

УДК 581.522.4.056

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ ЛУГОВО-СТЕПНОЙ И ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА БЕРЕГАХ В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ ОКИ

© 2016 г. Н.Н. Зеленская¹, Б.К. Сон¹, С.С. Быховец², М.Н. Брынских³, А.С. Керженцев¹

¹Институт фундаментальных проблем биологии РАН

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН

³Некоммерческое партнерство “Биосферные резерваты Евразии”

e-mail: zelen_1@rambler.ru, vson06@rambler.ru, s_bykhovets@rambler.ru,
mbrynskikh@gmail.com, kerzhent@rambler.ru

Поступила в редакцию 16.12.2014 г.

Получены данные о суточном, сезонном и годовом ходе температуры воздуха и почвы в различных типах растительности на левом и правом берегах р. Оки. Установлено, что контрастность гидро-термических условий в месте произрастания лугово-степной растительности резко отличается от условий, характерных для окружающих лесных ландшафтов. Температурный фон урочища Доли в Приокско-Террасном заповеднике больше соответствуют условиям, характерным для степных регионов. Поэтому степные ассоциации нашли здесь комфортные условия и успешно развиваются.

Ключевые слова: луговые степи, зональная растительность, лесостепь, “окская флора”, условия среды, ход температур.

Введение. Соотношение леса и степи – один из актуальных вопросов ботанической географии. Дискуссия о чередовании участков древесной и травянистой растительности, начавшаяся на стыке XIX–XX вв. [3, 7, 20, 24, 31, 32, 35], продолжается и сегодня как среди географов [11, 15, 22, 23, 27], так и среди ботаников [1, 2, 8, 19, 28, 34]. До настоящего времени ботанико-географический статус и границы лесостепной зоны остаются дискуссионными, а сама она считается одной из самых сложных растительных систем [2]. Современное ботанико-географическое районирование РФ и Европы рассматривает лесостепь, так же как и полупустыню, в качестве буферной зоны (или экотонной территории) между степью и лесом, с одной стороны, степью и пустыней – с другой [37]. Большинство ботаников определяет луговые степи (*Steppa subpratensis*) как характерную растительность северной части степной области, где они, чередуясь с небольшими лесами, создают лесостепной ландшафт [19]. Ботаническая классификация луговых степей основана на их приуроченности к плакорам. Считается, что выровненные участки рельефа отражают наиболее характерные условия для распространения зональной растительности [3]. Тогда как леса в зоне степей зани-

мают нехарактерные участки – овраги и поймы рек (колки) или правые высокие берега рек (нагорные дубравы). Основные причины обособления зоны степей связывают, как правило, с засушливостью степного климата.

Географы большей частью рассматривают степь, лес и лесостепь как отдельные ландшафтные зоны, или биомы (в толковании Реймерса, 1990) [26]. Так, по мнению Мордковича, лесостепь – это самостоятельный биом, типоморфным биогеоценозом (БГЦ) которого служат луга, в том числе и луговые степи. Подобная классификация основана на функциональной организации зональных биогеоценозов, когда критериями биома считаются структура, запасы и распределение биомассы; механизм и ритм биологического круговорота; жизненные формы биоты. Специфика биома лесостепи определяется в этом случае его географическим положением, создающим оптимальный баланс (около 1) между тепло- и влагообеспеченностью и испаряемостью [23].

В последние годы появилась концепция “бореального экотона” – большой полосы от Прибалтики до Предбайкалья, имеющей характеристики поясного ранга, но с локальными проявлениями

мозаичной структуры, зависящими от конкретных ландшафтов [15].

В череде ботанических и географических аргументов важное место могут занять детальные экологические исследования рефугиумов растительности, обитающих в черте чужеродных зон [29]. Лугово-степную растительность на берегах р. Оки, в первую очередь – урочище Доли в Приокско-Террасном биосферном заповеднике (ПТБЗ), считали то реликтом последнего ледникового периода [20], то продолжением лесостепной флоры Тульской области [1, 21], или же видели причину в заносе семян степных растений с талыми водами на берега реки [31]; и даже в заносе семян с фуражом при продвижении монгольских конных отрядов из степных районов на север [16]. Сравнительная экологическая характеристика мест обитания этого северного фрагмента луговых степей и фоновых типов растительности в пределах ботанико-географической зоны лесов может способствовать как разрешению собственно феномена “окской флоры”, так и пополнению базы функциональных характеристик биомов леса, лесостепи и степи.

Приокско-Террасный биосферный заповедник расположен в 100 км к югу от Москвы, на левом берегу р. Оки, в среднем ее течении. Река приобретает здесь широтную направленность и образует естественную границу, разделяющую две лесные подзоны – хвойно-широколиственных лесов на левом берегу (по Курнаеву, южная полоса подзоны смешанных лесов, по Исаченко – широколиственно-еловые леса подтаежные и южного зонального типа) и широколиственных лесов на правом ее берегу (подзона теневых широколиственных лесов). Непрерывная полоса лесостепи начинается еще в 100–150 км южнее [11, 18].

Вопрос о причинах локального нарушения закона природной зональности – откуда появились и за счет чего стабильно сохраняются степные сообщества в лесной зоне – не потерял своей актуальности до сегодняшнего дня. В научной литературе феномен закрепился под названием “окская флора”, поскольку степные виды, сконцентрированные по берегам Оки, впервые были описаны как отдельные “чужеродные” элементы московской флоры. Впоследствии было показано, что степные растения ПТБЗ представляют собой не разрозненные виды, а вполне сформированные лугово-степные сообщества, близкие зональным луговым степям в Курской области [4]; а похожие “степные островки” отмечены в ряде сопредельных с Московской областях – Рязанской, Тульской, Калужской, Тамбовской, Нижегородской [6, 29].

Начатые Институтом почвоведения в 1970-е годы прошлого века детальные эколого-ландшафтные исследования лугово-степной растительности [4, 5] на территории ПТБЗ, были прерваны в постперестроечный период и продолжились только в последние годы [10]. Установлено, что к числу факторов, поддерживающих существование лугово-степных сообществ, можно отнести сильную дренированность песчаных гряд, подстилаемых известняками; низкую влажность песчаных почв, которая поддерживается за счет атмосферных осадков; сравнительно большую мощность (25 см) гумусового горизонта почвы [4].

Цель данных исследований – сравнение температурных условий произрастания лугово-степных сообществ в урочище Доли (ПТБЗ) с таковыми в местах произрастания других типов растительности на левом и правом берегах р. Оки.

