

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# *ЭКОЛОГИЯ*

№ 3

*ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК*

1978

УДК 581.555; 581.526.54

## ПЕРВИЧНЫЕ СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА МЕЛОВЫХ ОБНАЖЕНИЯХ В ЗАПАДНОМ КАЗАХСТАНЕ

*П. Л. Горчаковский, Г. В. Матяшенко*

На Подуральском плато, в подзоне опустыненных степей степной зоны Западного Казахстана, прослежены основные этапы сукцессий растительных сообществ на обнажениях мела по мере их выветривания. Охарактеризованы изменения флористического состава, соотношения экологических групп растений, а также запасов надземной и подземной фитомассы в ходе сукцессий.

Выяснение закономерностей формирования и развития растительных сообществ — одна из важных биологических проблем, привлекающая внимание многих исследователей. Ранние этапы формирования растительных сообществ наиболее удобно изучать на первично обнаженном субстрате — застывших лавовых потоках вулканов (Poli, 1964; Eggler, 1966), каменных россыпях и осыпях в высокогорьях (Hartmann, 1968; Горчаковский, 1975), на моренах отступающих ледников (Persson, 1964; Vilreck, 1966; Tisdale *et al.*, 1966), обнажаемых дне морей и озер (Бейдеман, 1957; Карапетян, 1966), перевеваемых ветром песках (Гордиенко, 1964; Burgess, 1965) и молодым речном аллювии (Фирсова, 1952; Горчаковский, Пешкова, 1970, 1976). В этом отношении представляют большой интерес и обнажения мела на вершинах и склонах холмов, где вследствие эрозии происходит смыв элювия (мелкозема и щебня), а на поверхность выходит коренной мел, не затронутый или почти не затронутый выветриванием.

Растительный мир меловых обнажений уже стал объектом интересных флористических (Литвинов, 1891, 1902; Талиев, 1904, 1905; Дубянский, 1905; Козо-Полянский, 1931; Смирнов, 1934; Виноградов, Голицын, 1963 и др.) и фитоценологических (Адамова, 1973 и др.) исследований, проведенных в ряде районов европейской части СССР — на Среднерусской возвышенности, в бассейне р. Дона и в Заволжье. Сукцессии растительности на меловом субстрате изучались в Англии (Hope-Simpson, 1940; Tansley, 1920; Tansley, Adamson, 1925; Lloyd, Pigott, 1967), во Франции (Duvigneaud, Mouze, 1966) и в европейской части СССР (Благовещенский, 1952; Семенова-Тян-Шанская, 1954).

Однако меловые холмы с их своеобразным растительным миром распространены и в Западном Казахстане (в пределах Уральской, Гурьевской, Актыубинской областей), где обнажения мела занимают гораздо большую площадь, чем в упомянутых районах европейской части СССР. До последнего времени растительный мир меловых обнажений Западного Казахстана изучался почти исключительно с флористической точки зрения (Янишевский, 1905; Савич, 1908; Кольченко, 1964, 1965, 1967, 1968, 1969; Кольченко, Макарова, 1966; Черкасова, 1970, 1971; Горчаковский, Матяшенко, 1975); лишь в работе И. Н. Сафроновой (1974) дан общий ботанико-географический очерк района меловых гор в Актыубинской области.

Авторы этой статьи поставили перед собой задачу установить основные этапы первичных сукцессий на меловых обнажениях в Западном

Казахстане, проследить, как в ходе сукцессий изменяются флористический состав, структура, соотношение экологических групп видов и продуктивность растительных сообществ.

### РАЙОН И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Обнажения мела в Западном Казахстане (Уральская, Гурьевская и Актюбинская области) сосредоточены в пределах так называемого Подуральского плато (или Предуральской возвышенности). Это плато расположено между Прикаспийской низменностью и Мугоджарами и примыкает на севере к Общему Сырту. Плато представляет собой холмисто-останцово-увалистую возвышенную равнину, круто спускающуюся к северу, западу и югу и расчлененную долинами рек и «саев» на небольшие водо-раздельные массивы (Федорович, Назаревский, 1969). Абсолютные высоты в северо-восточной части плато равны 250—400 м, а в юго-западной — 150—200 м.

В пределах плато широко распространены отложения мелового возраста, более или менее прикрытые третичными и четвертичными отложениями. Обнажения мела встречаются в окрестностях г. Уральска (Меловые горки), в районе оз. Челкар (возвышенности Сасай и Сантас), в бассейнах рек Утвы (гора Актау, холмы у пос. Акбулак и Миргородка), Большой Хобды, притока Илека (гора Ишкекаргантау), Уила (горы Акшатау и Теректытау), Эмбы (горы Актолагай и Иманкара). Мел выходит на поверхность на вершинах и южных склонах холмов; местами, особенно в бассейне р. Эмбы, обнажения мела сильно подверглись водной и ветровой эрозии, прорезаны глубокими каньонами и имеют вид почти отвесных стен, куполов и башен.

Все упомянутые меловые горы нами были предварительно обследованы, а для изучения сукцессий избрана возвышенность Акшатау (Акчатау) в Уильском районе Актюбинской области, расположенная на правом берегу р. Уил и ее притока Киил. Северная часть возвышенности находится в подзоне сухих степей, точнее, в ее южной полосе сухих дерновиннозлаковых степей на каштановых почвах, а южная — в подзоне опустыненных степей на светло-каштановых почвах (Сафронова, 1974). Изучение сукцессий растительности производилось в подзоне опустыненных степей, в южной части возвышенности Акшатау, близ одноименного поселка, где обнажения мела хорошо выражены на склонах, обращенных к р. Уил.

Объектами исследования избраны растительные сообщества, формирующиеся в подзоне опустыненных степей на меловом субстрате по мере его выветривания, начиная с обнажений коренного мела с небольшим количеством элювия и кончая участками, где коренной сильно выветрелый мел перекрыт мощной толщей делювия.

### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для изучения сукцессий растительности можно пользоваться как прямыми, так и косвенными методами. Последние обладают рядом несомненных достоинств и во многих случаях предоставляют уникальную возможность проследить ход процессов, совершающихся в течение длительных промежутков времени (Clements, 1928; Александрова, 1964). В основу нашего исследования был положен метод эколого-генетических рядов. Сущность его состоит в выявлении в природе такого пространственного экологического ряда растительных сообществ, который в то же время является генетическим, то есть временным. В этом случае сообщества, располагающиеся в пространственном ряду и отражающие изменение растительности по мере изменения режима какого-то ведущего экологического фактора (и ряда факторов, с ним сопряженных), соответствуют этапам сукцессий. Достоверность полученных результатов зависит от того, насколько правильно вскрыты механизмы сукцессий и выявлены ведущие экологические факторы, определяющие изменение состава и структуры растительных сообществ как в пространстве, так и во времени.

На первом этапе работ было проведено изучение закономерностей распределения растительных сообществ на меловых обнажениях с закладкой многочисленных трансект и учетных площадок для выявления связи между составом и структурой растительных сообществ, с одной стороны, и режимом основных факторов среды (крутизна, ориентация склонов, степень выветрелости горной породы, почва и т. п.) — с другой. При этом выяснилось, что ведущим экологическим фактором в ходе сукцессий растительности на меловых обнажениях выступает механический состав субстрата. По мере выветривания коренной мел подвергается размельчению (крупные глыбы → мелкие глыбы → щебень → дресва → мелкозем). При этом выравнивается рельеф, уменьшается интенсивность эрозии, снижается подвижность продуктов выветривания, происходит накопление элювия и делювия, формирование более развитой почвы, возрастает содержание гумуса в ее верхних горизонтах. Там, где растительный покров не нарушен антропогенными воздействиями, можно выявить звенья сообществ, располагающихся в едином экологическом ряду, идущем от взлобья хол-

ма с обнаженным коренным мелом к подножию с развитой мелкоземистой почвой. Эти звенья соответствуют стадиям первичных сукцессий.

В ходе предварительного изучения было выделено четыре звена эколого-генетического ряда, соответствующие четырем стадиям сукцессий. Для изучения состава и структуры растительности всех стадий сукцессий закладывались учетные площадки размером по 4 м<sup>2</sup>. На каждой площадке отмечались видовой состав, доля участия отдельных видов по шкале Друде. Количество учетных площадок, необходимое для полного выявления флористического состава отдельных стадий, колебалось от 20 до 40.

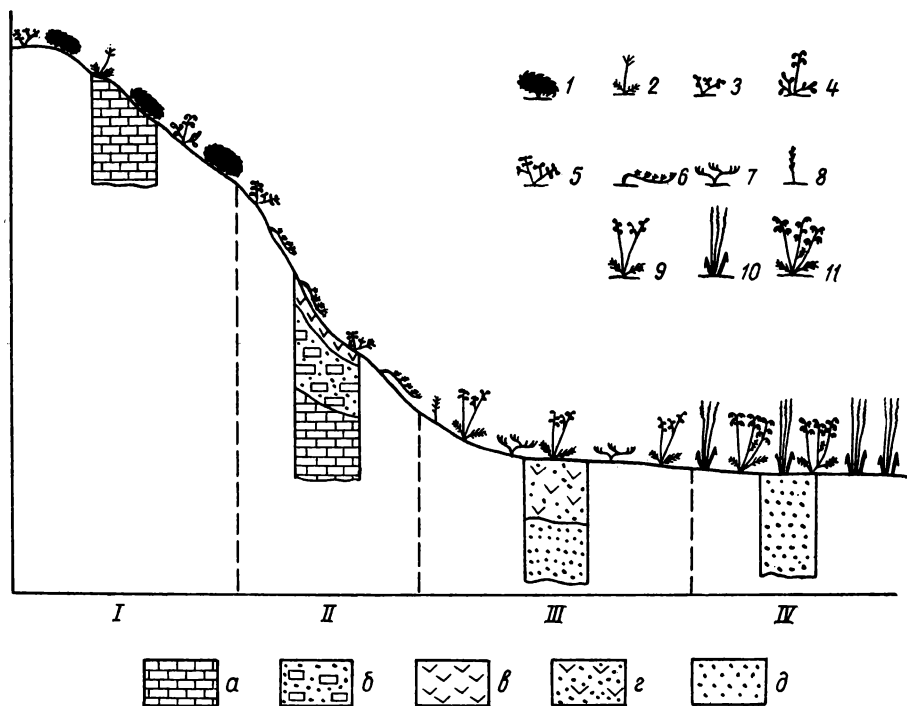


Рис. 1. Стадии сукцессий (I—IV), их связь с элементами рельефа и типами субстрата на южном склоне Акшатау:

*a* — коренный мел; *б* — глыбы и плиты выветрелого мела с мелкоземом в расщелинах; *в* — мелкий щебень с дресвой; *г* — мелкозем с включением щебня и дресвы; *д* — мелкозем (суглинок); 1 — *Anabasis cretacea*; 2 — *Pimpinella titanophila*; 3 — *Linaria cretacea*; 4 — *Atraphaxis frutescens*; 5 — *Zygochloa macropterum*; 6 — *Nanophyton erinaceum*; 7 — *Anabasis salsa*; 8 — *Climacoptera brachiata*; 9 — *Artemisia lercheana*; 10 — *Agropyrum desertorum*; 11 — *Artemisia pauciflora*.

Принадлежность площадок к той или иной стадии сукцессий проверялась статистически, путем попарного сравнения и определения коэффициента флористической общности по формуле Жаккара. Всего для четырех стадий сукцессий было заложено 120 учетных площадок. На некоторых из них производилась зарисовка горизонтальной и вертикальной структуры растительности.

Для определения запаса надземной фитомассы в каждой стадии сукцессий было заложено по 10—15 площадок размером по 1 м<sup>2</sup>, что обеспечивало получение результатов со статистической ошибкой, не превышающей 15—20%. На площадках в период цветения доминирующих видов срезались надземные части всех растений (отдельно по каждому виду, с последующим разделением на структурные элементы).

Учет подземной фитомассы производился путем взятия монолитов почвы и грунта в слое распространения основной массы корней. Монолиты брались на тех же площадках, где учитывалась надземная фитомасса, в трехкратной повторности, причем один из монолитов имел размер 50×50 см, а два других 20×125 см (Родин и др., 1968). Всего для четырех стадий сукцессий было взято 12 монолитов. Из монолитов извлекалась основная масса корней. Оставшаяся часть небольших корней отмывалась на мелких ситах из средних проб субстрата, а впоследствии производился пересчет на всю массу субстрата. Все образцы как надземной, так и подземной части растений высушивались до воздушно-сухого состояния и взвешивались.

