ИЗВЕСТИЯ РАН. СЕРИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ, 2020, № 1, с. 56–68

ПРИРОДНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ДИНАМИКА ГЕОСИСТЕМ

УДК 581.522.4.056

Памяти проф. А.С. Керженцева

ГИДРОТЕРМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БИОТОПОВ СТЕПНОЙ И ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2020 г. Н. Н. Зеленская[a], *, М. П. Волокитин[a], В. А. Аблеева[b]

[a] *Институт фундаментальных проблем биологии РАН – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пущино, Московская обл., Россия*

[b] *Станция фонового мониторинга "Приокско-Террасный заповедник", Данки, Серпуховский район, Московская обл., Россия*

**e-mail: zelen_1@rambler.ru*

Поступила в редакцию 09.06.2018 г.
После доработки 13.03.2019 г.
Принята к публикации 03.10.2019 г.

Существование степных фитоценозов в лесной зоне (участки "окской флоры" в Приокско-Террасном заповеднике, ПТБЗ) представляет собой ботанико-географический феномен. Для понимания механизмов формирования таких биогеографических аномалий важны сравнительные исследования местообитаний степных сообществ и фоновой лесной растительности. В данной статье впервые на оригинальном экспериментальном материале проведена оценка гидротермического режима обитания степных сообществ, его отличия от биотопов соседствующих луговых и лесных экосистем, в пределах лесной зоны. Показано, что биотоп степной растительности (урочище Долы ПТБЗ) имеет выраженные отличия от биотопов другой растительности заповедника. Летом биотоп степняков по сухости уступает сухому бору, а в остальное время остается самим сухим и теплым биотопом заповедника. Влажностный режим лугово-степных ассоциаций и соседствующего с ними келериевого бора в период вегетации определяется только атмосферными осадками, в отличие от биотопов других типов растительности, где заметно влияние верховодки. Самое значительное влияние верховодки отмечено на средних террасах р. Оки (Родниковая поляна). Степи формируются в условиях "температурной ловушки" и недостатка увлажнения в критические периоды весны и начала осени. Увеличение летних температур и продолжительности летнего периода в Южном Подмосковье, а также повторные засухи во второй половине лета и начале осени способствуют сохранению и расширению площади степняков в Южном Подмосковье.

Ключевые слова: луговые степи, "окская флора", соотношение степи и леса, гидротермические условия среды, сравнение биотопов, Приокско-Террасный заповедник

DOI: 10.31857/S2587556620010185

ВВЕДЕНИЕ

Приокско-Террасный биосферный заповедник (ПТБЗ) расположен в 100 км южнее Москвы и в 40 км от границ Новой Москвы на левом берегу р. Ока. Для региона характерен лесной тип растительности, с преобладанием хвойно-широколиственных лесов [1, 22]. Однако центральным объектом охраны заповедника являются уникальные степные сообщества, существующие здесь автономно, в оторванности от основного ареала зональных степей. Это участки так называемой "окской флоры", феномен существования которой связывают то с влиянием р. Ока, берущей начало значительно южнее [12, 25], то с реликтовостью флоры межледниковья [6, 23]. Исследования показали, что в ПТБЗ произрастают не отдельные степные виды, а вполне сложившиеся фитоценозы, идентичные современным луговым степям, но обогащенные отдельными элементами межледниковой эпохи [4, 6].

Современные луговые степи (*Steppa subpratensis*) – это характерная растительность северной части степной области, где, чередуясь с небольшими лесами, они формируют лесостепной ландшафт [14]. Непрерывная полоса лесостепи начинается в 100–150 км южнее заповедника, в Тульской области, и достигает характерных признаков в 400–600 км от ПТБЗ в Курской области [11, 13].

Преграду для продвижения южной растительности в районе заповедника создает р. Ока, меняя здесь направленность своего течения с меридионального на широтное и разделяя лесную зону на две подзоны – широколиственных лесов на правом и хвойно-широколиственных лесов на левом берегу. Таким образом, ареал степной растительности в ПТБЗ изолирован и оторван от основного ареала распространения степей.

Для объяснения этого феномена были рекомендованы сравнительные эколого-географические исследования в различных биотопах заповедника [21]. Они были начаты лабораторией экологического мониторинга Института почвоведения АН СССР в 70-е годы XX в. [4, 5] и продолжены только в 2000-е годы, уже с использованием современного оборудования. Под руководством проф. А.С. Керженцева был получен сравнительный материал о непрерывном ходе годовых и суточных температур в различных биотопах заповедника на основе автоматических регистраторов температуры *Gemini Data Loggers* [9]. Измерения показали четкие отличия температурного фона степных сообществ от условий фоновой растительности заповедника (как лесной, так и луговой).

Цель исследований – оценить влажностный и гидротермический режимы местообитаний степных сообществ ПТБЗ и сравнить их с таковыми лесов и лугов.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Пограничное положение (рис. 1) и сложный рельеф заповедника способствуют богатству и неоднородности его почвенного и растительного покрова. По 100-км радиусу вокруг заповедника проходит пересечение границ растительности западной части Мещерской низины, южной части Смоленско-Московской и северной части Среднерусской возвышенностей [2, 7]. Наряду с небольшими участками зональных лесов (хвойно-широколиственных), около 35% территории представлено вторичными березняками и осинниками, чему способствовала интенсивная вырубка коренных лесов в прошлом [1, 22]. Наиболее пострадала от рубок, пожаров и распашки северная часть заповедника, где старые леса зонального типа не сохранились. Хвойно-широколиственные леса, превышающие 120-летний возраст, сохранились на террасах в средней части заповедника, где теперь перемежаются вторичными мелколиственными лесами, лугами и полянами. Южная часть заповедника представлена обращенной на юг надпойменной террасой р. Ока. Здесь произрастают сухие боры (лишайниковые и зеленомошные, с участием южного злака *Koelleria grandis*) и фрагмент луговой степи в широких междюнных понижениях – так называемых “долах”.

Климатические условия Южного Подмосковья характеризуются выраженным периодом засухи в начале фенологической весны (первая декада мая), что характерно и для заповедника [5]. Ранжирование вегетационных сезонов по гидротермическим показателям за 45 лет наблюдений Станции фонового мониторинга ПТБЗ позволило зафиксировать здесь условия как вдвое превышающие среднее значение увлажнения для лесной зоны умеренных широт, так и характерные для зоны сухих степей. Среднее количество осадков начала весны (вторая и третья декады апреля) составляет всего 9 мм за декаду (минимальное – 3–4 мм, максимальное – 19–21 мм). В период от начала вегетации до созревания степных злаков (конец июня) суммарные осадки составляют от 60.1 до 254 мм, при среднемноголетней норме в 152.7 мм. За полный вегетационный период (апрель–октябрь) сумма осадков колеблется от 230 до 561 мм, при среднемноголетних значениях в 410 мм. Средняя сумма эффективных температур за период вегетации составляет 1640°C (в последнее 10-летие часто превышает 1800–1900°C).

Период исследований (2016–2017 гг.) по основным климатическим показателям метеорологи классифицируют как “нормальный”. В 2016 г. сумма осадков за вегетационный сезон составила 116%, сумма эффективных температур – 114% от среднемноголетней нормы. В 2017 г. годовые осадки составили 97%, за период вегетации – 83%; а эффективные температуры – 92% от нормы [15, 16]. Несколько сместился период засухи – с середины фенологической весны на лето. Оба года отличались очень влажной весной, а засушливые периоды наблюдались в июне и в конце лета. В 2016 г. весенние осадки составили около двух норм, а осадки двух последних декад июня – только 70%. В 2017 г. календарная весна была вдвое длиннее обычного, фенологическая весна запоздала на неделю; весенние осадки были ливневого типа (в первых декадах мая выпало 120 и 144%, а конец мая и начало июня отличались засушливостью – 48 и 57% от нормы соответственно).

Осенний период в Южном Подмосковье характеризуется, как правило, достаточным уровнем осадков. В последние два десятилетия (1998–2017 гг.) амплитуда колебаний между сухими и влажными сезонами увеличилась; возросло и число сезонов с повторной засухой – каждый второй-третий сезоны отмечены засухой второй половины лета. При удлинении календарного лета (вегетационный сезон увеличился на 10 дней), количество атмосферных выпадений в обычно еще теплом сентябре существенно сократилось (в 2014 г. до 44%, в 2015 – 24%, в 2016 – 74%, в 2017 – 21% от месячной нормы).

