

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ТУВИНСКИЙ ИНСТИТУТ КОМПЛЕКСНОГО ОСВОЕНИЯ ПРИРОДНЫХ
РЕСУРСОВ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

САМБУУ Анна Доржуевна

**СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ТУВЫ**

03.02.01 – «Ботаника»

03.02.08 – «Экология»



Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант –
доктор биологических наук, профессор
А.А. Титлянова

Кызыл – 2014

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1. Физико-географические условия района исследования	9
1.1. Географическое положение, геологическое строение и рельеф	9
1.2. Гидрография и гидрология	11
1.3. Климат	14
1.4. Почвы	20
1.5. Растительность	24
Глава 2. Сукцессии растительности в травяных экосистемах	38
2.1. Первичная и вторичная сукцессии на отвалах	41
2.2. Антропогенная сукцессия	45
2.3. Дигрессионная пастбищная сукцессия	47
2.4. Восстановительная пастбищная сукцессия	59
2.5. Пирогенная сукцессия	62
2.6. Залежная сукцессия	67
Глава 3. Объекты и методы исследования	73
3.1. Объекты исследования и ключевые участки	73
3.2. Методы исследования	83
Глава 4. Сукцессии травяных экосистем в Туве	94
4.1. Первичная сукцессия при зарастании отвалов Каа-Хемского угольного разреза	95
4.1.1. Флора контрольного участка	97
4.1.2. Динамика видового состава сообществ контрольного участка	101
4.1.3. Флора разновозрастных отвалов	105
4.1.4. Динамика видового состава сообществ зарастающих отвалов	116
4.1.5. Динамика запасов растительного вещества	127
4.2. Антропогенная сукцессия, связанная с созданием Саяно- Шушенского водохранилища	134

4.2.1. Флористический состав	138
4.2.2. Динамика видового состава сообществ	140
4.2.3. Динамика доминантов	173
4.2.4. Динамика запасов растительного вещества	178
4.3. Вторичные сукцессии травяных сообществ	189
4.3.1. Пастбищные сукцессии	189
4.3.1.1. Описание ключевых участков	189
4.3.1.2. Флористический состав	192
4.3.1.3. Пастбищная дигрессия на участке Эрзин	198
4.3.1.4. Пастбищная демутация на участке Морен	204
4.3.1.5. Виды сукцессий на пастбищных участках подгорных равнин	209
4.3.1.6. Изменение структуры доминантов	224
4.3.1.7. Структура фитомассы	233
4.3.1.8. «Черные земли»	242
4.3.2. Пирогенная сукцессия	249
4.3.2.1. Флористический состав	251
4.3.2.2. Динамика видового состава сообществ	256
4.3.2.3. Динамика запасов растительного вещества	270
4.3.3. Залежная сукцессия	275
4.3.3.1. Флористический состав	275
4.3.3.2. Динамика видового состава сообществ	279
4.3.3.3. Изменение структуры доминирования	312
4.3.3.4. Динамика запасов растительного вещества	314
Выводы	329
Список литературы.....	336
Приложение.....	370

ВВЕДЕНИЕ

Степь первой из ландшафтов Земли оказалась на грани полной потери своей растительности и природного потенциала вследствие замены травяных экосистем агроландшафтами. В степях Центральной Азии, к которым принадлежат степи Тувы, сохранился степной ареал, сохраняющий степное видовое и экосистемное разнообразие. Оставшиеся степи постоянно находятся в сукцессионном процессе.

Сукцессия понимается, как направленные во времени изменения растительности и всей экосистемы в целом. Изучение сукцессий приобрело особое значение в последние 100 лет, когда антропогенное воздействие распространилось на все биомы и регионы биосферы. Под влиянием деятельности человека часть климаксовых экосистем была трансформирована в агроценозы и техногенные ландшафты, а остальная часть выведена из равновесного состояния и переведена в сукцессионное (Титлянова и др., 1993).

Среди природных поясов Тувы, степь и лесостепь подверглись наиболее сильной антропогенной трансформации в основном из-за выпаса, распашки, влияния огня, водохранилища и добычи полезных ископаемых.

Различные типы сукцессий травяных сообществ Тувы и теоретические вопросы, связанные с восстановлением степной растительности, обуславливают актуальность избранной темы.

Цель и задачи исследования. Цель – изучение сукцессий, возникающих в травяных сообществах Тувы под влиянием внешних воздействий, к которым относятся: зарастание отвалов, формируемых при добыче угля, затопление и подтопление прибрежных экосистем, выпас, влияние палов или пожаров, формирование залежей. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи: 1. Исследовать первичную сукцессию, развивающуюся при зарастании угольных отвалов. 2. Изучить особенности антропогенной сукцессии, возникающей при затоплении береговой зоны под действием Саяно-Шушенского водохранилища. 3. Выявить особенности вторичных сукцес-

сий: пастбищной, пирогенной и залежной. 4. Изучить в процессе сукцессии изменение видового состава сообществ, набора доминантных видов и экологических групп растений в разных эдафических условиях, но в одной климатической зоне. 5. Оценить величины запасов фитомассы при первичной и вторичной сукцессиях (пирогенные, залежные) и первичной продукции на различных стадиях пастбищной сукцессии.

Научная новизна работы. Впервые установлено, что при самозаращении угольных отвалов в степном поясе Тувы каждое сообщество развивается по своему пути в зависимости от положения в рельефе и увлажнения. На 40-летнем отвале сформировались сообщества, в которых наряду с коренными степными видами присутствуют пионерные, а также мезофитные виды лугов и лесов.

Установлено, что антропогенная сукцессия растительных сообществ прибрежных экосистем Саяно-Шушенского водохранилища под влиянием затопления и подтопления имеет спорадический характер. Изменения режима водохранилища, обусловленные действием человека, вызывают изменения береговых растительных сообществ. Сукцессия проходит три стадии: катастрофическую, вызванную заполнением водохранилища, в течение которой из сообществ выпадает от 40 до 70 % видов; стадию изменения видового состава сообществ с потерей степных и внедрением луговых и сорных видов; стадию обогащения сообществ видами за счет вернувшихся и внедрившихся с окружающих экосистем.

Найдена тесная связь видового состава сообществ, структуры доминирования видов и запасов фитомассы с режимом использования пастбищ.

Выявлены особенности динамики степных фитоценозов и структуры растительного вещества после однократного весеннего пала.

Установлены характерные особенности сукцессии залежей, предшественниками которых были распаханые степи различных подтипов. Охарактеризованы фитоценозы залежей и величины надземной и подземной фитомассы на разных стадиях сукцессии.

Защищаемые положения:

1. При развитии первичной сукцессии на техногенных отвалах Каа-Хемского угольного разреза, максимальный возраст которых 40 лет, стадия сукцессии зависит от положения сообщества в рельефе. На элювиальной позиции доминируют сорные растения, на транзитной позиции сосуществуют степные, луговые и лесные виды. На аккумулятивной позиции, где образован тонкий слой почвы, господствуют степные виды.

2. Антропогенная сукцессия, возникающая под воздействием работы Саяно-Шушенского водохранилища своеобразна, и подчиняется не погодным условиям, а режиму водохранилища, постоянно меняющемуся под действием человека.

3. В ходе пастбищной сукцессии на любое изменение режима выпаса фитоценоз отвечает закономерными изменениями его видового состава, структуры доминирования и интенсивности продукционного процесса.

4. Степные фитоценозы без ущерба переносят однократный весенний пал и в течение шести лет полностью восстанавливаются. Пал стимулирует продукционный процесс в подземной сфере и максимально в сухой степи.

