на степных склонах балок, являющихся пастбищными угодьями колхозов; 3) на молодых и старых залежах, также используемых в качестве пастбищ. Наиболее полно и детально исследовались при этом пастбищные участки конного завода, где мы одновременно вели наблюдения и над динамикой влаж-

ности почвы. На других участках эти исследования оказалось поставить невозможным, и мы ограничились лишь изучением общего характера распределения подземных органов.

Так же как при наблюдении над фенологическим развитием, для сравнения были проведены исследования подземных частей сенокосных степных фитоценозов. С описания результатов последних исследований мы и начнем характеристику подземных частей степных растительных сообществ.

а) Разнотравно-типчаково-ковыльная степь (сенокос)

Описание подземной части разнотравно-типчаково-ковыльной степи начнем с характеристики почвы. Почва представлена южным черноземом, тяжело-суглинистым, на лёссовидном суглинке.

- Горизонт A_0 . 0—2 см. Пороховатый, сплошь пронизан корнями злаков.
 Горизонт A_1 . 2—12 см. Темносерый, крупнозернистый, пронизан корнями; имеются ходы землероев.
 Горизонт A_2 . 12—30 см. Темносерый, ореховато-комковатой структуры, тяжело-суглинистый; имеется слабая столбчатость.
 Горизонт B_1 . 30—50 см. Буровато-темносерый, переходный по окраске; структура зернистая, слегка комковато-столбчатая, подтеки гумуса по ходам корней.
 Горизонт B_2 . 50.¹ Светлокоричневый, плотный, слегка столбчатый, мелкозернистый, тяжелосуглинистый; корни по затекам гумуса; на глубине 70 см белоглазка.

Основную массу подземной части фитоценоза в сенокосной разнотравно-типчаково-ковыльной степи составляют корни дерновинных злаков — ковылей и типчака, образующих густую сетку (рис. 29). При этом очень характерно двухъярусное распределение этих корней, обусловленное строением подземных органов злаков.

В поверхностном слое почвы на глубине 0—10 см располагаются многочисленные очень тонкие корешки типчака, тонконога, отчасти ковылей. Эти корешки служат, видимо, для перехватывания влаги из самых поверхностных слоев почвы.

Более грубые, толстые, шнуровидные корни ковылей, тонконога и типчака, обычно покрытые чехликами, проникают вглубь почвы, образуя как бы второй ярус корней злаков на глубине до 100—120 см. Они несут на себе ответвления второго и третьего порядков и пронизывают более глубокие слои почвы по всем направлениям.

Подземные органы двудольных растений и корневищных злаков располагаются частью в самом поверхностном слое почвы, над сеткой поверхностных корней дерновинных злаков, частью проникают в более глубокие слои почвы. Так, например, корневища *Carex supina* располагаются на глубине 3—3.5 см, а ее мощные корни, отходя вниз, идут на глубину 100—120 см, пробивая сетку корней злаков. Корневища *Poa angustifolia*, *Bromus riparius*, *B. inermis* также залегают на глубине 3 см, хотя корни их проникают гораздо глубже, до 70—80 см. Самой поверхностной корневой системой обладает мятлик живородящий *Poa bulbosa*, корни которого проникают лишь на 20—25 см. Корни двудольных короткостержневых и кистекорневых растений занимают те же горизонты, что и злаки, но представители длинностержнекорневых, проникая на значительную глубину, 2—2.5 м, располагают большую часть своих сосущих

¹ Нижняя граница горизонта B_2 не прослежена, так как почвенный разрез был сделан лишь до глубины 1 м.

корней за пределами зоны распространения корней остальных компонентов фитоценоза.

Такое распределение подземных органов, видимо, характерно для разнотравно-злаковых степей. М. С. Шалыт (1950) приводит похожую картину распределения подземных органов растений в Хомутовской заповедной степи. Если сопоставить его и наши рисунки, отчетливо видны

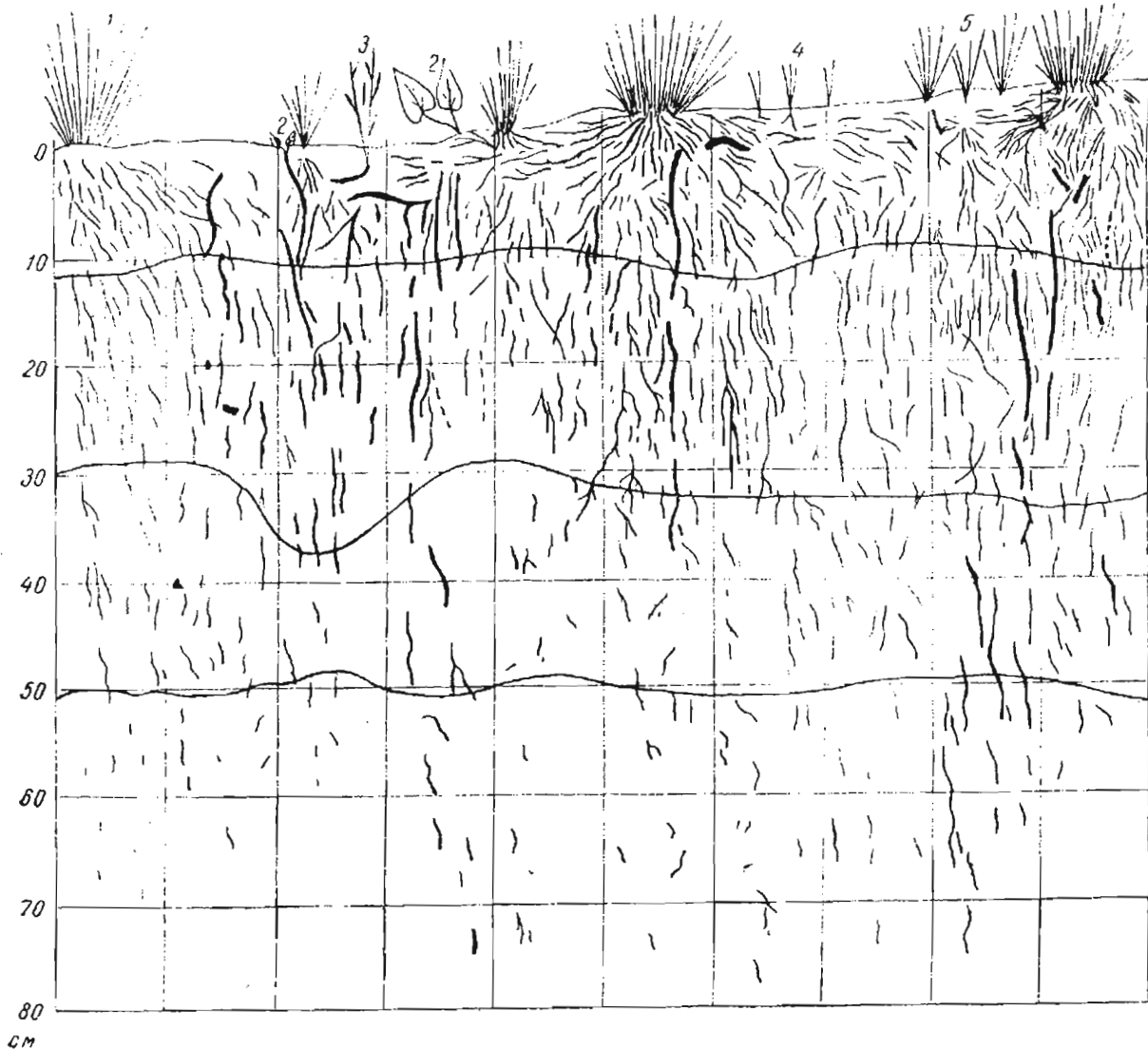


Рис. 29. Разнотравно-типчаково-ковыльная степь (сенокос). Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Stipa Lessingiana*; 2 — *Salvia nutans*; 3 — *Onobrychis arenaria*; 4 — *Bromus riparius*; 5 — *Festuca sulcata*. Поперечные волнистые линии — границы почвенных горизонтов (то же на следующих рисунках).

общие закономерности в распределении подземных органов основных злаков и разнотравья на Деркульской и Хомутовской степях.

Сделанные нами горизонтальные раскопки на двух различных площадках и на разную глубину (рис. 30 и 31) дополнили и еще более подчеркнули ярусность в расположении подземных органов. В самом поверхностном слое почвы на глубине 0—3 см обнажились корневища *Bromus riparius*, *B. inermis* длиной до 10—12 см, корневища *Poa angustifolia* длиной 4—5 см, мощные корневища *Carex supina* и *Lathyrus pannonicus*, а также поверхностные корни дерновинных злаков, типчака и тонконога, тянувшихся в стороны на 18—20 см.

На глубине 10 см под некоторым углом уходят вниз белые корни ковылей, желтоватые — тонконога и тонкие черные корни типчака; а также вертикально вниз уходят корни двудольных стержнекорневых — *Seseli campestre*, *Asperula glauca* и др.

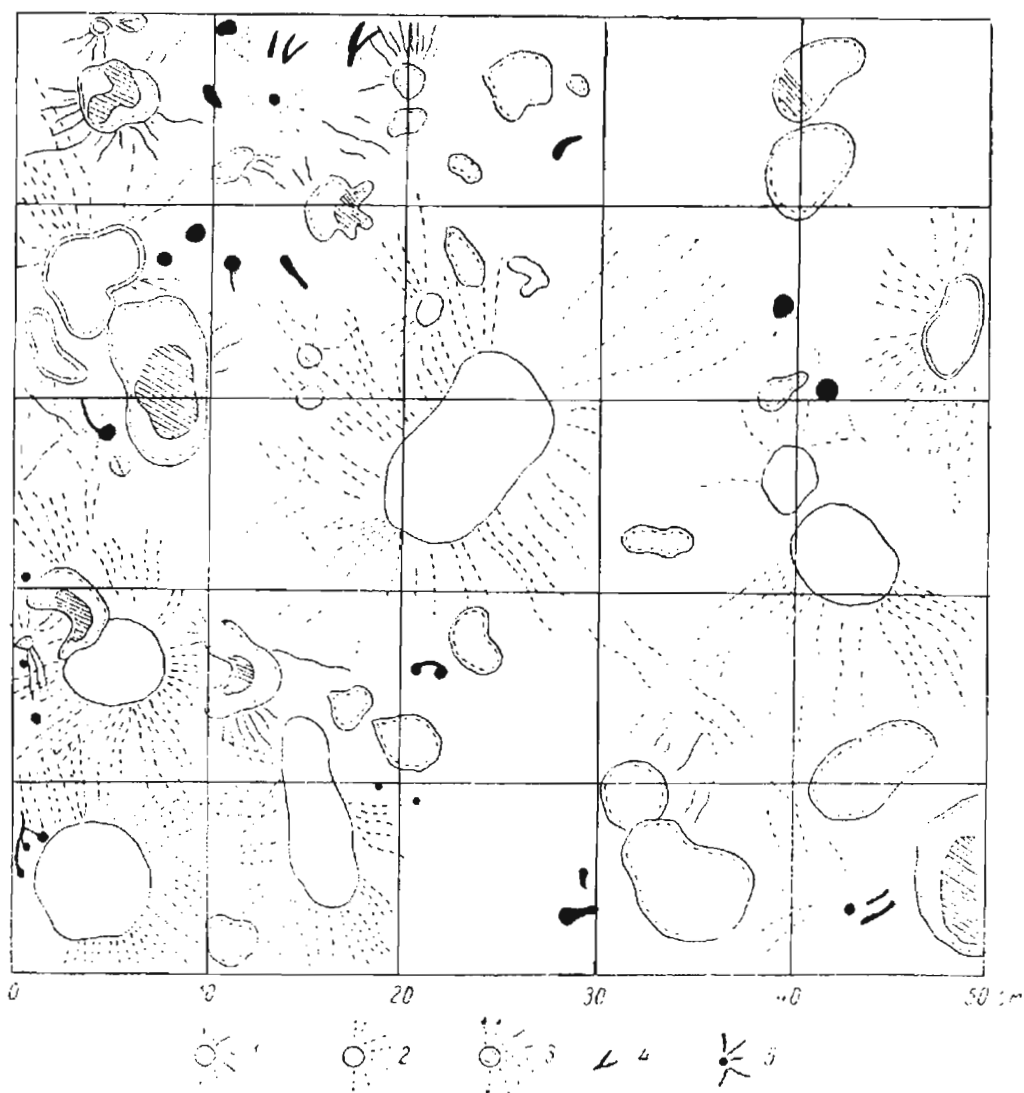


Рис. 30. Разнотравно-типчаково-ковыльная степь (сенокос). Распределение подземных органов в горизонтальной проекции на глубине 3 см.

1 — *Stipa capillata*; 2 — *Festuca sulcata*; 3 — *Koeleria gracilis*; 4 — *Carex supina*; 5 — *Bromus riparius*. Отмершие части дернины заштрихованы.

Одновременно с изучением распределения подземных органов в сенокосной степи и на степных пастбищах были проведены наблюдения над одом влажности почвы в течение 1951 г., с мая по октябрь.¹

¹ На сенокосной целинной степи изучение влажности почвы проводилось старшим научным сотрудником Деркульской станции Института леса АН СССР Н. Д. Варлыгиним, благодаря любезности которого мы и приводим эти данные.

На степных пастбищах, на четырех постоянных площадках, наблюдения над влажностью почвы проводились студенткой Географического факультета Ленинградского Государственного университета им. А. А. Жданова А. С. Карпенко через каждые 10 дней, в сроки наших наблюдений над фенологическим развитием пастбищ. По техническим причинам образцы брались лишь до 1 м на следующих глубинах: 0—10, 20—30, 50—60, 80—90 см; повторность двукратная.

Насколько нам известно, подобные наблюдения проведены нами впервые. В обширной литературе, посвященной пастбищной дигрессии степных травостоев, данные о влажности почвы степных пастбищ отсутствуют. Ботаники и кормовики в своих работах лишь указывают, что изменения в строении травостоя степных паст-

На основании проведенных анализов и полученных данных прослеживаются некоторые закономерности в ходе изменения влажности почвы. В сенокосной целинной степи максимум влажности почвы (в верхнем

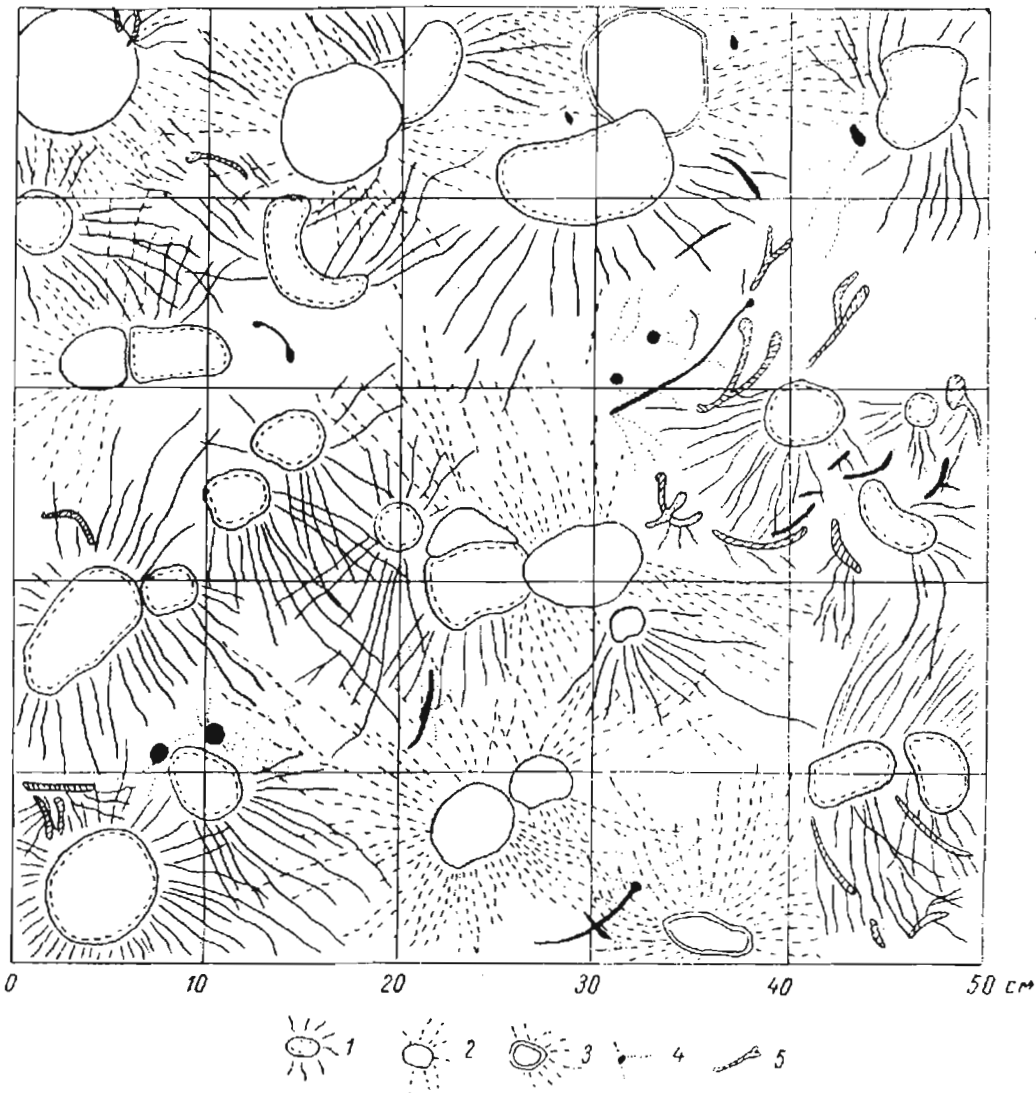


Рис. 31. Разнотравно-типчаково-ковыльная степь (сенокос). Распределение подземных органов в горизонтальной проекции на глубине 10 см.

1 — *Stipa*; 2 — *Festuca sulcata*; 3 — *Koeleria gracilis*; 4 — *Poa angustifolia*; 5 — *Bromus riparius*

метровом слое) отмечался 16 IV, затем влажность довольно резко падала в июне и июле, снова повышаясь в августе, после выпадения дождей.

Влажность по различным горизонтам в течение сезона меняется следующим образом: с весны (16 IV—18 V) наиболее влажным оказывается верхний слой почвы до 1 м глубины (40—80% на абсолютно сухую навеску). С глубины 1 и до 3 м — влажность колеблется от 25 до 33 объемных процентов и с 3 м поднимается выше 30%. В летние

бищ обуславливаются главным образом изменением почвенного режима (уплотнение и иссушение почвы и т. д.), но нигде не приводятся данные, подтверждающие эти заключения. Почвоведы же просто не занимались вопросами, связанными с изменением режима почв под влиянием выпаса.

Организовывая наблюдения над изменением почвенной влажности на участках, подвергавшихся различному пастбищному режиму, мы решили проверить справедливость высказанных априорно заключений о том, что выпас иссушает почву.

месяцы (VI, VII, VIII) наиболее сухим оказывается верхний слой почвы до 1 м глубины, влажность которого меньше 26%. На глубинах от 1 до 3 м влажность почвы постепенно увеличивалась, доходя на глубине 3 м в середине августа до 28.7% (табл. 1).

Таблица 1

Результаты анализа влажности почвы в разнотравно-типчаково-ковыльной степи (сенокос)

Влага выражена в объемных процентах на абсолютно сухую навеску.
Данные П. Д. Варлыгина. 1951 г.

Глубина взятия проб (в см)	16 IV	18 V	30 V	19 VI	3 VII	17 VII	14 VIII
10	32.9	22.6	21.0	17.8	21.9	20.5	22.4
20	40.5	30.1	23.7	21.9	21.4	19.8	25.3
30	37.3	27.9	23.9	20.1	19.2	19.5	20.1
40	37.5	28.9	25.7	21.8	20.1	20.4	21.0
50	36.0	33.8	28.1	23.6	21.2	21.8	21.6
60	35.1	33.8	28.9	25.1	21.3	22.5	22.9
70	33.6	34.5	29.7	24.7	21.5	23.2	23.4
80	31.8	32.3	29.4	24.1	21.8	22.5	22.3
90	33.6	33.7	31.8	26.2	23.5	24.8	24.8
100	31.8	34.0	33.5	27.0	24.7	25.5	25.7
110	33.6	30.8	—	26.2	24.3	25.2	25.7
120	33.7	29.7	—	25.0	24.8	25.5	24.8
130	31.5	27.7	—	25.1	25.6	25.3	25.1
140	25.8	27.7	—	25.6	25.6	25.5	25.3
150	25.8	26.7	—	25.8	26.0	25.8	24.9
160	25.3	26.7	—	26.0	25.6	26.0	24.8
170	25.5	26.3	—	26.0	25.3	25.1	25.3
180	24.9	26.1	—	26.3	26.0	25.6	26.5
190	26.5	25.5	—	26.7	26.6	25.3	24.8
200	26.7	25.9	—	25.9	26.0	25.7	24.3
210	26.7	26.5	—	26.0	—	25.5	24.2
220	26.2	25.7	—	26.5	—	27.0	25.0
230	—	25.9	—	29.4	—	26.4	25.4
240	—	26.7	—	26.9	—	26.2	25.2
250	—	27.7	—	27.6	—	26.5	26.5
260	—	29.1	—	28.7	—	26.0	27.6
270	—	28.7	—	28.6	—	26.7	28.1
280	—	30.2	—	28.2	—	28.2	27.9
290	—	30.4	—	30.2	—	28.7	23.2
300	—	31.2	—	28.2	—	28.7	28.7

Таким образом, мы видим, что злаки, составляющие основу травостоя целинной степи, а также весеннее разнотравье, обладая неглубокой корневой системой, вегетируют и цветут в сроки с максимальной влажностью верхнего наиболее корнеобитаемого слоя.

Кроме влияния влажности почвы и взаимоотношений между основными компонентами травостоя целинной степи, на распределение подземных органов их, так же как и на строение всего сообщества в целом, имеет влияние, как показали наблюдения, плотность почвенных горизонтов. Степень уплотненности почвы в значительной степени связана с жизнедеятельностью грызунов и других животных, населяющих почву степи. Так, большинство видов разнотравья приурочено к более разрыхленным землероями участкам почвы, корни многих из них проникают вглубь также по ходам этих животных и т. д.

б) Разнотравно-типчаково-грудницевоe пастбище (четвертый загон)

По мере изменения состава растительности пастбищ под влиянием выпаса меняется и характер подземной части фитоценозов на изученных участках.