Таблица 1

## Флористический состав растительных сообществ меловых обнажений на разных стадиях (I—IV) сукцессий

№ п. п.	Названия растений	Обилие			
		I	II	III	IV
1	<i>Agropyron desertorum</i> (Fisch.) Schult. et Schult. f.	—	—	—	cop. <sub>2</sub>
2	<i>A. cristatum</i> (L.) Gaertn.	—	—	—	sol.
3	<i>Allium decipiens</i> Fisch. ex Loem.	—	—	—	sol.
4	<i>A. delicatulum</i> Siev. ex Roem. et Schult.	—	—	sol.	sol.
5	<i>A. globosum</i> M. B. ex Redouté	—	—	sol.	sol.
6	<i>A. inderiense</i> Fisch. ex Bge	—	—	sol.	sol.
7	<i>A. lineare</i> L.	—	—	sol.	sol.
8	<i>Alyssum desertorum</i> Stapf.	—	sol.	—	—
9	<i>A. tortuosum</i> Waldst. et Kit.	—	sol.	sol.	sol.
10	<i>Anabasis cretacea</i> Pall.	cop. <sub>1</sub>	—	—	—
11	<i>A. salsa</i> (C. A. Mey) Benth.	—	sol.	cop. <sub>1</sub>	—
12	<i>Anthemis trotziana</i> Claus. ex Bge	sol.—sp.	sol.—sp.	—	—
13	<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	—	—	sol.	sol.
14	<i>A. lercheana</i> Web. ex Stechm.	—	sol.	cop. <sub>2</sub>	sol.
15	<i>A. monogyna</i> Waldst. et Kit.	—	—	—	sol.
16	<i>A. pauciflora</i> Web.	—	—	—	cop. <sub>1</sub>
17	<i>A. salsoloides</i> Willd.	sol.	sol.—sp.	—	—
18	<i>A. tatrae-albae</i> ssp. semiarida Krasch. et Lavr.	—	—	—	sol.
19	<i>Asparagus inderiensis</i> Blume	—	—	sol.	—
20	<i>Astragalus arcuatus</i> Kar. et Kir.	sol.	sol.	—	—
21	<i>A. medius</i> Schrenk	—	—	sol.	—
22	<i>A. rupifragus</i> Pall.	—	sol.	sol.	—
23	<i>A. tauricus</i> Pall	—	—	sol.	—
24	<i>A. testiculatus</i> Pall.	—	—	—	sol.—sp.
25	<i>A. varius</i> G. S. Gmel.	—	—	—	sol.
26	<i>Atraphaxis frutescens</i> (L.) Ewersm.	sol.	—	—	sol.
27	<i>A. spinosa</i> L.	sol.	—	—	—
28	<i>Atriplex cana</i> C. A. Mey.	—	—	sol.	sol.—sp.
29	<i>Brassica elongata</i> Ehrh.	sol.	sol.	—	—
30	<i>Camphorosma monspeliaca</i> L.	—	sol.	sol.—sp.	sol.
31	<i>Capparis spinosa</i> L.	sol.	—	—	—
32	<i>Caragana balchaschensis</i> (Kom.) Pojark.	—	—	—	sol.
33	<i>Centaurea kasakorum</i> Iljin	—	sol.—sp.	—	—
34	<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	—	—	—	sol.
35	<i>Ceratocephala testiculata</i> (Crantz) Roth	—	—	—	sol.
36	<i>Climacoptera brachiata</i> (Pall.) Botsch.	—	—	sol.	sp.
37	<i>C. lanata</i> (Pall.) Botsch.	—	—	—	sol.
38	<i>Convolvulus fruticosus</i> Pall.	sol.	—	—	—
39	<i>Crambe tatarica</i> Sebeók	sol.	sp.	—	—
40	<i>Echinops meyeri</i> (DC.) Iljin	sol.	sol.—sp.	—	—
41	<i>Ephedra distachya</i> L.	sol.	—	sol.	sol.
42	<i>Eremopyrum orientale</i> (L.) Jaub. et Spach.	—	—	—	sol.
43	<i>E. triticeum</i> (Gaertn.) Nevski	—	—	—	sol.
44	<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.	—	—	—	sol.
45	<i>E. uralensis</i> Fisch. ex Link	—	—	—	sol.
46	<i>E. subcordata</i> C. A. Mey. ex Ledeb.	—	—	—	sol.
47	<i>Eurotia ceratoides</i> (L.) C. A. Mey.	—	—	sol.	sol.
48	<i>Ferula caspica</i> M. B.	—	—	sol.	sol.
49	<i>F. tatarica</i> Fisch. ex Spreng.	—	—	sol.	sol.
50	<i>Gagea bulbifera</i> (Pall.) Roem. et Schult.	—	—	sol.	sol.
51	<i>G. pusilla</i> Roem. et Schult.	—	—	—	sol.
52	<i>Glaucium corniculatum</i> (L.) Curt.	un.	—	—	—
53	<i>Hedysarum razoumovianum</i> Fisch. et Helm.	sol.	—	—	—
54	<i>Iris pumila</i> L.	—	—	—	sp.
55	<i>Jurinea kirghisorum</i> Janisch.	sol.—sp.	sol.—sp.	—	—

Табл. 1 (продолжение)