5. Стадии залежной сукцессии (0–4 г., 4–7, 7–11, 11–17 лет) отличаются скоростью изменения видового состава сообществ. Стадия 4–7 лет – время максимального появления видов в сообществе, 7–11 лет – максимального выпадения видов и это наиболее активная фаза сукцессионного процесса, в течение которой набор видов резко меняется. К 17 годам фитоценоз уже близок к терминальной стадии.

Практическая значимость работы. Выработаны рекомендации по рациональному использованию степей. Одним из путей улучшения сбитых пастбищ является временное снижение интенсивности выпаса. При уменьшении пастбищной нагрузки запасы надземной (ветоши и подстилки) и подземной фитомассы за 2 года резко увеличиваются. Рекомендовано снижать пастбищную нагрузку на 50 % или на 25 % в зависимости от степени деградации степи, а также исключить полностью выбитые пастбища из выпаса на 2–3 го-

да. Участки, пострадавшие от весеннего пожара, следует использовать в качестве пастбищ на 2–3-й год после пожара. Для предотвращения стихийных пожаров необходимо производить окашивание степных участков и создать полосы вспашки на расстоянии 50 м от леса.

Материалы исследований по теме: «Оценка продуктивности пастбищ Республики Тыва (2005–2007 гг.)», «Проблема антропогенной трансформации степных и лесостепных экосистем Тувы в период с 1996 г. по 2010 г. и пути ее решения», «Мониторинг за степными пожарами в Республике Тыва (2006–2010 гг.)» были использованы Министерством сельского хозяйства и продовольствия Республики Тыва для внедрения в практику «Государственной экологической экспертизы за современным состоянием пастбищ Республики Тыва», «Государственной экологической экспертизы за природными кормовыми угодьями Республики Тыва», «Стратегии адаптации сельскохозяйственных животных к изменению климата и экосистем в Республике Тыва»; материалы исследования «Антропогенная сукцессия сообществ в зоне Саяно-Шушенского водохранилища» были использованы для пополнения базы данных по изучению Саяно-Шушенского водохранилища и для создания сайта «Саяно-Шушенское водохранилище в Туве». Адрес сайта <http://www.sshvrt.com/>. Сайт совместим с IE (7.0 и выше).

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на следующих совещаниях: Всероссийской конференции «Проблемы региональной экологии» (Томск, 2000); III, IV международных симпозиумах «Степи Евразии» (Оренбург, 2000, 2003), международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2002); XI Съезде Русского ботанического общества (Новосибирск, 2003); международных Убсунурских симпозиумах (Кызыл, 2000, 2002, 2004, 2008); I международной научно-практической конференции «Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона» (Кызыл, 2003); VII международной конференции «Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных ре-

гионов» (Кызыл, 2005); V Съезде Всероссийского общества почвоведов им. В.В. Докучаева (Новосибирск, 2008); научной конференции к 100-летию профессора Н.И. Базилевич «География продуктивности и биогеохимического круговорота наземных ландшафтов» (Пущино, 2010); международной научной конференции «Глобальные экологические процессы» (Москва, 2012).

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы, включающего 427 наименований (в том числе 58 – на иностранных языках). Работа изложена на 382 страницах, включает 94 таблицы и 56 рисунков. В приложении к диссертации приводится 2 таблицы.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 55 печатных работ, в том числе 2 коллективной монографии и статьи, из них 10 в рекомендованных ВАК изданиях.

Благодарности. Автор благодарит научных сотрудников Института почвоведения и агрохимии СО РАН Н.П. Миронычеву-Токареву, С.В. Шибареву, Н.П. Косых, С.Я. Кудряшову, Л.Ю. Дитц за большую помощь. Неотъемлемая помощь с.н.с. ИПА СО РАН Н.Б. Наумовой в освоении программы Statistica for Windows. Благодарю сотрудников Центрального сибирского ботанического сада СО РАН И.М. Красноборова, Д.Н. Шауло, Т.В. Мальцеву, А.Ю. Королюка, Н.Б. Ермакова, Н.И. Макунину, Н.Н. Лашинского, О.Ю. Писаренко за помощь, ценные советы и рекомендации. Выражаю признательность сотрудникам лаборатории биоразнообразия и геоэкологии ТуВИКОПР СО РАН, без поддержки которых выполнение данной работы было бы невозможно. Благодарю также моего консультанта, доктора биологических наук, профессора Аргенту Антониновну Титлянову (ИПА СО РАН), за ее постоянное внимание к моей работе.

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1. Географическое положение, геологическое строение и рельеф

Тува занимает центральную часть Азии между 50–54° с.ш. и 89–99° в.д. Границы республики на западе, севере и востоке проходят в основном по водораздельным горным хребтам высотой 2000–3000 м н.у.м. и лишь на юге – по приподнятым равнинам и предгорьям на высоте 800–1000 м. Протяженность республики с запада на восток более 700 км, с севера на юг – от 100 до 450 км; общая площадь – 170,5 тыс. км². Естественной границей на западе являются хребты Шапшальский и Чихачева, на северо-западе и севере хребты Западного Саяна (Сальджур, Джебашский, Таскыл, Хемчикский, Куртушибинский), на северо-востоке – хр. Ергак-Тыргак-Тайга, принадлежащий к системе Восточного Саяна. Менее четко выражена восточная граница, идущая по горным хребтам, расположенным в верховьях Большого и Малого Енисея и их притоков. Южная граница в значительной части идет вдоль условной линии по полупустынной бессточной котловине оз. Убсу-Нур (Кушев, 1957).

В геологическом строении Тувы принимают участие разнообразные по составу и возрасту горные породы (Геология Тувинской АССР, 1990).

Главные черты орографического устройства поверхности Тувы являются отражением ее сложной и длительной геологической истории, основными этапами которой были: 1) геосинклинальное развитие в нижнем палеозое; 2) постепенное сокращение геосинклинали и превращение ее в платформу в среднем палеозое; 3) платформенное развитие в верхнем палеозое, мезозое и палеогене с местными глыбовыми опусканиями и длительной континентальной денудацией, повлекшей пенепленизацию страны; 4) глыбовые движения в миоплиocene, нарушившие поверхность этого пенеплена и создавшие современное расположение хребтов и впадин, в значительной мере predetermined предшествующими этапами геологического развития (Леонтьев, 1956; Кудрявцев, 1966).

В орографическом отношении Тувинская ландшафтная область Алтае-Саянской горной страны, имеет ясно очерченные границы, которая отделяет горную часть от низкогорий и предгорных впадин (Зятькова, 1969). Характерной особенностью рельефа Тувы является наличие высоких хребтов и нагорий, расположенных главным образом, по ее окраинам и межгорным впадинам (Кушев, 1957). Горные хребты и нагорья, возвышающиеся до 3000–3500 м абс. высоты, образуют две крупные дуги, обращенные к северу. Северная дуга состоит из сложной системы хребтов, объединяющихся в своей совокупности в составе нагорий Западного и Восточного Саяна. Западный Саян примыкает на юго-востоке к меридиональному участку Шапшальского хребта, на юго-восточном его продолжении находится хр. Цаган-Шибету. Восточный Саян на юго-восточном своем продолжении, в пределах Тувы, примыкает к меридиональным Прихубсугульским хребтам.

Южная, меньшая дуга по своему расположению повторяет северную дугу. С запада на восток ее составляют хребты Западный и Восточный Танну-Ола и Сангилен. В восточной, наиболее широкой части области, между реками Бий-Хем и Каа-Хем, простирается еще одна орографическая дуга – система хребтов Академика Обручева.