В разнотравно-типчаково-грудницевоe ассоциации основная масса подземных частей растений располагается в горизонте А₁ и А₂, до глубины 30 см, и образована корнями *Linosyris villosa*. Поверхностная сеть корней грудницы располагается в первых 3—7 см почвы; корни ее почти совершенно горизонтально расходятся в стороны на 15—18 см. Поверхностные корни дерновинных злаков — типчака и тонконога — занимают более верхний слой почвы 1—3 см. Здесь же в непосредственной близости от поверхности располагаются корневища костров и осок. Все свободное пространство почвы в этом поверхностном горизонте густо переплетено тонкими и густыми корнями *Poa bulbosa*.

Глубинные корни грудницы мохнатой уходят вертикально под некоторым углом к поверхности, до глубины 1—1.5 м. Подобным же образом расходятся глубинные корни злаков. В промежутках между дерновинами злаков и грудницы располагаются стержнекорневые растения.

Таким образом, мы видим, что в этой ассоциации примерно такой же характер распределения корневых систем, как и в предыдущей. Место дерновинных злаков здесь в значительной мере занято дерновинным двудольным растением *Linosyris villosa*. При разрастании этого растения прежде всего в травостое начинают страдать ковыли, так как у других злаков, типчака и тонконога, есть поверхностная сеть корней, расположенная выше поверхностных корней грудницы. У ковылей, как указывалось выше, эта поверхностная сеть корней развита слабо. Что касается проникновения корней в глубину, то грудница мохнатая и здесь оказывается более сильным конкурентом злаков (рис. 32 и 33).

Последним можно объяснить тот факт, что при разрастании грудницы в первую очередь из травостоя выпадают ковыли, в то время как типчак и тонконог продолжают существовать в травостое вместе с грудницей, образуя таким образом разнотравно-типчаково-грудницевоe ассоциацию.

Так как в литературе нам не удалось найти описаний подземной части степных пастбищ с *Linosyris villosa*, то единственное, с чем мы можем сравнить наши данные, — это с описанием М. С. Шалыта (1950) участка типчаково-грудницевоe ассоциации в Аскании Нова, приуроченной к сильно солонцеватым почвам и столбчатым солонцам.

Сопоставляя наши рисунки и описания с таковыми М. С. Шалыта, видно, что характер распределения укороченных корневищ и корней грудницы на обоих этих участках очень близок. Мощная сеть крепких черных корней грудницы, пронизывающих плотные почвы (сильно солонцеватые южные черноземы и столбчатые солонцы Аскания Нова), почти точно повторяет характер строения подземных частей грудницы на сильно выпасаемом участке Деркульского конного завода, расположенного в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей. Такое сходство лишний раз подтверждает не раз высказываемое в литературе мнение о том, что под влиянием неумеренного выпаса происходит расширение площади обитания и даже продвижение на север не только отдельных южностепных и пустынных растений, но и целых сообществ, что связано с коренными изменениями почвенных условий на выпасаемых участках. Это подтверждается также ходом почвенной влажности на всех наших пастбищных участках по сравнению с сенокосной целинной степью Деркульского конного завода.

В этой ассоциации, возникшей под влиянием выпаса, влажность почвы¹ значительно меньше по сравнению с сенокосной целинной степью и с косым шестым загонем. Так, 24 мая средний процент влажности почвы здесь был равен всего лишь 12,5%, в то время как в шестом загоне он был равен почти 14% (рис. 37). Эта величина влажности в обоих заго-

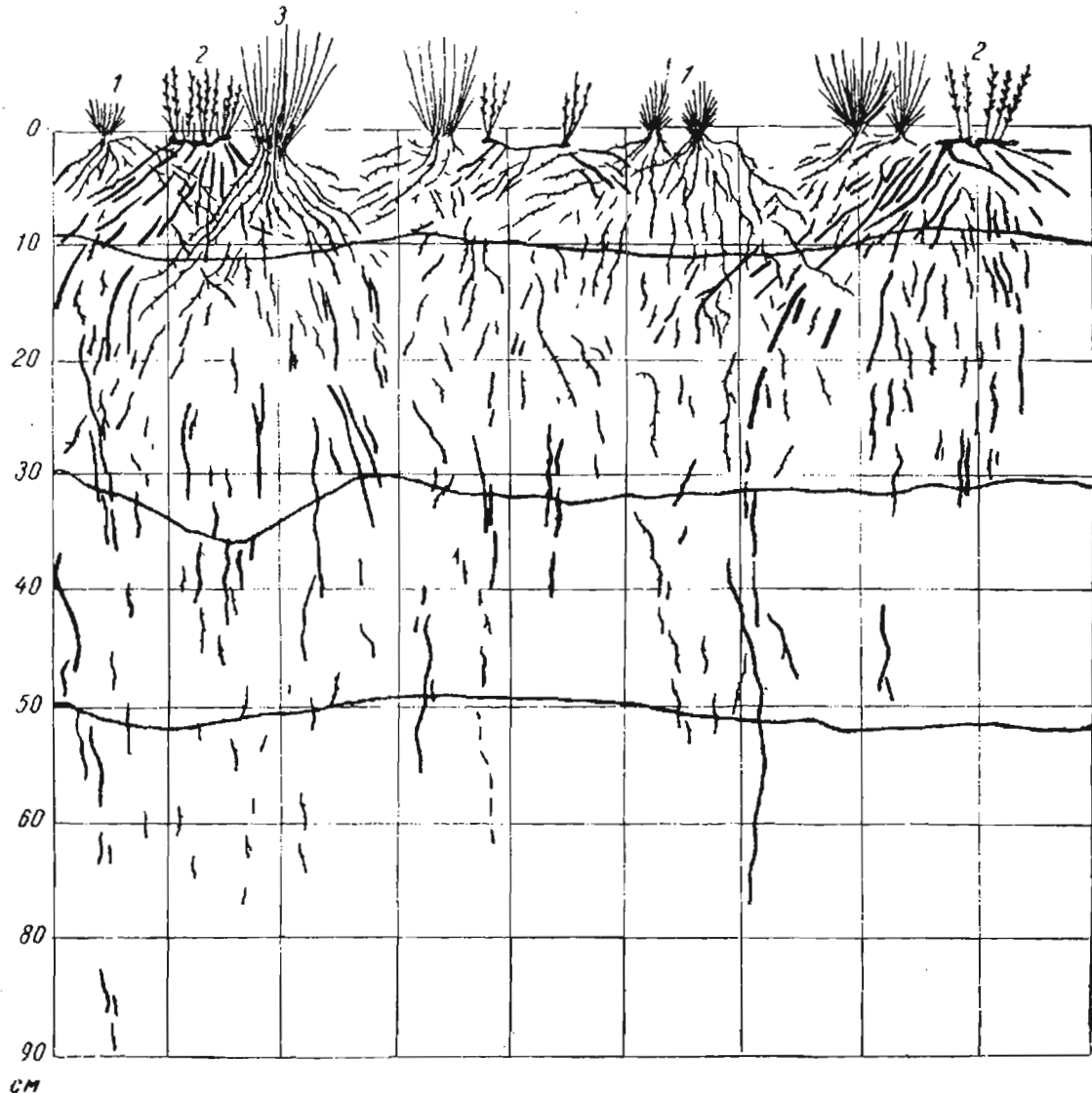


Рис. 32. Разнотравно-типчаково-груднищевое пастбище (четвертый загон).
Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Festuca sulcata*; 2 — *Linosyris villosa*; 3 — *Stipa Lessingiana*.

нах испытывает с конца мая до конца сентября незначительные колебания в зависимости от выпадения осадков.

Если сопоставить влажность почвы в течение летнего сезона по горизонтам, то оказывается, что к концу мая слой почвы 10—60 см остается еще наиболее влажным. К началу июля влажность всех горизонтов до глубины 1 м выравнивается, а с конца июля, в связи с выпадением осадков, самым влажным оказывается горизонт 0—10 см (в четвертом и шестом загонах).

¹ Влажность почвы в целинной степи, по данным П. Д. Варлыгина, выражена в объемных процентах на абсолютно сухую навеску почвы. Влажность почвы в пастбищных загонах, определенная нашим сотрудником А. С. Карпенко, дана в весовых процентах, без пересчета на объемный вес почвы. Поэтому в графиках приводятся только кривые, построенные по нашим данным для пастбищных загоней. Данные по сенокосной целинной степи приводятся в табл. 1, составленной П. Д. Варлыгиным.

Под влиянием выпаса и изреживания травостоя на других опытных участках (первый загон и участок перед загонами), влажность почвы, как это наглядно видно из графика, значительно понижается.

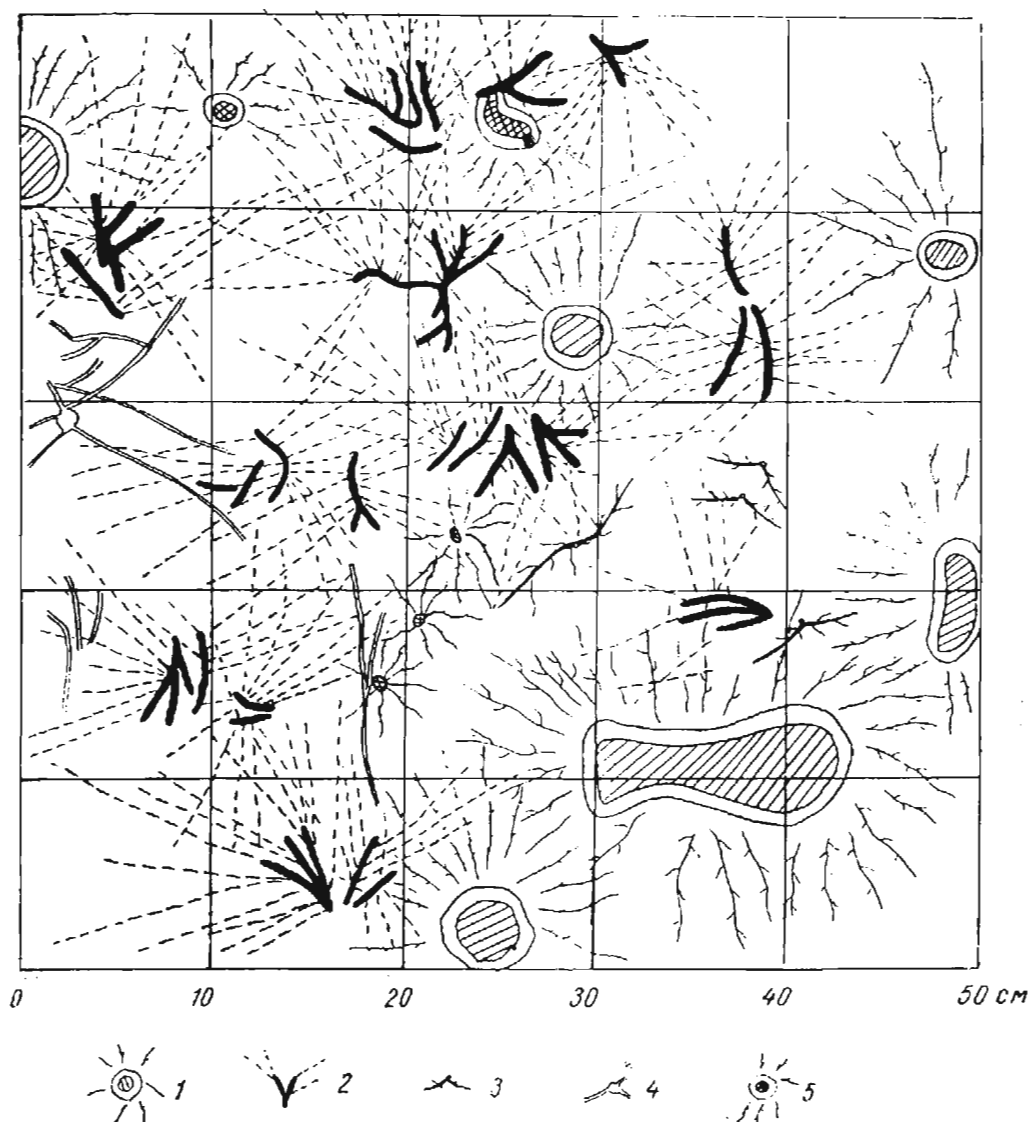


Рис. 33. Разнотравно-типчаково-груднищевое пастбище (четвертый загон). Распределение подземных органов в горизонтальной проекции на глубине 7 см.

1 — *Festuca sulcata*; 2 — *Linosyris villosa*; 3 — *Carex supina*; 4 — *Pyrethrum millefoliatum*; 5 — *Stipa Lessingiana*.

В первом загоне, занятом близкой ассоциацией с еще большим участием *Linosyris villosa* и с дальнейшим выпадением злаков из травостоя, наблюдается подобное же распределение подземных органов, как и в четвертом загоне. Поэтому мы ограничимся лишь приложением соответствующего рисунка корневых систем (рис. 34).

в) Мятликово-ромашниково-груднищевое пастбище (участок перед загонами)

На территории всех загонов почва представлена так же южным черноземом, тяжелосуглинистым на лёссовидном суглинке без заметных признаков солонцеватости, как и в сенокосной степи. Однако на пастбищных

участках заметна бóльшая пылеватость верхнего горизонта (гор. А₁) и, наоборот, бóльшая плотность горизонтов А₂ и В₂.

Ниже приводится описание почвенного разреза на участке перед загонами.

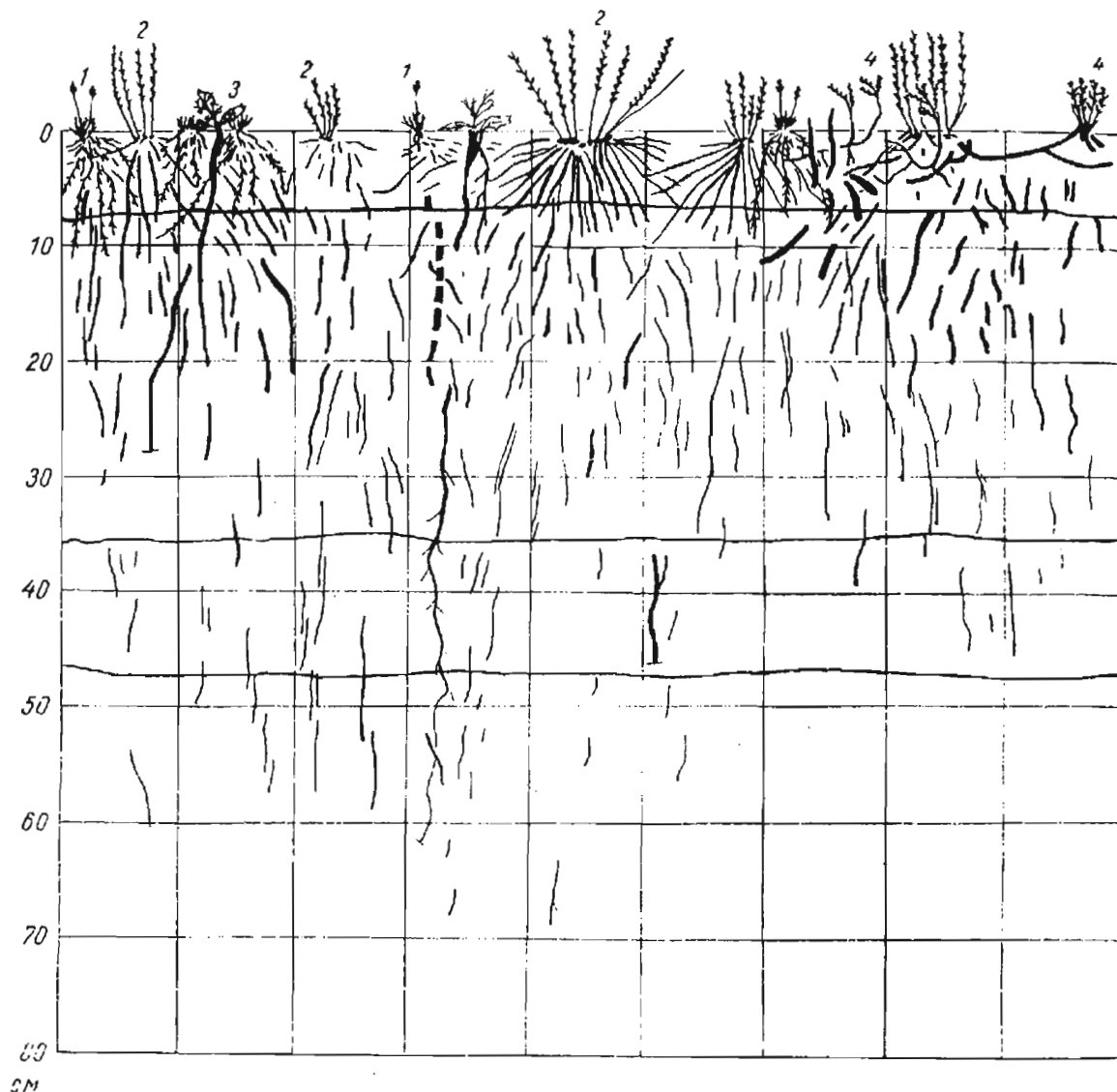


Рис. 34. Мятликово-ромашниково-грудницевое пастбище (первый загон).
Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Poa bulbosa*; 2 — *Linosyris villosa*; 3 — *Statice* sp.; 4 — *Pyrethrum millefoliatum*.

Горизонт А₁. 0—7 см. Темносерый, мелкопылевато-пороховидный. Сухой средний суглинок. Пронизан корнями растений.

Горизонт А₂. 7—40 см. Темносерый, комковато-зернистый с намечающейся столбчатой структурой. Пронизан корнями. Переход к следующему горизонту постепенный.

Горизонт В₁. 40—70. Светлосерый, зернистый, очень плотный со столбчатыми отдельностями и подтеками гумуса.

Горизонт В₂. 70 см.¹ Светлосерый очень плотный суглинок с более столбчатой структурой с включениями карбонатов белоглазки. Корни растений по подтекам гумуса.

На стенке почвенного разреза в мятликово-ромашниково-грудницевой ассоциации *Linosyris villosa*, как обычно, дает очень густую сетку темно-

¹ Нижняя граница горизонта В₂ не прослежена, так как почвенный разрез был сделан до глубины 1 м.

коричневых, почти черных корней, частью сосредоточенных в самом верхнем слое почвы, частью проникающих на значительную глубину, до 90—100 см (рис. 35). На горизонтальной проекции подземных частей растений на глубине 3—4 см, зарисованной нами в этой же ассоциации,

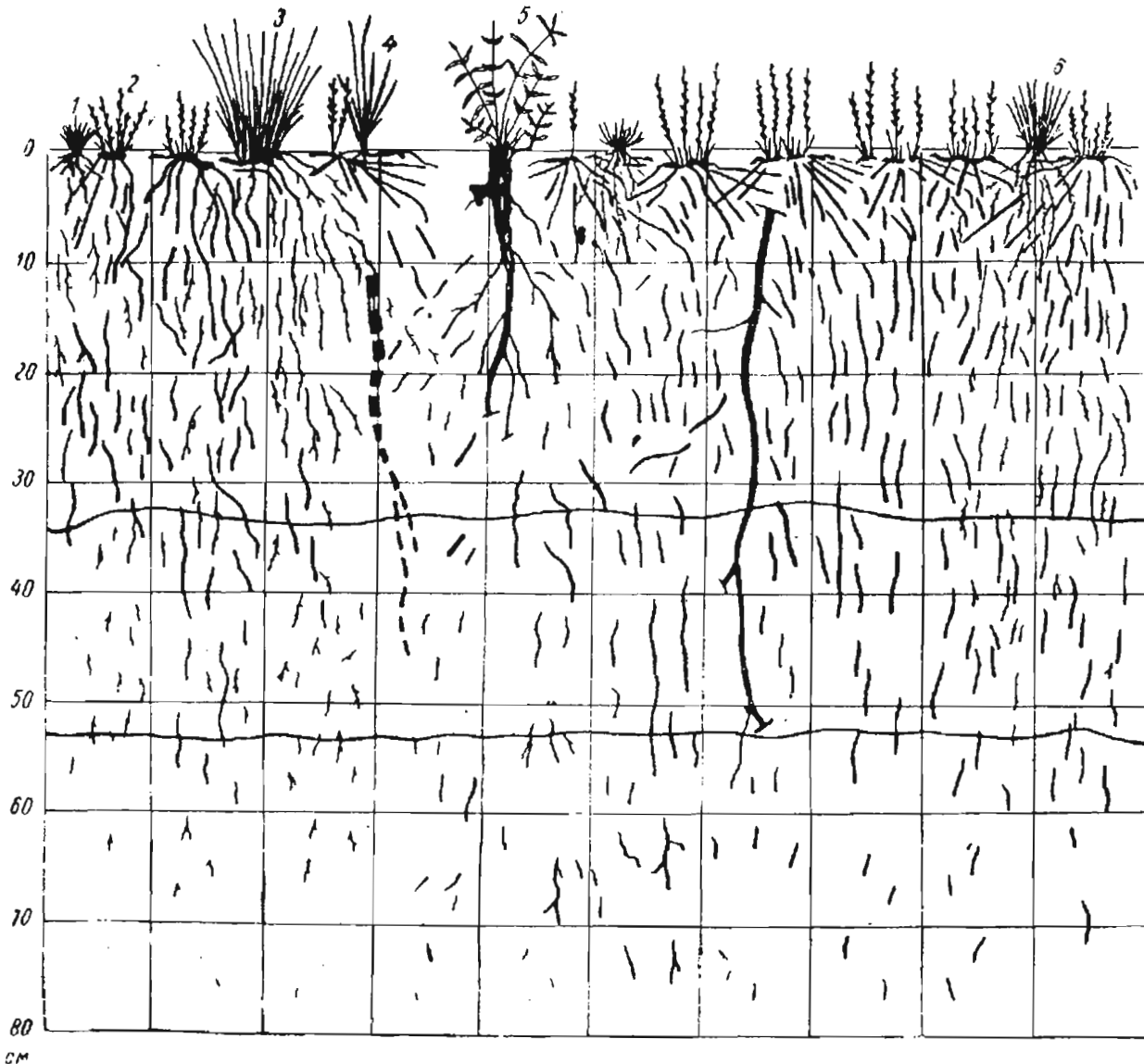


Рис. 35. Мятликово-ромашниково-грудницево пастбище (участок перед загонами).

1 — *Poa bulbosa*; 2 — *Linosyris villosa*; 3 — *Stipa capillata*; 4 — *Bromus riparius*; 5 — *Centaurea ruthenica*; 6 — *Festuca sulcata*.

бросается в глаза обилие корневищ ромашника *Pyrethrum millefolium*.

Таким образом, корневища ромашника и грудницы располагаются в одном поверхностном слое почвы на глубине около 3 см, но в расположении корней этих двух растений имеется большое различие (рис. 36).