В нашем случае влажная весна и засушливые периоды лета позволили выявить максимальные

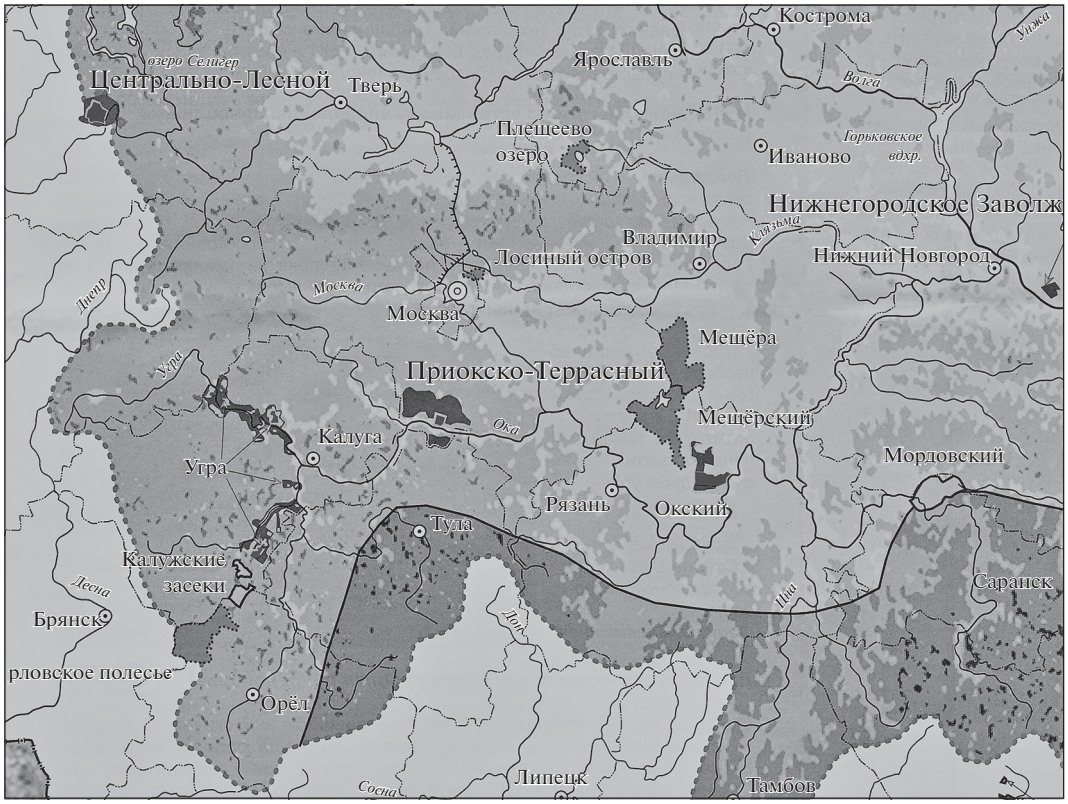

Рис. 1. Положение Приокско-Террасного заповедника на карте биосферных резерватов бассейна р. Волга (по [2]).

отличия гидрологического режима в исследуемых биотопах. В сезоны 2016–2017 гг. (с корректировкой отдельных декад в 2018 г.) зафиксирован полный диапазон влагоемкости горизонтов каждого типа почв и различия в увлажнении исследуемых биотопов ПТБЗ в каждый из сезонов вегетации (как в сухие, так и влажные периоды) на глубинах от 0 до 100 см.

В отличие от зональных луговых степей, приуроченных к плакорным участкам с типичными черноземами, степные фитоценозы ПТБЗ локализуются на песчаных почвах прогреваемых южных склонов. Самыми подробными геоморфологическими и почвенными исследованиями на территории заповедника до настоящего времени остаются работы [17, 26, 27]. Их результатом явилось составление почвенной карты и карты почвообразующих пород. Показано, что почвы заповедника сформированы на мощной толще флювиогляциальных отложений, подстилаемых известняками и глинами каменноугольного возраста. Коренными породами территории заповедника являются доломитизированные и чистые известняки каширского и подольского горизонтов московского яруса среднего карбона [19]. Наиболее близко к поверхности (75–125 см) известняки залегают в бассейне рр. Таденка и Пониковка, а в северной части заповедника они выходят на дневную поверхность [26]. В связи с этим, на территории заповедника широко распространены карстовые явления, особенно в северной и центральной части. Наличие карстовых воронок сказывается на формировании растительных сообществ, в большей степени – на распространении древесной растительности (к карстовым депрессиям обычно приурочены широколиственные породы, такие как дуб и липа). Большую же часть известняков перекрывает глинизированная валунная днепровская морена.

В южной части заповедника почвообразовательный процесс протекает на аллювиально-флювиогляциальных образованиях, представленных желтыми и светло-желтыми песками различной степени зернистости и окатанности. Для песчаных почв характерна повышенная водопроницаемость, хорошая аэрация, быстрая минерализация органического вещества, малая теплоемкость, низкая поглотительная способность. Большая часть влаги в песчаных почвах доступна для растений, а расход влаги на эвапотранспирацию меньше, чем потери на суглинистых почвах. Для нижних южных террас Оки характерно наличие дюнного рельефа, перемежающегося понижениями.

Преобладающим типом являются дерново-подзолистые почвы. Они преимущественно формируются на мощных песчаных водно-леднико-

вых отложениях. В зависимости от степени проявления подзолистого процесса, В.М. Фридланд [26] выделяет здесь следующие группы почв: боровые пески (скрытоподзолистые почвы), дерново-слабоподзолистые почвы и дерново-среднеподзолистые почвы. По классификации почв России 2004 г. почвы боровых песков отнесены к дерново-подбурым (ПБд)–(AY–BF–C), а дерново-подзолистые к дерново-элювоземам (Элд)–(AY–EL–D; C) [24]. Кроме вышеназванных почв, на территории заповедника выделены: дерново-карбонатные, дерново-глеевые, подзолисто-болотные, болотные и аллювиальные почвы. По гранулометрическому составу почвы заповедника характеризуются как легкие. Песчаные отложения, расчлененность территории обуславливают хорошую естественную дренированность почв.

Существенное влияние на степную экосистему урочища Долы оказывают талые и паводковые воды. Когда уровень вод р. Ока фиксируется на реперных точках выше 12 м, паводок может на довольно длительный промежуток времени затапливать степные участки и выводить экосистему из равновесного состояния. Такие паводки зафиксированы в районе заповедника дважды – в 1908 (12.6 м) и 1970 гг. (12.0 м). Подобные разливы реки действуют на степные сообщества деструктивно и сопровождаются выпадением основных злаковых доминантов (даже в наиболее отдаленном от русла Оки Ковыльном доле), вплоть до сукцессии с заменой их рудеральными видами [18]. Паводки, достигающие 9-метровой отметки, сливаясь с талыми лесными водами, затапливают нижерасположенные долы (Луковый, Протопопов, Чемерицевый) на непродолжительное время; а достигающие 10 и 11 м могут затапливать пограничную ассоциацию (*Phleum phleoides* – разнотравье) в Ковыльном доле. Такое кратковременное воздействие паводка вызывает перегруппировку, но не выпадение злаковых доминантов. Последние паводки, кратковременно затронувшие пограничную ассоциацию, зафиксированы в 1994 и 1999 гг. Анализ химического состава речных вод показал, что они имеют гидрокарбонатно-кальциевый состав, что может расцениваться как один из факторов поддержания оптимального уровня реакции почвенной среды для степной растительности.

Исследования почв на влажность проведены в различные периоды вегетации 2016 и 2017 гг., с корректировкой отдельных периодов в 2018 г. Методика отбора почвенных образцов для определения влажности – синхронный отбор буром Розанова, с глубин от 0 до 100 см, шаг отбора – 10 см. Определение влаги в образцах проводили термостатно-весовым методом [2]. Получены спектры увлажнения почвенного профиля пяти биотопов (рис. 2) заповедника:

1. **“Сосняк сложный”** – хвойно-широколиственный лес на морене (36 квартал). Старые, более 120 лет, участки соснового леса с участием лиственных пород. Древостой из *Pinus sylvestris* с участием *Quercus robur*, единично – *Betula pendula*. В травостое равномерно присутствуют как бореальные (*Calamagrostis arundinaceae, Majanthemum bifolium, Trientalis europaea*), так и неморальные (*Carex pilosa, Convallaria majalis*) виды.