№ п. п.	Названия растений	Обилие			
		I	II	III	IV
56	<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	—	—	sol.—sp.	sol.—sp.
57	<i>Lagochilus acutulobus</i> (Ledeb.) Fisch. et C. A. Mey.	sol.	—	—	—
58	<i>Lappula echinata</i> Gilib.	—	—	—	sol.
59	<i>L. myosotis</i> Moench.	—	sol.	—	—
60	<i>Lepidium meyeri</i> Claus.	sol.—sp.	sol.	—	—
61	<i>Limonium cretaceum</i> Tscherkasova	sol.—sp.	—	—	—
62	<i>L. gmelinii</i> (Willd.) O. Kuntze	—	—	sol.	sol.
63	<i>L. suffruticosum</i> (L.) O. Kuntze	—	sol.	sp.	—
64	<i>Linaria cretacea</i> Fisch.	sol.—sp.	—	—	—
65	<i>Linosyris tatarica</i> (Less.) C. A. Mey.	—	—	sol.—sp.	sol.—sp.
66	<i>L. villosa</i> (L.) DC.	—	—	sol.—sp.	sp.
67	<i>Matthiola fragrans</i> Bge	sol.—sp.	—	—	—
68	<i>Nanophyton erinaceum</i> (Pall.) Bge	sol.	cop. <sub>2</sub>	—	—
69	<i>Nepeta pannonica</i> L.	—	—	—	sol.
70	<i>Onosma simplicissimum</i> L.	—	sp.	—	—
71	<i>Pimpinella titanophila</i> Woron.	sol.	—	—	—
72	<i>Poa bulbosa</i> L.	—	—	sol.	sol.
73	<i>Pseudosedum lievenii</i> (Ledeb.) Berger	—	—	sol.	—
74	<i>Rhammatophyllum pachyrhizum</i> (Kar. et Kir.) O. F. Schulz	—	sol.	—	—
75	<i>Rheum tataricum</i> L.	—	sol.—sp.	—	—
76	<i>Rhinopetalum karelinii</i> Fisch.	—	—	sol.	—
77	<i>Rindera tetraspis</i> Pall.	—	—	—	sol.
78	<i>Salsola laricina</i> Pall.	—	—	sol.	sp.
79	<i>S. tamariscina</i> Pall.	—	—	sol.	sol.—sp.
80	<i>Scabiosa isetensis</i> L.	sol.	sol—sp.	—	—
81	<i>Scorzonera pusilla</i> Pall.	—	sol.	—	—
82	<i>S. pubescens</i> DC.	—	sol.	—	—
83	<i>Senecio jacobaea</i> L.	—	sol.	—	—
84	<i>Seseli eriocephalum</i> (Pall.) Schischk	sol.	sol.	—	—
85	<i>S. glabratum</i> Willd.	sol.	sol.	—	—
86	<i>Silene suffrutescens</i> M. B.	sol	sol—sp.	—	—
87	<i>Stipa capillata</i> L.	—	—	—	sol
88	<i>S. lessingiana</i> Frin.	—	—	—	sol
89	<i>Tauscheria lasiocarpa</i> Fisch. ex DC.	—	—	—	sol
90	<i>Thesium multicaule</i> Ledeb.	—	—	sol.	—
91	<i>Tulipa biebersteiniana</i> Schult.	—	—	sol.	sol.—sp.
92	<i>T. schrenkii</i> Rgl.	—	—	—	sol.
93	<i>Verbascum phoeniceum</i> L.	—	—	—	sol.
94	<i>Zygophyllum macropterum</i> C. A. Mey	—	sp.—cop.	sol.	—
Всего видов . . . . .		26	29	33	51

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе развития растительных сообществ меловых обнажений, по мере выветривания коренной горной породы, выравнивания поверхности и формирования развитой почвы, выделяются четыре стадии сукцессий: ежовниковая (I), парнолистнико-тасбиюргуновоя (II), биюргуново-полынная (III) и полынно-пустынножитняковая (IV). Распределение растительных сообществ, образующих сукцессионный ряд, по элементам рельефа показано на рис. 1.

I стадия—ежовниковая (*Anabasis cretacea*). Характерна для вершин и «лбов» меловых холмов, где выходит на поверхность мел в начальных стадиях его выветривания (глыбы и плиты с неболь-

шим количеством мелкоземистого элювия в поверхностном слое, в расщелинах). Здесь формируются открытые (проективное покрытие 10—15%) пионерные группировки (рис. 2, 3, 4) с доминированием кальцефильно-петрофильного подушковидного каудексообразующего кустарничка ежовника мелового (*Anabasis cretacea*). Кроме этого вида, для пионерной стадии характерен ряд других типично меловых кальцефильно-петрофильных растений: *Linaria cretacea*, *Anthemis trotzkiana*, *Matthiola fragrans*, *Jurinea kirghisorum*, *Lepidium meyeri*, *Limonium cretaceum*. Встречаются также петрофиты (*Atraphaxis spinosa*, *A. frutescens* и др.). Всего в этой стадии зарегистрировано 26 видов (табл. 1). Дифференциация надземных частей растений на подъярусы отсутствует.

II стадия — парнолистниково-тасбиюргуновая (*Zygophyllum macropterum* — *Nanophyton erinaceum*). Сообщества второй стадии (рис. 5, 6, 7) занимают верхние и средние части южных (крутизной 20—30°) склонов меловых холмов. Здесь коренной мел ближе к поверхности переходит в выветрелый мел с мелкоземом в расщелинах. Он прикрыт рыхлым слоем мелкозема с включением щебня и дресвы (на глубине от 6 до 20 см), а с поверхности — тонким слоем мелкого щебня с небольшим количеством дресвы. Почва щебнистая примитивная карбонатная. Поверхностный щебнистый слой слабо закреплен растениями, подвижный. Доминирует кальцефильно-галопетрофильный подушковидный каудексообразующий кустарничек тасбиюргун (*Nanophyton erinaceum*), выполняющий функцию основного закрепителя щебнистого субстрата; повышенным обилием выделяется парнолистник крупнокрылый (*Zygophyllum macropterum*). Для этой стадии также характерны типично меловые кальцефильно-петрофильные полукустарнички *Artemisia salsoloides*, *Anthemis trotzkiana*, *Jurinea kirghisorum*, *Silene suffrutescens*, петрофильные полукустарнички и травы *Scorzonera pubescens*, *Echinops meyeri*, *Centaurea kasakorum*, *Scabiosa isetensis*, *Rheum tataricum*, *Crambe tatarica*, *Onosma simplicissimum*. Всего отмечено 29 видов. Проективное покрытие колеблется от 20 до 30%, в среднем оно равно 25%. Подразделение на подъярусы неясное.