Как указывалось выше, поверхностные корни грудницы располагаются почти горизонтально; на глубине 3—5 см они расходятся в длину от 10 до 20 см. Ромашник же не имеет такой поверхностной сетки корней. Корни его, отходя от корневища, направляются вниз, заканчиваясь на глубине 70—90 см.

Сравнивая этот разрез с таковым в целинной сенокосной степи, видно, что злаки здесь окончательно вытеснены двумя мощными конкурентами — грудницей и ромашником. Таким образом, наблюдается еще большая

Результаты определения влажности
Влага выражена в весовых процентах на абсолютную

Глубина взятия проб (в см)	Разнотравно-типчаковая степь (шестой загон)											
	24 V	4 VI	22 VI	4 VII	13 VII	27 VII	8 VIII	18 VIII	28 VIII	6 IX	17 IX	25 IX
0—10	12.1	14.6	12.7	17.1	24.7	11.6	28.8	13.3	12.3	20.4	16.7	14.3
20—30	16.5	14.5	14.0	13.0	13.2	11.6	18.9	12.8	13.6	13.8	14.0	15.3
50—60	15.3	14.5	16.0	13.3	12.6	13.0	12.5	12.0	10.3	14.2	13.7	11.7
80—90	12.9	12.1	13.0	16.8	12.8	12.9	12.2	10.6	10.2	12.5	12.7	11.6

Глубина взятия проб (в см)	Мятликово-ромашниково-грудницева ассоциация (первый загон)											
	24 V	4 VI	22 VI	4 VII	13 VII	27 VII	8 VIII	18 VIII	28 VIII	6 IX	17 IX	25 IX
0—10	11.8	13.7	7.1	11.8	12.2	12.6	26.1	9.4	11.3	19.1	12.3	13.4
20—30	12.4	12.8	10.8	12.0	12.5	12.5	13.0	9.7	13.1	14.0	12.7	12.3
50—60	13.3	12.0	11.2	10.4	12.3	10.2	14.2	9.9	9.6	11.5	14.6	8.8
80—90	10.8	10.1	11.3	10.1	16.3	9.6	10.9	8.6	9.6	11.7	10.9	10.6

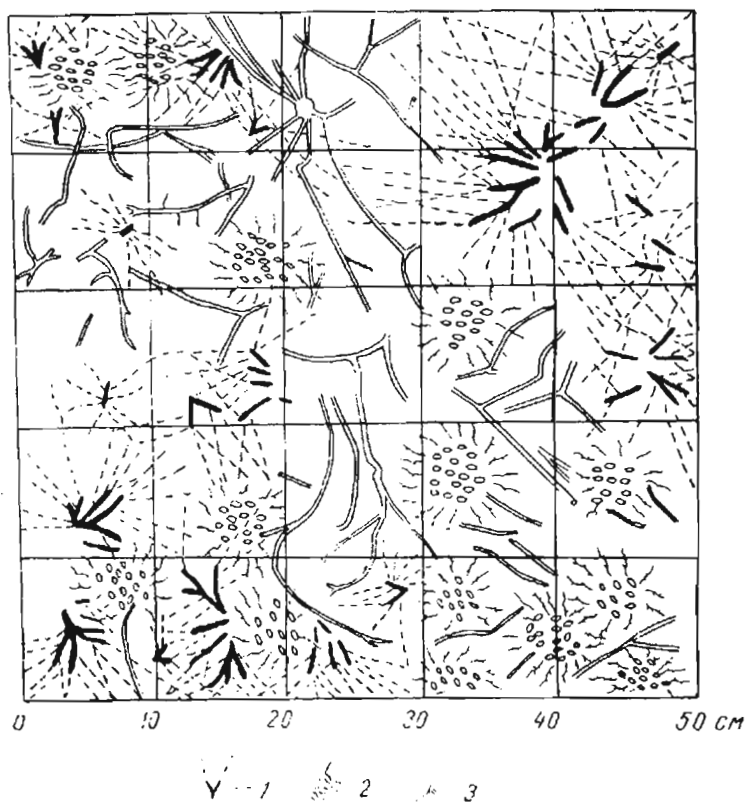


Рис. 36. Мятликово-ромашниково-грудницево пастбище (участок перед загонами). Распределение подземных органов в горизонтальной проекции на глубине 5—7 см.

1 — *Linosyris villosa*; 2 — *Poa bulbosa*; 3 — *Pyrethrum millefolium*.

Таблица 2

очвы степных целинных пастбищ

сухую навеску почвы. 1951 г. Определение А. С. Карпенко.

Разнотравно-типчаково-грудницевая ассоциация (четвертый загон)											
24 V	4 VI	22 VI	4 VII	13 VII	27 VII	8 VIII	18 VIII	28 VIII	6 IX	17 IX	25 IX
11.7	12.9	14.5	12.8	22.2	12.6	25.6	11.9	11.6	21.4	13.3	13.5
13.7	13.5	15.4	11.4	13.2	12.1	14.5	10.7	10.4	12.8	13.6	13.0
14.0	14.5	12.4	13.6	11.7	9.5	10.1	10.5	11.0	12.5	9.0	11.0
10.8	12.9	17.5	11.8	13.6	10.0	8.5	9.6	9.7	9.7	11.6	10.4

Мятликово-ромашниково-грудницевая ассоциация (перед загонами)											
24 V	4 VI	22 VI	4 VII	13 VII	27 VII	8 VIII	18 VIII	28 VIII	6 IX	17 IX	25 IX
11.7	13.8	10.0	16.7	16.0	12.9	21.7	8.3	13.3	17.5	12.8	13.9
11.1	12.2	10.7	11.8	12.8	11.5	13.4	10.5	10.9	15.1	22.9	12.2
12.6	10.8	10.9	10.5	10.1	10.0	11.3	8.4	9.3	11.1	12.1	10.7
10.6	9.5	11.2	10.0	10.2	10.5	10.2	10.6	9.4	11.4	9.9	10.2

ксерофитизация растительного покрова. Из определенной влажности почвы видно, что почва в этой ассоциации наиболее бедна влагой (рис. 37, табл. 2).

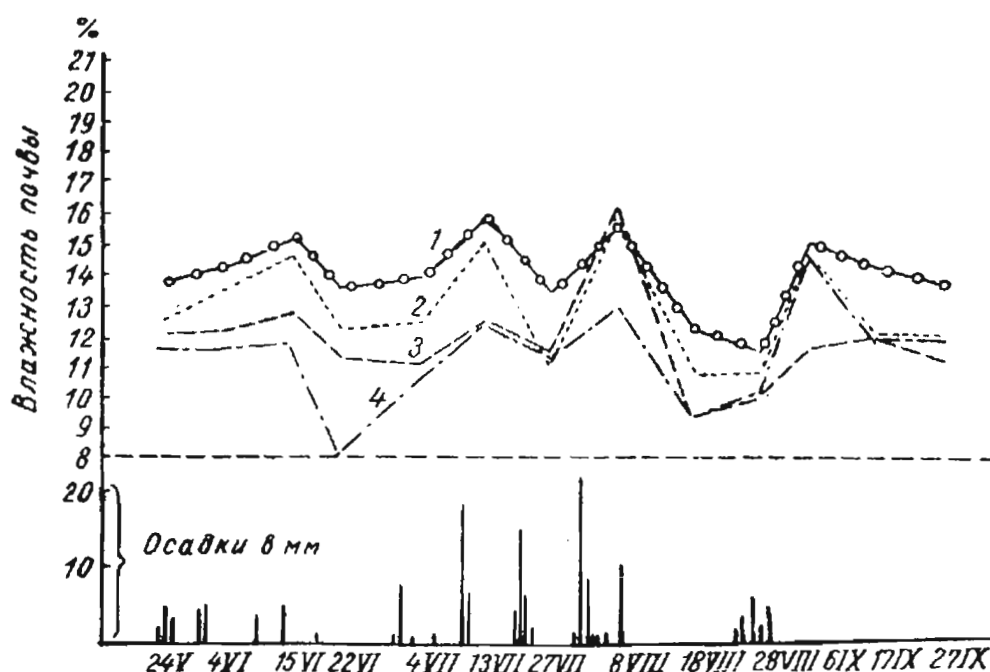


Рис. 37. Изменение влажности почвы на степных пастбищах (средний процент влажности на глубине от 0—100 см). 1951 г.

1 — разнотравно-типчаковая степь (шестой загон); 2 — разнотравно-типчаково-грудницевое пастбище (четвертый загон); 3 — мятликово-ромашниково-грудницевое пастбище (первый загон); 4 — мятликово-ромашниково-грудницевое пастбище (участок перед загонами).

Интересно, что М. С. Шалыт (1950) для остаточносолонцеватых почв Аскания Нова приводит также группировки с господством *Pyrethrum*

millefoliatum. Следовательно, на сильных сбоях мы встречаемся с преобладанием в травостое пустынно-степного вида, обычного в более южных степях на солонцеватых почвах.

На основании вышеизложенного, приходим к следующим выводам:

1. Под влиянием выпаса мы наблюдаем постепенный переход от разнотравно-типчаково-ковыльной ассоциации настоящих степей до пустынно-степных (полупустынных) ассоциаций на сильно выпасаемых участках, что связано с уплотнением и иссушением почвы, а также разрастанием плохо поедаемых растений.

Как уже указывалось выше, в разнотравно-типчаково-ковыльной степи, используемой под умеренный выпас, влажность почвы значительно выше по сравнению с сильно выпасаемыми участками. Подобное иссушение почвы под влиянием выпаса происходит по двум основным причинам: 1) животные уплотняют верхние горизонты почвы, в связи с чем увеличивается капиллярность и интенсивность испарения влаги непосредственно с поверхности почвы, покрытой изреженным растительным покровом; 2) кроме того, пасущийся скот разбивает мертвый покров, играющий немалую роль в сохранении влажности почвы. Более мезофильные, хорошо поедаемые виды разнотравно-типчаково-ковыльной степи, оказываясь на пастбищах в условиях их механического выбивания (копытами) скотом и недостаточного увлажнения, начинают погибать и постепенно выпадать из травостоя. Первыми исчезают ковыли, как более легко выбиваемые и имеющие плохо развитую сеть поверхностных корней. Помимо этого, большое значение в быстром выпадении ковылей, как указывалось выше, имеет то обстоятельство, что ковыли обладают высокой отавностью, которая при постоянном скусывании приводит к истощению растений. Долше всех злаков на пастбищах удерживается *Festuca sulcata*, сменяясь в конце концов *Poa bulbosa*.

2. Естественно, что при изменении травостоя и всего режима почвенной среды под влиянием выпаса изменяется и строение подземных частей фитоценозов. Так, в фитоценозах, возникающих на сильно выпасаемых участках, место корневых систем злаков занимают подземные органы наиболее приспособленные к новым условиям южных видов (грудница, ромашник). Интересен также тот факт, что расположение в почве корневых систем указанных выше видов очень похоже на характер распределения корневых систем злаков.

3. В литературе существует мнение, что при выпасе уменьшается степень загруженности почвы корнями (Красильников, 1944; Семенова-Тян-Шанская, 1949, и др.). На нашем примере дигрессионного ряда это положение не подтверждается. Уменьшение количества надземной массы на единицу площади не во всех ассоциациях дигрессионного ряда сопровождается уменьшением количества корней. Это объясняется видовыми особенностями корневых систем отдельных растений, становящихся ценообразователями при тех или иных сменах. Самое большое количество подземных частей растений наблюдалось в разнотравно-типчаково-грудницево-ромашниковой ассоциации и в мятликово-ромашниковой ассоциации.

М. С. Шалыт в своей работе (1950) также указывает, что в степях Аскания Нова максимальное количество подземной массы было получено в типчаково-грудницево-ромашниковой ассоциации.

Отношение подземной части фитоценозов к их надземной части при увеличении сухости почвы увеличивается (табл. 3 и 4).

4. Общим же для подземных частей всех изученных фитоценозов является следующее: а) первые 0—14 см почвы, которые представлены горизонтами $A_0 + A_1$, наиболее богаты гумусом, также наиболее богаты и подземными частями растений, что объясняется нахождением здесь корней, поверхностных корней злаков и разнотравья; б) следующие гори-

Таблица 3

Распределение подземных органов (в г на 1 м²) в различных ассоциациях на степных пастбищах Деркульского конного завода

Глубина взятия образцов (в см)	Наименование ассоциации и дата			
	разнотравно-типчаково-ковыльная степь 9 VI 1950	разнотравно-типчаково-груднищевое пастбище (четвертый загон) 28 VI 1950	мятликово-ромашниково-груднищевое пастбище (первый загон) 6 VII 1950	мятликово-ромашниково-груднищевое пастбище (перед загонами) 30 VI 1950
0—10	1160.8	3408.0	1424.0	1744.0
10—20	552.0	1040.0	448.0	512.0
20—30	188.8	518.4	265.6	368.0
Всего	1901.6	4966.4	2137.6	2624.0
Вес надземной части	360	160	126.24	54.4

Таблица 4

Соотношение надземной части травостоя к подземной в различных ассоциациях на степных пастбищах Деркульского конного завода

	Наименование ассоциации			
	разнотравно-типчаково-ковыльная степь	разнотравно-типчаково-груднищевое пастбище (четвертый загон)	мятликово-ромашниково-груднищевое пастбище (первый загон)	мятликово-ромашниково-груднищевое пастбище (участок перед загонами)
Соотношение надземной и подземной частей	1 : 5.2	1 : 31.04	1 : 16.8	1 : 48

зонты — A_2 и B_1 (10—50 см) характеризуются тем, что здесь сосредоточена основная масса глубинных корней дерновинных растений и двудольных, которые на этой глубине сильно ветвятся; в) в горизонте B_2 , обычно плотном и тяжелосуглинистом, корней дерновинных растений сравнительно мало, так как здесь они идут в основном по потокам гумуса, по трещинам между столбчатыми отдельностями, по червоточинам и ходам истлевших корней двудольных; г) длинностержнекорневые растения обычно располагают сосущую часть корневой системы в относительно влажных слоях подпочвы.

Исследование распределения подземных органов в степных группировках на склонах балок и на залежах, также обычно подвергающихся неумеренному выпасу, проводилось нами как дополнение к исследованиям на вышеописанных основных участках.

2. ПОДЗЕМНЫЕ ЧАСТИ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ НА СКЛОНАХ БАЛОК

а) Разнотравно-ковыльная ассоциация по пологому склону южной экспозиции Криничной балки

Почва представлена южным черноземом, тяжелосуглинистым желто-бурым лёссовидным суглинке. Вскипание на глубине 20 см.

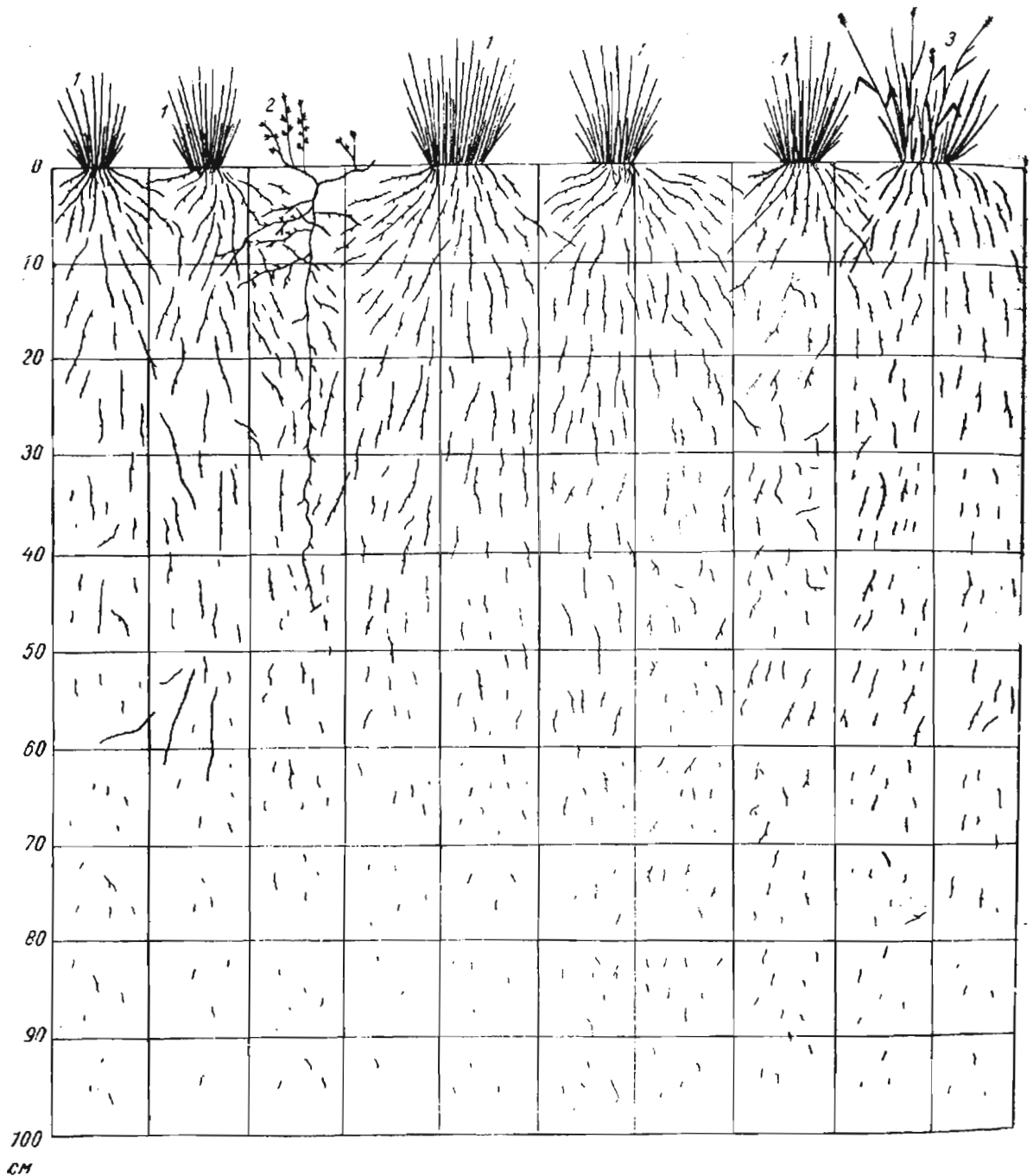


Рис. 38. Разнотравно-ковыльная ассоциация. Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Stipa Lessingiana*; 2 — *Artemisia austriaca*; 3 — *Agropyrum pectiniforme*

В степных фитоценозах, расположенных на склонах балок, наблюдаются те же закономерности в строении и расположении подземных частей растений, что и в сенокосной степи и на степных выпасах.

Изученная нами разнотравно-ковыльная ассоциация на склоне балки по своей структуре напоминает вышеописанную разнотравно-типчаково-ковыльную ассоциацию плакорной сенокосной степи (рис. 38).

В рассматриваемой ассоциации на пологой части южного склона также наблюдается ярусность в расположении корневых систем. Ковыль Лессинга и житняк гребневидный, особенно последний, в первых 0—7 см почвы образуют поверхностную тонкую сеть горизонтально расходящихся корней. Корни этих злаков, уходящие вертикально вниз, особенно обильны в первых 40 см. В нижележащих горизонтах количество корней резко уменьшается, и на рисунке видны редкие волосовидные кусочки корней и ответвлений последних. Глубинные корни, как правило, утолщены и вместе с чехликом из песка составляют в диаметре около 2 мм.

Валовое количество массы подземных частей растений и отношение надземной массы растений к подземной значительно отличаются от таковых плакорной степи.

На склоне балки в разнотравно-ковыльной ассоциации масса корней примерно в два раза меньше по сравнению с плакорной степью. Но, с другой стороны, отношение надземной массы растений к подземной показывает, что на 1 г надземной массы по склону балки приходится подземных частей растений приблизительно в 2 раза больше, чем в сенокосной степи: Криничная балка — 1 : 9.4, плакорная степь — 1 : 5.2.

Таким образом, более ксерофитным условиям существования на южном склоне балки отвечает более мощное развитие корневой системы по сравнению с развитием надземной части фитоценоза.

б) Разнотравно-грудницева ассоциация на верхней пологой части южного склона Криничной балки

Почва имеет тот же механический состав и те же горизонты, что и в предыдущей ассоциации. Вскипание на глубине 15 см.

По сравнению с разнотравно-злаково-грудницева ассоциацией на плакорных степных выпасах (см. выше), на участках склонов балок, занятых этой ассоциацией, наблюдается еще меньшее участие злаков. На прилагаемом рисунке (рис. 39) видно, что вся толща разреза густо переплетена «проволочными» корнями грудницы.

При горизонтальных раскопках подземной части этой ассоциации обнаружилось, что в слое почвы на глубине до 5 см почти полностью обнажаются корневая система *Poa bulbosa*, дернины грудницы, а также сеть ее темнокоричневых шнуровидных корней, протягивающихся почти горизонтально на расстоянии 18—30 см. От этих поверхностных корней отходят боковые корни второго порядка до 2 см длины; последние разветвляются в свою очередь на корешки третьего порядка. Также более или менее горизонтально, но под большим углом отходят в глубину корни от основания дерновины *Stipa capillata*. Их удавалось проследить в длину на 8—12 см. На этой же глубине (3—5 см) располагаются и укороченные корневища *Linosyris villosa* (рис. 40).

У стержнекорневого растения *Medicago romanica* на этой глубине также отходят боковые шнуровидные корни до 2 мм в диаметре и до 8 см длины, покрытые светлосерой корой. У другого стержнекорневого растения — *Artemisia Marschalliana* на этой глубине обнажается только верхняя часть партикулирующего корня.