2. **“Родниковая поляна”** – злаково-разнотравные сообщества, луга средних террас (на границе 24 и 29 кварталов, на левом берегу р. Пониковка). Доминируют корневищные злаки (*Dactylis glomerata, Calamagrostis epigeios*); встречаются некоторые степные элементы (*Filipendula vulgaris, Galium verum, Iris sibirica*), общие с таковыми в степных сообществах нижних террас. В окружении выделяют “... смешанные леса на морене и известняках”, представленные в современном покрове вторичными мелколиственными лесами и небольшими участками ельников с равным участием бореальных и неморальных растений [22]. Лесная растительность здесь близка зональному типу, но большей частью это – демутационная сукцессия после рубок и пожаров.

3. **“Ковыльный дол”** занимает верхнюю часть надпойменной террасы р. Ока (квартал 34а). Степной характер растительности здесь наиболее выражен; представлен ассоциациями *Stipa pennata* – разнотравье, *Festuca valesiaca* – разнотравье, *Phleum phleoides* – разнотравье. Доминируют плотнодерновинные злаки ковыль перистый и типчак; участие корневищных злаков носит фрагментарный характер. Содоминантами выступают бобовые (*Trifolium montanum, T. alpestre, Medicago falcata*). Много степного разнотравья (*Filipendula vulgaris, Galium verum, Fragaria viridis, Myosotis suaveolens, Phlomis tuberosa, Potentilla arenaria*). Согласно исследованиям [4] в Ковыльном доле преобладают дерновые аллювиальные среднесуглинистые почвы.

4. **“Протопопов дол”** расположен в нижележащей части надпойменной террасы (квартал 34а). Участие злаков здесь менее выражено, чем в Ковыльном доле; чаще встречается рыхлокустовой мятлик узколистный (*Poa angustifolia)*. Доминирует степное разнотравье – *Fragaria viridis, Filipendula vulgaris, Galium verum*. Выделяются аллювиальные дерновые кислые среднесуглинистые и луговые кислые среднесуглинистые почвы [4].

5. **“Бор келериевый”** – сосновые леса на боровых песках (квартал 34а, недалеко от входа в степное урочище) с участием зеленых мхов и южного борового злака *Koeleria grandis*.

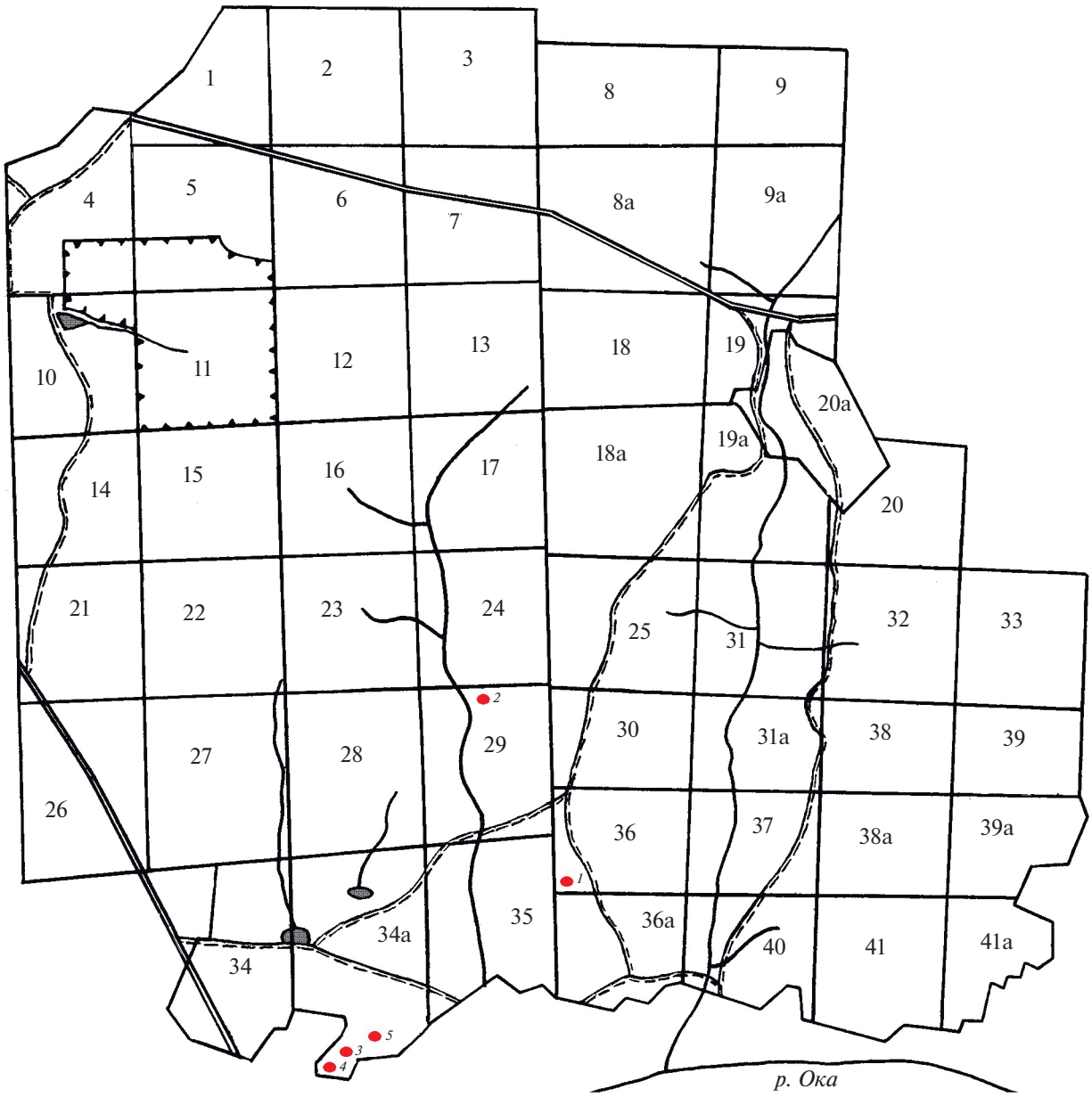

Рис. 2. Распределение точек отбора образцов на поквартальной схеме заповедника: *1* – сосняк сложный, *2* – Родниковая поляна, *3* – Ковыльный дол, *4* – Протопопов дол, *5* – бор келериевый.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для характеристики условий увлажнения почв в изучаемых биотопах станцией фонового мониторинга “Приокско-Террасный заповедник” Центрального управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды проведен анализ уровня залегания грунтовых вод на территории заповедника. Двенадцать скважин в разных частях заповедника фиксирует уровень залегания грунтовых вод на глубинах от 4.4 м в районе устья р. Таденка; до 6.5 м – в хвойно-широколиственном лесу (метеопост в 36 квартале) и максимальной глубины 7.5 м – возле степного урочища (квартал 34а).

В последние два десятилетия (1998–2017) происходит заметное снижение уровня грунтовых вод в южной части заповедника. Так, в 40-м квартале (южная граница заповедника) скважина № 3 остается сухой на протяжении почти всего года; появление воды связано там, как правило, со значительными атмосферными осадками. Значительное снижение (на 26 см) отмечено в одной из скважин сосняка, расположенного на песках, недалеко от урочища Долы (квартал 36, скважина № 4). При этом на водораздельной территории в северной

части заповедника (квартал 4, скважина № 97) уровень грунтовых вод остается постоянным в течение года, а на средних террасах меняется незначительно (на 3–5 см).

Вблизи Ковыльного дола средняя глубина залегания грунтовых вод составила 7.58 ± 0.03 м. С 1998 по 2005 гг. грунтовые воды фиксировались на отметке 7.5 м, незначительно меняясь в течение вегетационного сезона (7.55 м – в начале вегетации; 7.52 м – в разгар вегетации; 7.51 м – в период сенокошения). С 2006 по 2017 гг. уровень грунтовых вод несколько понизился (7.64 м – в начале вегетации; 7.64 м – в разгар вегетации; 7.63 м – в период сенокошения). Однако, при наличии мощного дренажа из песка и подстилающих пород, грунтовые воды с глубины более 7 м не могут оказать существенного влияния на доступность полезной влаги для растительности степного биома.