Объекты и методы. Географическое положение Приокско-Террасного биосферного заповедника определяется координатами: 54°51'–54°55' с.ш. и 37°33'–37°42' в.д. [9]. Границы заповедника образуют почти правильный квадрат со сторонами чуть больше 7 км. В радиусе 100 км заповедник удален от крупных промышленных центров (Москва, Рязань, Тула, Калуга) и находится на пересечении естественной растительности южных отрогов Смоленско-Московской возвышенности, северной оконечности Среднерусской возвышенности и западной части Мещерской низины. Ландшафт заповедника представляет собой комплекс четырех надпойменных террас левого берега р. Оки, обращенных на юг и переходящих в северной части ПТБЗ в водораздельную территорию. Общий перепад высот составляет от 182 м над у. м. в северной части ПТБЗ до 120 м на нижней террасе. Пойма Оки не входит в зону заповедного ядра, но вдоль границ заповедника попадает в ранг буферной зоны биосферного резервата; высота берега у уреза воды составляет 106 м над у. м.

Пограничное местоположение и сложный рельеф заповедника способствуют богатству обитающих здесь растительных группировок. Типы растительности в заповеднике довольно отчетливо согласуются с изменениями типов рельефа [17]. На плакоре произрастает типичная для этих мест растительность смешанных хвойно-широколиственных лесов (местами встречаются чистые хвойные, из сосны и ели, или широколиственные, из дуба и липы, участки), однако именно эта часть ПТБЗ наиболее пострадала от пожаров и вырубок. На верхних и средних террасах произрастают сложные сосняки с примесью лиственных пород. Самые старые малонарушенные леса на морене

представлены сложными сосняками 100-летнего возраста [14]. По местам вырубок на средних террасах сконцентрированы участки вторичных лесов, лугов и полей. Степная же растительность ПТБЗ приурочена к самой нижней, надпойменной, террасе р. Оки.

Фрагмент широколиственного леса на водоразделе представлен липняками, с участием дуба и вяза (*Ulmus laevis*) на выходах известковых пород. В травостое широко представлены типичные неморальные виды: *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Galeobdolon luteum*. Участие в травостое луговых видов отражает наличие рубок в недалеком прошлом [12]. Точка исследований ("Полигон СКФМ", координаты 54°54' с.ш. и 37°33' в.д.) заложена на полигоне Станции комплексного фоновой мониторинга ПТБЗ – в буферной зоне заповедника, примыкающей к 4 кварталу.

Старые участки смешанного хвойно-широколиственного леса ("36 квартал", координаты 54°51' с.ш. и 37°37' в.д.) представлены древостоем из сосны (*Pinus sylvestris*) с участием лиственных пород – липы (*Tilia cordata*) и дуба (*Quercus robur*). В травостое равномерно представлены как бореальные (*Calamagrostis arundinaceae*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*), так и неморальные (*Carex pilosa*, *Convallaria majalis*) виды. Здесь же действует постоянный метеопост СКФМ.

Травяные сообщества средних террас представлены точкой "Родниковая поляна" – на границе 24 и 29 кварталов, на левом берегу р. Поники (координаты 54°52' с.ш. и 37°36' в.д.). Здесь доминируют корневищные злаки *Dactylis glomerata*, *Calamagrostis epigeios*; реже встречаются и степные дерновинные злаки (*Phleum pleioides*, *Helictotrichon pubescens*). Разнотравье имеет некоторые общие элементы с лугово-степными участками, расположенными на нижних террасах.

Для сосновых лесов нижних террас характерно наличие в травостое южного борового злака *Koeleria grandis*. В этих остепненных борах в подлеске доминируют степные кустарники – *Genista tinctoria* и *Chamaecytisus ruthenicus*, в травостое часто попадают степные виды (*Pulsatilla patens*, *Veronica incana*, *Geranium sanguineum*). Точка "Сосняк келериевый" (квартал 34а, координаты 54°51' с.ш. и 37°36' в.д.) расположена поблизости от урочища Доли.

Само урочище Доли занимает надпойменную террасу Оки (точка "Доли"; квартал 34а; координаты 54°51' с.ш. и 37°36' в.д.). Видовой состав растительных сообществ Долов типичен для луговых степей – доминируют плотнодерновинные злаки: ковыль (*Stipa pennata*) и типчак (*Festuca valesiaca*),

значительно участие бобовых (*Trifolium montanum*, *T. alpestre*, *Medicago falcata*) и степного разнотравья (*Filipendula vulgaris*, *Galium verum*, *Fragaria viridis*, *Myosotis suaveolens*, *Phlomis tuberosa*, *Potentilla arenaria*).

На правом берегу р. Оки в окрестностях г. Пушино на полигоне Любожиха (точка "Пушино"; координаты 54°49' с.ш. и 37°37' в.д.; высота 190 м над у. м.) преобладает растительность широколиственных дубово-кленово-липовых лесов и участков материковых лугов (что считается характерным для лесостепи после сведения дубрав). Доминантами материкового луга являются корневищные и рыхлодерновинные злаки (*Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Dactylis glomerata*), в составе разнотравья добавляются опушечные, луговые и степные виды. На выходах известняка материковые луга насыщаются остепненными элементами и характеризуются преобладанием уже степных злаков (*Helictotrichon pubescens*, *Festuca valesiaca*). Среди разнотравья много степных и лугово-степных видов, характерных также для лугово-степных сообществ ПТБЗ (*Filipendula vulgaris*, *Myosotis suaveolens*, *Galium verum*, *Phlomis tuberosa*). С 2004 г. здесь работает автоматическая метеостанция лаборатории функциональной экологии ИФПБ РАН.

Ранее было высказано предположение, что развитию степных видов на территории Долов способствует сочетание легких водопроницаемых пород, сложного дюнного рельефа и южной ориентации террас, создающих специфический ксеротермальный микроклимат [4, 17]. В 1981 г. было проведено разовое температурное профилирование через центр урочища Доли в направлении с севера на юг, на трансекте протяженностью 500 м. Измерения, проведенные в полдень 30 июля 1981 г. (жаркий сезон), показали, что температура почвы на глубине 10 см изменялась от 23 до 33°. При этом днища Долов и нижние части склонов песчаных дюн имели более низкие температуры в сравнении с вершинами дюн и песчаных валов, которые прогревались максимально. Разовые измерения суммарной радиации на периферии и в центре Долов обнаружили двойное превышение притока радиации в центре Долов по сравнению с периферией на пойме Оки [4].