Общий вес массы корней в этой разнотравно-грудницева ассоциации в толще почвы в 30 см с площади в 1 м² составил 1576 г, причем из них

1152 г приходится на верхний образец с глубины 0—10 см. Интересно заметить, что здесь, так же как в вышеописанных ассоциациях на степных пастбищах конного завода, наибольшую массу корней дала именно

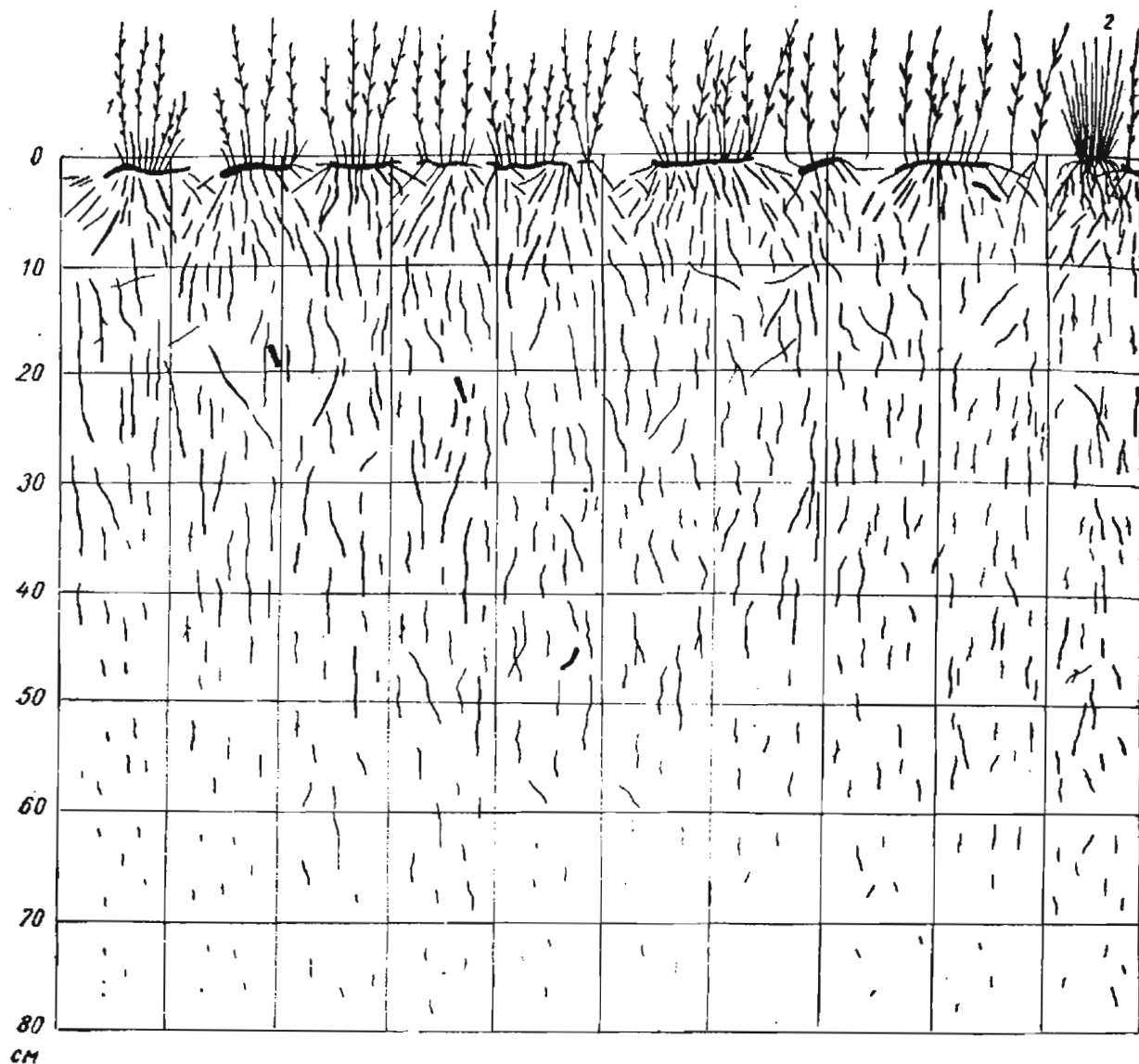


Рис. 39. Разнотравно-грудницевая ассоциация. Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Linosyris villosa*; 2 — *Festuca sulcata*.

эта ассоциация с господством грудницы, что объясняется, несомненно, мощностью корневой системы *Linosyris villosa*.

в) Разнотравно-полынкковая ассоциация по склону южной экспозиции нижней части Криничной балки

Сильный сбой. Почва смытая, с большим включением щебенки мела. Вскипание на глубине 5 см.

Верхний пылеватый слой почвы 0—3 см густо переплетен боковыми корнями полынка и его корневыми отпрысками. Здесь же располагается основная масса корней *Poa bulbosa*, корневища *Agropyrum repens*, а также корни однолетних костров (рис. 41). Таким образом, основная масса корней сосредоточена в первых 10 см. На глубине 1 см отходят единичные корневые отпрыски *Artemisia austriaca*. Максимум же их отходит от корней на глубине 3 см.

С глубины 10 см и до конца разреза идут только вертикальные корни *Artemisia austriaca*, довольно густо ответвленные боковыми корешками, а также единичные корни пырея и однолетних козлов.

Светлокоричневые боковые корни полныка с корневыми отпрысками несут на себе следы отмерших побегов, а также волосовидные боковые корешки до 2—3 см длины, улавливающие дождевую влагу.

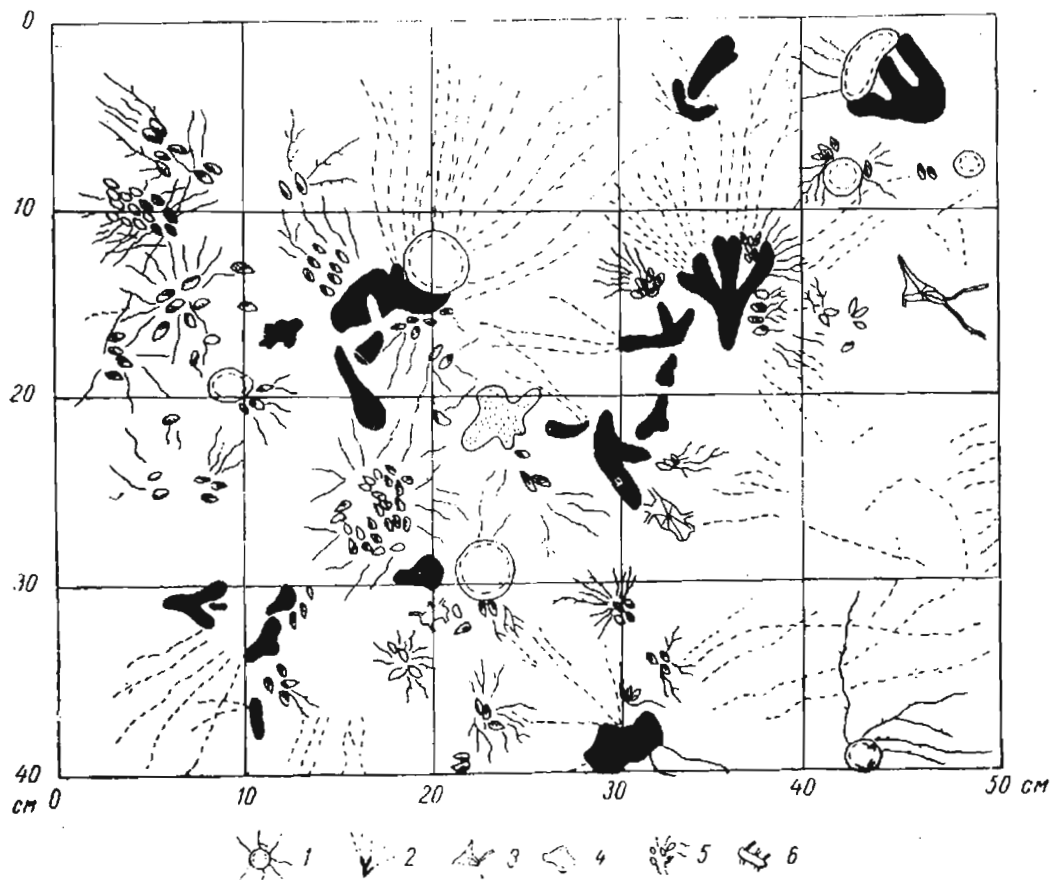


Рис. 40. Разнотравно-грудничевая ассоциация. Горизонтальная проекция подземной части на глубине 3 см.

1 — *Stipa capillata*; 2 — *Linosyris villosa*; 3 — *Medicago romanica*; 4 — *Artemisia Marshalliana*; 5 — *Poa bulbosa*; 6 — *Asperula glauca*.

Масса корней этой ассоциации составила всего лишь 746.2 г, с 1 м² в слое почвы до глубины 30 см, при этом 640 г приходится на образец, взятый из верхних 10 см почвы. Отношение живой надземной массы к подземной таково: на 1 г надземной массы приходится 10.5 г подземной.

г) Разнотравно-эбелековая ассоциация по склону южной экспозиции Криничной балки

Сильно выбитый пастбищный участок. Почва смытая

В данном случае мы имеем дело с чистой зарослью эбелека *Ceratocarpus arenarius*. Эбелек имеет стержневые глубокоходящие довольно хрупкие и сочные корни (рис. 42). Основная масса боковых корней располагается на глубине от 10 до 40 см; расходятся они горизонтально и достигают 5 см длины.

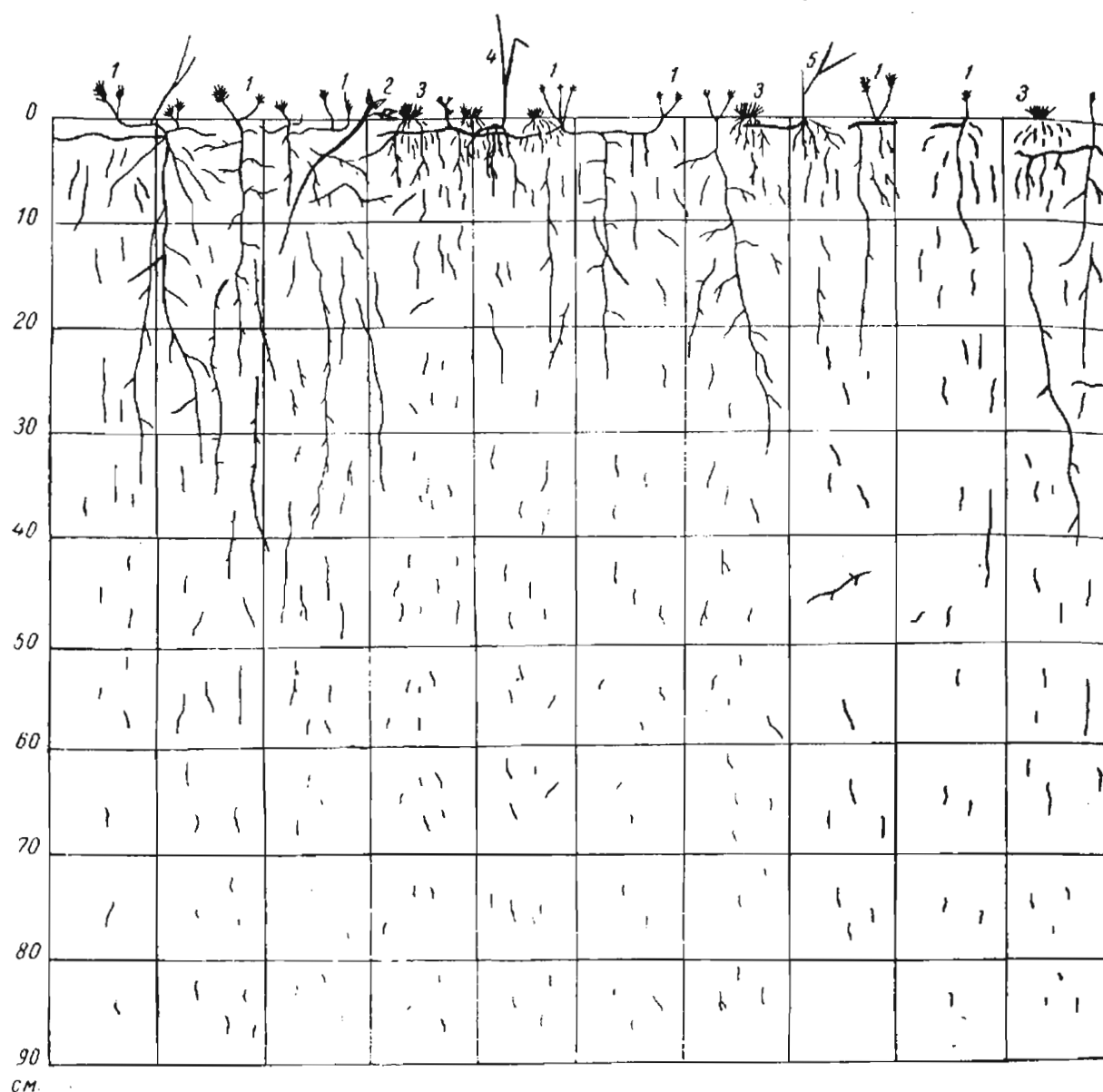


Рис. 41. Разнотравно-полынная ассоциация. Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Artemisia austriaca*; 2 — *Salvia stepposa*; 3 — *Poa bulbosa*; 4 — *Agropyrum repens*; 5 — *Bromus squarrosus*.

Таблица 5

Распределение подземных органов (в г на 1 м²) в различных ассоциациях на склонах балок

(Образцы взяты с 22 по 28 VII 1950)

Глубина взятия пробы (в см)	Наименование ассоциации			
	разнотравно- ковыльная	разнотравно- грудничевая	разнотравно- полынная	разнотравно- збелековая
0—10	592.0	1152.0	640.0	496.0
10—20	144.0	216.0	67.2	48.0
20—30	136.0	208.0	39.0	40.0
Всего	872.0	1576.0	746.2	584.0
Вес надземной части	92.8	214.4	72.0	32.0

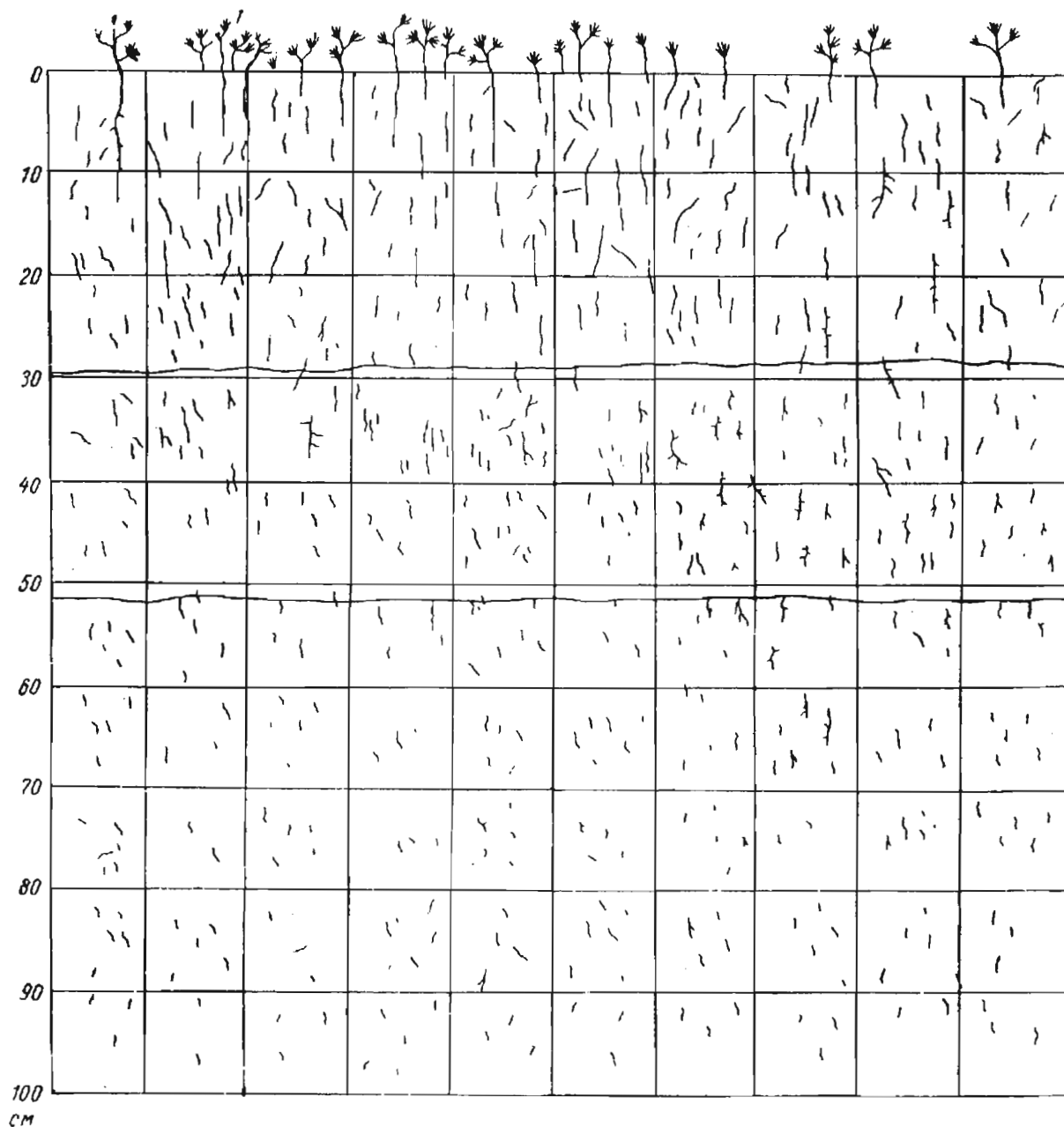


Рис. 42. Разнотравно-эбелековая ассоциация. Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Ceratocarpus arenarius*.

Таблица 6

Соотношение надземной части травостоя к подземной в различных ассоциациях на склонах балок

	Наименование ассоциации			
	разнотравно-ковыльная	разнотравно-грудницевая	разнотравно-полычковая	разнотравно-эбелековая
Соотношение надземной и подземной частей	1 : 9.4	1 : 7.5	1 : 10.5	1 : 18.2

Общая масса корней составила всего лишь 584 г с 1 м² на глубину 30 см. Отношение живой надземной массы к подземной таково: на 1 г надземной массы приходится 18.2 г корней (табл. 5 и 6).

3. ПОДЗЕМНЫЕ ЧАСТИ ФИТОЦЕНОЗОВ ЗАЛЕЖЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ

а) Молодая залежь в стадии полевых сорняков с господством *Sideritis montana*, *Sonchus arvensis*, *Euphorbia virgata*

На стенке траншеи четко видны обильные, но неглубокие тонкие корни однолетника *Sideritis montana*, сосредоточенные в первых 20 см

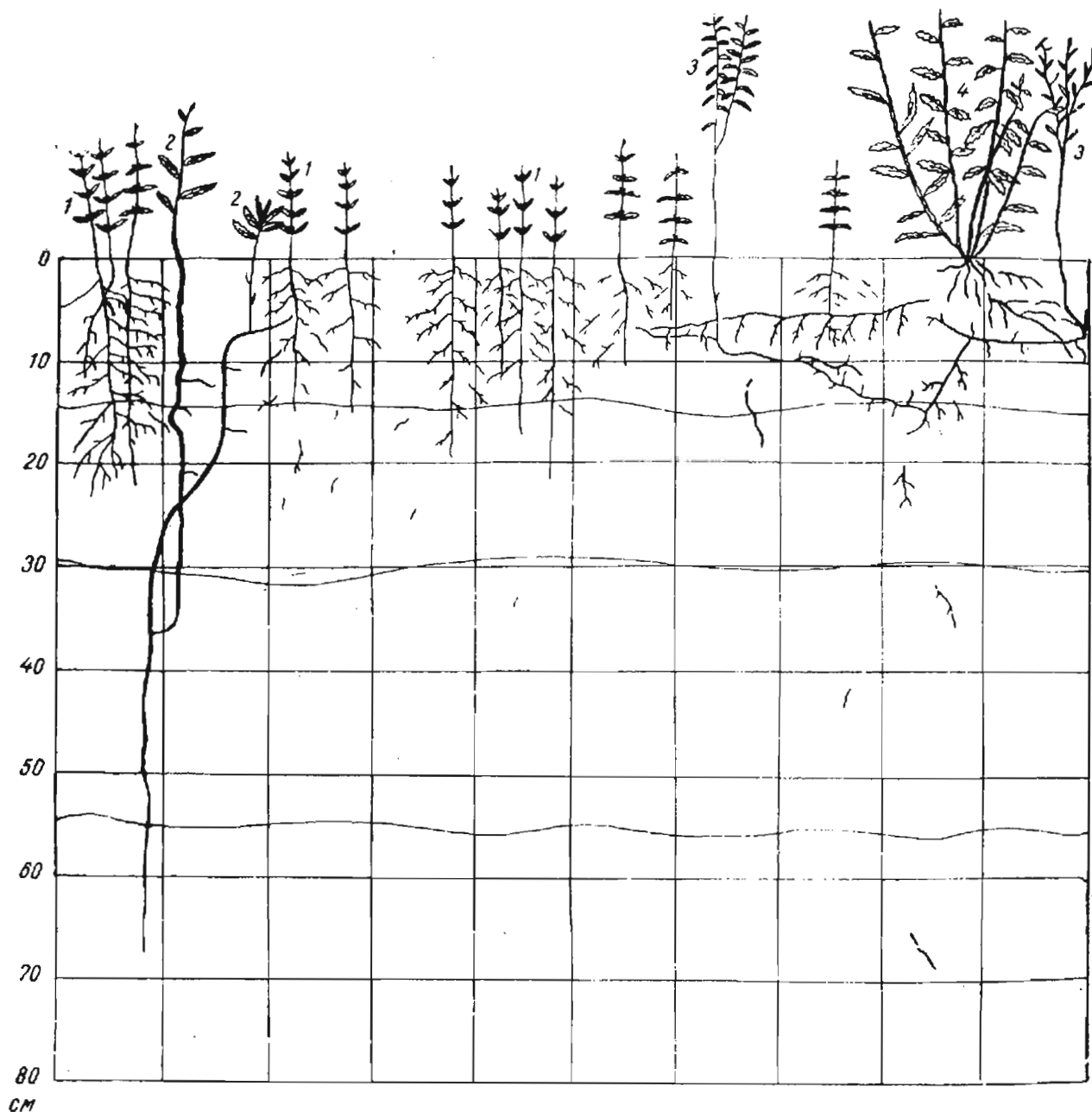


Рис. 43. Молодая залежь в стадии полевых сорняков. Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Sideritis montana*; 2 — *Sonchus arvensis*; 3 — *Euphorbia virgata*; 4 — *Carduus acanthoides*.

почвы (рис. 43). Обнажаются также мощные корни многолетних сорняков — *Euphorbia virgata* и *Sonchus arvensis*. Но в целом обращают на себя внимание малая степень загруженности почвы корнями и несложившиеся взаимоотношения между корневыми системами отдельных видов. Масса корней в монолите принятой нами величины составила 350.4 г, причем 219.2 г приходится на первые 10 см.