Травяная растительность луговых полян ПТБЗ, локализованных на глинистых моренных отложениях средних террас (квартал 29), напротив, испытывает заметное влияние грунтовых вод, главным образом, так называемой верховодки. При небольшой мощности песчаных отложений (менее 1 м), наличии подстилающих тяжелых моренных суглинков и глин, а также известковых пород, на Родниковой поляне создаются условия для образования верховодки. На этих участках отмечается оглеение дерново-слабоподзолистой почвы. Луговые фитоценозы способны использовать влагу, удерживаемую в почве за счет подпора глинистыми отложениями.

Нижние участки урочища Долы (Протопопов дол) также испытывают частичное влияние верховодки; кроме того – периодически подвергаются влиянию талых вод.

Лесные сообщества в южной части заповедника расположены на мощном песчаном панцире и испытывают, как и степные сообщества, значительное влияние дренажа из песка и подстилающих пород. На песчаных отложениях большей мощности, 2–4 м, в бору келериевом (квартал 34а) и в сосняке сложном (квартал 36) отмечаются неоглеенные дерново-слабоподзолистые почвы. Они характеризуются наличием хорошо разложившейся влагоемкой подстилки и темно-серым гумусово-элювиальным горизонтом.

По влажностному режиму почв в биотопах ПТБЗ наибольшие различия фиксируются в периоды максимальной влагообеспеченности (в слоях почвы от 30 до 50 см) и минимальной влагообеспеченности (в слоях от 10 до 30 см). Обращает на себя внимание, что при обильных весенних осадках исследуемого периода наименьшее количество весенней влаги зафиксировано не под степной растительностью, а в песчаной почве под боровой растительностью. Здесь содержание влаги в верхнем 10 см слое почвы составило 6.4%. Это сопоставимо с показателями влажности в верхнем слое степного биотопа только в засушливые периоды. В 20-см слое почвы влажность под бором также была самой низкой и не превышала 3.6%. В степных же сообществах Ковыльного дола влажность верхних слоев почвы (10 и 20 см) весной превосходила влажность боровых песков в 2–2.5 раза.

Травяные сообщества средних террас (Родниковая поляна) проявили существенные отличия своего биотопа от биотопа степных сообществ. Влажность почвы на Родниковой поляне существенно превышала влажность в Ковыльном доле именно с глубиной. В наиболее влажный период (весна 2016 г.) распределение влаги в горизонтах почвы на Родниковой поляне было следующим: верхний 10-см слой – 16.6% (что сопоставимо с условиями степных фитоценозов); средний 20-см слой – 11.6% (даже немного меньше, чем в степном биотопе); нижний 30-см слой – 20.0% (существенно выше, чем в степных фитоценозах, и выше, чем в верхних слоях своего биотопа). Это связано, прежде всего, с утяжелением гранулометрического состава нижнего горизонта. Не исключено и влияние животных (зафиксированы видимые нарушения почвенного покрова грызунами и копытными животными на Родниковой поляне). Отметим, что нарушение целостности почвенного покрова может влиять на абсолютные показатели влажности верхних слоев, но не меняет тенденцию удержания влаги глинистыми отложениями.

Сравнение фитоценозов двух степных долов (расположенного ниже по склону Протопопова и верхнего Ковыльного) показало, что среди степных биотопов наибольшее содержание почвенной влаги содержится в суглинистой почве Протопопова дола. В начале весны там зафиксированы следующие значения влажности почвы: 10 см – 34.6%, 20 см – 28.9%, 30 см – 18.9%. Поскольку дол расположен в более низкой части речной террасы, то он дольше задерживает влагу (как атмосферные выпадения, так и талые воды). В этой точке суглинок сменяется песком только с глубины 50 см; до этой глубины почва достаточно обводнена. Однако в начале лета, при подсыхании почвы, дерновины злаков Ковыльного дола лучше удерживают влагу верхнего слоя (10 см), чем разнотравье Протопопова дола (23.9 против 16.7%).

Сравнение трех степных фитоценозов Ковыльного дола показало, что в наиболее сухих условиях находится ассоциация с доминированием ковыля, занимающая небольшой склон южной экспозиции. Ненамного отличались условия на стационаре с доминированием типчака, занимающего выровненный участок. Наибольшие отличия наблюдаются в пограничной ассоциации с доминированием степной тимофеевки, располо-

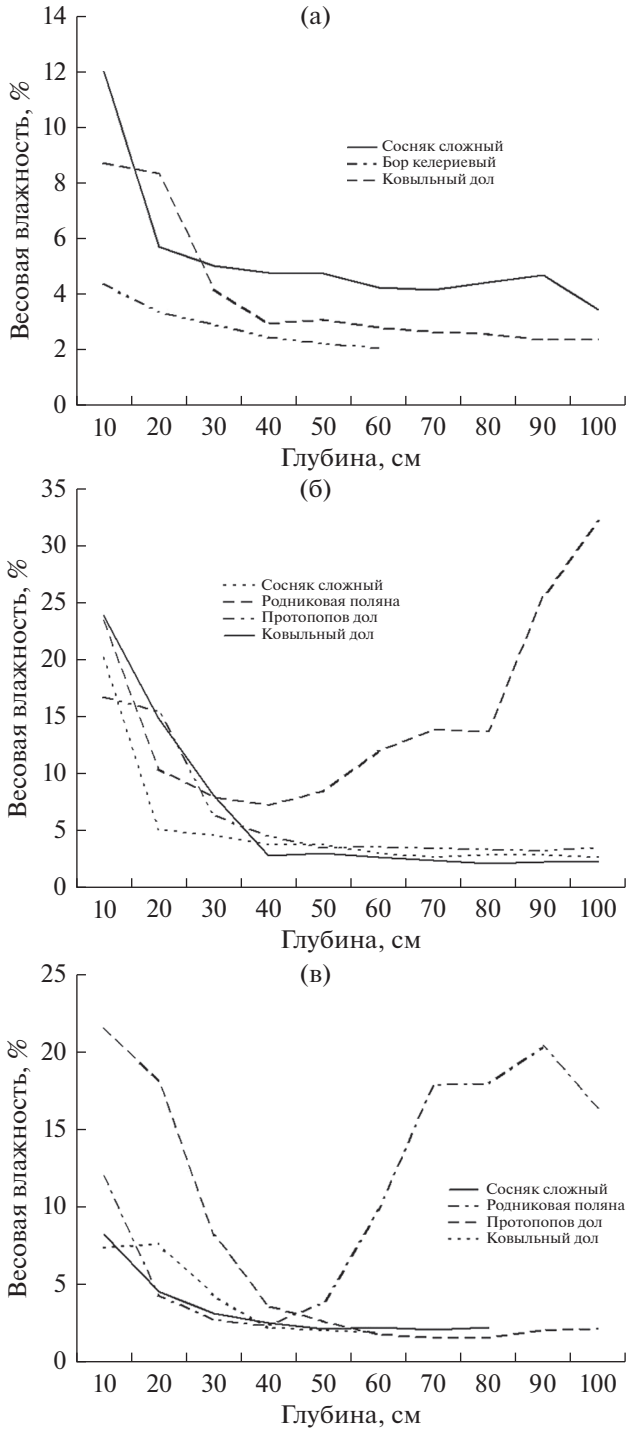

Рис. 3. Распределение влажности в горизонтах почвенного профиля в биотопах Приокско-Террасного заповедника при различных погодных условиях: а – норма; б – влажно-холодно; в – сухо-жарко. По оси абсцисс – горизонты почвенного профиля (шаг отбора – 10 см), по оси ординат – влажность почвы, в весовых процентах.

женной в понижении на границе Ковыльного и Лукового дола, особенно в начале вегетации. В условиях влажной весны 2016 г. в 10-см слое почвы влажность достигала на стационарах следующих значений: *Stipa pennata* – разнотравье – 16.2%, *Festuca valesiaca* – разнотравье – 17.3%, *Phleum phleoides* – разнотравье – 29.0%. В период начала лета, также влажного, но более холодного 2017 г. влажность верхнего слоя составила 23.9, 21.8, 32.0% соответственно. В аллювиальной дерновой почве фитоценозов с доминированием типчака и ковыля разница в содержании влаги корнеобитаемого слоя (10 см) была незначительной. Под тимофеевкой, в условиях богатой осадками весны, содержание влаги в верхнем слое было до 1.8 раз выше, чем под ковылем и типчаком. Интенсивному накоплению и сохранению почвенной влаги способствует то, что данный участок занимает более низкое положение в рельефе Долов относительно вышеуказанных ассоциаций. С глубиной идет постепенное выравнивание режима увлажнения почвы под всеми степными ассоциациями. В 20-см слое влажность под тимофеевкой и двумя более ксерофитными ассоциациями отличалась только на 25–30% (а под типчаком и ковылем нивелируется); после 30–40 см влажностный режим почвы на всех степных стационарах выравнивается, составляя в песчаных отложениях не более 4–5%.