Современные исследования, проведенные с помощью автоматических датчиков температуры Gemini Data Loggers (Tinytag Talk), позволили сравнить непрерывный ход температуры во всех перечисленных выше типах растительности на левом и правом берегах Оки (в ПТБЗ и в окрестностях Пушино) за довольно значительный про-

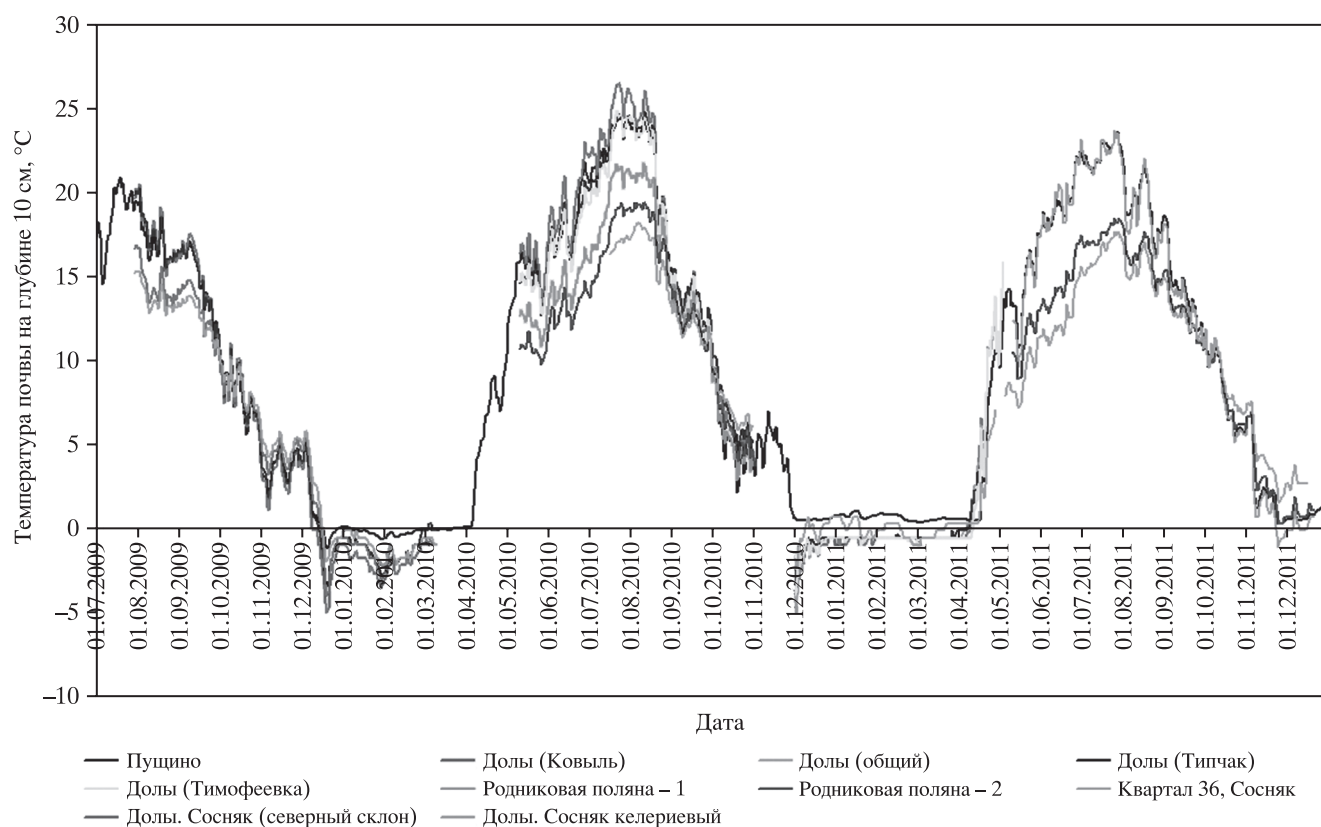


Рис. 1. Общий спектр температурных колебаний почвы на глубине 10 см в различных экосистемах заповедника (левобережье Оки) в сравнении с метеостанцией в Пущино (правобережье Оки).

межуток времени – 3 года. На протяжении всего цикла исследований и в течение каждого календарного года измерения проводились в привязке к московскому поясному (декретному, или “зимнему”) времени. В связи с ограниченностью датчиков постоянными на протяжении исследований оставались точки в лугово-степных сообществах (“Доли, общий”), в хвойно-широколиственном лесу (“36 квартал”) и на материковом лугу (“Пущино”).

Ряды наблюдений сопоставляли с длительными рядами наблюдений, полученными СКФМ заповедника, оснащенных метеорологическими ртутными термометрами ТМ-4-1 и ТМ-3-2.

Результаты. Трехлетний цикл исследований охватывает три вегетационных сезона (2009, 2010, 2011 гг.) и один полный календарный год (2010). В сравнении с многолетними данными СКФМ заповедника (40 лет наблюдений) и метеостанции Серпухова (100 лет наблюдений) вегетационные сезоны ранжированы как жаркий (2010), умеренный (средний из трех сезонов 2011) и холодный (2009).

Получены сравнительные данные о ходе температуры воздуха (суточной с интервалом в 3 часа,

среднесуточной, среднемесячной, среднегодовой) и температуры почвы на глубине 10 см (с такими же интервалами) в пяти типах растительности на левом берегу р. Оки (ПТБЗ) и одном типе растительности на правом берегу (Пущино). Сравнивались температурные условия в месте произрастания лугово-степной растительности с условиями в местах произрастания других типов растительности на обоих берегах Оки, а также – в разных степных ассоциациях Долов между собой.

Среднесуточные показатели температуры воздуха, полученные в разных точках (с помощью как автоматических датчиков температуры, так и метеорологических термометров ТМ-4-1, размещенных на высоте 2 м в метеобудках), оказались практически идентичными. Фиксация же температуры воздуха через каждые три часа показала, что в течение суток наблюдаются существенные отличия в ходе температуры воздуха в Долах в сравнении с температурой воздуха в других точках (таблица).

Непрерывные ряды хода температуры почвы (на глубине 10 см) получены для левого и правого берегов Оки впервые. Общий спектр колебаний температуры в различных типах растительности представлен на рис. 1.