б) Пырейная залежь

На почвенном разрезе, сделанном на чистой пырейной залежи, т. е. находящейся в корневищной стадии, было отмечено, что корневища *Agropyrum repens* располагаются на глубине 3—5 см (рис. 44). От кор-

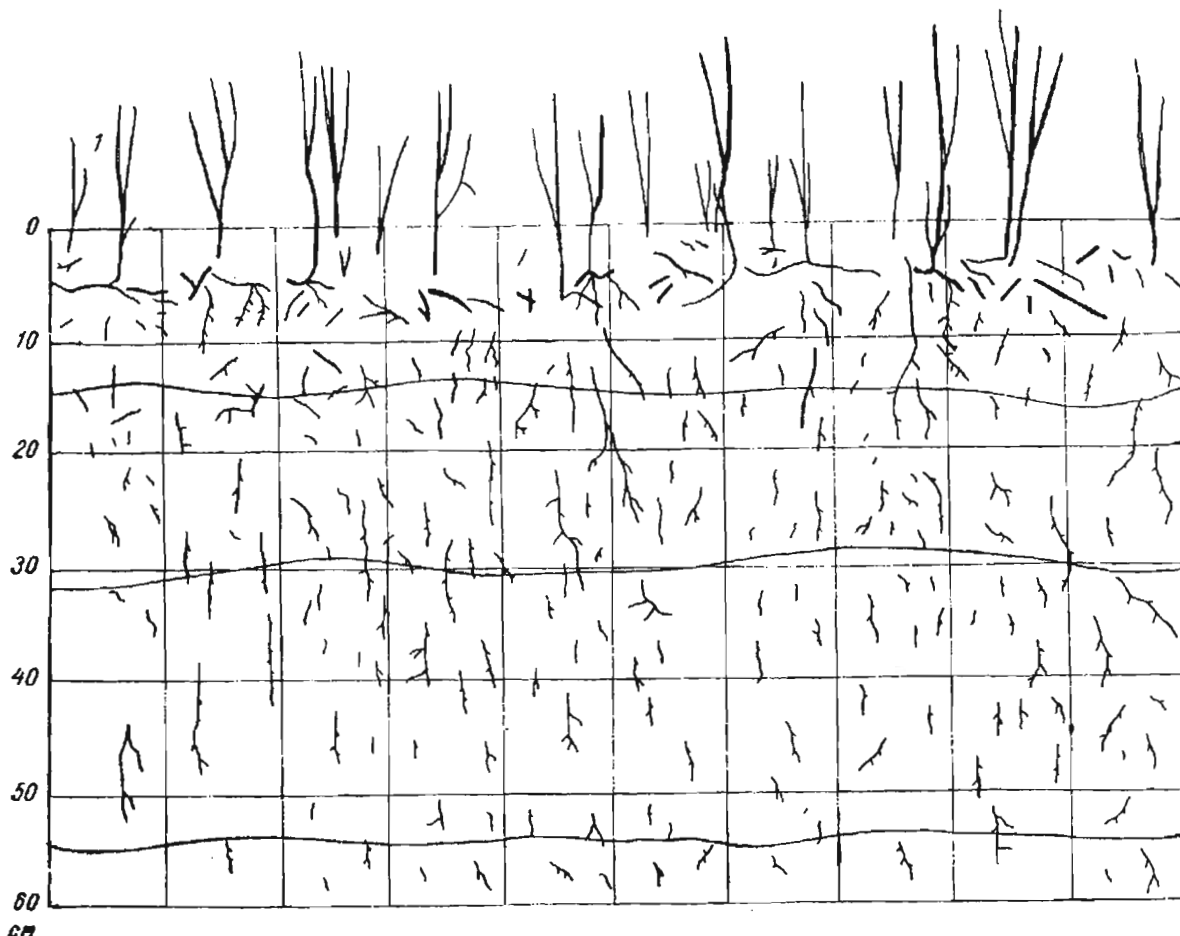


Рис. 44. Пырейная залежь. Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Agropyrum repens*.

невищ вниз на 1 м идет густая сетка тонких белых корней. В верхних почвенных горизонтах, до глубины 55 см, корни *Agropyrum repens* сильно ветвятся. В результате почва в этих горизонтах густо пронизана многочисленными корневищами, корнями и ответвлениями корней пырея. Общая масса корней в принятом объеме почвы составила 678.4 г (табл. 7 и 8).

в) Пырейно-типчаковая залежь

Самый поверхностный слой почвы дернового горизонта около 10 см мощности сильно переплетен поверхностной сеткой корней *Festuca sulcata* и корневищами *Agropyrum repens* (рис. 45). Также значительно количество корней до глубины 40 см, до начала горизонта B_1 плотного суглинка. Здесь обильны белые сильно оветвленные корни *Agropyrum repens* и черные менее оветвленные корни *Festuca sulcata*.

В горизонте B_1 , с глубины 40 см, проходят только корни *Agropyrum repens*. Они единичны в следующем горизонте — B_2 , плотном, крупноглыбистом, тяжелом суглинке, с включением белоглазки.

Общая масса корней в образце почвы приянтого объема такая же, как и на предыдущем участке.

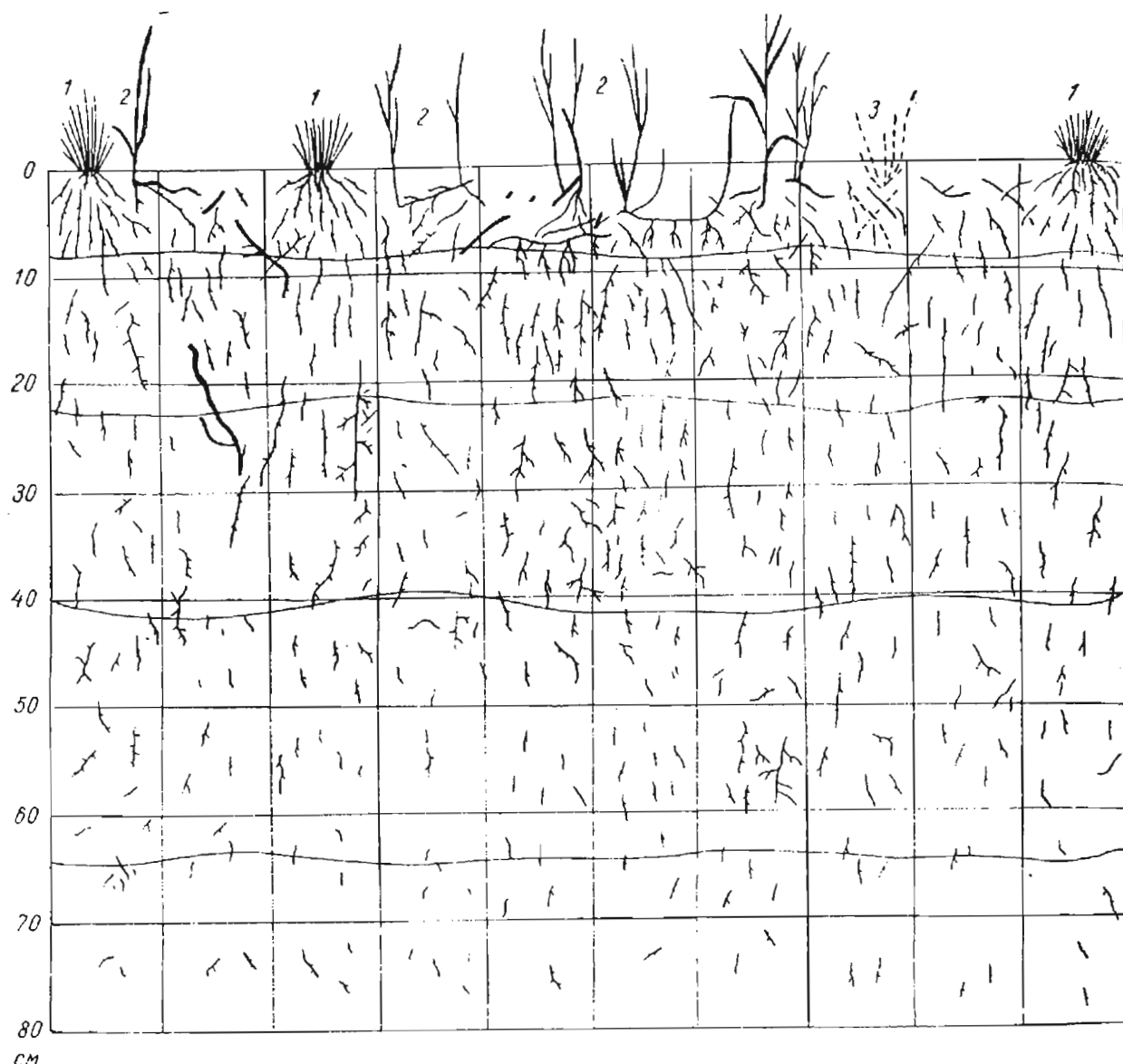


Рис. 45. Пырейно-типчаковая залежь. Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Festuca sulcata*; 2 — *Agropyrum repens*; 3 — *Agropyrum repens* (отмерший).

г) Разнотравно-дерновиннозлаковая залежь

Верхний почвенный горизонт (0—12 см) особенно плотно переплетен корнями *Stipa capillata*, *Festuca sulcata*, *Agropyrum repens* и обильной здесь *Linaria vulgaris* s. l. До глубины 50 см, то есть до начала горизонта С, по толще разреза более или менее равномерно располагаются корни *Stipa capillata* и *Festuca sulcata*. С глубины 50 см и до 70 см в тяжелом бесструктурном лёссовидном суглинке единично проходят корни ковыля, а также корни двудольных (рис. 46).

При изучении подземных частей различных типов залежей отчетливо видно постепенное увеличение массы корней при прохождении залежами стадий зацелинения. Увеличивается не только количество корней, но изменяется характер их распределения и т. д. Эти качественные изменения корневых систем влекут за собой изменения почвы в направлении восстановления ее структуры.

Пылевато-пороховидная структура верхнего пахотного горизонта на молодой залежи восстанавливается вплоть до мелкозернистой структуры на залежи в дерновинной стадии зацелинения.

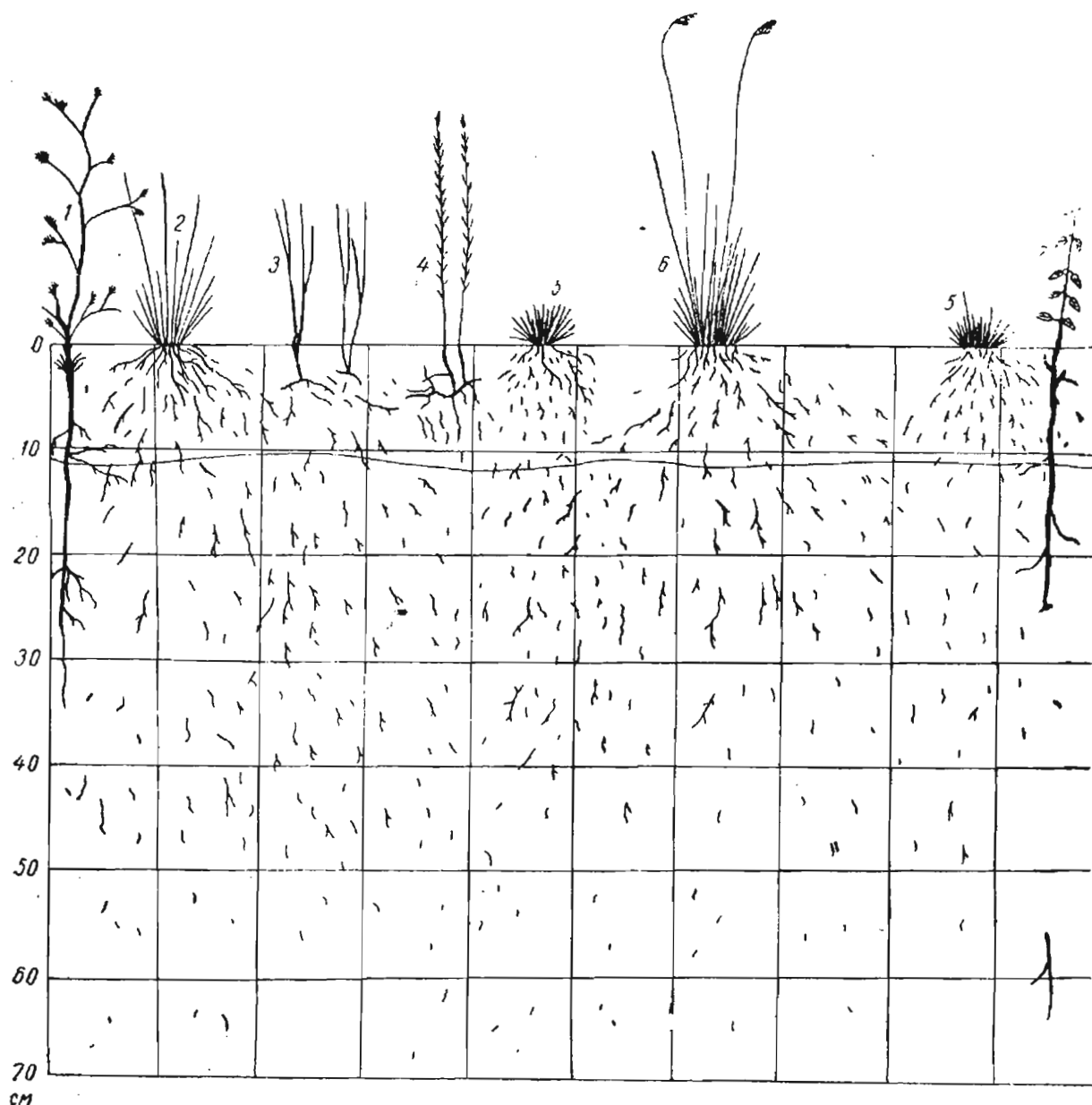


Рис. 46. Разнотравно-дерновиннозлаковая (ковыльно-типчаковая) залежь. Вертикальная проекция подземной и надземной частей.

1 — *Seseli campestre*; 2 — *Stipa capillata*; 3 — *Agropyrum repens*; 4 — *Linaria vulgaris*; 5 — *Festuca sulcata*; 6 — *Stipa capillata*; 7 — *Salvia nemorosa*.

VI. ФЕНОЛОГИЧЕСКИЙ РИТМ СЕНОКОСНЫХ И ПАСТБИЩНЫХ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Знание сезонного развития сенокосных и пастбищных угодий необходимо для их правильного использования, для установления сроков скармливания или скашивания. Кроме того, как указывает А. П. Шенников (1949) в программной статье о стационарных наблюдениях в заповедниках, «фитофенологические наблюдения — основной путь к изучению биологии и экологии растений и растительных группировок в различных условиях существования. Они выявляют жизненный ритм растений

Т а б л и ц а

Распределение подземных органов (в г на 1 м²) на различных типах залежей
(Образцы взяты с 13 по 21 VII 1950)

Глубина взятия проб (в см)	Типы залежей			
	одногодичная залежь	пырейная залежь	пырейно-типча- ковая залежь	разнотравно- дерновиннозла- ковая залежь
0—10	219.2	571.2	515.2	739.2
10—20	83.2	72.0	80.0	80.0
20—30	48.0	35.2	83.2	64.0
Всего	350.4	678.4	678.4	883.2
Вес надземной ча- сти	155.2	64.0	126.4	185.6

Т а б л и ц а 8

Соотношение надземной части травостоя к подземной на различных типах залежей

	Типы залежей			
	одногодичная залежь	пырейная залежь	пырейно-типча- ковая залежь	разнотравно-дер- новиннозлаковая залежь
Соотношение надзем- ной и подземной частей	1 : 2.26	1 : 10.5	1 : 5.3	1 : 4.6

и растительных сообществ (фитоценозов) и помогают выяснить значение экологических и биocenотических факторов в сезонной и погодной динамике растительного покрова. Они же способствуют выяснению факторов „механизма“ и темпов смен растительности».

Характеризуя сезонное развитие сенокосной разнотравно-типчаково-ковыльной степи и выбитых степных целинных пастбищ, мы остановимся главным образом на смене аспектов, являющейся наиболее ярким внешним выражением их сезонной жизни.

В степях смена аспектов описана рядом авторов: В. В. Алехиным для Курских степей (1926), в том числе для Стрелецкой степи (1933); Б. А. Келлером для Каменной Степи Воронежской обл. (1931); М. С. Шалытом для причерноморских степей Аскания Нова (1938) и др.

Смена аспектов в Деркульской целинной степи впервые была прослежена и описана Г. И. Танфильевым (1898); затем более подробно описана для Старобельских степей, в том числе для Деркульской степи, Е. М. Лавренко и Г. И. Дохман (1933). Ими были установлены 7 фаз в развитии степи.

1. Со второй половины марта и до конца первой половины апреля протекает первая (ранняя) весенняя фаза развития степных травостоев. Среди сухих бурых остатков прошлогодних растений зеленеют пластинки синезеленой водоросли *Stratonostoc commune* и куртинки мха — *Tortula ruralis*.

2. С начала второй половины апреля и до первой половины мая, т. е. в течение второй (средней) весенней фазы, степь начинает зеленеть и пестреть

цветущими ранними видами. Цветут ирисы (*Iris pumila*), горицвет (*Adonis wolgensis*), гусиные луки, тюльпаны, а также однолетники — эфемеры.

3. На первую половину мая приходится третья (поздняя) весенняя фаза. Этот период характеризуется бурным ростом и развитием злаков и двудольных. Цветут белые и розоватые *Lathyrus pannonicus*, *Anemone silvestris*, *Valeriana tuberosa*. Преимущественно в балках на склонах северной экспозиции цветет *Paeonia tenuifolia* и степные кустарники.

Наши первые фенологические наблюдения в Деркульской целинной сенокосной степи приходятся на первую (раннюю) летнюю фазу, по Е. М. Лавренко и Г. И. Дохман (2/2 V—1/2 VI¹). Далее приводятся наши личные наблюдения.

4. В первое посещение степи 14 V 1951 она представляла собой белое волнующееся море множества опушенных остей ковылей. Красота развещающихся по ветру остей ковыля дополнялась вкраплением высокоподнятых синих соцветий шалфея поникающего (*Salvia nutans*) и другого разнотравья. Но в течение этой первой летней фазы меняются краски в степи чрезвычайно быстро. Через неделю после ее начала полетели первые созревшие зерновки ковылей (*Stipa rubentiformis*, *S. Lessingiana*), и скоро белый фон степи, образованный перистыми ковылями, сменился разливающейся синевой шалфея. Кроме этого аспектного растения, в это время также обильно цветут, но не создают фона злаки — *Festuca sulcata*, *Bromus riparius*, *Koeleria gracilis*, из разнотравья: *Vicia tenuifolia*, *Astragalus onobrychis*, *Plantago stepposa*, *Crambe tatarica*, *Melandryum viscosum*, *Astragalus tanaiticus*, *Oxytropis pilosa*, *Jurinea arachnoidea* и многие другие.

5. Со второй половины июня и до конца первой половины августа протекает вторая (средняя) летняя фаза развития степи.

В начале этой фазы о степи можно сказать, что она становится сначала коричневой, затем соломисто-желтой, в связи с созреванием плодов и отмиранием стеблей и соцветий злаков — *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*. Ковыли к этому времени рассеивают все свои плоды. Малая красочность этой фазы усугубляется еще и тем, что большинство двудольных растений, цветущих в это время, имеет желтые цветы: *Verbascum lychnitis*, *Galium ruthenicum*, *Medicago romanica*, *Bupleurum rossicum*, *Senecio Jacobaea* и др. Всего цветет не более 15 видов. К концу этой фазы в степи окончательно устанавливается период летнего полупокоя. Отмирает основная надземная масса травостоя — злаки, некоторые виды разнотравья. Цветущие виды единичны: доцветает *Bupleurum rossicum*, появляются белые «шапки» соцветия *Falcaria sioides*, фиолетовые — *Statice latifolia* и розовые — *Goniolimon tataricum*.

6. На вторую половину августа и первую половину сентября приходится позднелетняя и раннеосенняя фаза, которая может быть охарактеризована как второй наиболее красочный период в жизни степи. В это время, в связи с выпадающими дождями и более низкими температурами воздуха, степь заметно начинает оживать. Отрастает новая листва у злаков, а главное зацветает летне-осенний ковыль — *Stipa capillata*. Появляется также замечательный красочный осенний убор степи из двудольных: обильны роскошные фиолетовые «шапки» *Statice latifolia*, желтеют, покачиваясь на ветру, желтые соцветия *Peucedanum ruthenicum*, белеют кремовые корзинки *Cephalaria uralensis*, белые соцветия *Seseli campestre*.

¹ Фенологические наблюдения проводились нами один раз в 10 дней и приурочивались к сроку определения влажности почвы. Наблюдения велись не только в разнотравно-типчаково-ковыльной степи, но и на выбитых степных пастбищах, где наблюдается совсем другая смена аспектов.

В это же время цветет желтоцветный полупаразит — *Odontites lutea*. Некоторые виды зацветают второй раз: *Centaurea Marschalliana*, *Asperula glauca*, *Stachys recta*.

Нужно заметить, что это оживление в жизни степи наиболее ярко протекает на ее косимых участках. На некосимой заповедной части цветущее разнотравье тонет в массе бурой отмершей ветоши.

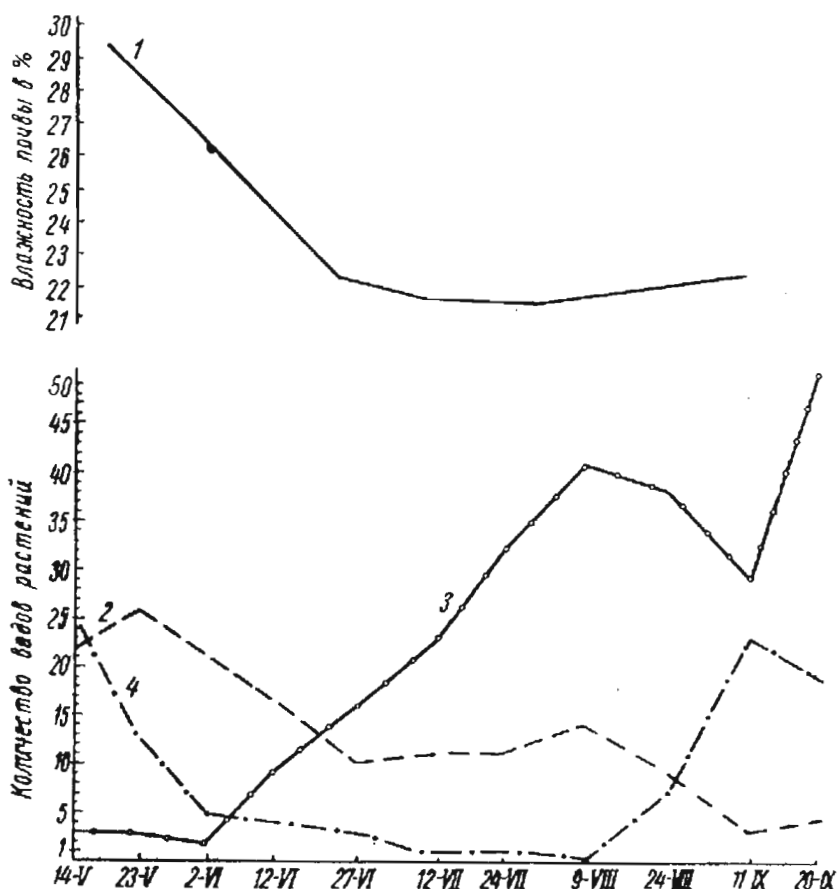


Рис. 47. Изменения влажности почвы, количества вегетирующих, цветущих и отмирающих видов растений в течение вегетационного периода 1951 г. в сенокосной разнотравно-типчаково-ковыльной степи Деркульского конного завода.