III стадия — бюргуново-попынная (*Anabasis salsa* — *Artemisia lercheana*). Выражена в нижних частях южных склонов крутизной от 5 до 15°. Коренной мел здесь залегает на значительной глубине (около 1,5 м), прикрыт с поверхности мощным слоем продуктов его выветривания (мелкозем с включением щебня). Почва светло-каштановая неполноразвитая щебнисто-суглинистая. В растительном покрове (рис. 8) доминируют пустынно-степной кальцефильно-галопетрофильный полукустарничек попын Лерха (*Artemisia lercheana*) и галопетрофильный кустарничек *Anabasis salsa*. Кроме того, встречаются петрофильные и галопетрофильные кустарнички и полукустарнички: *Camphorosma monspeliaca*, *Atriplex cana*, *Kochia prostrata*, *Limonium suffruticosum*, *Salsola laricina*, *Astragalus tauricus*, *A. medius*, злак *Poa bulbosa*, представители ксерофильного разнотравья *Linosyris tatarica*, *L. villosa*, *Thesium multicaule*, а также эфемероидные геофиты *Tulipa bibersteiniana* и *Gagea bulbifera*. Общее число видов 33. Проективное покрытие 40—45%. Надземные части в вертикальном направлении слабо дифференцированы на два подъяруса: в первом (до 40 см) — *Artemisia lercheana*, во втором (до 20 см) — *Anabasis salsa*, *Camphorosma monspeliaca*, *Climacoptera brachiata*, *Limonium suffruticosum* и др. Корневые системы растений уходят в почву на глубину до 1 м.

IV стадия — попынно-пустынножитняковая (*Artemisia pauciflora* — *Agropyrum desertorum*). Располагается у подножия

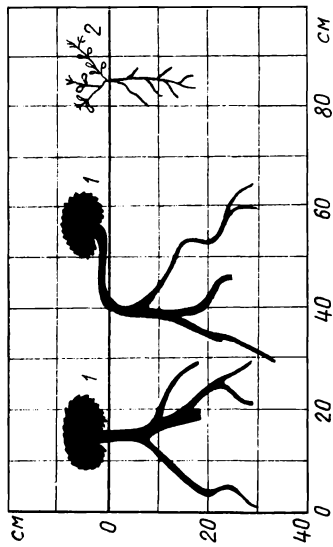


Рис. 2. Вертикальная проекция надземных и подземных частей растений на I стадии сукцессий:  
1 — *Anabasis cretacea*; 2 — *Linaria cretacea*.

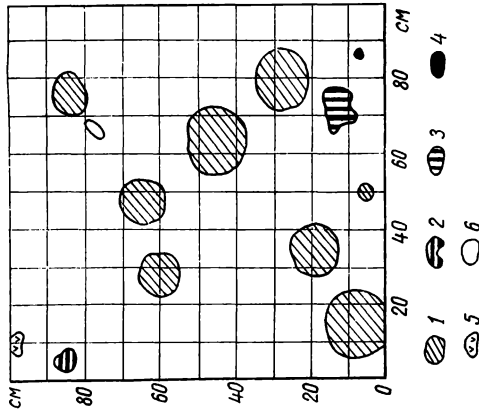


Рис. 3. Горизонтальная проекция надземных частей растений на I стадии сукцессий:

1 — *Anabasis cretacea*; 2 — *Linaria cretacea*;  
3 — *Artemisia satsoioides*; 4 — *Pimpinella titanophila*; 5 — *Lagochilus acutilobus*; 6 — *Astragalus arcuatus*.

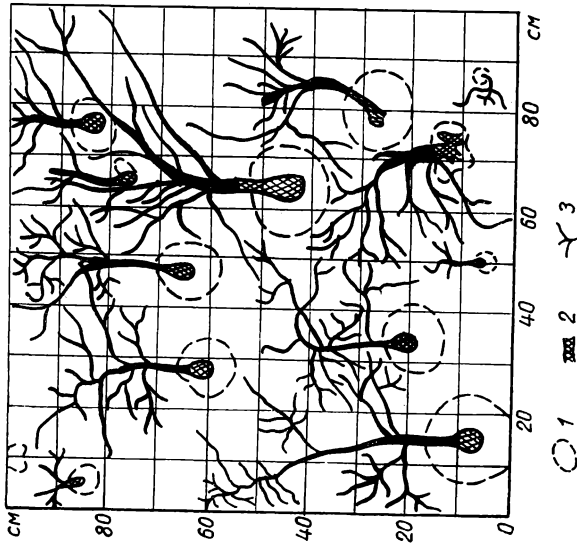


Рис. 4. Распределение подземных частей растений по отношению к надземным на I стадии сукцессий (горизонтальная проекция на той же площадке, что и на рис. 3):

1 — проекция надземных частей растений; 2 — стембель и оголенная часть корней; 3 — подземная часть растений (корни).

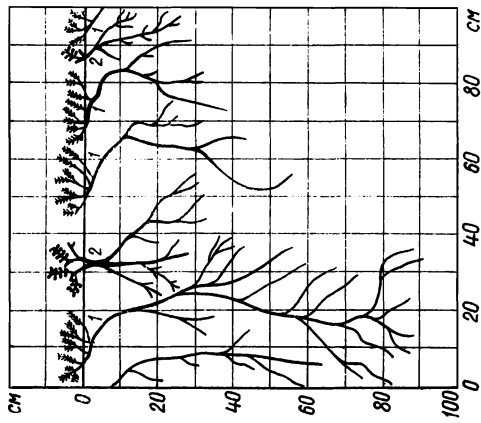


Рис. 5. Вертикальная проекция надземных и подземных частей растений на II стадии сукцессий:  
1 — *Naporphyton erinaceum*; 2 — *Zygorhylum masropterium*.

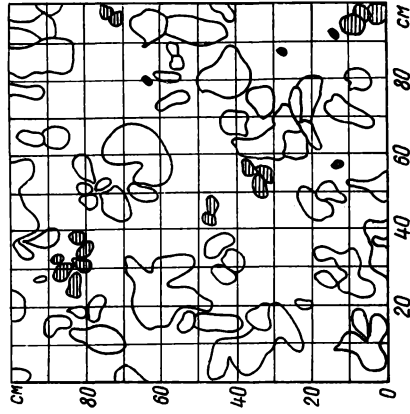


Рис. 6. Горизонтальная проекция надземных частей растений на II стадии сукцессий:  
1 — *Naporphyton erinaceum*; 2 — *Zygorhylum masropterium*; 3 — *Scorzonera rubescens*.