Таблица. Фиксация температуры воздуха через каждые 3 часа, в °С (фрагмент)

Точка измерений	Фиксация температуры (°С) по часам и датам							
	0 час	3 час	6 час	9 час	12 час	15 час	18 час	21 час
19. 01. 2010								
Серпухов	-23.4	-26.2	-26.4	-25.8	-22.3	-15.6	-20.2	-22.6
Доли	-29.4	-31.5	-31.5	-29.4	-24.9	-19.6	-24.9	-28.4
36 квартал	-26.6	-28.4	-29.4	-28.4	-26.6	-21.7	-22.5	-25.7
Пушино	-22.2	-23.1	-24.6	-24.7	-21.3	-17.9	-21.2	-22.1
20.03. 2010								
Серпухов	2.2	1.9	2.0	2.3	3.6	6.3	6.1	5.4
Доли	1.5	-0.1	-0.1	1.5	3.9	6.5	5.4	3.9
36 квартал	-0.1	-0.1	-0.1	0.7	2.3	2.7	2.7	1.5
Пушино	2.0	1.2	1.6	2.6	4.7	7.9	6.4	4.2
01.05.2010								
Серпухов	9.4	8.0	9.4	15.0	20.6	23.0	21.0	17.8
Доли	7.7	6.9	8.4	14.9	22.0	—	22.3	15.3
36 квартал	8.4	7.3	6.5	13.5	20.9	23.0	20.9	16.3
Пушино	9.0	9.3	9.7	15.3	22.2	24.3	20.6	16.5
19.07.2010								
Серпухов	24.2	23.6	21.2	24.6	29.0	29.8	31.3	26.9
Доли	23.0	19.1	20.6	24.5	29.2	32.2	31.4	25.5
36 квартал	24.1	21.3	20.2	—	28.8	32.2	31.1	26.6
Пушино	21.3	19.8	20.1	26.2	31.2	33.5	32.8	23.5
18.08.2010								
Серпухов	20.8	18.4	16.6	25.0	33.3	33.8	29.8	24.2
Доли	20.6	17.7	16.0	25.5	33.7	35.3	30.3	21.6
36 квартал	21.6	19.5	17.0	22.7	33.0	34.9	30.7	23.4
Пушино	20.4	20.0	19.5	27.7	34.1	34.9	30.9	23.3
19.08. 2010								
Серпухов	22.2	20.4	18.5	18.8	22.4	21.7	22.4	21.7
Доли	20.9	19.5	18.1	19.8	23.4	23.0	20.9	17.4
36 квартал	21.6	20.2	18.8	20.2	24.1	21.3	20.2	17.0
Пушино	20.7	19.6	17.2	19.7	23.6	23.7	21.1	17.3
16.09.2010								
Серпухов	16.3	16.6	14.8	15.6	19.4	20.4	19.6	17.4
Доли	16.3	16.7	14.5	16.0	20.6	21.3	19.5	19.1
36 квартал	14.2	14.4	14.2	14.5	19.5	20.4	18.8	16.3
Пушино	15.7	15.1	13.5	16.9	20.9	22.0	19.0	18.4
01.10.2010								
Серпухов	3.2	2.2	2.4	5.4	7.8	9.2	8.0	5.4
Доли	-0.1	-2.7	-1.4	3.1	7.7	8.4	7.7	3.1
36 квартал	1.9	-0.6	-0.1	2.7	7.7	8.0	7.3	4.6
Пушино	1.8	1.0	0.8	5.3	8.5	8.9	7.2	4.0
01.12.2010								
Серпухов	-18.4	-19.5	-20.4	-23.0	-19.6	-18.8	-23.8	-24.0
Доли	-20.3	-21.7	-24.1	-24.9	-19.6	-18.9	-22.5	-24.9
36 квартал	-18.9	-20.3	-22.5	-23.3	-20.3	-19.6	-21.7	-22.5
Пушино	-18.8	-20.4	-21.5	-22.3	-20.5	-19.4	-20.9	-21.9

Обсуждение результатов. Среднесуточные температуры воздуха в разных точках ПТБЗ существенно не различались. При этом в месте произрастания лугово-степной растительности на первой террасе (точка “Долы”) среднесуточная температура воздуха зачастую на 0.3–0.5° превышала таковую в месте произрастания широколиственного леса на водоразделе (точка “Полигон СКФМ”), отставая от температуры в месте произрастания смешанного леса на второй террасе (точка “36 квартал”). Такое отставание можно объяснить так называемым эффектом “понижений и полей”, когда холодный ночной воздух застаивается в понижениях, что приводит к уменьшению средней температуры за сутки.

В целом на всех исследуемых площадках суточные температурные различия были значительнее в весенние и летние месяцы (т.е. в течение вегетационного сезона), чем в зимние месяцы. В осенний же период среднесуточные показатели температуры (как почвы, так и воздуха) на разных степных участках и по заповеднику в целом были наиболее близки.

Вместе с тем измерение хода температуры воздуха с интервалом в 3 часа выявило существенные отличия в Долах по сравнению с таковым в других точках (в смешанном лесу, в Пушино, а также на метеостанции Серпухов). Оказалось, что в ночные часы с 0 до 3 часов (иногда до 6 часов утра) температура воздуха в Долах бывает ниже, чем в смешанном лесу, в Серпухове или в Пушино. С 9 до 12 часов идет выравнивание температуры; с 12 до 18, а в разгар лета и до 21 часа – температура в Долах бывает выше, чем в других точках. С 18 до 21 часа снова наблюдается постепенное выравнивание температур, а ночью – новое отставание температуры в Долах. Отличия наблюдались на протяжении всего вегетационного сезона с амплитудой 0.5–1.7°, в отдельные дни – 3°. Максимальная амплитуда отличий фиксируется к 15 часам. Во второй половине лета разница температур в утренние часы уменьшалась – Долы медленнее остывают и быстрее прогреваются. Поздней осенью температура воздуха в Долах превышала температуру в лесу только к 15–18 часам, зато в предутренние часы в Долах раньше отмечены первые заморозки (еще 01.10.2010, тогда как в Серпухове только 04.10.2010). Весной температура воздуха в Долах была более контрастной: в ночные часы воздух быстрее остывал, а днем быстрее прогревался, так что амплитуда изменений за день была значительнее, чем в лесу. Так 31 марта 2010 г. температура воздуха в Долах изменялась за сутки от –1.8 °С до +10.2 °С, тогда как в смешанном лесу (“36 квартал”) амплитуда составила от –1.8 °С до +7.3 °С.

Причем в 0 часов температура воздуха в Долах равнялась –1 °С, а в 36 квартале +0.7 °С; в предутренние часы температуры сравнивались, достигнув значений –1.8 °С; а с 12 до 21 часа температура воздуха в Долах уже существенно превышала температуру воздуха в смешанном лесу (с амплитудой от 1.6 до 3.4°).

Наиболее информативными оказались данные о температуре почвы на глубине 10 см. Этот физиологически важный для растений корнеобитаемый слой почвы отвечает за интенсивность поглощения элементов минерального питания (ЭМП) и, следовательно, за интенсивность процессов в растениях. Амплитуда температурных отличий почвы была выше, чем таковых в воздухе. Такая закономерность характерна для всех исследуемых участков. При этом отличия в точках, характеризующих различные типы растительности, по амплитуде значительно превышали различия в точках, характеризующих различные ассоциации в пределах одного типа растительности (ксеро-, ксеромезо- и мезосерия Долов). Если отличия между разными ассоциациями не превышали в среднем 1.5°, то отличия между разными типами растительности достигали 5° и выше.