В разгар фенологического лета отличия биотопов заповедника по увлажненности почвы заметны при недостатке атмосферных выпадений. При обильных осадках верхний слой почвы, содержащий подстилку, хорошо сохраняет влагу во всех сообществах. Однако на песках происходит быстрое иссушение верхних слоев. Когда летних атмосферных осадков выпадает мало, биотопы ПТБЗ существенно отличаются содержанием влаги именно в верхних горизонтах. На рис. 3 представлены изменения влажности почв при различных погодных условиях лета: “норма”, “влажно–холодно” и “сухо–жарко”. Четко выделяются условия Родниковой поляны – большей влажностью нижних горизонтов, как при обильных осадках, так и в сухие периоды. А в Протопоповом доле в разгар лета дольше сохраняется влага в верхних горизонтах почвы, даже в отсутствие осадков.

Осенью картина по влажности меняется. Самым влажным оказался верхний слой в келериевом бору – 60%. При осеннем понижении температуры воздуха, мощная моховая подстилка способствует накоплению влаги (сама подстилка содержит более 220% влаги). Но в песчаной почве влага быстро испаряется, и на глубине 30 см влажность почвы уже не превышает 3.7%. Почва под сосняком сложным (36 квартал), при том, что подстилка там также содержит мощный слой влаги (182.7%), довольно быстро иссушается уже с 20-см слоя (до 6.6%), но ниже уже не меняется. Среди травяных сообществ осенью самым сухим остается Ковыльный дол. В Протопоповом доле осенние тенденции увлажнения похожи на весенние. Там в 10-, 20- и 30-см слое накапливается в

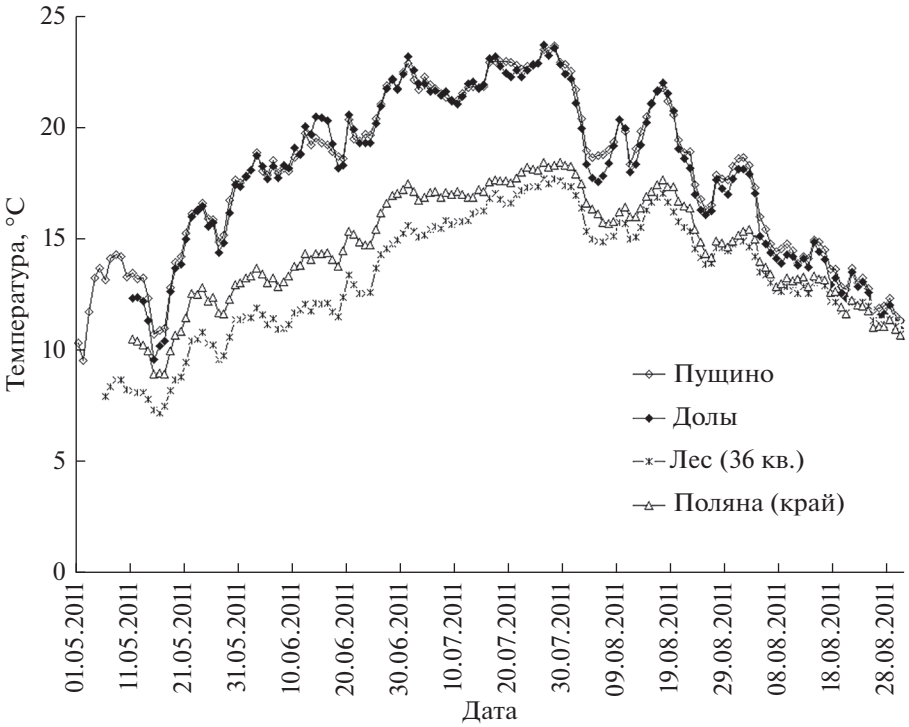

Рис. 4. Ход температуры почвы (на глубине 10 см) в различных биотопах Приокско-Террасного заповедника. Ряд 1 и ряд 2 – степные фитоценозы (Ковыльный дол и окрестности Пущино), ряд 3 – хвойно-широколиственный лес, ряд 4 – Родниковая поляна.

1.5–2 раза больше влаги, чем в Ковыльном доле, хотя содержание влаги в дернине было сходным (28.3% – влажность верхнего слоя с дерниной в Ковыльном доле; 32.3% – влажность верхнего слоя с дерниной в Протопоповом доле). Заметное иссушение в Протопоповом доле происходит после 50 см, тогда как в Ковыльном доле – уже с 30 см.

То, что период наибольшего различия гидротермических условий на степных стационарах – это весна, подтверждено нами ранее [6] прямыми измерениями температуры почвы (рис. 4). Трехлетние ряды непрерывных наблюдений, полученных автоматическими регистраторами температуры, сопоставлены с данными, полученными традиционными методами Станции фонового мониторинга заповедника (СФМ, более 40 лет наблюдений) и метеостанции Серпухов (100 лет наблюдений). Максимальная температурная разница фиксируется в 10-см корнеобитаемом слое почвы. Весной между степными и луговыми сообществами заповедника она составляет 5°C, а между степными и лесными сообществами – до 9°C. Минимальная разница фиксируется в жаркие сухие периоды лета (3 и 5°C соответственно).

Температурные отличия между степными фитоценозами в пределах Ковыльного дола на протяжении всей вегетации не превышают 1–1.5 град. (при максимальной разнице весной на пограничном стационаре до 3°C). Во второй половине фенологического лета температурные условия почвы под степными фитоценозами выравниваются, а фон увлажнения почвы проявляет сильную зависимость самого верхнего слоя от атмосферных выпадений и микрорельефа. В засушливые периоды лета гидротермические показатели стационаров достигают наибольшего сближения уже с середины лета; тогда гидротермические условия почвы на стационарах с доминированием ковыля и доминированием типчака сближаются вплоть до полной идентичности. Выравнивание гидротермических условий на трех степных стационарах в засушливые сезоны хорошо индицируется ксерофитизацией состава на пограничном стационаре с 2005 по 2011 гг., где место доминировавшей тимофеевки занял типчак [10].

Биотоп травяных сообществ Родниковой поляны существенно отличается от биотопа степи по влажности и температуре. Ход температурной кривой на Родниковой поляне отстает от такового под степью на 3–5 град., а влажность существенно превышает влажность степных биотопов в течение всей вегетации, в верхних и в глубоких слоях – до 2 раз.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Гидротермические условия почвы являются “прямодействующим” экологическим фактором

[20]. Вместе с тем, типы местоположений и гранулометрический состав почвообразующих и подстилающих пород оказывают существенное влияние на степень проявления климатогенных сукцессий растительных сообществ и скорость изменения занимаемой ими площади. Водоудерживающая способность песчаных почв зависит от содержания глинистых частиц. Чем больше в составе песчаных почв илистых частиц, тем больше способность почв удерживать влагу.

Измерения температуры и влажности почв показывают существенные различия под разной растительностью в период активной вегетации растений. Наиболее контрастные отличия в режиме влажности почв отмечены под луговыми растительными сообществами на морене в центральной части ПТБЗ (Родниковая поляна). Почвенный профиль на этом участке промачивается атмосферными осадками на глубину 50–60 см, на такую же глубину происходит его иссушение. Ниже этой толщи содержание влаги резко возрастает и превышает наименьшую влагоемкость дерново-подзолистой почвы. Увеличение влаги в почвенной толще 60–100 см является следствием формирования верховодки на глинистых моренных отложениях, подстилаемых известняками. В этой точке влажность возрастает с 10.4–23.4% в верхних слоях (10 и 20 см) почвенного профиля до 25.6–32.1% в нижних слоях (90 и 100 см соответственно). По мере летнего иссушения почвы происходит снижение влияния верховодки на содержание влаги в почве. Однако в течение всего вегетационного периода растения Родниковой поляны не испытывают недостатка влаги в почве, что объясняет значительное участие здесь луговых видов. Сохранение влаги в почвенной толще средних террас способствует произрастанию лесной растительности в центральной части заповедника, однако на исследуемом участке выявлена некоторая дигрессия растительных сообществ в результате рубок и выпаса в прошлом и чрезмерного воздействия диких животных на почвенный покров в настоящем. В местах подъема грунтовых вод происходит естественное выпадение древостоя.