Между этими основными орографическими дугами на гипсографических уровнях 520–1200 м располагаются депрессии. В пределах депрессий, в свою очередь находится ряд обособленных котловин, разделенных горными перемычками в виде сильно расчлененных горных массивов, небольших хребтов и останцовых гор (Зятькова, 1977).

Наиболее крупной из таких депрессий является Центрально-Тувинская (или Тувинская), протягивающаяся в широтном направлении между Западным Саяном и хр. Танну-Ола и имеющая свое продолжение на восток между хребтами Ак. Обручева и Сангилен. В западной и центральной частях области она распадается на крупные котловины: Хемчикскую, Улуг-Хемскую, Тувинскую (или Кызылскую) вытянутые по направлению долины р. Хемчик до нижнего участка р. Каа-Хем, а также ряд более мелких котловин, такие как

Чаа-Хольская, Шагонарская и др. Все эти котловины в литературе обычно объединяются под общим названием Центрально-Тувинской (или Тувинской) котловины. К востоку от последней идет продолжение в виде относительно более повышенной полосы – Каа-Хемского плоскогорья (1500–1800 м н.у.м).

На востоке Тувы к северу от Центрально-Тувинской депрессии между Восточным Саяном и хр. Ак. Обручева располагается Тоджинская котловина. К югу от хребтов Танну-Ола и Сангилена, в пограничной с Монголией полосе, в пределах Тувы находится северная часть Убсунурской котловины, являющейся составным элементом более крупной бессточной Котловины Больших Озер (рис. 1).

Современные черты рельефа республики представляют собой результат как древних, так и новейших тектонических движений и экзогенных процессов, протекающих в тесном взаимодействии друг с другом.

1.2. Гидрография и гидрология

Гидрографическая сеть Тувы относится к бассейну Северного Ледовитого океана, на локальном уровне – к верхней части бассейна Енисея, и значительно меньшей части – к бассейну бессточных впадин Центральной Азии с озерами Убсу-Нур, Урэг-Нур и Читу-Нур. На юго-востоке в нее входит небольшой участок бассейна р. Селенги, несущей свои воды в оз. Байкал (Клопова, 1957).

Главную водную артерию составляет система реки Улуг-Хем (Верхний Енисей) с его притоками Бий-Хем (Большой Енисей) и Каа-Хем (Малый Енисей). На западе проходит р. Хемчик, приток Улуг-Хема. Вся горная тайга изрезана по всем направлениям многочисленными ручьями и речками, впадающими в эти крупные реки. По южной границе республики протекает р. Тес-Хем, вливающая свои воды в озеро Убсу-Нур.

Общая протяженность рек Тувы вместе с главными притоками свыше 7600 км. Строение долин в верхнем течении носит следы деятельности ледников. Верховья рек имеют трогообразные, плоские, часто заболоченные

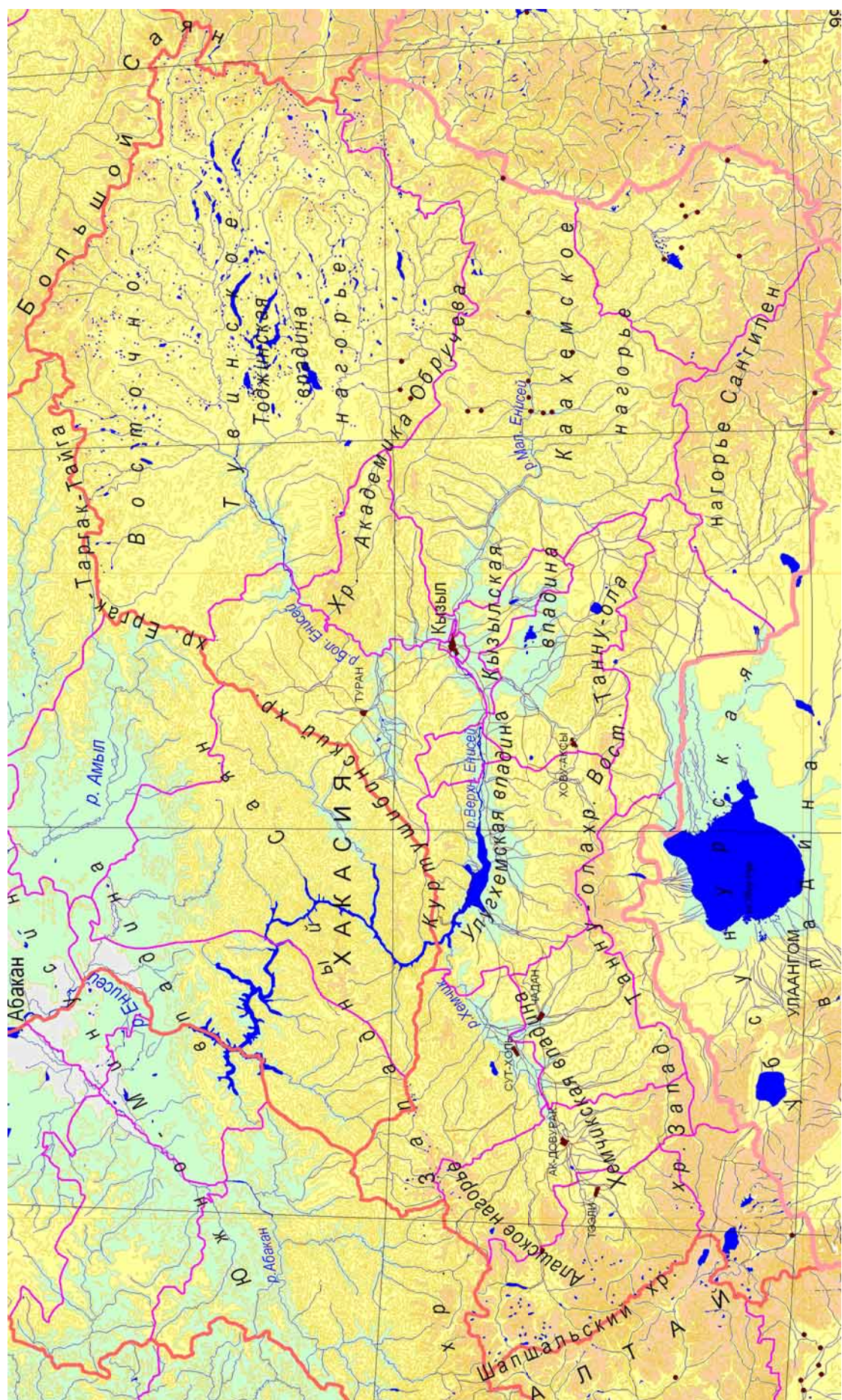


Рис. 1. Картограмма орографии Тувы и сопредельных территорий (по картограмме ТувиКОПР СО РАН).

долины, сменяющиеся в среднем течении узкими каньонообразными, крутопадающими ущельями. Большинство притоков вливаются в виде водопадов в основную реку, которая обычно глубже разрабатывает свою долину. Нижнее течение главных рек (Бий-Хем, Каа-Хем, Улуг-Хем, Хемчик) характеризуется сильно развитыми террасами, идущими иногда в несколько ярусов.

Гидрографическая сеть и режим рек формируются под влиянием рельефа и климата. Наличие котловин в центре Тувы обуславливает в основном радиальное расположение речной сети. Густота речной сети по республике составляет около $0,46 \text{ км}^2$, в восточной части она возрастает до $0,50 \text{ км}^2$, в засушливых степных котловинах резко снижается до $0,1 \text{ км}^2$.