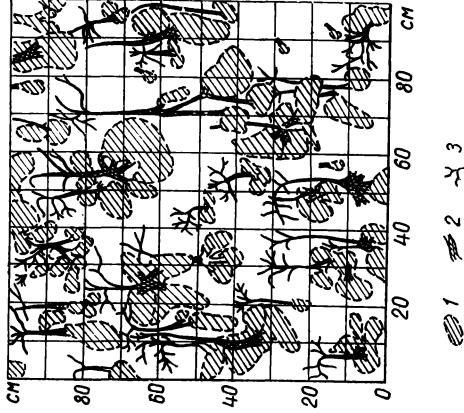


Рис. 7. Распределение подземных частей растений по отношению к надземным на II стадии сукцессий (горизонтальная проекция на той же площадке, что и на рис. 6):  
1 — проекция надземных частей растений;  
2 — стембель и оголенная часть корней;  
3 — подземная часть растений (корни).

меловых холмов (шлейфы) на ровных или слегка пологих местах с мощным слоем делювия. Почва светло-каштановая суглинистая. Доминирует эвксерофильный дерновинный злак *Agropyrum desertorum*, кодоминант — эвксерофильный полукустарничек *Artemisia pauciflora*. С меньшим обилием встречаются эвксерофильные дерновинные злаки *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, галоксерофильные и эвксерофильные кустарнички и полукустарнички *Salsola laricina*, *Astragalus testiculatus*, *Eurotia ceratoides*, *Linosyris tatarica*, эфемерондные геофиты *Iris pumila*, *Gagea*

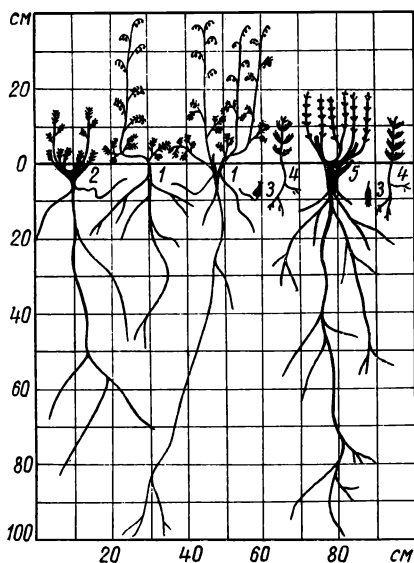


Рис. 8. Вертикальная проекция надземных и подземных частей растений на III стадии сукцессий:

1 — *Artemisia tercheana*; 2 — *Camphorosma monspeliaca*; 3 — *Tulipa schrenkii*; 4 — *Climacoptera brachiata*; 5 — *Limonium suffruticosum*.

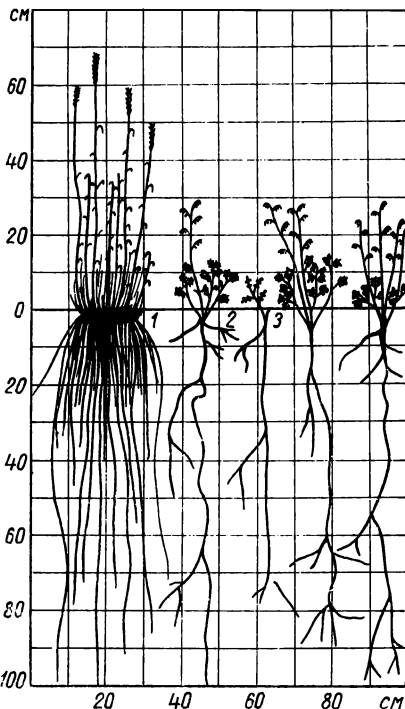


Рис. 9. Вертикальная проекция надземных и подземных частей растений на IV стадии сукцессий:

1 — *Agropyron desertorum*; 2 — *Artemisia pauciflora*; 3 — *Astragalus testiculatus*.

*bulbifera*, *G. pusilla*, *Tulipa biebersteiniana*, *T. schrenkii*. Суммарное число видов — 51. Проективное покрытие 40—50%, а вертикальная дифференциация выражена достаточно четко: первый подъярус образует *Agropyrum desertorum* (высота вегетативных частей 30—35 см, генеративных — 60—70 см), второй (20—30 см) — *Artemisia pauciflora*, *Salsola laricina* и другие, третий — *Linosyris tatarica*, *L. villosa*, виды рода *Astragalus* и др. Глубина проникновения корней более 1 м.

В условиях аридного климата опустыненных степей Западного Казахстана заселение обнажений коренного мела, легко поддающегося выветриванию, начинается непосредственно с высших растений, минуя стадии лишайников и мхов, характерные для более гумидных районов (высокогорья, скалистые обнажения в бореальной зоне).

На первых этапах сукцессий (I и II стадии) формируются несомкнутые или слабо сомкнутые группировки кальцефильно-петрофильных

полукустарничков. Они имеют мозаичную горизонтальную структуру, вертикальная дифференциация надземных частей слабо выражена, флористический состав небогат. В состав таких сообществ входят характерные для меловых обнажений растения — *Anabasis cretacea*, *Artemisia trotzkiana*, *Lepidium meyeri*, *Linaria cretacea*, *Silene suffrutescens*, *Matthiola fragrans*, *Jurinea kirghisorum*, *Limonium cretaceum* (последний вид эндемичен для Западного Казахстана, а предпоследний — для Западного Казахстана и Заволжья). Кроме того, эти группировки включают полукустарнички *Nanophyton erinaceum* и *Anabasis salsa*, обладающие довольно широкой экологической амплитудой, но на Подуральском плато, где проходит западная граница их ареалов, встречающиеся только на мелах. На инициальной (первой) стадии сукцессий доминирует ежовник меловой (*Anabasis cretacea*); его мощная корневая система глубоко проникает в расщелины первичного мелового субстрата. Однако на второй стадии, когда возрастает подвижность субстрата, господство переходит к тасбиюргуону (*Nanophyton erinaceum*), способному поселяться на щебнистых осыпях, быстро закреплять их, выдерживая давление сползающего вниз щебня и вызванные этим механические повреждения надземных частей.

В ходе сукцессий постепенно возрастает флористическое богатство, увеличивается сомкнутость надземных частей, их вертикальная дифференциация становится более четкой, а горизонтальная структура — более гомогенной. На третьей стадии из состава растительных сообществ уже выпадают все наиболее характерные для меловых обнажений виды, господство переходит к пустынно-степному полукустарничку — полыни Лерха (*Artemisia lercheana*), появляются другие, преимущественно галопетрофильные кустарнички и полукустарнички, а также эфемероидные геофиты.