Анализ температурных кривых на левом и правом берегах р. Оки показал, что температура почвы (здесь и далее – на глубине 10 см) в зимние месяцы в окрестностях г. Пушино была стабильнее, чем в заповеднике. Например, большую часть зимы (с середины декабря 2009 г. до начала апреля 2010 г.) температура почвы в Пушино держалась на уровне ± 0 °С, лишь кратковременно переходя через минусовые значения (–1 °С). В ПТБЗ температура почвы в этот период колебалась в пределах от 0 до –5 °С. При этом наибольшие колебания отмечены в Долах – на ксерофитном степном участке южной экспозиции (точка “Долы, Ковыль”) и на склоне северной экспозиции, примыкающем к Ковыльному Долу.

В течение летних месяцев (и вегетационного сезона в целом) температурные условия в местах произрастания лугово-степных фитоценозов и в окрестностях Пушино были наиболее близки. Такая закономерность отмечена в “жарком” (2010), “умеренном” (2011) и “холодном” (2009) сезонах. Например, с 25 по 31 августа 2009 г. (холодный сезон) в ассоциации *Festuca valesiaca* – разнотравье (“Типчак”) и в точке “Пушино” среднесуточная температура почвы держалась на уровне +16–17 °С, а в сосняке, примыкающем к Долам, на уровне +13–14 °С. В жаркий сезон 2010 г. среднесуточная температура почвы в середине лета (13 июля) в Пушино составила +22.6 °С, в ксеромезофильной ассоциации Долов

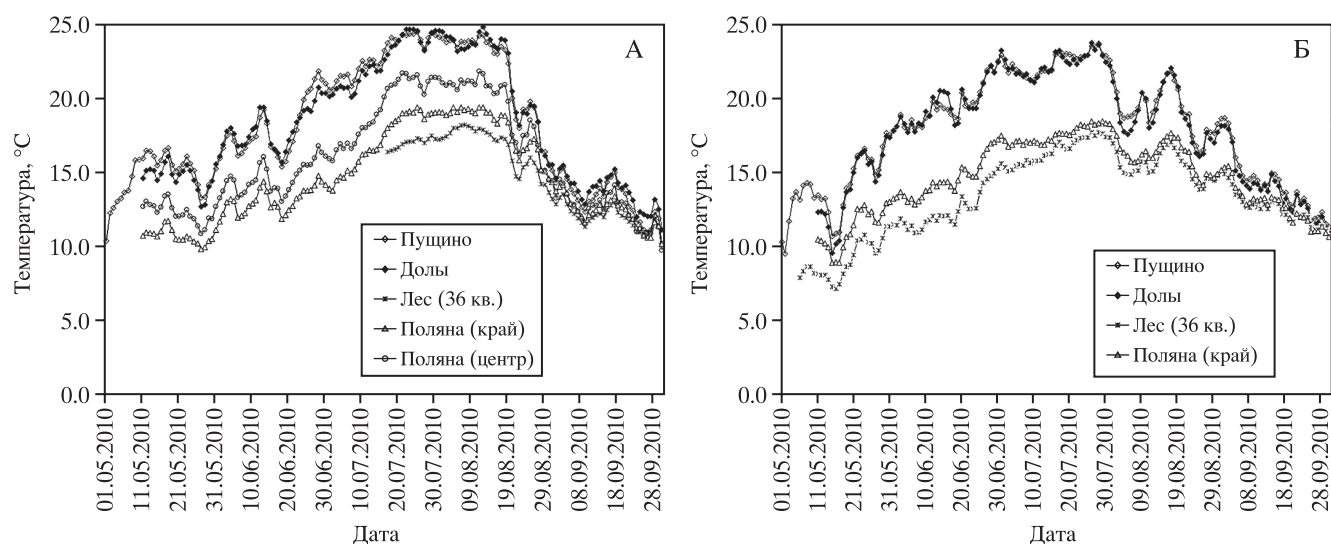


Рис. 2. Ход температуры почвы (на глубине 10 см) в различных экосистемах Приокско-Террасного заповедника и окрестностей Пущино в вегетационные сезоны 2010 (А) и 2011 (Б) гг.

Festuca valesiaca – разнотравье – $+22.2^{\circ}\text{C}$, тогда как в луговых сообществах заповедника (в центре и на краю Родниковой поляны) – только $+18.4$ и $+16.5^{\circ}\text{C}$. Две другие степные ассоциации характеризовались температурами приблизительно на 1° выше (ксерофильная) или ниже (мезофильная), чем в ксеромезофильной ассоциации.

Сравнение температуры почвы под древесной и травянистой растительностью на обоих берегах Оки показало, что отличия температурных условий под растительностью разных жизненных форм (под лесом и степью) особенно наглядно проявились в весенние и летние месяцы (рис. 2). В период вегетации среднесуточная температура почвы под лугово-степными сообществами в Долах существенно превышала температуру почвы под смешанным лесом (“36 квартал”). Причем эта тенденция проявлялась во всех степных ассоциациях, но с разной амплитудой отличий. Например, в последней декаде июля наиболее жаркого 2010 г. температура почвы на глубине 10 см в ксерофитном сообществе (“Ковыль”) достигала $+25$ – 26°C , а в смешанном лесу – только $+16$ – 17°C (на 9° ниже). В ксеромезо- и мезофитной ассоциациях разница была на 1.5 и 3° , соответственно, меньше, чем в ксерофитной. В июле умеренного 2011 г. во всех степных ассоциациях Долов, а также на правом берегу близ Пущино температура почвы держалась на уровне $+21$ – 22.5°C , а в смешанном лесу – менее $+16^{\circ}\text{C}$. В августе холодного 2009 г. температура почвы в сообществах Долов держалась на уровне $+18$ – 19°C , а в лесу – на уровне $+13$ – 14°C .

Отметим, что сравнение лугово-степных ассоциаций и келериевого бора также выявило превы-

шение температуры под степью, с амплитудой в 4 – 5° . Однако мы не располагаем прямыми сравнениями (в течение одного вегетационного сезона), чтобы однозначно судить о том, насколько различны температуры хвойно-широколиственного леса и келериевого бора.