Сток рек формируется, главным образом, за счет весеннего снеготаяния и летнего высокогорного питания. Снежный покров горного пояса служит основным источником питания речной сети весной и в первую половину лета.

Реки Тувы полноводны, но сток их, особенно среди года, неравномерен. Суммарная среднегодовая мощность всех рек (бассейн Улуг-Хема и Тес-Хема) может быть оценена в 9–10 млн Квт, а с учетом склонового стока – 20 млн Квт (Родевич, 1910).

Большинство рек Тувы относятся к горному типу. Притоки представляют собой горные реки, летом обильные воды, а зимой нередко перемерзающие с образованием наледей.

Многочисленные озера Тувы весьма разнообразны по величине, гипсометрическому положению, происхождению, режиму, химизму и связями с речными системами. Всего насчитывается более 400 озер общей площадью около 770 км^2 . Среди озер выделяются высокогорные, часто труднодоступные, лежащие выше границы леса, на высоте 1800–2000 м. Все они ледникового происхождения. Наиболее характерная группа таких озер расположена в тундровом плато северной части Шапшальского хребта, в истоках рек Кара-Суглуг, Монагы. К высокогорным относятся озерные системы юго-западной

Туву (самое крупное – Хиндиктиг-Холь). В Туве имеются и крупные одиночные озера – Сут-Холь, Кара-Холь на западе и два озера на хр. Танну-Ола. Целые озерные системы ледникового происхождения характерны для Тоджинской котловины, расположенные в горной тайге на высоте 1900–2000 м.

1.3. Климат

Согласно климатическому очерку Н.А. Ефимцева (1957), Тува, расположенная в центре Азии, отражает черты влияния соседних с нею территорий: с севера и северо-востока – таежной Восточной Сибири, с юга и юго-востока – пустынно-степных районов Монголии, с запада – горно-таежного Алтая. Благодаря такому географическому положению и резкой расчлененности рельефа, природные особенности Тувы, в том числе климата, отличаются значительной контрастностью. По Э.М. Мурзаеву (1952) здесь проходит северная граница пустынь Центральной Азии.

Наиболее ярко выраженной чертой климата является резкая континентальность, обусловленная, главным образом, удалением от морей и океанов. В холодную часть года Тува находится почти в центре обширного Азиатского антициклона, в котором происходит формирование холодного зимнего континентального воздуха с преобладающей тихой и ясной погодой. В теплую половину года, наоборот, для Тувы характерно пониженное атмосферное давление и преобладание переноса воздуха с запада и северо-запада. На фоне этих общих факторов климатические условия отдельных частей Тувы формируются под непосредственным воздействием физико-географических особенностей и, прежде всего, – рельефа.

Тува в целом является горной страной с колебаниями высот от 520 до 3970 м, вследствие чего в ней с особой четкостью проявляется вертикальная поясность физико-географических компонентов, в том числе и климата. Благодаря чередованию хребтов и котловин климатообразующая роль рельефа в Туве чрезвычайно велика. Так, по некоторым климатическим показателям

отдельные части республики не имеют себе подобных в соседних, близких по широте, районах. Абсолютная высота местности, степень изолированности, ориентировка горных хребтов по отношению к несущим влагу воздушным течениям, экспозиция склонов, характер подстилающей поверхности – все это во взаимной связи и обусловленности определяет многообразие климатических особенностей отдельных частей Тувы (Носин, 1963).

Малоснежная зима, жаркое и сухое лето, малое количество осадков и большая амплитуда абсолютных и суточных температур – характерные особенности климата Тувы. Так, средняя температура января в котловинах составляет минус 28–35°C, июля 15–20°C, среднегодовая температура – минус 3,7°, высота снежного покрова – 10–20 см (табл. 1, 2, 3). Амплитуда крайних значений температуры воздуха за год составляет 82–90°, амплитуда экстремальных значений температуры на поверхности почвы – 118°. Сумма температур выше 10°C составляет 1812–2086°. В среднем безморозный период длится около 185 дней (с 15 апреля по 18 октября). Период активной вегетации с суточными температурами не ниже 10° продолжается в среднем 134 дня (с 8 мая по 19 сентября). В этот период сумма активных температур с обеспеченностью 80 % составляет 1864°. Холодный период продолжается 205–225 суток, 50–80 % этих дней бывают безветренными. Увлажнение в котловинах скудное ($GKT \leq 0,4$), здесь в среднем в год выпадает 200–300 мм осадков, в горах – 700 мм (Агроклиматические ресурсы, 1974; Агроклиматический справочник ..., 1961).

Контраст крайних температур и особенно среднемесячных характерен в большей степени для котловин. Это объясняется тем, что в зимний период холодный воздух (как более тяжелый) спускается в котловины, где происходит дополнительное выхолаживание его нижних слоев, обуславливающее

Таблица 1

Температура воздуха в котловинах Тувы (1960 г.)

Пункт наблюдения	Абс. высота	Средняя температура по месяцам												Средняя годовая	Абс. минимум	Абс. максимум
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII			
Тоора-Хем (среднее за 12 лет)	890	-28,5	-24,9	-14,5	-2,0	5,9	12,8	14,9	12,1	4,7	-3,7	-15,7	-26,5	-5,4	-53,6	32,4
Туран (среднее за 9 лет)	855	-32,8	-29,3	-18,5	-2,3	8,2	14,8	17,0	14,0	7,4	-1,3	-15,6	-28,9	-5,6	-51,2	32,8
Сарыг-Сеп (среднее за 9 лет)	705	-34,3	-30,6	-19,7	-1,2	9,8	15,7	17,9	15,1	8,1	0,0	-15,2	-29,9	-5,4	-53,1	36,4
Кызыл (среднее за 14 лет)	625	-33,9	-30,1	-18,3	0,9	11,0	17,7	19,8	16,9	9,7	0,2	-14,5	-29,3	-4,2	-54,0	36,6
Чадан (среднее за 12 лет)	720	-32,2	-28,1	-16,0	1,6	11,6	16,8	18,5	15,6	8,7	-0,8	-14,8	-27,4	-3,9	-49,8	36,9
Эрзин (среднее за 8 лет)	1100	-35,3	-32,1	-21,8	-3,3	9,4	16,3	18,0	15,7	9,0	-0,2	-14,5	-29,8	-5,7	-52,3	35,5

Таблица 2

Даты перехода температуры воздуха через 0, 5, 10°C, последних и первых морозов котловинах Тувы (1960 г.)

Пункт наблюдения	Переход температуры весной				Последний мороз (весной, летом)		Переход температуры осенью				Первый мороз (осенью)		Безморозный период (число дней)	Средняя сумма температур >10°C
	Через 0°C	Через 5°C	Через 10°C	Через 10°C			Через 0°C	Через 5°C	Через 10°C	Через 10°C	Средняя дата	Самая ранняя		
Тоора-Хем	20.IV	11.V	2.VI	2.VI	20.VI	20.VI	20.IV	11.V	2.VI	2.VI	18.VIII	9.VIII	48	1150
Туран	19.IV	3.V	23.V	23.V	28.V	20.VI	19.IV	3.V	3.IX	26.IX	30.VIII	16.VIII	94	1519
Сарыг-Сеп	18.IV	29.IV	16.V	16.V	29.V	13.VI	18.IV	29.IV	7.IX	16.X	7.IX	21.VIII	96	1740
Кызыл	12.IV	26.IV	11.V	11.V	21.V	1.VI	12.IV	26.IV	14.IX	16.X	22.IX	29.VIII	123	2088
Чадан	11.IV	23.IV	10.V	10.V	1.VI	6.VI	11.IV	27.IX	11.IX	13.X	3.IX	21.VIII	98	1940
Эрзин	22.IV	2.V	18.V	18.V	24.V	6.VI	22.IV	2.V	11.IX	15.X	9.IX	22.VIII	95	1812

Таблица 3

Количество атмосферных осадков (в мм) в котловинах Тувы (1960 г.)