Следующим по обеспеченности доступной влагой для растений является биотоп Протопопова дола, занимающий более низкое положение на надпойменной террасе по сравнению с Ковыльным долом. В целом, здесь отмечается закономерное для профиля песчаной почвы снижение влажности. Наибольшей водоудерживающей способностью характеризуется верхняя 30-см толща (24.9%). Ниже этой толщи (40–50 см) она резко падает, (4.5–6.5%). Далее, до глубины 90–100 см, влажность почвы не превышает 3.5%. Это объясняется заметным облегчением гранулометрического состава залегающих ниже флювиогляциальных отложений. Анализ динамики влаги в почве показал, что запасов влаги здесь достаточно для произрастания мезо- и даже гигромезофильных видов. Поэтому растительность Протопопова дола наряду с типичными элементами северных степей (*Filipendula vulgaris, Trifolium montanum, Fragaria viridis, Galium verum*) обогащена видами, характерными для лугов (*Alopecurus pratensis, Melampyrum cristatum*). В годы с обильными весенними осадками последние встречаются вплоть до пограничной ассоциации Ковыльного дола.

Боровая растительность приурочена к мощным (более 2–4 м) толщам песков, слагающих валы на нижних террасах и в пойме р. Ока. Анализ влажностного режима, складывающегося под сосняком сложным (квартал 36) и сосняком келериевым (квартал 34а) выявил их схожесть и определенные отличия. С одной стороны, оба биотопа характеризуются наличием мохового напочвенного покрова и достаточно мощной лесной подстилки. Подстилка является неотъемлемой частью лесных фитоценозов, своего рода посредником между растениями и почвой, которые постоянно обмениваются между собой веществом и энергией. Подстилка выполняет мульчирующую роль на поверхности почвы, в результате чего она оказывает влияние на водно-физические, биологические и биохимические процессы, протекающие в почве. Она предохраняет почву от резких колебаний температуры, от разрушения макроструктуры почв водными потоками и ударного воздействия дождевых капель. Мхи и лесная подстилка являются аккумуляторами влаги в боровых фитоценозах, особенно осенью, при понижении транспирации. Интересно, что максимальная осенняя влажность подстилки бывает выше в келериевом бору (220–240%), чем в сосняке сложном (105–180%). Под подстилкой влажность заметно снижается, причем быстрее в келериевом бору (до 9.9%, тогда как в сосняке сложном до 18.7%). Ниже по профилю содержание влаги в бору на песках закономерно снижалось, находясь в летний и осенний периоды в пределах 3–2%. В дерново-слабоподзолистой почве сосняка сложного запасы влаги во всех горизонтах в период вегетации остаются выше, чем в келериевом бору на песках (исключение составляет верхний 10-см слой осенью).

Сравнивая биотопы степных сообществ и келериевого бора, расположенных недалеко друг от друга, отметим, что летом по сухости степной биотоп даже уступает условиям боровых песков, которые характеризуются более легким гранулометрическим составом верхней 20 см толщи почвы. Однако к летним засухам степная растительность хорошо приспособлена, сохраняя влагу в дернине и в верхнем 10-см слое почвы. А вот осенью, при низких температурах, в келериевом бору влага накапливается и сохраняется в подстилке, так что в осенний период лесной биотоп на песках являются более “холодными” и более “влажными” в верхнем слое почвы, чем степной. В

нижних же слоях почвы, в отсутствии верховодки, на этих почвенных разностях ход влажности проходит однонаправленно.

Определение pH *in situ* показало, что реакция почвенной среды в верхнем гумусовом горизонте (3–5 см) травяных сообществ урочища находится в пределах от слабокислой (pH 5.1–5.8) до нейтральной (pH 6.1–6.8). А pH в приствольном кругу сосны на валах песчаных отложений не превышает 4.7.

Интересно сравнение данных по формированию влажностного режима собственно степных фитоценозов – с доминированием ковыля и типчака. Аллювиальные дерновые почвы песчаного и супесчано-суглинистого составов под наиболее степными по составу фитоценозами характеризуются серо-черным цветом землистой дернины и гумусового горизонта. Содержание гумуса составляет 1.9–2.4%. Уплотненная землистая дернина и гумусовый горизонт обладают довольно высокой водоудерживающей способностью, которая может обеспечить растения доступной влагой. Летние влагозапасы пополняются здесь исключительно за счет атмосферных осадков, поскольку грунтовые воды не принимают участия в почвообразовательном процессе из-за глубокого залегания и большой мощности песчаной толщи (более 2 м). Избыточная влага быстро перемещается вниз по профилю почвы, за пределы корнеобитаемого слоя. По содержанию влаги верхнего слоя почвы (0–30 см) ковыльный и типчаковый стационары близки между собой. Однако ковыльный стационар остается чуть суше. Это можно объяснить местоположением стационаров: типчаковый находится по рельефу ниже ковыльного, при этом ковыльный занимает южную экспозицию на склоне. Содержание влаги ниже 30 см до глубины 80 см, в аллювиальной дерновой почве под типчаком на 1.0–2.7% выше, чем в почве под ковылем. Это связано с более высоким содержанием физической глины в аллювиальной дерновой почве под типчаком. Заметим, что большая сухость почвенного профиля под ковылем способствует произрастанию здесь типично степных видов растений (ксерофильных *Dianthus borbasii, Sedum acre*) и препятствует внедрению мезофильных видов.

Под травянистой растительностью на террасах как выше, так и ниже Ковыльного дола, почвы более насыщены влагой до 50 см глубины по сравнению со степными сообществами Ковыльного дола – вследствие влияния верховодки. Максимальная амплитуда фиксируется во влажные и холодные периоды. Наибольшие различия гидротермического режима биотопов наблюдаются весной. При этом по температурному режиму большие отличия фиксируются весной и летом, а по влажностному – весной и в начале осени.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Результаты исследований позволяют утверждать, что степные и лесные биотопы ПТБЗ формируется в условиях особого гидротермического режима.

Биотоп степной растительности в урочище Долы имеет выраженные отличия от биотопов других типов растительности. Он формируется в условиях высоких температур (своеобразной “температурной ловушки”) и недостатка увлажнения в критические периоды весны и начала осени. В температурном режиме (как воздуха, так и почвы) максимальные отличия фиксируются весной и летом, т.е. в течение активного вегетационного сезона (наибольшая амплитуда отличий зафиксирована в 10-см корнеобитаемом слое почвы). По влажностному режиму почв в биотопах ПТБЗ наибольшие различия фиксируются в периоды максимальной влагообеспеченности (в слоях почвы от 30 до 50 см) и минимальной влагообеспеченности (в слоях от 10 до 30 см). Влажностный режим степей в период вегетации определяется, как правило, только атмосферными осадками (наибольшие отличия фиксируются весной и в начале осени). Сухость степного биотопа определяется повышенной инсоляцией южных склонов и мощным дренажом из песка и подстилающих пород, тогда как на средних террасах отмечено влияние верховодки.

Летом биотопы степей по сухости уступают лишь условиям боровых песков (бор келериевый), которые характеризуются более легким гранулометрическим составом верхней 20 см толщи. К летним засухам степная растительность хорошо приспособлена, сохраняя определенную влагу в дернине и в верхнем 10 см слое почвы. Однако осенью, при низких температурах, в келериевом бору значительная влага накапливается и сохраняется в моховом покрове и подстилке. При этом лесные сообщества являются более “холодными” по температуре верхнего 10 см слоя почвы. В отсутствии верховодки, на почвенных разностях, ход температуры и влажности проходит однонаправлено.

Почвы луговых полян и остепненных лугов, расположенных на террасах как выше, так и ниже Ковыльного дола, более насыщены влагой до 50 см глубины по сравнению со степными сообществами Ковыльного дола вследствие влияния верховодки. Отличие биотопа средних террас – сохранение влажности почвы на глубине, ниже 50 см.