1 — ход влажности почвы (средний процент влажности; почвы на глубину 1 м, выраженный в объемных процентах на абсолютно сухую навеску); 2 — кривая цветения; 3 — кривая отмирания надземной части растений; 4 — кривая вегетации.

До половины сентября сохраняются растения, дающие аспект: *Stipa capillata*, *Peucedanum ruthenicum*, *Seseli campestre*. Остальное вышеперечисленное разнотравье начинает отмирать.

7. Начиная со второй половины сентября, в степи наступает последняя позднесенняя фаза развития. Отмирает основная масса листвы злаков, плодоносят и засыхают *Stipa capillata*, *Peucedanum ruthenicum* и *Seseli campestre*. Тут и там торчат почерневшие метелки *Verbascum lychnitis*, давно засохшие стебли генеративных побегов *Salvia nutans*, *Arenaria graminifolia*, *Melandryum viscosum*. Только изредка можно увидеть цветущую латку *Linum catharticum*. В первых числах сентября начинает отрастать *Poa bulbosa*.

На прилагаемом графике (рис. 47) показано количество вегетирующих, цветущих и отмирающих¹ видов растений в течение вегетационного периода 1951 г.

¹ Включая в группу «отмирающих» и растения, замедляющие вегетацию (то же и на рис. 51).

Обычно в качестве фенологической характеристики анализируется «кривая цветения», так как она является наиболее показательной по сравнению с кривыми плодоношения, отмирания и т. д. Полученная кривая цветения обычно связывается с рядом метеорологических факторов, а иногда и с историей происхождения флоры. Естественно, что на лугах с избыточным увлажнением, фактором, определяющим форму кривой цветения, является тепло. Поэтому кривая цветения повторяет собой в основном ход температуры в течение вегетационного периода, во всяком случае в весенние фазы. Подобные кривые, например, были получены А. П. Шенниковым (1930) для волжских лугов.

В степи же таким определяющим фактором является в первую очередь почвенная влага. Поэтому при сопоставлении трех кривых — хода температур (рис. 48), почвенной влажности и «кривой цветения» (рис. 47) ясно видно, что «кривая цветения» определенно повторяет кривую влажности почвы и расходитсся с температурными кривыми.

Максимальное количество цветущих видов отмечается в мае, когда почва еще достаточно влажная. Затем следует довольно резкое падение, параллельное падению кривой влажности почвы, и к концу июня цветут лишь 11 видов растений. С первой половины августа, как указывалось выше, степь начинает оживать после летнего покоя, и мы видим, что кривая цветения несколько повышается, давая вторую небольшую вершину.

Такой двухвершинный характер кривой, вероятно, более характерен для южных степей, где после летнего, обычно сухого периода и связанного с ним периода полупокоя у растений, в августе наблюдается цветение позднелетних видов. Некоторые растения цветут вторично. В справедливости этого замечания нас убеждает также характер кривой цветения, приводимой В. В. Алехиным (1928) для разнотравно-типчаково-ковыльных степей Днепропетровской области. В этой степи, повидимому, более равномерный режим влажности обеспечивает довольно плавный характер кривой с максимумом цветения в июне.

Анализируя характер развития растений в течение вегетационного периода, можно сказать, что в каждый сезон последовательно цветут и развиваются определенные биологические группы растений, характеризующиеся определенным строением корневых систем, что в значительной мере определяет усвоение ими почвенной влаги. Так, травянистые многолетники (дерновинные, короткостержнекорневые и корневищные) цветут в конце мая, начале июня; длинностержнекорневые растения цветут в конце июля, в августе; короткостержнекорневые и кистекорневые полукустарнички цветут в конце июня и первой половине июля; длинностержнекорневые и корнеотпрысковые полукустарнички цветут в августе.

Все это хорошо иллюстрируется феноспектром (рис. 49).

Иная картина наблюдается на тех степных участках, которые подвергаются постоянному и бессистемному выпасу. Если в разнотравно-типчаково-ковыльной сенокосной степи мы говорим о семи сменяющих друг друга фенофазах, то здесь, на разнотравно-типчаково-грудницевых и мятликово-ромашниково-грудницевых пастбищах наблюдается смена всего лишь пяти аспектов.

1. Со второй половины марта и до конца мая протекает весенняя фаза развития. Ранней весной начинает зеленеть *Tortula ruralis* и пластинки водоросли *Stratonostoc*. Особенно интенсивно продолжает свой рост и развитие обильный здесь мятлик живородящий. Прочие растения в это время еще не развиты, и побеги мятлика образуют зеленую густую щетку. В половине мая пастбищные участки имели уже коричневый фон, образованный побуревшими метелками этого злака, а также цветущими в это

время генеративными побегами типчака и костра прямого. Из разнотравья в это время обильно цветут — *Onosma pseudotinctorium*, *Astragalus onobrychis* и др. На этот срок приходится максимум вегетирующих видов 16, меньше цветущих — 11 и отмирающих — 2.

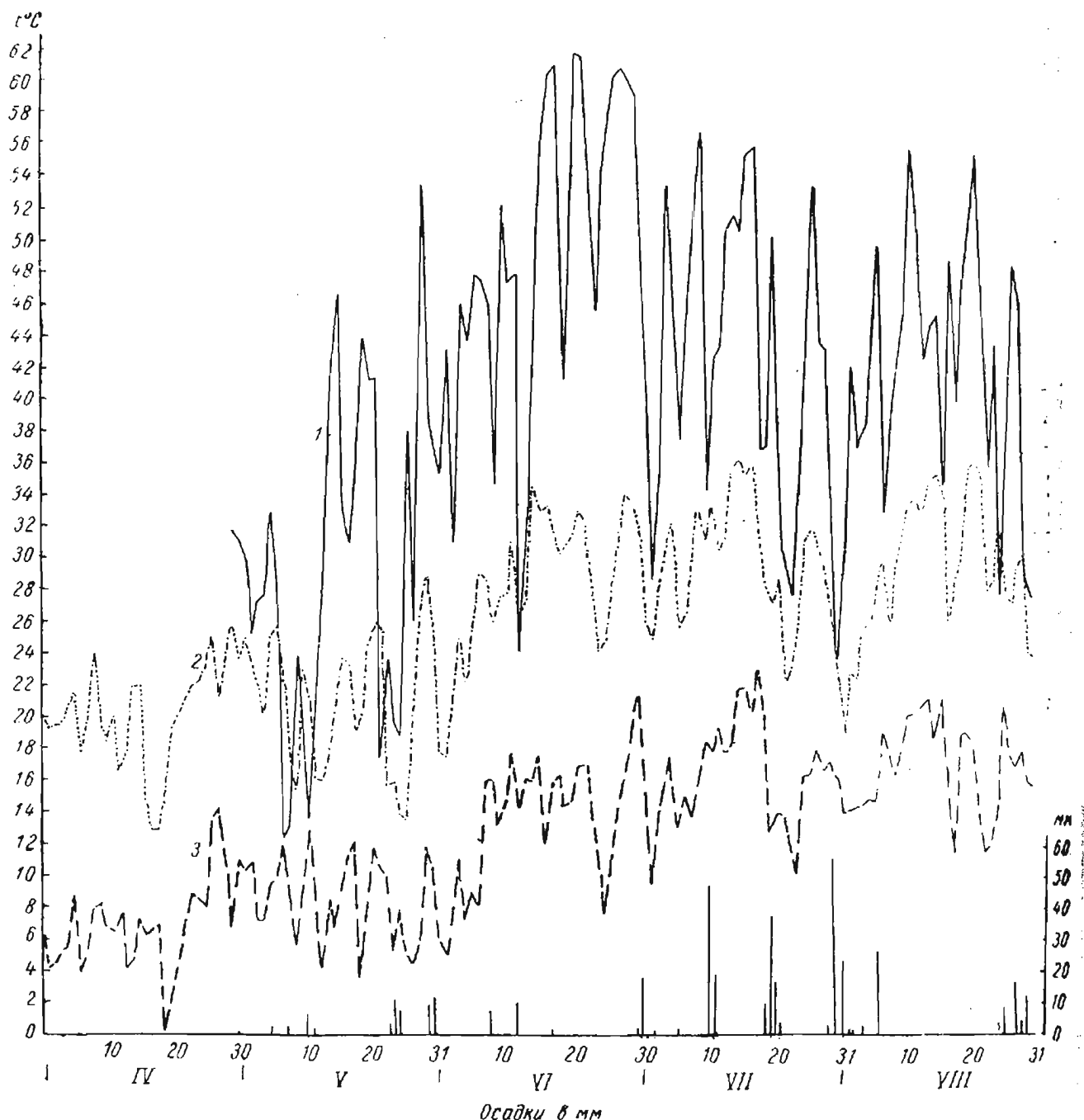


Рис. 48. Климатические показатели в сенокосной целинной разнотравно-типчакково-ковыльной степи Деркульского конного завода (кривые температур и осадков с 1 IV по 1 IX 1951 г.)

1 — температура на поверхности почвы под травой в 13 ч.; 2 — максимальная температура воздуха на высоте 2 м; 3 — минимальная температура воздуха на высоте 2 м.

2. С начала июня и до начала июля протекает первая летняя фаза вегетации. Мятлик живородящий к началу этой фазы совершенно заканчивает свою вегетацию. Подрастает *Linosyris villosa*, окрашивающий пастбища в однообразно серый тон. Но главная аспектообразующая роль в этой фазе принадлежит более раннему растению — ромашнику (*Pyrethrum millefoliatum*). Многочисленные желтые соцветия ромашника

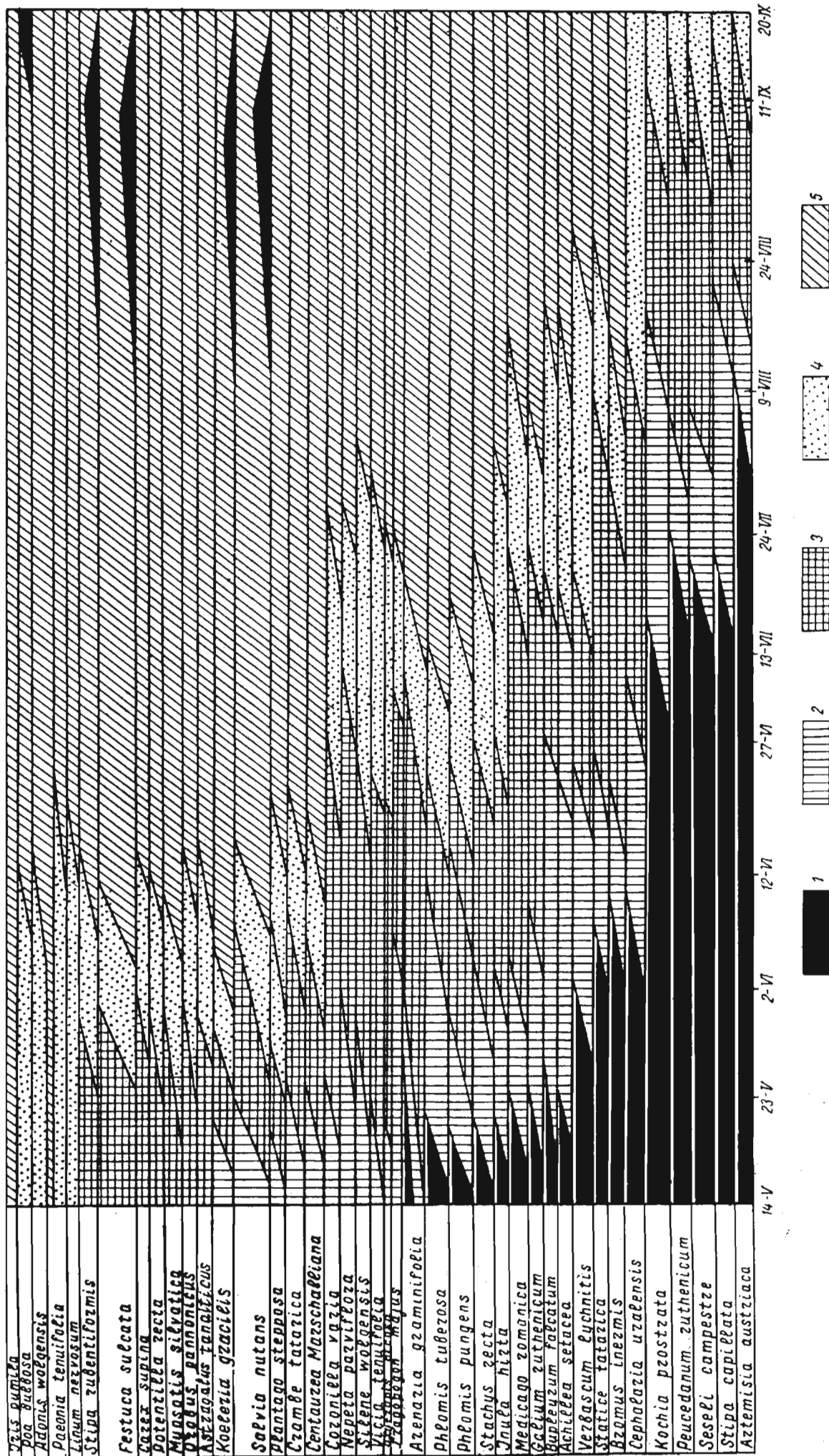


Рис. 49. Фенологический спектр основных растений в разнотравно-типчаково-ковыльной степи.
 1 — цветение; 2 — бутонизация; 3 — плодonoшение; 4 — цветение и бутонизация; 5 — цветение и плодonoшение.

густо разбросаны на этом серо-зеленом фоне, в который вкраплены соцветия *Phlomis tuberosa*, *Centaurea Marschalliana*, *Melandryum viscosum*, *Bupleurum rossicum*, *Achillea setacea*, *Thymus Marschallianus*. К концу июня приурочивается разгар цветения *Medicago romanica*, *Inula hirta*.

3. На июль и первую половину августа приходится вторая позднелетняя фаза развития травостоя. В эти сроки пастбища представляют очень унылую картину. Цветущие виды единичны. Не только разнотравье, но и злаки начинают отмирать. Шуршит засохшая трава под ногами. К концу июля здесь отмечался только 1 вегетирующий вид — *Artemisia*

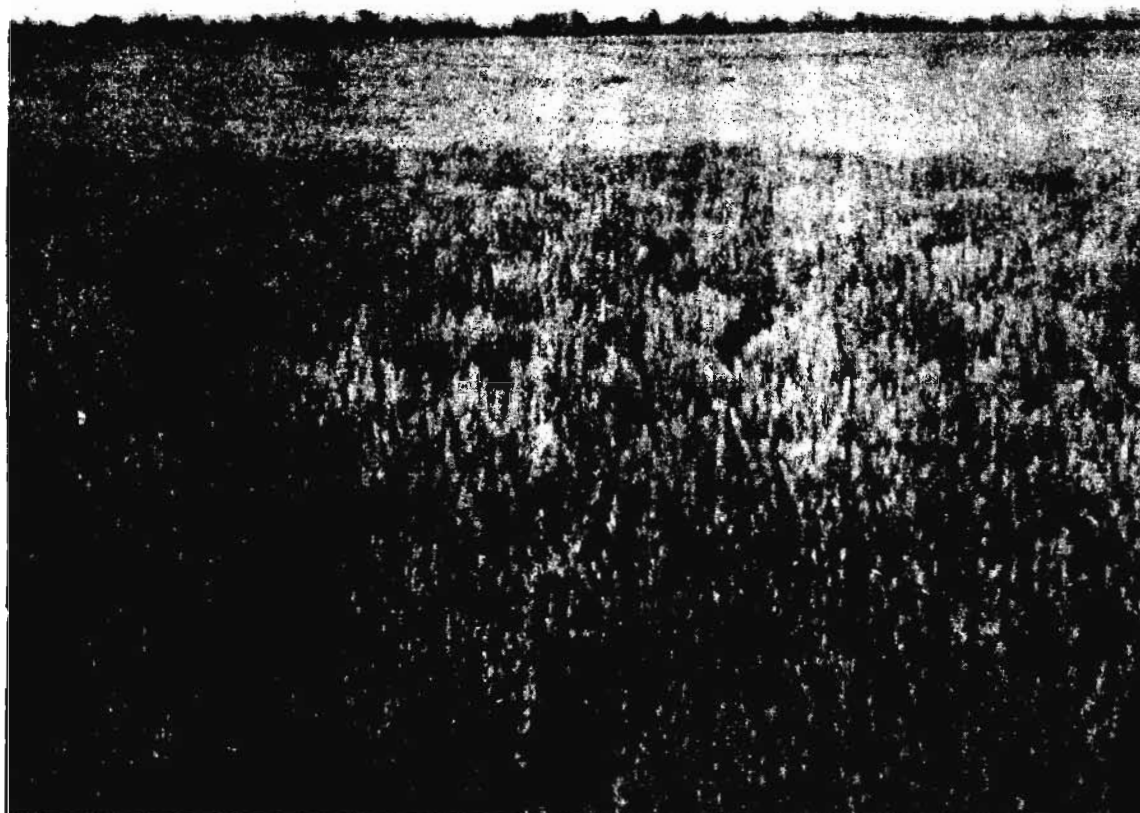


Рис. 50. Общий вид разнотравно-типчаково-грудницевой ассоциации (четвертый загон).

austriaca и 21 — отмирающий. Бутонизирующих, цветущих и плодоносящих было 15 видов. В это время сильно падает общее проективное покрытие и между дерновинами злаков и отдельными растениями образуются большие свободные пространства. К концу этой фазы здесь так же, как и в сенокосной разнотравно-типчаково-ковыльной степи зацветают длинностержнекорневые виды, такие, как *Seseli campestre*, *Eryngium campestre*, *Statice latifolia*, *Goniolimon tataricum*, а также *Euphorbia virgata*.

4. Со второй половины августа и до конца первой половины сентября на пастбищных участках протекает позднелетняя или раннеосенняя фаза.

Это второй более или менее красочный период в фенологическом развитии пастбищ, так как в конце августа зацветает доминирующее здесь растение *Linosyris villosa* (рис. 50), обладающее очень мощной

корневой системой и имеющее, кроме глубинных корней, сеть тонких сильно ответвленных корней, располагающихся горизонтально в первых 2—10 см почвы и способных улавливать влагу осенних дождей. Этим частично объясняются поздние сроки его цветения. Второе по обилию растение *Pyrethrum millefoliatum* цветет, как указано выше, в более ранние сроки. В конце августа и до половины сентября все пастбищное пространство второй раз в течение сезона окрашивается в желтый цвет. Из прочего разнотравья цветут лишь *Kochia prostrata* и единично *Veronica stepposa*.

Некоторые ранние виды местами зацветают вторично. Оживают злаки, появляются свежие зеленые листья у *Salvia nutans*, *S. nemorosa*,

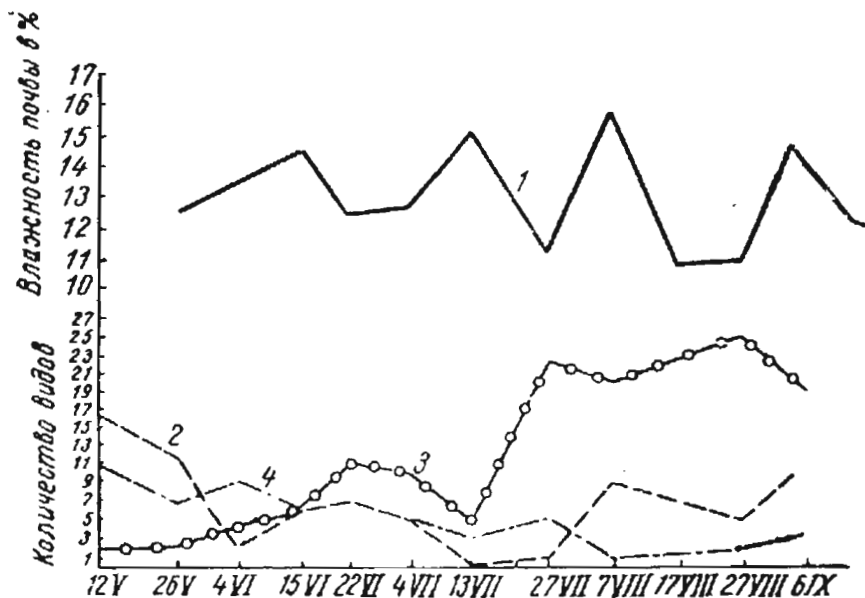


Рис. 51. Изменения влажности почвы, количества вегетирующих, цветущих и отмирающих видов растений в течение вегетационного периода 1951 г. на разнотравно-типчаково-груднищевом пастбище.

1 — изменения влажности почвы (средний процент влажности почвы на глубину 1 м, выраженный в весовых процентах на абсолютно сухую навеску); 2 — кривая вегетации; 3 — кривая отмирания надземной части растений; 4 — кривая цветения.

Pyrethrum millefoliatum. В течение этой позднелетней фазы вегетации доцветают и плодоносят длинностержнекорневые двудольные.

5. Со второй половины сентября на пастбищах наступает последняя — позднеосенняя — фаза вегетации.

Плодоносит и засыхает *Linosyris villosa*, отмирают, в основном, вегетативные побеги у злаков. Но пастбища не уходят под снег совсем безжизненными. В первых числах сентября начинается отрастание озимого злака — *Poa bulbosa*. К концу сентября молодые побеги его достигают 3—4 см и, видимо, уходят под снег зелеными. Кроме того, с массой зеленых побегов уходят на зиму типчак и другие злаки.

Так, в общих чертах, протекает смена аспектов на пастбищных участках, имеющая мало общего с таковой в разнотравно-типчаково-ковыльной степи.