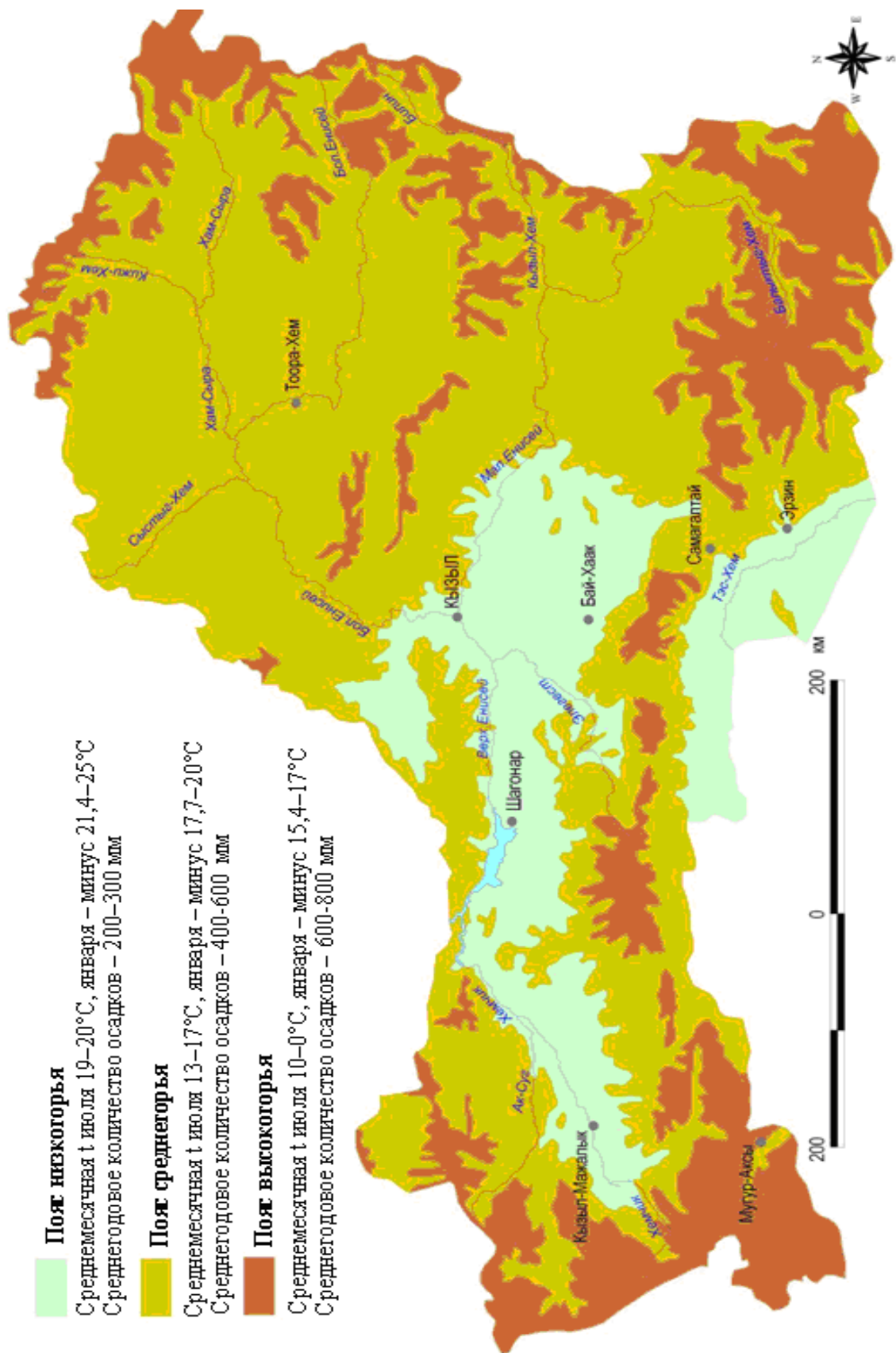
Пункт наблюдения	Средняя сумма за период XI-III	Среднее количество по месяцам								Сумма за год			Средняя сумма за период V-VIII
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Средняя	минимальная	максимальная		
Тоора-Хем	42	11	24	55	66	60	32	10	300	198	376	205	
Туран	55	8	26	48	65	63	30	8	303	207	412	202	
Сарыг-Сеп	52	10	24	50	68	58	28	15	305	183	441	200	
Кызыл	39	4	10	33	52	48	22	6	214	157	326	143	
Чадан	28	5	9	41	48	64	17	8	220	172	338	162	
Эрзин	34	4	13	30	59	36	14	8	198	129	224	138	

Примечание: приведенные в таблицах метеорологические данные взяты из «Агроклиматических ресурсов Красноярского края и Тувинской АССР». Л., 1974 и «Агроклиматического справочника по Красноярскому краю и Тувинской АССР». Л., 1961

температурную инверсию. По этой причине в котловинах зимой значительно холоднее, чем в горах (примерно до 2000 м). Летом же, наоборот, в Туве устанавливается положительный температурный градиент – с высотой температура понижается. Это своеобразие температурного режима приводит к тому, что амплитуда среднемесячных температур в году на соседних, близких по широте, территориях, нигде не достигает такой величины, как в некоторых котловинах Тувы (около 54°C).

Горы на территории Тувы способствуют некоторому обострению фронтальных процессов в циклонах, и в связи с этим увеличению осадков до 300–400 мм и более на наветренных склонах хр. Танну-Ола и гор восточной Тувы. Северо-восточная и восточная части Тувы получают значительно больше осадков отчасти и потому, что оказываются более доступными для приносящих влагу северо-западных ветров ввиду более низких высот и меньшей ширины на этом участке Западного Саяна. Сформировавшийся в итоге этого на всей территории восточной Тувы лесной покров является серьезным климатообразующим фактором, определяя здесь в значительной мере как температурный режим, так и другие климатические особенности.

В условиях сложного горного рельефа на формирование климатических особенностей отдельных частей Тувы большое влияние оказывает экспозиция склонов и абсолютная высота гор. Н.П. Бахтин (1968) на территории Тувы выделяет три вертикальных климатических пояса: низкогогорья, среднегорья и высокогорья (рис. 2). Выделение этих трех поясов дает лишь приблизительную схему распределения климатических особенностей в связи с высотой, так как благодаря сложному сочетанию многих других факторов нередко на одной и той же абсолютной высоте и близкой широте наблюдаются различные климатические показатели. Тем не менее, наиболее характерные особенности климата в указанных ниже высотных пределах проявляются здесь достаточно четко, что находит свое выражение и в характере ландшафтов.



Климатический пояс низкогогорья представлен преимущественно степными и сухостепными ландшафтами, пояс среднегорья – лесостепными, лесными и пояс высокогорья – гольцово-тундровыми.

Степень защищенности территории от воздействия влагоносных воздушных течений резко проявляется в изменении климатических условий и всего облика ландшафта. Наиболее ярким примером такой территории может служить Убсунурская котловина, отделенная от воздействия северо-западных воздушных течений, кроме Алтая и Западного Саяна, хр. Танну-Ола, превышающим 2000 м. В результате этого климатические условия Убсунурской котловины значительно отличаются от условий котловин к северу от хр. Танну-Ола, прежде всего, резко выраженной сухостью. Количество выпадающих осадков здесь почти в два раза меньше, чем в Улуг-Хемской котловине. Обращенный к Убсунурской котловине склон хр. Западный Танну-Ола в основном лишен лесной растительности, замещающейся здесь степной и сухостепной. Почти аналогичную картину по увлажнению представляют и обращенные к Убсунурской котловине склоны горных массивов юго-западной Тувы – Цаган-Шибэту и Монгун-Тайга.