Максимальная амплитуда отличий фиксируется во влажные и холодные периоды. Периодом наибольшего различия в гидротермическом режиме различных биотопов является весна. При этом по температурному режиму большие отличия фиксируются весной и летом, а по влажностному – весной и в начале осени.

Все исследованные типы растительности ПТБЗ можно расположить вдоль градиента температуры (от менее до более ксеротермных) в следующем порядке: – *сосняк сложный* (“фоновый лес”), *сосняк на песках* (келериевый бор) – *луга и поляны на второй террасе* (Родниковая поляна) – *фрагменты луговых степей* (Ковыльный дол).

По степени увлажнения исследуемые фитоценозы ПТБЗ распределились в следующий убывающий ряд: *луга на второй террасе* (Родниковая поляна) – *луга и степи нижней части надпойменной террасы* (Протопопов дол) – “*фоновый лес*” (сосняк сложный) – *сосняк на песках* (келериевый бор) – *фрагмент луговой степи* (Ковыльный дол). При этом келериевые боры, расположенные на песчаных валах, превосходят степные биотопы по влажности осенью, но уступают им летом.

Выявленные закономерности хорошо согласуются с местом обитания индикаторных видов и растительных сообществ в целом. Увеличение продолжительности лета в Южном Подмосковье, а также повторные засухи во второй половине лета и начале осени способствуют сохранению и расширению площадей, занимаемых в ПТБЗ степными растениями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят администрацию Приокско-Террасного заповедника – директора Е.М. Григорьева и заместителя директора по науке Ю.А. Буйволова за содействие в полевых исследованиях; начальника Отдела гидрологии и флота ФГБУ “Центральное УГМС” В.П. Кузеева и ведущего гидролога Ю.В. Паршина за предоставленные материалы по гидрологии; сотрудника СФМ Л.П. Кравцову и сотрудника ИФПБ РАН Б.К Сона за помощь в обработке данных.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to head of the Prioksko-Terrasny Nature Biosphere Reserve E.M. Grigoryev and deputy head of science Yu.A. Buyvolov for assistance in field research; to head of the Department of Hydrology and Fleet of the State federal budgetary organization “Central office for hydrometeorology and monitoring of the environment” V.P. Kuzeev and leading hydrologist Yu.V. Parshin for the provided hydrological materials; as well as to L.P. Kravtsova and B.K. Sona for their help in data processing.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас карт Приокско-Террасного заповедника // отв. ред. М.В. Бобровский, М.Н. Брынских. Пущино: Биопресс, 2005. 63 с.
2. *Брынских М.Н., Лущекина А.А., Неронов В.М.* Биосферные резерваты России. Раработано и опубликовано при поддержке Регионального бюро ЮНЕСКО по науке и культуре (Венеция, Италия) в рамках программы “Живая Волга”. 2015.
3. *Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А.* Методы исследования физических свойств почв. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.
4. *Данилов В.И., Керженцев А.С., Клеваник С.Н.* Геоботанические и почвенные исследования урочища “Долы” // Почвенно-биогеоценотические исследования центра Русской равнины. Пущино: ОНТИ НЦБИ, 1981. С. 4–37.
5. *Данилов В.И., Кулигин С.Д., Фадеев Н.Н.* Сезонные ритмы природы Приокско-Террасного биосферного заповедника // Экол. мониторинг Приокско-Террасного биосфер. зап. Пущино. 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. *Заблоцкая Л.В.* Приокско-Террасный заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР. Ч. II / под общ. ред. В.Е. Соколова, Е.В. Сыроечковского. М.: Мысль, 1989. С. 30–51.
8. *Зеленская Н.Н., Керженцев А.С.* Территориальная охрана редких фитоценозов Юга Подмосковья // Изв. РАН. Сер. геогр. 2010. № 2. С. 71–81.
9. *Зеленская Н.Н., Сон Б.К., Быховец С.С., Брынских М.Н., Керженцев А.С.* Температурные условия развития лугово-степной и лесной растительности на берегах в среднем течении Оки // Изв. РАН. Сер. геогр. 2016. № 4. С. 79–89.
10. *Зеленская Н.Н.* Отклик целостной экосистемы на потепление климата. Теор. и приклад. экология // 2017. № 2. С. 44–49.
11. *Исаченко Т.И.* Восточно-европейские широколиственные леса // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 166–177.
12. *Кауфман Н.Н.* Московская флора или описание высших растений и ботанико-географический обзор Московской губернии. М.: Изд. А.И. Глазунова, 1866. 545 с.
13. *Курнаев С.Ф.* Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного центра. М.: Наука, 1982. 120 с.
14. *Лавренко Е.М.* Европейские луговые степи и остепненные луга // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 220–231.
15. Летопись природы ПТБЗ (2016). Изучение естественного хода природных процессов и явлений по программе “Летопись природы заповедника”. Кн. 69. Данки, 2017. 222 с.
16. Летопись природы ПТБЗ (2017). Изучение естественного хода природных процессов и явлений по программе “Летопись природы заповедника”. Кн. 70. Данки, 2018. 197 с.
17. *Лидов В.П.* Геоморфологические особенности среднего течения долины р. Оки на примере Приокско-Террасного государственного заповедника и прилегающих территорий. Окская комплексная экспедиция / Тр. НИИ географии МГУ. М., 1949. С. 179–190.
18. *Макеева Т.А.* Отчет “Динамика растительности степных участков левобережья р. Оки”. Арх. ПТЗ. 1974. № 151.

19. *Назаров А.Г., Кожухарь Ю.Н., Перетрухин В.Д., Белянин А.И.* Ландшафтно-геохимические и гидрохимические особенности Приокско-Террасного государственного заповедника // Экосистемы Южного Подмосковья. М.: Наука, 1979. С. 13–39.
20. *Раменский Л.Г.* Избранные работы (проблемы и методы изучения растительного покрова). Л.: Наука, 1971. 334 с.
21. *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 Моск. ун-та, 1969. С. 76–97.
22. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия // под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошникова. СПб.: РБО, 1999. 549 с.
23. *Тихомиров В.Н., Киселева К.В., Новиков В.С., Октябрева Н.Б.* Итоги изучения флоры Окско-Клязьминского междуречья // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы Европейской части СССР. Мат. совещ. 1983. М., 1984. С. 26–28.
24. *Федоров А.С., Суханов П.А., Касаткина Г.А., Федорова Н.Н.* О новой классификации почв России (2004) // Вест. СПбГУ. 2014. Сер. 7. Вып. 1. С. 95–113.
25. *Флеров А.Ф.* Окская флора. Ч. 2. СПб., 1907. 787 с.
26. *Фридланд В.М.* Почвы Приокско-Террасного заповедника // Тр. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. М.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 46. С. 136–190.
27. *Швецов М.С.* Общая геологическая карта Европейской части СССР. М.–Л.: Гос. науч.-техн. геол.-развед. изд-во, 1932. 184 с.

Hydrothermic Peculiarities of Steppe and Forest Vegetation's Biotopes in the Prioksko-Terrasny Reserve

N. N. Zelenskaya[1, #], M. P. Volokitin[1], and V. A. Ableeva[2]

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

[2]*Background monitoring station "Prioksko-Terrasny Reserve", Moscow oblast, Russia*

[#]*e-mail: zelen_1@rambler.ru*

Received June 9, 2018; revised March 13, 2019; accepted October 3, 2019

The growth of steppe plant species (so called "Oka flora" in the Prioksko-Terrasny Reserve) in the forest zone is a botanical phenomenon. To understand the mechanisms of such biogeographic anomalies' formation, comparative studies of steppe communities' habitats and zonal forest vegetation are important. In the article, for the first time on the original experimental material, an assessment of the humidity and hydrothermal regime of steppe communities' habitat, its difference from biotopes of neighboring meadow and forest ecosystems, within the alien zone has been carried out. It is shown that the biotope of steppe vegetation has distinct differences from biotopes of other vegetation types of the reserve. The humid regime of meadow-steppe associations and the neighboring pine forest during the growing season is determined only by atmospheric precipitation, in contrast to the biotopes of other types of vegetation, in which the influence of upper water is noticeable. The most significant influence of the upper water was observed on the middle terraces of the Oka River (Rodnikovaya Polyana). Steppe vegetation of the Doly tract is formed in conditions of a "temperature trap" and lack of moisture during critical periods of spring and early autumn. The increase in summer temperatures and the duration of the summer period in the Moscow oblast's southern part, as well as repeated droughts in the second half of summer and early autumn contribute to the preservation and expansion of the steppe area in the south of Moscow oblast.