На четвертом этапе сукцессий формируются полынно-пустынножитняковые сообщества с доминированием пустынно-степного дерновинного злака *Agropyrum desertorum*, с участием гало- и эвксерофильных кустарничков и полукустарничков и многолетних трав, а также эфемероидных геофитов. Злак *Agropyrum desertorum* широко распространен в степной зоне Казахстана, нередко проявляет себя как доминант, а образуемые им в сочетании с полынями сообщества весьма характерны для подзоны опустыненных степей (Лавренко, 1956). Сообщества четвертой стадии сукцессий, формирующиеся у подножия меловых холмов, по своему составу и структуре приближаются к зональным полынно-дерновиннозлаковым сообществам опустыненных степей.

Таблица 2

Запас фитомассы в сообществах меловых обнажений (воздушно-сухой вес, г/м<sup>2</sup>)

Фитомасса	Стадии сукцессий			
	I	II	III	IV
Надземная . . . . .	548	492	414	636
Подземная . . . . .	2216	4183	3314	4506
Общий запас . . . . .	2764	4675	3728	5142
Отношение надземной к подземной . . . . .	1 : 4	1 : 8	1 : 8	1 : 7

В ходе сукцессий наблюдается тенденция к увеличению общего запаса фитомассы (надземной и подземной), с некоторым его снижением на III стадии (табл. 2). На I стадии сукцессий запас подземной фито-

массы в 4 раза превосходит запас надземной; в последующем это превышение достигает 7—8-кратного значения.

Основную часть надземной фитомассы на всех стадиях сукцессий продуцируют 2—3 доминирующих вида (табл. 3). В сообществах начальных звеньев сукцессионного ряда большую часть надземной фитомассы продуцируют длительноживущие кустарнички (*Anabasis*

Таблица 3

## Структура надземной фитомассы в сообществах меловых обнажений

Стадии сукцессий	Основные компоненты сообществ	Фитомасса, г/м <sup>2</sup>		
		однолетняя (зеленая)	многолетняя	всего
I	<i>Anabasis cretacea</i> . . . . .	32	420	452
	<i>Atraphaxis spinosa</i> . . . . .	5	56	61
	Прочие виды . . . . .	11	24	35
	Всего . . . . .	48	500	548
II	<i>Nanophyton erinaceum</i> . . . . .	57	365	422
	<i>Zygophyllum macropterum</i> . . . . .	10	30	40
	Прочие виды . . . . .	16	14	30
	Всего . . . . .	83	409	492
III	<i>Artemisia lerchiana</i> . . . . .	102	73	175
	<i>Anabasis salsa</i> . . . . .	72	69	141
	<i>Kochia prostrata</i> . . . . .	32	23	55
	Прочие виды . . . . .	23	20	43
	Всего . . . . .	229	185	414
IV	<i>Agropyron desertorum</i> . . . . .	300	—	300
	<i>Artemisia pauciflora</i> . . . . .	40	85	125
	<i>Salsola laricina</i> . . . . .	21	90	111
	Прочие виды . . . . .	64	36	100
	Всего . . . . .	425	211	636

*cretacea*, *Nanophyton erinaceum*), возраст их исчисляется несколькими десятками лет. Поэтому на I стадии сукцессионного ряда запас многолетних частей растений в 10 раз превышает запас однолетних (листья и молодые годичные побеги), а на II стадии — в 5 раз. На III стадии, в связи с изменением состава доминантов, наблюдается уже незначительное превышение запаса однолетних частей над многолетними, а на IV стадии, когда доминирование переходит к злакам с полностью отмирающими на зиму надземными частями, однолетняя (зеленая) фитомасса уже в 2 раза превосходит по запасу многолетнюю.

## ВЫВОДЫ

1. Первичные сукцессии растительных сообществ на меловых обнажениях тесно связаны с процессом выветривания коренного мела, сопровождающимся переотложением продуктов выветривания (щебень, мелкозем) и постепенным выравниванием рельефа. Стадии сукцессий соответствуют основным этапам эволюции рельефа меловых холмов, в ходе которой они разрушаются под воздействием выветривания, ветровой и водной эрозии, и в конечном счете сливаются с окружающей равниной.

2. В подзоне опустыненных степей степной зоны Западного Казахстана первично обнаженный меловой субстрат заселяется непосредственно высшими растениями, минуя стадии лишайников и мхов. Здесь прослеживаются следующие стадии сукцессий: I — ежовниковая (*Anabasis salsa*), II — парнолистниково-тасбиюргуновоя (*Zygophyllum macropterum* — *Nanophyton erinaceum*), III — биюргуново-полынная (*Anabasis salsa* — *Artemisia lercheana*) и IV — полынно-пустынножитняковая (*Artemisia pauciflora* — *Agropyrum desertorum*).

3. Для ранних этапов сукцессий на меловых обнажениях характерны относительно бедные по флористическому составу слабо сомкнутые сообщества мозаичной горизонтальной структуры с доминированием кальцефильно-петрофильных кустарничков, с участием ряда типично меловых видов, включая несколько эндемиков Западного Казахстана и Заволжья. В ходе сукцессий такие сообщества постепенно сменяются более богатыми по составу, более сомкнутыми, дифференцированными в вертикальном направлении и гомогенными полынно-пустынножитняковыми сообществами с участием гало- и эвксерофильных кустарничков и полукустарничков, а также эфемероидных геофитов. Эти сообщества по своему составу и структуре уже приближаются к зональным опустыненным полынно-дерновиннозлаковым степям европейско-казахстанского типа.

4. По мере сукцессий в сообществах меловых обнажений возрастает общий запас фитомассы, увеличивается относительная доля подземной фитомассы; значительное (десятикратное) преобладание многолетних надземных частей растений над однолетними сменяется двукратным преобладанием однолетних частей.