Если мы посмотрим кривую цветения на одном из пастбищных участков (рис. 51) в разнотравно-типчаково-груднищевой ассоциации и сравним ее с кривой цветения в разнотравно-типчаково-ковыльной степи, то увидим, что они имеют разную форму. Кривая цветения на пастбищном участке имеет многовершинный характер, повторяющий собою примерно

форму кривой хода влажности почвы на этом же участке. По нашим наблюдениям, кривая цветения максимальный подъем имеет в середине мая, т. е. в срок наших первых фенологических наблюдений. В течение всего остального сезона кривая цветения постепенно понижается, давая в отдельные сроки небольшие вершинки. К концу июля кривая сходит почти на нет (цветут лишь 2 вида), но в течение августа незначительно поднимается вновь (цветут позднеосенние виды, а также виды, вторично цветущие).

VII. ВЫПАС И ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ СТЕПИ

При проведении работы главное внимание уделялось тому влиянию на растительность, которое оказывает выпас домашних животных (копытных). Но вместе с тем были отмечены также интересные факты влияния на растительность и других животных членов — биогеоценоза. Многочисленная армия животных, обитающих в степи, начиная с дождевых червей и муравьев и кончая пасущимися в степях копытными, играла и играет существенную роль в почвообразовании и формировании степной растительности, а также и всего биогеоценоза в целом.

Поэтому не случайно, что вопрос о влиянии животных на почвы и растительность степной зоны с давних пор привлекает внимание исследователей. Им занимался ряд авторов в связи с проблемой взаимоотношения леса и степи.

Ученые, занимавшиеся историей наших степей, использовали наличие в степных почвах нор грызунов-землероев как доказательство безлесья степей (Докучаев, 1889). Другие авторы (Талнев, 1901) выступали с противоположным мнением и считали кротовины следами древесных корней в степи.

Роющая деятельность грызунов, как указывалось выше, играет существенную роль и в формировании растительности степи. В литературе неоднократно приводились данные о воздействии сурков [Формозов, 1929; Колосов, 1939], сусликов (Формозов и Воронов, 1939) и мышевидных грызунов (Воронов, 1935; Формозов и Кирис (Просвирина, 1937) на почвы и растительность степей.

В последнее время в изучение этого вопроса включились ботаники.

Е. М. Лавренко в своей последней работе (1952) на основании литературных данных и личных наблюдений убедительно показывает возникновение биогенной микрокомплексности и мозаичности растительного покрова степей в результате жизнедеятельности животных и растений. В своей более ранней работе Е. М. Лавренко (1940) указывает, что «особенно сурки производят значительные подземные сооружения, вынося на поверхность большие массы подпочвы и насыпая последнюю около своих нор в виде более или менее высоких холмиков». Так как эти холмики состоят из материала, выброшенного из более солесных почвенных горизонтов, а иногда и из подстилающей породы, сурки обогащают верхние горизонты почвы главным образом карбонатом кальция (CaCO_3) в меньшей мере сульфатами и другими солями.

Кроме того, по наблюдениям зоологов (Крупеников и Степанищкая, 1943), на сурчинах наблюдается специфический микроклимат. Температура поверхности почвы на сурчине в среднем на 2.6° выше, чем на окружающей ровной степи. На глубинах 5, 10 и 15 см температура на сурчине ниже, чем в степи. По словам указанных авторов, это объясняется тем, что выпуклая оголенная светлоокрашенная поверхность сурчины ночью очень сильно охлаждается, а в течение дня не успевает прогреться на большую глубину. Вполне естественно, что сурчины, представляя собою

своеобразные элементы ландшафта, отличные от окружающей их степи и характеризующиеся особыми почвами и микроклиматом, не могут не отличаться своеобразием растительности.

В недавно опубликованной работе Е. М. Лавренко и А. А. Юнатова (1952) сообщается о том, что полевка Брандта, очень обильная в забайкальских и монгольских степях, своей роющей деятельностью вносит коренные изменения в строение фитоценозов степей. В годы вспышек численности полевка Брандта расселяется сливающимися колониями на протяжении многих десятков километров, перерывая, как бы вспахивая, при этом почву. В последующие годы травостой на огромных участках, перерываемых полевкой, проходит стадии, обычные для зарастания залежей.

Необходимо также отметить небольшую работу М. С. Гилярова (1951), где высказываются интересные мысли о происхождении «сорной» энтомофауны степей, в связи с условиями ее местообитания на байбаковинах.

Исследования этого автора в Деркульской разнотравно-типчаково-ковыльной степи показали, что, «во-первых, почвенную фауну полей действительно можно рассматривать как дериват степной, а, во-вторых, что в целинной степи есть условия, отвечающие требованиям таких видов насекомых, которые предпочитают обрабатываемые пахотные земли» (стр. 670). Такими специфическими местообитаниями для насекомых пахотных земель являлись и являются многочисленные норы грызунов, в особенности слепыша и сурка. Эти порою грызунов явились очагами происхождения не только сорной почвообитающей энтомофауны, впоследствии перешедшей на культурные посевы, но также очагами возникновения сорной растительности.

В целинной Деркульской степи обитают два наиболее распространенных роющих грызуна — сурок (*Marmota bobac*) и слепыш (*Spalax microphthalmus*).

Сурок, широко распространенный в прошлом в степях Украины, Нижнего Поволжья и Северного Казахстана, в настоящее время сохранился лишь небольшими изолированными колониями на уцелевших от распашки участках целинной степи. Одним из таких участков является район наших исследований — Деркульская степь. Но и в пределах степи численность сурка сильно сократилась; сурчины теперь приурочены лишь к склонам балок. Поэтому сейчас роющая деятельность сурка не играет большой роли в жизни растительности степи.

В зависимости от характера слагающих пород и степени смывистости почвы на склонах балок встречаются сурчины с выбросом песка, суглинка и мела.

На сурчинах с выбросом песка, по нашим наблюдениям, поселяются такие сорняки, как *Lepidium ruderae*, *Sisymbrium altissimum*, *Descurainia Sophia* и другие. По периферии сурчины, в менее мощной части насыпи, прорастают *Ephedra distachya*, *Androsace maxima*. Здесь же, на менее вытоптаных сурком участках, появляется ковыль и типчак. Центральная часть жилой сурчины обычно бывает незаселена растительностью, так как сурок постоянно выбрасывает на поверхность новые порции почвы и породы, а также топчется на вершине.

На сурчинах с выбросами суглинка первыми появляются такие растения, как *Artemisia austriaca*, *Agropyrum repens*, *Bromus riparius*, *Pyrethrum millefoliatum*, затем стержнекорневые — *Salvia nutans*, *Gypsophyla altissima*. На старых сурчинах поселяются *Caragana frutex*. Подобное же явление отмечает Б. С. Виноградов (1937). По его наблюдениям, *Caragana frutex* в Старобельских степях сменяла собою заросли однолетников,

характерные для свежих выбросов. Это подтверждается и нашими наблюдениями в этом же районе. При изучении биологии дерезы (*Caragana frutex*) оказалось, что это растение, обладая мощными и быстро растущими корневищами, способно к энергичному вегетативному размножению, к захвату новых территорий. В случае перепадки почвы и травмирования корневищ, дереза развивается особенно пышно. Естественно, что сурчины, представляя собою свободные от густой растительности и притом рыхлые участки почвы, быстро и легко осваиваются дерезой. В настоящее время основные заросли *Caragana frutex* приурочены к пологим террасовидным склонам балок, и очень возможно, что первоначальными очагами распространения дерезы были сурчины.

Там, где на сурчинах выброшен мел, зарастание их начинается тоже с однолетних сорняков и проходит следующие стадии:

1. Однолетние сорняки: *Lepidium ruderales*, *Sisymbrium altissimum*, *Descurainia Sophia*, *Salsola ruthenica*.

2. Корневищные и корнеотпрысковые растения: *Agropyrum imbricatum*, *Artemisia austriaca*, *Convolvulus lineatus*.

3. Стержнекорневые растения: *Kochia prostrata*, *Artemisia maritima* s. l.

4. Дерновинные растения: ковыль и типчак (очень разреженные).

В целом, независимо от вида выброшенной почвы, сурчина представляет собой по существу новую территорию, которая зарастает при помощи семян и зачатков растений, попавших на выброс. Поэтому при зарастании сурчины отмечаются стадии однолетников, корневищных растений и затем уже многолетников, переносящих более засоленные грунты.

На сурчинах можно, таким образом, проследить в миниатюре как бы стадии зацелинения залежей подобно тем, которые наблюдали Е. М. Лавренко и А. А. Юнатов в Монголии (1952).

Помимо своей роющей деятельности, сурки оказывают и непосредственное влияние на травостой. Подобно скоту, они выбивают дорожки между своими норами, а также скучивают отдельные растения. У нас имеются личные наблюдения над особенностью питания восточного сурка (*Marmota sibirica*), широко распространенного в степных районах Забайкалья и Монгольской Народной Республики. Из этих наблюдений выяснилось, что сурок предпочитает свежие побеги трав, а особенно их соцветия. Во время кормежки сурки обычно хватают лапками стебель, пригибают его и поедают цветки, а затем переходят к следующему растению. Особенно охотно поедает сурок цветы и побеги лука, серпухи, сараны, а также различных полыней, подорожник, соссурею и др. Из предложенных суркам 56 видов трав — 33 вида, или 59%, поедались с большой охотой, совсем не поедались ими 11 видов, или 20%. В число непоедаемых видов во вторую половину лета входили злаки.

Самый трудный для восточных сурков в кормовом отношении период — весна. Сурки выходят после спячки во второй половине марта, а молодая зелень начинает появляться только в конце апреля. В это время сурки в основном объедают дерновины злаков (ковыли, типчак) и копают корешки. Вместе с тем это, вероятно, период максимального влияния сурков на травостой (сильно повреждаются дерновины злаков).

Другим наиболее многочисленным роющим грызуном и имеющим большое значение в строении травостоя изученной целинной степи является слепыш (*Spalax microphthalmus*).

Этот грызун хорошо приспособлен к рытью (приплюснутая сверху голова, мощные резцы для рытья, редуцированные глаза). Норы слепыша, за исключением гнездовой части, располагаются близко от поверх-

ности почвы и представляют собой сложные ветвящиеся ходы. Вдоль этих ходов на поверхности почвы располагаются кучи земли, выброшенные зверьком. Выбросы, или порои, слепыша в Деркульской степи, по данным М. С. Гилярова (1951), занимают до 5% площади. Особенно обильны выбросы весной — в апреле, мае, когда слепыш становится более активным после зимы. Естественно, возраст выбросов различен, от чего зависит и состав поселяющихся на этих пороих травянистых растений.

В целинной разнотравно-типчаково-ковыльной степи часто можно видеть свежие, только что нарытые бугорки почвы диаметром в 40—50 см и до 30—40 см высоты, лишенные всякой растительности.

По нашим наблюдениям, такой холмик земли быстро сползаживается, уплотняется и к середине лета высота его не превышает 10—15 см. Этим

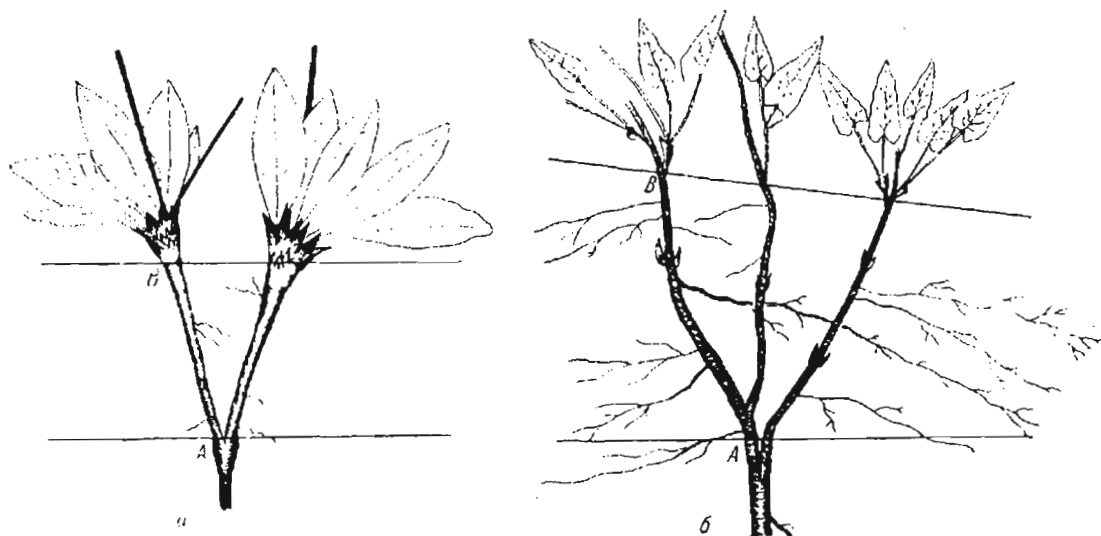


Рис. 52. а — *Taraxacum serotinum*; б — *Salvia nemorosa*.

А — корневая шейка, засыпанная слоем земли; (А—В) — новообразовавшиеся побеги или восходящие корневища.

выбросом засыпается много степных растений, которые должны или прорасти через слой насыпанной почвы, или, будучи погребенными под ней, погибнуть.

По наблюдениям, на водораздельных степных целинных пастбищных участках Деркульского конного завода все дерновинные злаки, засыпанные выброшенной в апреле слепышом почвой, отмирают уже к концу мая. Отрытые дерновины ковыля и типчака имели засохшие побеги и отмершие узлы кущения. Наоборот, группа корневищных и корнеотпрысковых растений быстро прорастает этот слой почвы, и на поверхности холмика к концу лета и на следующий год появляются новые надземные побеги.

Особенно интересно приспособление к выживанию и прорастанию этого слоя почвы у некоторых видов стержнекорневых растений, таких, как *Salvia nutans*, *Salvia nemorosa*, *Taraxacum serotinum*.

Засыпанные надземные побеги этих растений погибают, но от верхней части корня, находящейся теперь на глубине 7—15 см, отходят видоизмененные побеги, восходящие корневища, прорастающие насыпанный слой почвы.

На рис. 52 показаны два растения *Taraxacum serotinum* и *Salvia nemorosa*, раскопанные на одном из таких выбросов землероев. Новообразовавшиеся или восходящие корневища имеют одинаковую с корнем темно-

бурую окраску. У *Salvia nemorosa* корневища, так же как и корень, покрыты легко отделяющейся корой. По длине корневищ видны чешуйки недоразвитых листьев и тонкие мелкие придаточные корешки, расходящиеся в рыхлом слое почвы выброса.

О подобном же приспособлении к существованию на рыхлой почве у стержнекорневых растений мы находим указания еще у Г. Н. Высоцкого (1926а). Им выделяется «особая группа растений, дающая отпрыски от срезанных или вообще чем-либо поврежденных корней». К их числу он относит: *Bunias orientalis*, *Falcaria soides*, *Crambe tatarica*, *Anchusa Gmelini*, *Nonea pulla*, *Taraxacum serotinum*. Все это настоящие стержнекорневые растения с длинными стержневыми корнями, которые, по наблюдениям Г. Н. Высоцкого, способны давать в местах срезов или других повреждений восходящие побеги (корневища), образующие розетки. Но это способ возобновления, но не размножения. Подобная же картина описывается некоторыми авторами у растений, обитающих на песках, так называемых псаммофитов.

Растения из другой группы (например *Linaria vulgaris* s. l., *Adonis wolgensis*) также пытаются прорасти выбросы слепыша не путем такого новообразования, а путем отрастания новых молодых побегов из почек на корневой шейке. При раскапывании этих растений видно, что от корневой шейки тянутся длинные этиолированные побеги различной длины. Другая часть побегов у этих растений пробивается через слой выброса и имеет нормальное развитие.

На рис. 52, а показана *Linaria vulgaris* s. l. с частью проросших зеленых побегов и с частью побегов, еще не достигших поверхности выброса и имеющих этиолированный вид.

У *Adonis wolgensis* (рис. 52, б) молодые побеги образуются из почек, расположенных в пазухах влагалищ старых засыпанных листьев у корневой шейки и имеют также зеленые надземные и этиолированные, находящиеся еще в почве, побеги.

Таким образом, на пороях слепышей прорастают: 1) корневищные и корнеотпрысковые растения — *Lathyrus pannonicus*, *Vicia tenuifolia*, *Filipendula hexapetala*, *Convolvulus arvensis*, из злаков *Agropyrum repens* и костры; 2) стержнекорневые растения, способные давать в случае их засыпания корневые отпрыски — восходящие корневища, прорастающие этот слой (*Salvia nutans*, *S. nemorosa*, *Taraxacum serotinum* и др.); 3) стержнекорневые растения, дающие от почек на корневой шейке длинные этиолированные побеги, пробивающиеся в конце концов на поверхность. Дерновинные растения — злаки, как было сказано выше, при засыпании выбросами слепыша погибают.

В результате этого в растительном покрове целинной степи создается определенная мозаичность — чередование непрерывных грызунами участков с преобладанием дерновинных злаков и участков с перерытой почвой с преобладанием вышеперечисленного разнотравья и корневищных злаков. На самых старых пороях могут вторично поселяться дерновинные злаки. К этому времени прежние холмики земли сливаются с общим фоном степной растительности.

В связи с тем, что слепыши выбрасывают на поверхность почву с меньших глубин и менее засоленную, мы не видим поселения на его пороях таких характерных для сурчин «факультативных» кальцефилов, как *Kochia prostrata*, *Agropyrum pectiniforme* и др. Также на пороях слепыша значительно меньше, чем на сурчинах, встречается однолетних сорняков. Зато большинство разнотравных видов, обитающих в степи, особенно характерно для участков, поврежденных слепышом.

При пастбищной дигрессии, при изменении всего режима среды, меняются и экологические условия жизни землероев, обитающих в целинной степи. Изменение это проявляется, в частности, в понижении численности землероев. Так, в целинной разнотравно-типчаково-ковыльной степи на 1 га приходится 4200 пороев слепышей. Порои распределены равномерно по всей площади степи. В четвертом пастбищном загоне, где уже произошла смена растительности под влиянием выпаса и где преобла-

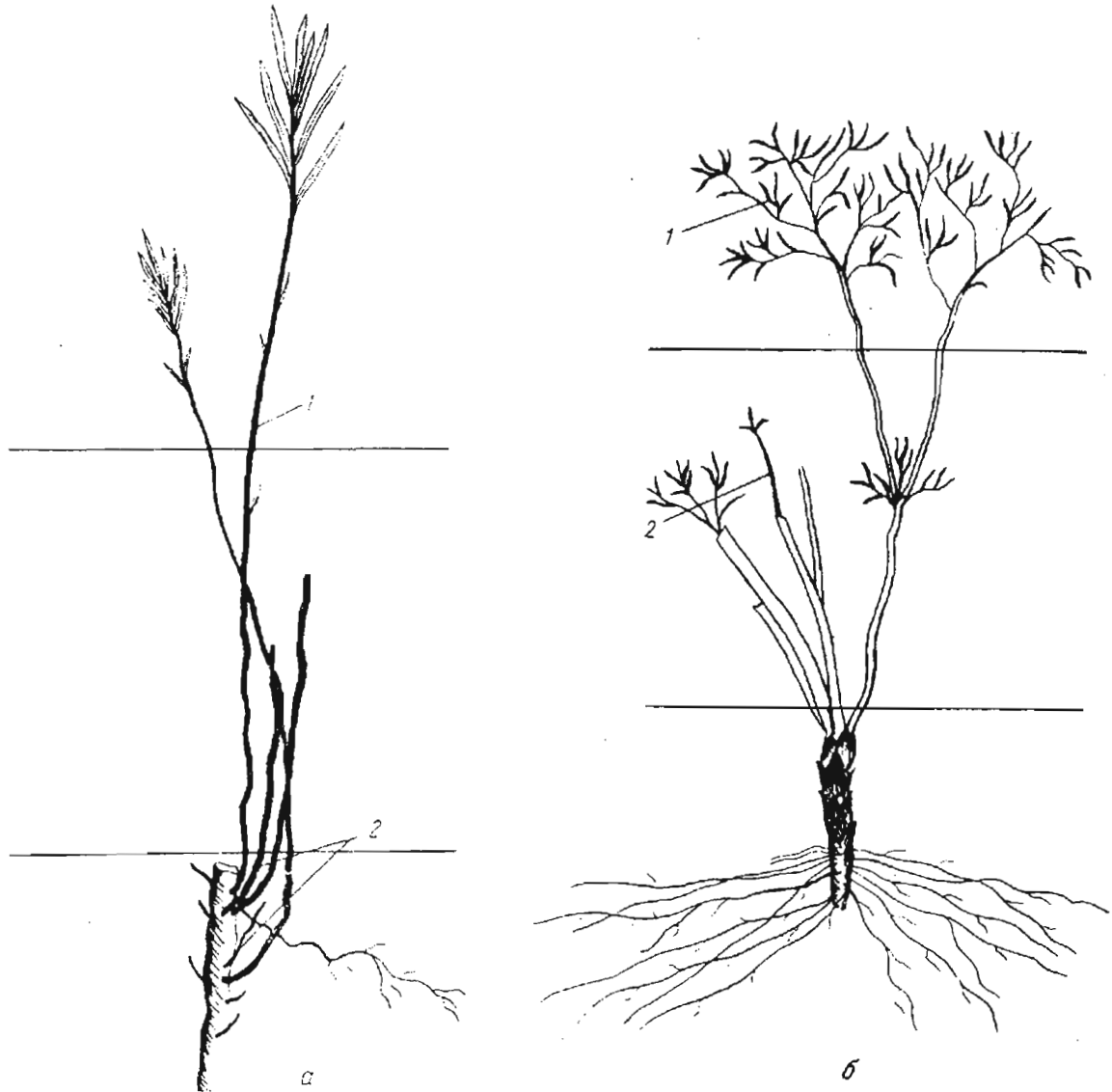


Рис. 53. а — *Linaria vulgaris* s. l.; б — *Adonis wolgensis*.

1 — побеги, проросшие нарытый слой земли; 2 — этилированные побеги еще не достигшие поверхности выброса.

дает разнотравно-типчаково-грудницева ассоциация, а также под влиянием выпаса понизилась и влажность почвы, плотность пороев слепышей падает до 3500 на га. Кроме того, в этом загоне заметна приуроченность пороев к опушкам лесных полос и к пониженным участкам небольших ложбин. В первом загоне, где выпас особенно силен, смятlikово-ромашниково-грудницева ассоциацией плотность пороев падает до 1400 на га, а перед загонами, где отмечается еще большая сухость почвы и господствует мятликово-ромашниково-грудницева ассоциация, численность пороев сокращается до 1200 на га. Здесь также заметна исключительная их приуроченность к едва уловимым ложбинам.