1.4. Почвы

Своеобразие местных почв обратило на себя внимание уже первых исследователей почвенного покрова Тувы Б.Ф. Петрова и К.А. Уфимцеву «К характеристике почв Западного Саяна» (1941), М.В. Кириллова «Некоторые данные о микрофлоре почв Тувинской автономной области» (1953), «Почвенно-географический очерк Дзун-Хемчикского района Тувинской автономной области» (1954). Первые материалы по изучению географии почв, как основы сельскохозяйственного районирования Тувы и выявления ее почвенных ресурсов, были обобщены Б.Ф. Петровым (1952). Монография В.А. Носина «Почвы Тувы» (1963) наиболее полно отражает генезис, географию, свойства почв и почвенный покров горных и равнинных территорий. В.А. Носиным впервые разработана схема почвенного районирования Тувы. За

последние годы появились новые данные о географии, составе и свойствах почв и процессах формирующих почву в результатах исследований ряда авторов (Волковинцер, 1978; Стебаев, Керженцев, 1986; Курбатская, 1990, 2001; Степи Центральной Азии, 2002; Franz Conen et al., 2003; Дергачева, Захарова, Ондар, 2010).

В горной Туве и ее межгорных котловинах четко выражена вертикальная зональность ландшафтов. Широтное расположение горных хребтов обуславливает резкие различия в почвах и растительности склонов южной и северной экспозиций, где проявляется предгорная (горная) "аридно-теневая" и "гумидно-предгорная" зональность (Фридланд, 1972).

По С.С. Неуструеву (1976) вертикальные почвенные зоны каждой страны определяются положением подножья гор, а также относительным положением горных стран вообще. Зональность почв Тувы в горах и на дне котловин, подчиняясь закономерностям широтной зональности, в большой мере зависит от горно-котловинного рельефа страны, обуславливающего наличие в одной котловине склонов различных экспозиций.

Вертикальная поясность является основной закономерностью распространения горных почв. Состав и структура вертикальной зональности зависит от (географической широты) нахождения страны и, большей частью, определяется экспозицией склонов. В Туве склоны гор, обращённые к котловинам, резко отличаются по ландшафтам: южный – степной, ксероморфный, а северный – таёжно-лесной, более мезофильный. В межгорных котловинах широтное изменение пролеживается слабо. Несколько большая аридизация Убсунурской котловины по сравнению с Тувинской, тем более с Тоджинской, объясняется воздействием центрально-азиатских пустынь. Однако, опустыненные нанофитоновые ландшафты с бурыми полупустынными почвами, встречающиеся в южной Убсунурской котловине, имеются и в Тувинской – в окрестностях г. Кызыла и в предгорьях Уюкского хребта (Курбатская, 1996).

Почвы межгорных котловин В.А. Носин (1963) относит к степной зоне суббореального пояса Евразии. При характеристике почв Центральной и Западной Тувы, Б.Ф. Петров (1952) хотя и делит степные почвы на горные и равнинные, черноземы и каштановые почвы описывает как горные.

Самобытность почв межгорных котловин отмечена В.И. Волковинцем (1978) при изучении почвенного покрова котловин Северо-Восточной и Центральной Азии. Холодные сухие степи Якутии, Забайкалья, Тувы, Горного Алтая, Тянь-Шаня и Монголии развиваются в условиях ярко выраженной сухости воздуха и почв, пониженных температур среды и наличия постоянной и длительной сезонной мерзлоты под открытыми степными пространствами. Свойства определяют специфику и характерные черты сухостепных почв, отнесенных им к самостоятельному генетическому типу степных криоаридных почв.

Общее горное залегание территории, осложненность поверхности межгорных котловин элементами горного рельефа, каменистость почв и разновысотные по отношению к мировому океану расположения котловин дают относительные критерии для отделения почв равнин и горных территорий. Так границы между геоморфологическими образованиями проведены по подножию горных массивов, независимо от общей абсолютной высоты межгорной депрессии (Гаджиев, 2002). В лесостепной зоне развиты лугово-лесные черноземовидные почвы. Данные почвы встречаются повсеместно по нижнему краю леса, типичны для луговых степей и травянистых лиственничников. Горные черноземы занимают вершины низкогорных хребтов, увалов и склоны северо-западных и северо-восточных экспозиций, на внутренних хребтах Западного Саяна в пределах 1300–1400 м, на Сангиле – 1300–1600 м абс. выс. Горный чернозем наиболее широко представлен на северном склоне хр. Танну-Ола по его подножию. На южном склоне хр. Танну-Ола, на пониженных элементах рельефа встречаются горные лугово-черноземные почвы.

Каштановые почвы наиболее распространены в межгорных котловинах под засушливыми или сухими степями. Глубокое промерзание почв в зимний период и медленное оттаивание весной приводят к аккумуляции основной части живых и мертвых подземных органов в самых верхних слоях почвенного профиля, в связи с чем гумусовый горизонт каштановых почв обычно имеет небольшую мощность и низкое содержание гумуса. Каштановые (собственно) почвы – наиболее распространенный подтип. Широкая их география объясняет различия травяного покрова, под которым они формируются в разных геоморфологических условиях. В межгорных котловинах Тувы преобладают ковыльно-холоднополынные, ковыльно-тонконогово-холоднополынные, ковыльно-холоднополынно-лапчатковые степи. От подтипа темно-каштановых почв каштановые отличаются меньшей гумусированностью и склонностью к уплотнению. Распределение гумуса по профилю зависит от гранулометрического состава. В супесчаных разновидностях падение гумуса с глубиной довольно резкое – в слое почвы 25–35 см содержание гумуса составляет около 80 % от его количества в верхних горизонтах, в среднесуглинистых почвах распределение гумуса по профилю более равномерно (Степи Центральной Азии, 2002).

В межгорных котловинах встречаются песчаные пустыни и полупустыни. В Тувинской котловине они занимают незначительные площади и расположены в южной части Улуг-Хемской котловины, на юге от г. Кызыла до северных подножий хр. Восточного Танну-Ола, а также в юго-восточной его части. В Убсунурской котловине песчаные пустыни занимают большие площади в восточной ее части к югу от р. Тес-Хем. Нижним рядом вертикальной зональности являются также бурые пустынно-степные почвы, распространенные большей частью в западной части котловины узкой полосой от оз. Убсу-Нур до р. Холу. Они залегают на нижней части подгорных равнин, переходящих на террасы и древнеаллювиальную равнину дельты р. Тес-Хем на уровнях от 660 до 860 м.

В сложении форм современного почвенного покрова Тувы принимают участие аллювиальные, делювиальные, пролювиальные, моренные и флювио-гляциальные четвертичные отложения, меньшее значение имеют отложения гравитационные (осыпи, курумы), золовые и озерные. Удельное значение в качестве материнских почвообразующих пород принадлежит образованиям элювиального генезиса (Носин, 1963).

Из наиболее общих признаков для всех почв Тувы следует отметить: повышенную скелетность, легкий гранулометрический состав, сравнительно хорошо выраженную микроагрегированность, промытость почвенного профиля от гипса и легкорастворимых солей (за исключением гидроморфных почв аллювиальных речных и озерных равнин и дельт), преобладание мучнистых форм карбонатных образований, укороченный гумусовый профиль, большую подвижность гумуса.