Keywords: steppe-forest ratio, humidification conditions, hydrothermal conditions of the environment, comparison of vegetation biotopes, meadow steppes, Oka flora, Prioksko-Terrasny Reserve

REFERENCES

1. *Atlas kart Prioksko-Terrasnogo zapovednika* [Atlas of Maps of Prioksko-Terrasny Reserve]. Bobrovskii M.V., Brynskikh M.N., Eds. Pushchino: Biopress Publ, 2005. 63 p.
2. Brynskikh M.N., Lushchekina A.A., Neronov V.M. *Biosfernye rezervaty Volzhskogo basseina* [Biosphere Reserves of the Volga Basin]. Moscow, 2015.
3. Vadyunina A.F., Korchagina Z.A. *Metody issledovaniya fizicheskikh svoistv pochv* [Methods for Studying the Physical Properties of Soil]. Moscow: Agropromizdat Publ., 1986, 3 ed. 416 p.
4. Danilov V.I., Kerzhentsev A.S., Klevanik S.N. Geobotanical and soil studies of the Doly-tract. In *Pochvenno-biotsenoticheskie issledovaniya tsentra Russkoi ravniny* [Soil-Biogeocenotic Studies of the Center of the Russian Plain]. Pushchino: ONTI NTsBI, 1981, pp. 4–37. (In Russ.).
5. Danilov V.I., Kuligin S.D., Fadeev N.N. Seasonal rhythms of nature of the Prioksko-Terrasny biosphere reserve. In *Ekologicheskii monitoring Prioksko-Terrasnogo Biosfernogo zapovednika* [Ecological Monitoring of the Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve]. Pushchino, 1983, pp. 8–36. (In Russ.).

6. Danilov V.I. On the relict flora and rare steppe phytocenoses in the forest-steppe and forest zone of the Central Russian Upland. *Arid. Ekosist.*, 1998, vol. 4, no. 8, pp. 47–57. (In Russ.).

7. Zablotskaya L.V. Prioksko-Terrasny Reserve. In *Zapovedniki SSSR. Zapovedniki Evropeiskoi chasti RSFSR* [Reserves of the USSR. Reserves of the European Part of the RSFSR]. Sokolov V.E., Syroechkovskii E.V., Eds. Moscow: Mysl' Publ., 1989, part 2, pp. 30–51. (In Russ.).

8. Zelenskaya N.N., Kerzhentsev A.S. Territorial protection of rare phytocenoses of the South of Moscow region. *Izv. Akad. Nauk, Ser. Geogr.*, 2010, no. 2, pp. 71–81. (In Russ.).

9. Zelenskaya N.N., Son B.K., Bykhovets S.S., Brynskikh M.N., Kerzhentsev A.S. Temperature conditions of the development of meadow-steppe and forest vegetation on the banks in the middle course of the Oka rive. *Izv. Akad. Nauk, Ser. Geogr.*, 2016, no. 4, pp. 79–89. (In Russ.).

10. Zelenskaya N.N. The response of holistic ecosystem to climate warming. *Teor. Prikl. Ekol.*, 2017, no. 2, pp. 44–49. (In Russ.).

11. Isachenko T.I. Eastern European deciduous forests. In *Rastitel'nost' Evropeiskoi chasti SSSR* [Vegetation of the European Part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ., 1980, pp. 166–177. (In Russ.).

12. Kaufman N.N. *Moskovskaya flora ili opisanie vysshykh rastenii i botanniko-geograficheskii obzor Moskovskoi gubernii* [Moscow Flora or Description of Vascular Plants and a Botanical-Geographical Review of Moscow Province]. Moscow: Glazunov Publ., 1866. 545 p.

13. Kurnaev S.F. *Drobnoe lesorastitel'noe raionirovanie Nechernozemnogo tsentra* [Fractional Vegetative Zoning of the Non-Chernozem Center]. Moscow: Nauka Publ., 1982. 120 p.

14. Lavrenko E.M. European meadow steppes and steppe meadows. In *Rastitel'nost' Evropeiskoi chasti SSSR* [Vegetation of the European Part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ., 1980, pp. 220–231. (In Russ.).

15. *Letopis' prirody Prioksko-Terrasnogo zapovednika* [Chronicle of Nature of Prioksko-Terrasny Reserve]. Vol. 69: *Izuchenie estestvennogo khoda prirodnykh protsessov i yavlenii po programme "Letopis' prirody zapovednika"* [Study of the Natural Course of Natural Processes and Phenomena under the Program of "Chronicle of Nature of the Reserve")]. Danki, 2017. 222 p.

16. *Letopis' prirody Prioksko-Terrasnogo zapovednika* [Chronicle of Nature of Prioksko-Terrasny Reserve]. Vol. 70: *Izuchenie estestvennogo khoda prirodnykh protsessov i yavlenii po programme "Letopis' prirody zapovednika"* [Study of the Natural Course of Natural Processes and Phenomena under the Program of "Chronicle of Nature of the Reserve")]. Danki, 2018. 197 p.

17. Lidov V.P. Geomorphological features of the middle course of the Oka-river on the example of Prioksko-Terrasny state reserve and adjacent territories. Oka complex expedition. In *Tr. NII Geografii MGU* [Proc. of the Research Institute of Geography, Moscow State University]. Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1949, pp. 179–190. (In Russ.).

18. Makeeva T.A. Dynamics of vegetation of steppe areas of the left bank of the Oka-river. In *Archiv PTZ* [Archive PTR]. 1974, vol. 151. (In Russ.).

19. Nazarov A.G., Kozhukhar' Yu.N., Peretrukhin V.D., Belyanin A.I. Landscape-geochemical and hadrochemical features of the Prioksko-Terrasny state reserve. In *Ekosystemy Yuzhnogo Podmoskovya* [Ecosystems of the Southern Moscow Region]. Moscow: Nauka Publ., 1979, pp. 13–39. (In Russ.).

20. Ramenskii L.G. *Izbrannye raboty (problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova* [Selected Works (Problems and Methods of Studying Vegetation)]. Leningrad: Nauka Publ., 1971. 334 p.

21. Skvortsov A.K. On the distribution of elements of the Oka-flora in the southern regions of the Moscow region and in the neighboring areas of the Tula and Kaluga regions. In *Rastitel'nost' i pochvy Nechernozemnogo Tsentra Evropeiskoi chasti SSSR* [Vegetation and Soils of the Non-Chernozem Center of the European Part of the USSR]. Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1969. pp. 76–97. (In Russ.).

22. *Suktsessionnye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya* [Succession Processes in Russian Reserves and Problems of Preserving Biological Diversity]. Smirnova O.V., Shaposhnikov E.S., Eds. St. Petersburg: RBO, 1999. 549 p.

23. Tikhomirov V.N., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Oktyabreva N.B. Results of the study of the flora of the Oka-Klyazminsky interfluve. In *Sostoyanie i perspektivy issledovaniya flory srednei polosy Evropeiskoi chasti SSSR. Materialy soveshchaniya* [State and Prospects for Studying the Flora of the Middle Zone of the European Part of the USSR. Meeting Materials]. M., 1984, pp. 26–28. (In Russ.).

24. Fedorov A.S., Sukhanov P.A., Kasatkina G.A., Fedorova N.N. On new classification of soils in Russia. *Vestn. S.-Peterb. Univ., Ser. 7: Geol. Geogr.*, 2014, no. 1, pp. 95–113. (In Russ.).

25. Flerov A.F. *Okskaya flora* [Oka flora]. St. Petersburg, 1907, part 2. 787 p.

26. Fridland V.M. Soils of the Prioksko-Terrasny Reserve. *Tr. Pochvennogo Inst. im. V.V. Dokuchaeva*, 1955, vol. 46, pp. 136–190.

27. Shvetsov M.S. *Obshchaya geologicheskaya karta Evropeiskoi chasti SSSR* [General Geological Map of the European Part of the USSR]. M., Leningrad: Gos. Nauchn.-Techn. Geol.-Razved. Izd-vo Publ., 1932. 184 p.