Несомненно, что до изменения травостоя под влиянием пастбы скота на этих пастбищных участках численность слепыша была не меньшей по сравнению с сохранившейся разнотравно-типчаково-ковыльной степью. В этом нас убеждают и подсчеты ходов слепыша, сделанные на стенке одного глубокого карьера (место выемки суглинка для кирпичей), находящегося перед загонами среди мятликово-ромашниково-грудницевой ассоциации. Вся толща карьера до глубины 3 м была перерыта ходами землероев, максимальное же количество их располагается на глубине 2—2.5 м. На 1 м² площадки стенки на глубине 1.5—2.5 м приходится 17 пересечений ходов слепыша.

О понижении численности слепыша на этих участках говорит отсутствие новых свежих пороев. Подобное снижение численности слепыша по мере повышения интенсивности выпаса объясняется многими причинами. Прежде всего, видимо, в экологии слепыша большое значение имеет влажность почвы. Кроме того, на сильно выпасаемых участках параллельно с понижением влажности почвы повышается плотность почвенного субстрата, что не может не иметь значения в характеристике почвы как среды обитания. Слепыши чаще селятся по склонам балок и другим пониженным частям рельефа с менее плотной и относительно влажной почвой.

Известно также, что слепыши питаются подземными частями растений — корнями, корневищами, клубнями и луковицами. Поэтому изменение численности слепыша на выпасаемых участках также, видимо, связано с обеднением флористического состава и общей ксерофитизацией травостоя. Наконец, следует отметить и тот факт, что пасущийся скот, в частности лошади, оказывает непосредственное механическое воздействие на жилища слепышей, проваливая их копытами.

Таким образом, выпас скота, на основании наших наблюдений, выступает в качестве фактора, влияющего не только на изменения травостоя, но и на весь биогеоценоз в целом: изменяется режим циркуляции почвенной влаги, меняя все взаимоотношения в растительном сообществе и среди обитающих в почве животных. Несомненно, что изменения, касающиеся животного населения пастбищ, не ограничиваются только снижением численности грызунов, обитающих в степи, и изменением их состава,¹ но касаются также и других групп животных: насекомых, червей, микроорганизмов, обитающих и в почве и в травостое. Поэтому изучение дигрессии травостоя на пастбищах несомненно должно привлечь к себе внимание более широкого круга специалистов: почвоведов и зоологов, так как один геоботаник не сможет дать исчерпывающей картины изменений, происходящих в целом биогеоценозе под влиянием выпаса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Изучение биологических особенностей степных растений показало, что ритм их сезонного развития в значительной степени связан с особенностями строения их корневых систем. Все растения степных сенокосов и пастбищ в зависимости от типа корневых систем объединяются в определенные эколого-биологические группы, внутри которых сроки цветения совпадают с благоприятным для данной группы режимом влажности почвы.

¹ Следует отметить, что сурок (*Marmota babax*) никогда нам не встречался на выпасаемых участках с измененным травостоем.

2. Под влиянием интенсивного выпаса происходит: а) значительное иссушение почвы и б) ксерофитизация травостоя. На выпасаемых участках резко меняется влажность почвы, и загоны, наиболее выпасаемые, оказываются на протяжении всего сезона наиболее бедными запасом почвенной влаги. В связи с этим на выпасаемых участках происходит изменение не только сезонного развития травостоя, но наблюдается и сильное обеднение флористического состава, упрощение структуры травостоя, понижение проективного покрытия. Происходит «опустынивание» степей, и степные участки, наиболее интенсивно используемые для прогона и выпаса лошадей, превращаются в пустынно-степные с господством плохо поедаемого растения *Linosyris villosa*.

3. Иссушение почвы и ксерофитизация травостоя, связанные с выпасом, сказываются и на других членах биогеоценоза — землероях, обитающих в степи и влияющих в свою очередь на характер растительности, создавая ее мозаичность. На сильно выпасаемых разнотравно-типчаково-грудницевых и мятликово-ромашниково-грудницевых пастбищах численность некоторых землероев (слепыши) сокращается в 2—3 раза по сравнению с сенокосными степными участками, отчего на пастбищах растительный покров становится более однородным.

4. Основной причиной ксерофитизации травостоя является, как уже указывалось, значительное иссушение почвы под влиянием постоянного утаптывания ее, с чем связано увеличение капиллярности и выбивания мертвого травяного покрова, защищающего поверхность почвы от иссушения.

5. Кроме разрастания на пастбищах пустынно-степного растения *Linosyris villosa*, они постоянно засоряются и другими непоедаемыми растениями, например дерезой — *Caragana frutex*. Такие участки, в конце концов, перепаживаются и исключаются из пастбищеоборота, отчего постепенно сокращается площадь целинных степных пастбищ на территории конских заводов. В колхозах же под пастбища используются только непригодные для распахивания участки (крутые склоны балок, оврагов и т. д.), большинство которых занято сорнопопынными и попынковыми группировками.

6. Поэтому встает необходимость коренного улучшения пастбищ с учетом всех экологических и биологических особенностей основных пастбищных растений и всего пастбищного режима.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е х и н В. В. Растительность Курской губернии. Тр. Курск. губ. план. совещ., Курск, 4, 1926.
- А л е х и н В. В. Что такое растительное сообщество. 2-е изд., М., 1928.
- А л е х и н В. В. Методика краеведческого изучения растительности (под ред. проф. В. В. Алехина). Советская Азия, М., 1933.
- Б е й д е м а н И. Н. К программе изучения корневых систем растений. (Обзор литературы). Тр. Ботан. инст. Азербайдж. филиала АН СССР, т. III, Баку, 1938.
- Б е р г Л. С. О происхождении лёсса. Изв. Русск. Геогр. общ., т. 52, 1916.
- Б е р г Л. С. Географические зоны Советского Союза. Изд. 3-е, М., 1947.
- В а р м и н г Е. Распределение растений в зависимости от внешних условий. Вып. 1, СПб., 1902.
- В а р м и н г Е. Экологическая география растений. М., 1907.
- В а с и л е в с к а я В. К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. ЦГУ, сер. биол., в. 14 Л., 1941.
- В и н о г р а д о в Б. С. До вывчения бабака (*Marmota babac*) як землерія. Журн. био-зоол. циклу УАН, 1937.
- В о р о н о в А. Г. Некоторые наблюдения над деятельностью общественной полевки (*Microtus socialis*) на пастбищах предгорного Дагестана. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, нов. сер., отд. биологии, т. XLIV, вв. 6 и 7—8, М., 1935.

- ✓ **Воронов А. Г.** Влияние животных на почвы и растительность степной зоны. Животный мир СССР, зона степей, т. 3, М.—Л., 1950.
- Выдрин И. и Н. Сибирцев.** Старобельский участок. Тр. экспедиции, снаряженной Лесным департаментом под руководством проф. Докучаева. Отчет Министерству земледелия и государственных имуществ. Научный отдел, 1. Оро-гидрография, геология, почвы и грунтовые воды. СПб., 1894.
- Высоцкий Г. Н. Ергеня.** Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикладн. бот., т. VIII, в. 10—11, Пгр., 1915.
- Высоцкий Г. Н.** О перспективах нашего степного полеводства и скотоводства. Тр. по прикладн. ботан., т. 13, в. 3, Пгр., 1922—1923.
- Высоцкий Г. Н.** О некоторых формах корнеотпрыскового возобновления и разрастания. Тр. с.-х.-господ. ботан., т. 1, в. 2, Харків, 1926а.
- Высоцкий Г. Н.** О некоторых корешках. Тр. с.-х.-господ. ботан., т. 1, вып. 2, Харків, 1926б.
- Герасимов И. П. и К. К. Марков.** Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. географии АН СССР, вып. 33, М.—Л., 1939.
- Гейдеман Т. С.** Некоторые данные к изучению дерна высокогорных растений. Тр. по геобот. обслед. пастбищ ССР Азербайджана, сер. С, в. 4, Баку, 1931.
- Гилляров М. С.** Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорно-полевой растительности. Докл. АН СССР, нов. сер., т. LXXIX, 4, 1951.
- Горшкова А. А. и А. М. Семенова-Тян-Шанская.** К вопросу о продвижении на север под влиянием пастбы южностепных и полупустынных растений. Ботан. журн., 37, 5, М.—Л., 1952.
- Гужева А. Ф.** Овраги Средне-Русской возвышенности. Тр. Инст. географ. АН СССР, в. 42 (Матер. по геоморфологии и палеогеографии СССР, 1), М.—Л., 1948.
- Докучаев В. В.** Методы исследования вопроса: Были ли леса в южной степной России? Сообщ. В. В. Докучаева на торжеств. собрании Вольно-эконом. общ. 31 окт. 1888 г., 1889.
- Докучаев В. В.** Программа исследований на участках девственной степи Деркульского конного завода Старобельского округа. Тр. Экспед., снаряженной Лесным департ., под руков. проф. Докучаева. Отчет Министерству землед. и государств. имуществ. Сбр. отдел., в. 1, СПб., 1894.
- Дохман Г. И.** Фитосоциологический анализ растительного покрова Старобельских целинных степей. Изв. Ассоц. научно-иссл. инст. при физ.-мат. факультете 1 МГУ, т. 3, № 2-А, 1930.
- Димо Н. А. и Б. А. Келлер.** В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии. Саратов, 1907.
- Евсеев В. П.** Пастбища Юго-Востока. Чкалов, 1949.
- Залесский К. М.** Материалы к познанию растительности Донских степей. Ростов н/Д., 1918.
- Земятченский П.** Старобельский уезд Харьковской губ. в геологическом, гидрологическом и почвенном отношении. Отчет Старобельской земской управе. СПб., 1900.
- Казакевич Л. И.** Материалы к биологии растений юго-востока России. Бюлл. Отд. прикл. ботан. Саратовск. обл. с.-х. опытн. ст., 18, 1922.
- Каймакан М. А.** Использование мергелистых склонов Ворошиловградской области под кормовые культуры. Ботан. журн., т. 36, 4, М.—Л., 1951.
- Карта растительности Европейской части Союза (м. 1 : 2 500 000),** под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава, М.—Л., 1950.
- Качинский Н. А.** Корневая система растений в почвах подзолистого типа (исследование в связи с водным и питательным режимом почв), ч. 1. Тр. Московск. обл. с.-х. опытн. ст., вып. 7, М., 1925.
- Келлер Б. А.** К вопросу о классификации русских степей. Русский почвовед, 16—18, Пгр., 1916.
- Келлер Б. А.** Степи Центрально-Черноземной области. В кн. «Степи ЦЧО», под ред. Б. А. Келлера, М.—Л., 1931.
- Келлер Б. А.** Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях. Сов. ботан., 2, 1933а.
- Келлер Б. А.** Растения и среда, экологические типы и жизненные формы. Растительность СССР, т. 1, М.—Л., 1933б.
- Клеонов Ю. и Е. Лавренко.** Легенда до карти рослинності УРСР. Геоботан. Збірн. Инст. бот. АН УРСР, 2, 1938.
- Кожеников А. В.** Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций. Уч. зап. МГУ, в. 11, 1933.

- Кожухов Б. С. Некоторые типы корневых систем растений степных участков ЦЧО. Сб. «25 лет научно-педагогич. и общ. деятельности акад. Б. А. Келлера», Воронеж, 1931.
- Козо-Полянский Б. М. В стране живых ископаемых. Очерк из истории сосновых боров на степной равнине ЦЧО. М., 1931.
- Колоклов М. Ф. Старобельский уезд. Результаты почвенного исследования к оценке земель Харьковской губ., в. 1, 1908.
- Колосов А. М. Звери юго-восточного Алтая и смежной части Монголии. Уч. зап. МГУ, в. 20, Зоология, 1939.
- Комаров Н. Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. Зап. Всесоюз. Географ. общ., нов. сер., т. 13, М., 1951.
- Конюшков Н. С. Влияние выпаса на растительный покров луга. Бюлл. Инст. лугов и пастбищ им. проф. В. Р. Вильямса, 5, М., 1930.
- Коржинский С. И. Северная граница Черноземно-степной обл. восточной-полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Ч. I и II. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., Казань, т. 18, в. 5, 1888; т. 22, в. 6, 1891.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии. М.—Ташкент, 1934.
- Красильников П. К. О количественных изменениях подземных органов в растительном покрове, подверженном процессам деградации и восстановления. Сов. ботан., 1, 1944.
- Краснов А. Н. Рельеф, растительность и почвы Харьковской губ. Журн. «Харьковск. обл. сельского хозяйства», 1891, в. 3, Приложение, Харьков, 1893.
- Красовская И. В. Корневая система растений и рост ее в зависимости от внешних условий. Тр. по прикладн. бот., ген. и сел., т. XV, в. 5, 1925.
- Красовская И. В. Обзор работ по морфологии и физиологии корней. Тр. по прикладн. бот., ген. и сел., т. XVIII, в. 5, 1928.
- Красовская И. В. Новое в изучении корневой системы растений. Достижения и перспективы в области прикладн. бот., ген. и сел., 1929.
- Красовская И. В. Достижения и перспективы изучения корневых систем растений. Саратовский Гос. унив., Научн. конфер., Секц. биол. наук, 1946.
- Крупеников И. А. и С. М. Степанидкая. О влиянии сурка (*Marmota flavus* Müll.) на почву в связи с некоторыми чертами его экологии. Зоол. журн., т. XXII, в. 6, 1943.
- Лавренко Е. М. Некоторые наблюдения над корневыми системами, экологией и хозяйственным значением псаммофитов Нижнеднепровских песков. Пробл. растениеводч. освоения пустынь, в. 3, Л., 1935.
- Лавренко Е. М. Степи СССР. Сб. «Растительность СССР», т. II, М.—Л., 1940.
- Лавренко Е. М. К методике изучения подземных частей фитоценозов. Ботан. журн., т. 32, 6, 1947а.
- Лавренко Е. М. Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. ботан., т. XV, 1, 1947б.
- Лавренко Е. М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. БИН АН СССР, сер. III, в. 8, Геоботаника, М.—Л., 1952.
- Лавренко Е. та Г. Дохман. Рослинність Старобільських степів. Журн. Біо-бот. цикл ВУАН, 5—6, Київ, 1933.
- Лавренко Е. М. и А. А. Юнатов. Залежный режим в степях, как результат воздействия полевки Брандта на степную травостой и почву. Ботан. журн. т. 37, 2, 1952.
- Ларин И. В. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Под ред. И. В. Ларина, т. 1, М.—Л., 1950.
- Лихарев Б. К. Общая геологическая карта Европейской части СССР. Лист 61. Тр. Геол. ком., нов. сер., в. 161, Л., 1928.
- Макеева Е. А. К биологии пустынной полыни. Юб. сборн. САГУ, в. 23, Ташкент, 1945.
- Мальцев А. И. Фитосоциологические исследования в Каменной Степи. Тр. Бюро по прикладн. бот. и сел., т. 13, в. 2, 1922—1923.
- Марков М. В. Лес и степь в условиях Закамья. Уч. зап. Казанск. Гос. унив., т. I, 1935; т. II, 1939.
- Мпрчинк Г. Ф. Состояние изучения покровных четвертичных образований в Европейской части СССР, иллюстрировано картой. Почвоведение, 1928, 1—2.
- Модестов А. П. Мощность залегания корней в естественных условиях произрастания. Сб. статей, посвящ. К. А. Тимирязеву его учениками в ознаменование семидесятого дня его рождения, М., 1916.
- Модестов А. П. Правда о корнях. Сельхозгиз, М.—Л., 1932.

- Набоких А. И. Ход и результаты работ по исследованию почв и грунтов Харьковской губернии. Мат. по исслед. почв и грунтов Харьковской губ., в. 1. Харьков, 1904.
- Нечаева Н. Т. Материалы по биологии полыни *Artemisia herba alba*. Ботан. журн., т. 34, 1, 1949.
- Новиков Г. Н. О формах размножения пустынных полукустарничков. Сов. ботан., 2, 1943.
- Пачоский И. К. Основные черты развития флоры юго-западной России. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., т. 34, прил., 1910.
- Пачоский И. К. Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи, Херсон, 1917.
- Пачоский И. К. Наблюдения над растительным покровом степей Аскания Нова в 1922 г. Изв. Гос. степн. запов. Аскания Нова, 2, Херсон, 1923.
- Почвы СССР. Европейская часть СССР. Под ред. акад. Л. И. Прасолова, т. 3, М.—Л., 1939.
- Покровская В. М. Стрелецкая степь в аспертивных картинах. Тр. Цент.-Черноземн. гос. заповедн. им. В. В. Алехина, в. 1, М., 1940.
- Прозоровский А. В. Полупустыни и пустыни СССР. Сб. «Растительность СССР», т. II, М.—Л., 1940.
- Прозоровский Н. А. Изменение растительности Стрелецкой степи при отсутствии пастбы скота и сенокосения. Тр. Цент.-черноземн. гос. заповедника им. В. В. Алехина, в. 1, М., 1940.
- Радкевич О. Н. Соотношения мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарничковых гелиофитов Средней Азии. Изв. Гл. ботан. сада СССР, т. XXVII, вып. 4, 1928.
- Радкевич О. Н. и В. К. Василевская. Анатомическое строение побегов первого года у деревьев и кустарников пустыни Кара-Кум. Тр. по прикладн. бот., ген. и сел., сер. 1, 1933.
- Радкевич О. Н. и Л. Н. Шубина. Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетнак-дала. Тр. САГУ, сер. VIII, в. 25, Ташкент, 1935.
- Семенова-Тян-Шанская А. М. Растительность и оврагообразование. Тр. Юбил. сесс., посвящ. столетию со дня рожд. В. В. Докучаева, М.—Л., 1949.
- Семенова-Тян-Шанская А. М. Динамика растительного покрова на меловых эродированных склонах в связи с проблемой их освоения (на примере бассейна р. Деркул). Тез. докл. делег. совещ. Всес. Ботан. общ. (28 января—1 февраля 1951 г.), М.—Л., 1951.
- Семенова-Тян-Шанская А. М. и А. А. Горшкова. *Saragana frutex* Koch. (дереза) как засоритель степных пастбищ. Ботан. журн., т. 36, 5, М.—Л., 1951.
- Севянинова-Корчагина М. В. К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ, сер. географ. наук, т. 104, в. 5, Л., 1949.
- Смелов С. П. Вегетативное возобновление луговых злаков. Ботан. журн., т. XXII, 1937.
- Соболев С. С. Развитие эрозионных процессов на территории Европейской части СССР и борьба с ними. Т. 1. М.—Л., 1948.
- Соколов Н. Нижнетретичные отложения Южной России. Тр. Геол. ком., т. IX, 2, 1893.
- Сукачев В. Н. К вопросу о «кротовинах». Почвоведение, 4, 1902.
- Талиев В. И. Контакт леса и степи в Валковском уезде Харьковской губ. Тр. Общ. испыт. природы при Харьков. унив., т. 36, Харьков, 1901.
- Талиев В. И. Растительность меловых обнажений Южной России. Тр. Общ. испыт. природы при Харьков. унив., т. 1, в. 39, 1904; т. II, в. 40, Харьков, 1905.
- Талиев В. И. К сведениям о растительности Старобельского уезда Харьковской губ. Изв. СПб. Ботан. сада, т. VII, в. 5—6, СПб., 1907.
- Талиев В. И. Основы ботаники в эволюционном изложении. Курс ботаники для сельскохозяйств. и других вузов. 6-е изд., М.—Л., 1931.
- Танфильев В. Г. О влиянии выпаса на степные злаки. Сов. ботан., 3, 1939.
- Танфильев Г. И. Пределы лесов на юге России. Тр. экспед., снаряж. Лесн. деп. под руководств. проф. Докучаева, Научн. отд., т. II, Геобот. и фенолог. исслед. и наблюд., в. 1, СПб., 1894.
- Танфильев Г. И. Ботанико-географические исследования в степной полосе. Тр. экспед., снаряж. Лесн. деп. под руководств. проф. Докучаева. Научн. отд., т. II, Ботанико-географич. исслед., в. 2, СПб., 1898.
- Токунова А. Л. К морфологии, биологии и экологии *Festuca varia* Haenke. Ботан. журн., т. XXXII, 3, 1938.
- Формозов А. Н. Млекопитающие Северной Монголии по сборам экспедиции

- 1926 г. Мат. Комисс. по иссл. Монгольск. и Тайну-Гувинск. Народн. Респ. и Бурят-Монгольской АССР, в. 3, Л., 1929.
- Ф о р м о з о в А. Н. и А. Г. В о р о н о в. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение (Биотические отношения грызунов и растительности). Уч. зап. МГУ, в. 20, Зоология, 1939.
- Ф о р м о з о в А. Н. и И. Б. К и р и с (Просвирнина). Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосах. III. Влияние общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) и некоторых других грызунов на растительность Кизлярского района Дагестанской АССР. Уч. зап. МГУ, XIII, 1937.
- Ш а л ы т М. С. Влияние пастбы овец на состояние растительности на степи госзаповедника б. Аскания Нова. Бюлл. зоотехн. и племен. станции в госзаповеднике б. Аскания Нова, 2, М., 1927.
- Ш а л ы т М. С. Растительность степей Аскания Нова. Тр. Крымск. пед. инст. им. Фрунзе, т. 7, Симферополь, 1938.
- Ш а л ы т М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Тр. Ботан. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III, геоботаника, в. 6, М.—Л., 1950.
- Ш е н н и к о в А. П. Волжские луга Средне-Волжской обл. по материалам геоботанических исследований в 1914—1921 гг. в бывшей Симбирской губ. Л., 1930.
- Ш е н н и к о в А. П. К постановке фитоценологических наблюдений в заповедниках. Гл. управл. по заповедникам. Научно-метод. зап., в. 12, 1949.
- Ш е н н и к о в А. П. Экология растений. М.—Л., 1950.
- Ш е н н и к о в А. П. и Р. П. Б о л о г о в с к а я. Введение в геоботаническое обоснование организации пастбищ на Севере. Тр. Вологодск. обл. сел.-хоз. оп. станции, в. 1, 1927.
- Ш и р я е в Г. И. Материалы для флоры южной части Старобельского и восточной части Кулянского уездов Харьковской губ. Тр. Общ. исп. природы при Харьковск. ун-в., т. 38, в. 1, 1904.
- Я к о в л е в Ф. С. Динамика фитоценозов и эрозия почв. Изв. Всес. Геогр. общ., т. 72, в. 1, М.—Л., 1940.
- Linkola K. und A. Tiirikka. Über Wurzelsysteme und Wurzelverbreitung der Wiesenpflanzen auf verschiedenen Wiesenstandorten. Ann. Bot. Soc., Zool.-botan. Fennic. Vanamo VI, 6, 1936.
- Raunkiaer Ch. Plant life forms. Oxford Clarendon press, 1937.
- Du Rietz E. Life-forms of terrestrial flowering plants. I. Acta Phytogeografica Suecica, III, I, 1931.