1.5. Растительность

Природные условия Тувы, как территории с горным рельефом, разнообразны. Такое же разнообразие характерно и для ее растительного покрова, одного из важнейших элементов ландшафта (Калинина, 1957).

Согласно А.В. Куминовой и др. (1985) основные закономерности в распределении растительного покрова Тувы обусловлены: широтной зональностью, высотной поясностью, явлениями интразональной категории, историческим прошлым в формировании флоры и растительности, и антропогенными факторами. По характеру и закономерностям растительного покрова Тува принадлежит к двум крупным природным единицам: Алтае-Саянской горной области и области опустыненных степей и пустынь бессточных котловин Северной Монголии. Граница между ними проходит по осевым хребтам нагорья Сангилен, Танну-Ола и Цаган-Шибету, поэтому большая часть территории Тувы принадлежит Алтае-Саянской горной области с характерным для нее разнообразием растительности, обусловленным сочетанием высокогорных хребтов и нагорий с обширными межгорными депрессиями

рельефа. Также, в связи с расположением в центре Азии, Тува по сравнению с прилегающими районами Сибири отличается повышенной континентальностью климата. Все это создает широкую экологическую амплитуду местообитаний растений, и в связи с этим и большое разнообразие фитоценозов, принадлежащих к высокогорно-тундровому, лесному, степному, луговому и болотному ландшафтам. Значительные площади занимают фитоценозы, развивающиеся на «молодых» местообитаниях – каменистых россыпях вершин, осыпях склонов, на перевейанных песках и в поймах рек.

По градиенту широтной зональности Тува расположена в степной зоне. Широтное распространение зоны степей, как и в Южной Сибири, прерывается горными поднятиями, между которыми сохраняются различные по площади степные участки. Степи этих пониженных участков в котловинах центральной части Тувы отделены горами от зоны своего сплошного распространения (рис. 3).

В характере растительного покрова Тувы четко выражена высотная поясность, связанная с комплексом природных условий отдельных горных систем.

Согласно К.А. Соболевской (1950) на территории Тувы выделяет зону степей, опустыненных степей, горно-лесной пояс, пояса субальпийских степей и кустарников и высокогорно-альпийский. Согласно современным представлениям, на территории, в основном принадлежащей к Алтае-Саянской горной области, распределение растительности обусловлено высотной поясностью и принадлежностью отдельных территорий к различным поясам растительности. Таким образом, особенности рельефа и климата обусловили своеобразие растительного покрова в разных частях Тувы и поясность растительности. Выделяются степной, лесной и высокогорный лугово-тундровый пояса.

Высокогорный пояс. Впервые о растительности высокогорного пояса сказано в работе К.А. Соболевской (1950), где особо подчеркиваются значительные различия в характере растительности отдельных горных массивов.

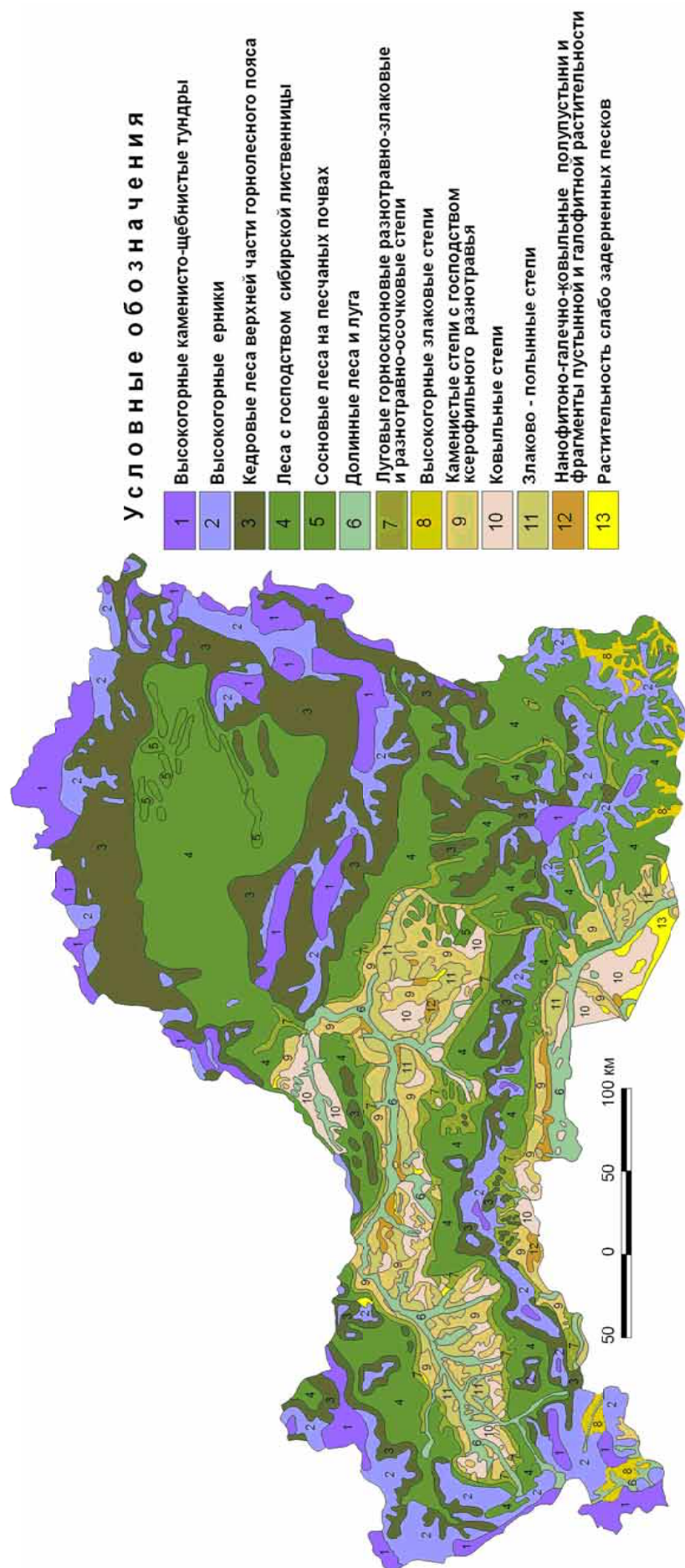


Рис. 3. Карта растительности Тувы (по А.И. Шретеру, 1957) (по картосхеме ТуВИКОПР СО РАН).

Под высокогорьями понимается вся территория, которая лежит выше верхней границы леса. Последняя в зависимости от расположения горных хребтов проходит на разных высотах. Так, в северных и северо-восточных районах (хр. Западный и Восточный Саяны) Тувы верхняя граница леса и, следовательно, нижняя граница тундрово-лугового пояса, приурочена к абсолютной высоте 1800 м; в центральных массивах (хр. Танну-Ола) – к 2100–2200 м, на юго-западе (хр. Монгун-Тайга) высокогорные луга и тундры находятся на высоте 2400 м. По растительному покрову этот пояс неоднороден и включает леса, заросли кустарников (ерники), горные луга, мохово-лишайниковые тундры и голыцы. Каждое из этих образований не имеет сплошного, поясного распространения, но встречается совместно с другими, чередуясь то большими, то меньшими площадями в пределах одних и тех же высот, в зависимости от форм рельефа, увлажнения и почвенных условий (Красноборов, 1976; Седельников, 1982, 1984, 1988; Седельникова, Седельников, 1982).