Сравнение температурных условий в местах произрастания лугово-степной растительности и в местах произрастания луговых полей ПТБЗ показало, что в течение вегетационного сезона разница в ходе температуры почвы на глубине 10 см под степными сообществами (“Долы”) и под луговой растительностью (“Родниковая поляна”) составляет в среднем 3 – 5° . При этом температура почвы под луговой растительностью приблизительно на столько же превышает температуру под смешанным лесом (“36 квартал”), также произрастающим на средней террасе. Условия в центре и на краю Родниковой поляны различались. Температурная кривая центра поляны (открытое пространство) на протяжении всего сезона вегетации занимает промежуточное положение между условиями хвойно-широколиственного леса (“36 квартал”) и условиями края самой Родниковой поляны (расположенной ближе к опушке леса и роднику). Вероятно, это объясняется близостью залегания грунтовых вод – почва там холоднее, чем под лесом. Сравнивая характер температурных кривых в Долах, в смешанном лесу и на Родниковой поляне, можно заключить, что температурные условия в местах произрастания луговой растительности ПТБЗ занимают промежуточное положение между условиями мест произрастания степных и лесных ассоциаций заповедника (рис. 2).

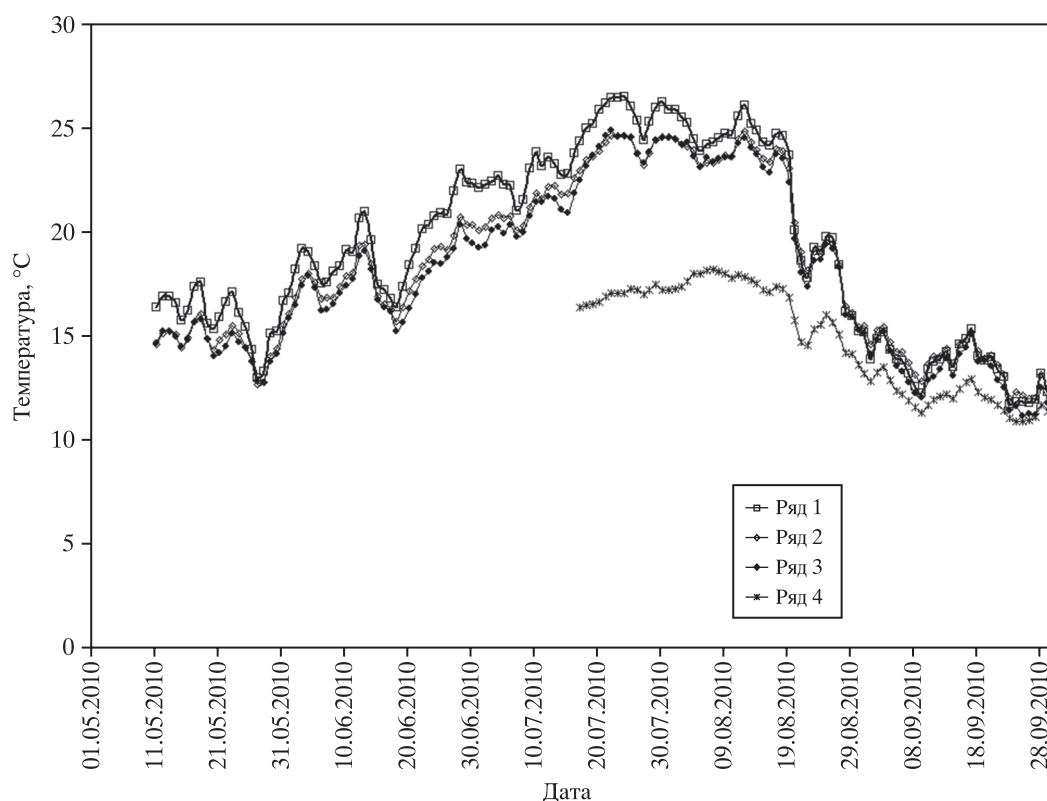


Рис. 3. Сравнение температуры почвы (на глубине 10 см) в различных ассоциациях Долов и в фоновом лесу: ряд 1 – ксерофитная ассоциация *Stipa pennata* – разнотравье, ряд 2 – ксеромезофитная ассоциация *Festuca valesiaca* – разнотравье, ряд 3 – мезофитная ассоциация *Phleum phleoides* – разнотравье, ряд 4 – хвойно-широколиственный лес.

Сравнение условий произрастания различных степных ассоциаций между собой показало, что расположение стационаров по градиенту температуры совпадает с расположением вдоль градиента влажности (мезофитный, ксеромезофитный и ксерофитный). На протяжении всех вегетационных сезонов прогреваемость почвы увеличивается от мезофитного сообщества к ксерофитному. Разница между стационарами составляет 1–2°. Так ассоциация *Phleum phleoides* – разнотравье (точка “Тимофеевка”), которая в большей степени подвержена паводкам, характеризуется более мезофитным (в отдельные годы – гигромезофитным) составом входящих в нее видов растений (марьянник гребенчатый, лисохвост луговой, тимофеевка степная) в сравнении с двумя другими ассоциациями. Легкий западный уклон и задержка здесь талых вод весной гарантируют более влажные условия произрастания на данном стационаре. Анализ хода температуры показывает, что эти условия являются не только более влажными, но и чуть более холодными, чем на двух других стационарах (рис. 3). Среднесуточная температура почвы здесь на 0.5–1.5° ниже, чем на ксеромезофитном стационаре (“Типчак”), и на 1.5–3° ниже, чем на

ксерофитном стационаре (“Ковыль”). Наибольшая амплитуда отличий (в 1.5–3.6°) фиксируется между мезофитным и ксерофитным сообществом, в период с 9 до 15 часов.

Ассоциация *Festuca valesiaca* – разнотравье (точка “Типчак”) приурочена к выровненному участку, что способствует его средней увлажненности, а также разрастанию здесь ксеромезофильных видов растений, таких как типчак, земляника зеленая, клевер горный. Отмечено, что на протяжении большего времени исследований показатели температуры почвы здесь были на 0.5–1.5° выше, чем на стационаре “Тимофеевка”, и на 1–2° ниже, чем на стационаре “Ковыль”. То есть мезофитный стационар занимает промежуточное положение как по влажности (косвенные данные – по видам и рельефу), так и по температурным условиям почвы.

Ассоциация *Stipa pennata* – разнотравье (“Ковыль”) приурочена к самым сухим (возвышение и южная экспозиция) и ожидаемо теплым местам обитания. Здесь сосредоточены наиболее ксерофильные виды (ковыль, лапчатка песчаная, гвоздика Борбаша). Наблюдения показывают, что тем-

пература почвы здесь всегда выше, чем на других стационарах (на 1–2°, чем в точке “Типчак”, и на 2–3°, чем в точке “Тимофеевка”).