Институт экологии растений и животных  
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию  
17 февраля 1978 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Т. И. Растительность меловых обнажений степной части бассейна реки Дон в Ростовской и Волгоградской областях. Бот. журнал, 1973, 58, № 4.
- Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова. В кн. Полевая геоботаника, т. 3, М.—Л., «Наука», 1964.
- Бейдеман И. Н. Наблюдения над изменением растительности берегов, заселением морского дна при отступании Каспийского моря. Труды БИН АН СССР, сер. III (геоботаника), вып. 11, 1957.
- Благовещенский В. В. Динамика растительности на меловых обнажениях Среднего Поволжья. Бот. журнал, 1953, 37, № 4.
- Виноградов Н. П., Голицын С. В. К истории флоры сниженных Альп Среднерусской возвышенности. Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 4, М.—Л., Изд. АН СССР, 1963.
- Гордиенко И. И. К вопросу о естественном зарастании и закреплении голых песков. Бот. журнал, 1964, 49, № 12.
- Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала, М., «Наука», 1975.
- Горчаковский П. Л., Матяшенко Г. В. Флора меловых холмов Западного Казахстана. Тезисы докладов, представленных XII Международному ботаническому конгрессу, т. 1, Л., 1975.
- Горчаковский П. Л., Пешкова Н. В. Ранние стадии сукцессий растительности на новейшем аллювии в среднем течении р. Урал. Экология, 1970, № 5.
- Горчаковский П. Л., Пешкова Н. В. Изменение продуктивности растительных сообществ в ходе сукцессий на речном аллювии. Экология, 1977, № 5.
- Дубянский В. А. Характер растительности меловых обнажений в бассейне р. Хопра. Изв. СПб. бот. сада, 1905, 5, вып. 3.
- Карапетян Р. А. Закономерности заселения растительностью оз. Севан в связи со спуском озера. Бот. журнал, 1966, 51, № 9.
- Козо-Полянский Б. М. В стране живых ископаемых. Очерк из истории горных боров на степной равнине ПЧО, М., Гос. уч.-пед. изд., 1931.
- Кольченко О. Т. К флоре горы Большая Ичка. Материалы по флоре и растительности Сев. Прикаспия, Л., 1964.
- Кольченко О. Т. К флоре горы Сантас. Тезисы 29-й научн. конф. Уральск. пед. ин-та, Уральск, 1965.

- Кольченко О. Т. К флоре Акча-Тау, Материалы 31-й научн. конф. Уральск. пед. ин-та, Уральск, 1967.
- Кольченко О. Т. К флоре Иман-Кары и Кой-Кары. Тезисы 32-й научн. конф. Уральск. пед. ин-та, Уральск, 1968.
- Кольченко О. Т. К флоре Актолагая. Материалы 33-й научн. конф. Уральск. пед. ин-та, Уральск, 1969.
- Кольченко О. Т., Макарова Л. И. К изучению флоры меловых обнажений Подуральского мелового плато. Материалы по флоре и растительности Сев. Прикаспия, вып. 2, ч. 3, Л., 1966.
- Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн. Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР», т. 2, М.—Л., Изд. АН СССР, 1956.
- Литвинов Д. И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России. Бюлл. МОИП, 1891, вып. 3.
- Литвинов Д. И. О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России. Труды Бот. музея Академии наук, вып. 1, СПб, 1902.
- Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах, Л., «Наука», 1968.
- Савич В. М. В Прикаспийских степях и пустынях Зауралья (ботанико-географические исследования). Труды Императорского бот. сада, т. 28, вып. 2, СПб, 1908.
- Сафронова И. Н. О растительности меловых возвышенностей западной степной части Актубинской области. Бот. журнал, 1974, 59, № 11.
- Семенова-Тян-Шанская А. М. Биология растений и динамика растительности меловых обнажений по р. Деркул. Труды БИН АН СССР, сер. 3 (геоботаника), вып. 9, 1954.
- Смирнов Л. А. О флоре меловых выходов в Заволжье. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1934, 43, вып. 1.
- Талиев В. И. Растительность меловых обнажений Южной России. Труды Общества испыт. природы при Харьковском ун-те, 1904, т. 39, вып. 1.
- Талиев В. И. Растительность меловых обнажений Южной России. Труды Общества испыт. природы при Харьковском ун-те, 1905, т. 40, вып. 2.
- Федорович Б. А., Назаревский О. В. (ред.). Казахстан, М., «Наука», 1969.
- Фирсова М. И. Зарастание песчаных наносов р. Волги, Уч. зап. Казанского ун-та, т. 112, кн. 7 (биология), 1972.
- Черкасова Г. И. Новый вид кермека с меловых выходов Западного Казахстана. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1970, № 4.
- Черкасова Г. И. Группировки солянковидной полыни меловых возвышенностей. Зап. Казахстана. Вестн. МГУ, Биология, почвоведение, 1971, вып. 7.
- Burgess R. L. A study of plant succession in the sandhills of south-eastern North Dakota. Pros. N. Dakota Acad. Sci., 1965, 19.
- Clements F. E. Plant succession and indicators, N. Y., 1928.
- Duvigneaud J., Mouze L. La végétation de la partie septentrionale de la Champagne crayeuse. La colonisation des eboulis crayeux. Bull. Soc. bot. Nord France, 1966, 19, № 4.
- Eggler W. A. Plant succession on the recent vulcano Sunset Crater. Plateau, 1966, 38, № 4.
- Hartmann H. Über der Vegetation des Karakorum. I Teil: Gesteinsfluren, subalpine Strauchbestände und Steppengesellschaften im Zentralkarakorum. Vegetatio, 1968, 15, № 5—6.
- Hope-Simpson J. F. Studies of the vegetation of the English chalk. VI. Late stages in succession leading to chalk grassland. J. Ecol., 1940, 28.
- Lloyd P. S., Pigott C. D. The influence of soil conditions on the course of succession on the chalk of Southern England. J. Ecol., 1967, 55, № 1.
- Persson A. The vegetation at the margin of the receding glacier Scaftafellsjökull, Southeastern Iceland. Bot. notiser, 1964, 117, № 4.
- Poli E. L'Etna e il Fujiyama. Cenni geobotanici comparativi. Ann. bot., 1964, 28, № 1.
- Tansley A. G. Studies of the vegetation of the English chalk. II. Early stages of development of woody vegetation on chalk grassland. J. Ecol., 1920, 10.
- Tansley A. G., Adamson R. S. Studies of the vegetation of the English chalk. III. The chalk grasslands of the Hampshire-Sussex Border. J. Ecol., 1925, 13, № 2.
- Tisdale E. W., Fosberg M. A., Poulton C. E. Vegetation and soil development on a recently glaciated area near Mount Robson, British Columbia, Ecol., 1966, 47, № 4.
- Viereck L. A. Plant succession and soil development on gravel outwash of the Muldrow Glacier, Alaska. Ecol. Monogr., 1966, 36, № 3.