На протяжении всего сезона вегетации температурные отличия между стационарами наиболее заметны весной, в самом начале вегетации. К середине фенологического лета температурный фон почвы выравнивается. В жаркие и засушливые сезоны температурные показатели сближаются вплоть до полной идентичности. В экстремально жарком и засушливом 2010 г. летние температуры мезофитного и ксеромезофитного стационаров были наиболее близки. Как показали дополнительные геоботанические наблюдения этого и предыдущих лет наблюдений, в подобные жаркие сухие сезоны происходит не только выпадение сопутствующих влаголюбивых видов, но и временная смена доминанта – на месте тимоевки разрастается типчак. Зимой же степень промерзания почвы проявляет обратную тенденцию – под ксеромезо- и мезофитными сообществами температура чуть выше и немного стабильнее, чем под ксерофитными.

В целом температурные условия в месте произрастания лугово-степных ассоциаций левобережья Оки (“Долы”) оказались гораздо ближе условиям произрастания материковых лугов правобережья Оки (“Пушино”), чем условиям остепненных лугов и полей ПТБЗ (“Родниковая поляна”).

Заключение. Проведенные исследования показали, что в целом при выровненном ходе среднесуточной температуры воздуха в местах произрастания различных типов растительности на обоих берегах Оки наблюдаются существенные отличия в суточном ходе температур воздуха и – особенно – почвы. Наибольшая амплитуда отличий зафиксирована в 10-сантиметровом корнеобитаемом слое почвы. Весь год максимальные отличия в ходе температур (как воздуха, так и почвы) фиксируются весной и летом, т.е. в период активного вегетационного сезона, наименьшие – в осенний период. В течение суток максимальные отличия фиксируются в 15 часов.

Все исследованные типы растительности можно расположить вдоль градиента температуры (от менее до более ксеротермных) в следующем порядке: *лес хвойно-широколиственный на второй террасе (ПТБЗ) – лес остепненный на нижней террасе (келериевый бор ПТБЗ) – поляны и луга на второй террасе (ПТБЗ) – материковый луг правобережья (окрестности Пушино) – лугово-степные сообщества Долов на нижней террасе ПТБЗ (мезо-, ксеромезо-, ксеросерия Долов).*

Места произрастания древесной и травянистой растительности даже в пределах одной климати-

ческой подзоны отличаются по температурному фону. Температура воздуха в лесу проявляет меньшие колебания как в течение суток, так и в течение года.

Для лугово-степных фитоценозов левобережья Оки характерна большая контрастность температур (максимальные дневные и минимальные ночные температуры в течение суток, выхолаживание приземного слоя воздуха осенью в ночные часы, приводящее к более ранним заморозкам). В течение вегетационного периода амплитуда отличий хода температуры почвы под лугово-степной растительностью и хвойно-широколиственным лесом достигает 5–9°, тогда как между разными типами травянистых сообществ ПТБЗ – вдвое меньше.

В целом температурный фон развития лугово-степной растительности имеет существенные отличия от такового в других травяных сообществах ПТБЗ (луга, поляны) и больше соответствует температурным условиям правого берега Оки, где произрастает растительность материкового луга в зоне широколиственных лесов. Ход температур в месте произрастания ксеромезофитной ассоциации (“Типчак”) практически совпадает с таковым в ксеромезофитном сообществе в Пушино (“Пушино”), а разница температур под наиболее ксерофитным сообществом Долов (“Ковыль”) и материковым лугом (“Пушино”) не превышает 1–2°.

Ксеротермальная ниша на повышениях микро-рельефа и склонах южной экспозиции в урочище Долы (точка “Ковыль”) проявляется сильнее, чем в местах обитания остепненных лугов и полей в ПТБЗ или в окрестностях Пушино. Поэтому на левобережье р. Оки в урочище Долы условия более благоприятны для развития типично степной растительности (более ксерофильной и теплолюбивой).

Контрастность гидротермических условий в Долах резко отличается от условий, характерных для окружающих лесных ландшафтов. Они гораздо больше соответствуют условиям, характерным для степных регионов. Поэтому степные ассоциации “окской флоры” нашли здесь комфортные условия и успешно развиваются.

Говоря о возможных сочетаниях видов в растительных сообществах заповедника, уместно вспомнить утверждение Л.Г. Раменского, что эти сочетания определяются двумя правилами: а) правилом экологической индивидуальности (каждый вид имеет только ему присущую экологическую нишу) и б) правилом непрерывности растительного покрова (вид может распространяться сколь угодно далеко, если находит свою экологическую нишу) [25].

Проведенные исследования позволяют утверждать, что сохранению степных растений в лесной зоне способствует тепловая ловушка. Почва надежнее фиксирует эти различия, чем воздух. Семена могут попасть сюда любыми путями, но задерживаются, потому что находят свою экологическую нишу.

Рекомендуем продолжить исследование различий в местах обитания степных сообществ и лесной растительности на территории ПТБЗ, дополнив синхронными измерениями гидротермических условий (т.е. измерением хода температуры и влажности почвы одновременно) на протяжении как вегетационного, так и осенне-зимнего периодов. Особенно важны изменения хода температуры и влажности почвы на глубине 10 см на лугово-степных стационарах и на постоянных площадках СКФМ.

Благодарность. Авторы благодарят сотрудников Станции комплексного фоновых мониторинга Приокско-Террасного биосферного заповедника В.А. Аблееву, Н.В. Лирскую и Л.П. Кравцову за содействие в полевых исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алехин В.В.* Степная растительность рек Скниги и Беспуты // Ботанический журнал. 1944. Т. 29. № 5. С. 151–160.
2. *Бобровская Н.И.* О ботанико-географическом статусе луговых степей // Степи Северной Евразии. (Steppes of Northern Eurasia IV) // Матер. IV Международ. симп. Оренбург: ИПК “Газпромпечатъ”; ООО “Оренбургпромсервис”, 2006. С. 117–119.
3. *Высоцкий Г.Н.* Степи Европейской России // Полная энциклопедия русского сельского хозяйства и соприкасающихся с ним наук. Т. IX. СПб. 1905. С. 397–443.
4. *Данилов В.И., Керженцев А.С., Клеваник С.Н.* Геоботанические и почвенные исследования урочища “До́лы” // Почвенно-биогеоценотические исследования центра Русской равнины. Пушкино: ОНТИ НЦБИ, 1981. С. 4–37.
5. *Данилов В.И., Кулигин С.Д., Фадеев Н.Н.* Сезонные ритмы природы Приокско-Террасного биосферного заповедника // Экологический мониторинг Приокско-Террасного биосферного заповедника. Пушкино. 1983. С. 8–36.
6. *Данилов В.И.* О реликтовой флоре и редких степных фитоценозах в лесостепи и лесной зоне Среднерусской возвышенности // Аридные экосистемы. 1998. Т. 4. № 8. С. 47–57.
7. *Докучаев В.В.* Наши степи прежде и теперь. СПб., 1892. 128 с.; М., 1953. 84 с.
8. *Дохман Г.И.* Лесостепь европейской части СССР. К познанию закономерностей природы лесостепи. М.: Наука, 1968. 271 с.
9. *Заблоцкая Л.В.* Организация экологического мониторинга в Приокско-Террасном биосферном заповеднике // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран / Сб. науч. трудов. Пушкино. 1982. С. 291–305.
10. *Зеленская Н.Н., Керженцев А.С., Аблеева В.А., Терешонок Н.А.* Динамика продуктивности луговых степей на северо-западном пределе их ареала (бассейна Оки) // Изв. РАН. Сер. геогр. 2012. № 5. С. 38–45.
11. *Исаченко Т.И.* Восточно-европейские широколиственные леса // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 166–177.
12. *Каляев А.И.* Фенологические наблюдения над древесными, кустарниковыми, травянистыми растениями и шляпочными грибами // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника. М.: Лесная промышленность, 1971. Вып. 5. С. 3–29.
13. *Кауфман Н.Н.* Московская флора или описание высших растений и ботанико-географический обзор Московской области. 2-е изд. М.: Тип. Елизаветы Гербек, 1889. 791 с.
14. *Ковда В.А., Керженцев А.С., Блистанов А.С., Заблоцкая Л.В.* Приокско-Террасный биосферный заповедник // Природа. 1981. № 1. С. 74–84.
15. *Коломыц Э.Г.* Бореальный экотон и географическая зональность. М.: Наука, 2005. 389 с.
16. *Костенчук Н.А., Тюрюканов А.Н.* Происхождение окской флоры и биогеоценология // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 3. С. 123–134.
17. *Красовский Л.И.* Материалы по экологии окской флоры // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника. Вып. 4. М. 1961. С. 5–81.
18. *Курнаев С.Ф.* Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного центра. М.: Наука, 1982. 120 с.
19. *Лавренко Е.М.* Европейские луговые степи и остепненные луга // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 220–231.
20. *Литвинов Д.И.* О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России // Тр. Ботан. музея Импер. Акад. Наук. Вып. 1. СПб. 1902. С. 76–109.
21. *Мильков Ф.Н.* К вопросу о ландшафтной ассиметрии Среднерусской возвышенности // Вест. МГУ. Сер. 5. География. 1963. № 4. С. 67–69.
22. *Мильков Ф.Н.* Природные зоны СССР. Изд. 2-е, доп. и перераб. М.: Мысль, 1977. 296 с.
23. *Мордкович В.Г.* О статусе лесостепи в системе биомов // Степи Северной Евразии. (Steppes of

- Northern Eurasia IV) // Матер. IV Междунар. симп. Оренбург: ИПК "Газпромпечатъ"; ООО "Оренбургпромсервис", 2006. С. 490–492.
24. Пачоский И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Вып. 2: Степи. Херсон. 1917. 336 с.
 25. Раменский Л.Г. Избранные работы (Проблемы и методы изучения растительного покрова) Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. 334 с.
 26. Реймерс Н.Ф. Природопользование. М.: Мысль, 1990. 636 с.
 27. Серебрянная Т.А. Взаимоотношения леса и степи на Среднерусской возвышенности в голоцене (по палеоботаническим и радиоуглеродным данным) // История биогеоценозов России в голоцене. 1976. С. 159–166.
 28. Скворцов А.К. О степной флоре и растительности на северо-восточной окраине Среднерусской возвышенности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 50. Вып. 6. С. 37–47.
 29. Скворцов А.К. О распространении элементов окской флоры в южных районах Московской области и в соседних районах Тульской и Калужской областей // Растительность и почвы Нечерноземного Центра европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1969. С. 76–97.
 30. Смирнов П.А. Флора ПТЗ // Тр. ПТЗ. 1958. Вып. 2. 246 с.
 31. Талиев В.И. К вопросу о реликтовой растительности ледникового периода // Тр. О-ва испытателей природы при Харьковском университете. 1897. Т. 31. С. 127–242.
 32. Танфильев Г.И. О флоре берегов Оки в Московской области // VIII съезд русских естествоиспытателей и врачей 1890. СПб. Отд. 5. Ботаника. 11 с.
 33. Танфильев Г.И. Доисторические степи Европейской России // Землеведение. 1896. Т. 3. С. 72–92.
 34. Тихомиров В.Н. К флоре юго-восточной части Московской Мещеры // Растительность и почвы Нечерноземного Центра европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1969. С. 152–165.
 35. Флеров А.Ф. Окская флора. Ч. 1–2. СПб. 1907. С. 152–287.
 36. Чибилёв А.А. Степи Северной Евразии (эколого-географический очерк и библиография). Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 192 с.
 37. Der natürlichen Vegetation Europas. M. 1:2000000. Erläuterungs Text. Zusammengestellt und die Bearbeitet von U. Bohn, G. Gollub., Ch. Hettver, Z. Neuhusva, H. Schlutter, H. Weber (comp.). Bonn. 2003. 655 p.

Temperature Conditions of Development of Meadow-Steppe and Forest Vegetation on Banks in the Middle Course of the Oka River

N.N. Zelenskaya¹, B.K. Son¹, S.S. Bykhovets², M.N. Brynskikh³, and A.S. Kerzhentsev¹

¹*Institute of Basic Biological Problems, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russia*

²*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russia*

³*Nonprofit Partnership "Biosphere Reserves of Eurasia," Moscow oblast, Russia*

e-mail: zelen_1@rambler.ru, vson06@rambler.ru, s_bykhovets@rambler.ru, mbrynskikh@gmail.com, kerzhent@rambler.ru

The synchronous data on daily, seasonal and annual course of air and soil temperature for various types of vegetation on left and right banks of the Oka River (on its middle course) are collected for the first time. It is shown, that contrast range of hydrothermal conditions in a place of growth of meadow-steppe vegetation sharply differs from characteristic conditions of the surrounding forest landscapes. It is found that the temperature background of Doly tract in Prioksko-Terrasny Reserve is more similar to steppe conditions, which is why the steppe associations have found comfortable conditions here and are developed successfully.

Keywords: meadow steppes, zonal vegetation, forest-steppe zone, "Oka-florae", environmental conditions, the course of temperature.

doi:10.15356/0373-2444-2016-4-79-89