В некоторых районах республики растительность высокогорий используется в качестве летних пастбищ. Высокие кормовые качества трав, отсутствие гнуса, прохлады и обеспеченность водопоями характеризуют высокогорные пастбища как лучшие для выпаса скота летом (Самбыла, 2007).

Горно-таежный пояс занимает среднегорья с глубоким эрозионным расчленением поверхности с преобладающей крутизной склонов более 20°. В растительном покрове пояса преобладают кедровые и лиственничные леса с хорошо развитым моховым напочвенным покровом (Куминова А.В. и др.).

Леса занимают 49 % от общей площади республики и приурочены к горным поднятиям. Распространение лесных сообществ по вертикали изменяется в зависимости от географической широты района и ориентации макросклона хребтов. На хр. Куртушибинский и Алашском плато лесной пояс ограничен высотами 1900–2100 м. На северном макросклоне хр. Уюкский предел распространения леса 800–1850 м. Рубежи леса по хр. Танну-Ола на макросклоне северной ориентации изменяются от 1000 до 2300 м, а по юж-

ному макросклону – 1500–2300 м. Примерно на 100–150 м сдвинуты пределы леса на южной покатости хр. Сангилен, в долинах рек Тувинской котловины от 500 до 700 м, Убсунурской – 900–1100 м (Коропачинский, Онучин, 1961; Шумилова, 1972; Коропачинский, 1975; Коропачинский, Скворцова, 1966; Малышев, 1965; Смагин, Ильинская, Назимова и др., 1980; Ханминчун, 1980; Маскаев, 1978, 1985; Ревушкин, 1981; Ревякина, 1996; Самдан, 2007).

Лесной покров Тувы сложен 9 формациями: лиственничной (*Larix sibirica* Ledeb.), кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour), сосновой (*Pinus sylvestris* L.), еловой (*Picea obovata* Ledeb.), пихтовой (*Abies sibirica* Ledeb.), поникшеберезовой (*Betula pendula* Roth), мелколистноберезовой (*Betula microphylla* Bunge), осиновой (*Populus tremula* L.) лавролистно-тополевой (*Populus laurifolia* Ledeb.). Больше всего лиственничных и в несколько меньше кедровых лесов. Участие остальных формаций небольшое, особенно мала площадь пихтовых лесов. Березовые леса встречаются по пологим склонам преимущественно в северной экспозиции и представлены коренными и вторичными сообществами, возникшими в результате пожаров, вырубki, расчистки под сенокосы и пашни (Коропачинский, Федеровский, 1969).

В зоне контакта лесной и высокогорной растительности происходит потеря эдификаторной роли *Larix sibirica* Ledeb. и *Pinus sibirica* Du Tour, что приводит к выпадению травянистых, кустарничковых и кустарниковых синузий, типичных для лесных фитоценозов горнолесного пояса, и замещению их высокогорными синузиями. Формируются леса с сильно разреженным древесным ярусом и хорошо сформированными кустарниковым (*Betula rotundifolia* Spach) и лишайниковым (кустистые лишайники родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Cladina*) ярусами (Зибзеев, 2008; Зибзеев, Седельников, 2010).

Лиственничные леса формируют верхнюю границу леса в аридных высокогорьях Тувы. Эти леса широко распространены на всей территории высокогорий, за исключением хр. Монгун-Тайга и южной покатости хр. Цаган-Шибэту (Ревушкин, 1981).

Лесостепной пояс – самобытный компонент растительного покрова Тувы. Имея островной характер и развиваясь в экстраконтинентальных условиях, она значительно отличается от зональных лесостепей Западной Сибири и Европы и имеет аналоги лишь в горных провинциях Сибири и ее сопредельных территориях (Юнатов, 1950; Куминова, 1960; Банникова, Худяков, 1976; Огуреева, 1980; Куминова и др., 1985; Макунина и др., 2007; Макунина, 2010а).

Отдельными фрагментами она распространена в пределах Центрально-Тувинской котловины, занимая низкогорные хребты и возвышенности, в предгорных шлейфах Западного и Восточного Танну-Ола, их северного макросклона, Уюкского хребта, на его стыке с Центрально-Тувинской котловиной, южного макросклона хр. Ак. Обручева, а также в юго-восточной части Алашского плато на его стыке с Хемчикской котловиной (Ломоносова, 1977; Ершова, 1982а, б; Горшкова, Зверева, 1982; Зверева, 1982; Шауло, 1982; Шоба, 1985; Монгуш, 2011). Кроме того, лесостепи распространены в пределах котловин, по останцовым грядам мелкосопочника, высоты которых составляют 1300–1500 м.

Лесостепная растительность Тувы в пределах степных котловин в низкогорьях расположена между степным и лесным поясами (Куминова и др., 1985). Лесостепь имеет своеобразную, типичную только для нее растительность и представляет собой единство лесных и луговостепных фитоценозов. Лесной элемент лесостепи представлен парковыми лиственничными, лиственничными с подлеском и березово-лиственничными лесами, лиственничными, березовыми перелесками и осиново-березовыми лесами. Степной элемент лесостепи включает различные формации луговых степей: разнотравно-злаковые, разнотравные, кустарниковые, а также каменистые (петрофитный вариант луговых степей). Доминирующим компонентом лесостепи является травянистая растительность – луговые степи. Формирование луговых степей связано с лесостепным ландшафтом, так как эколого-фитоценотический анализ флоры этих сообществ указывает на преобладающую роль видов лесостепной флоры.

степной ландшафтно-ценотической группы – 50–60 %, степных видов – 25–30 %, луговых и лесных – 10–15 %.

Помимо основных компонентов леса и степи в лесостепной зоне встречаются остепненные луга, занимающие незначительные площади, на залежах распространена сорная растительность. В пределах лесостепи также отмечены фрагменты настоящих степей, локально встречаются группировки галофитной растительности (Соболевская, 1950; Калинина, 1957; Смагин, Ильинская, Назимова и др., 1980).

Степной пояс, объединяющий пространства с преобладанием фитоценозов степного типа растительности на плакорах, включает как равнинные, так и холмистые предгорные территории и занимает днища котловин Тувы и примыкающие к ним степные предгорья горных хребтов (Куминова В.А. и др., 1985). Больше всех других типов растительности степная отражает географическую принадлежность территории Тувы к степной зоне.

Разнообразные сочетания количества тепла и влаги, гористый рельеф, различные высоты, большое влияние подстилающей породы и щебнистости почв в котловинах, предгорьях и ландшафтах куэстово-грядового комплекса обуславливают своеобразие степей Центральной Азии, отличающее их от степей больших равнин. Так, для степей Тувы характерно отсутствие приуроченности определенного подтипа степей к почвенной разности. Лишь луговые степи размещаются на черноземах, опустыненные – на бурых пустынных или светло-каштановых почвах. Настоящие и сухие степи могут встречаться на любых разновидностях темно-каштановых и каштановых почв (Степи Центральной Азии, 2002).

Гористо-холмистый рельеф диктует катенную организацию степного ландшафта. Катенные градиенты в котловинах имеют гораздо большее значение, чем в равнинных степях (Мордкович, 1985).

Степи в Туве являются широко распространенным типом растительности, которые занимают 2811 тыс. га (17 %), и расположены в основном в межгорных котловинах.

С позиции ботанической географии есть несколько точек зрения на определение границ Центральной Азии, а также ее внутреннее разделение (Королук, 2002). Е.М. Лавренко (1940) выделяет Евразийскую степную и Центральноазиатскую пустынно-степные горные области, проведя северо-западную границу последней по южной Туве и юго-восточному Алтаю, отметим при этом, что к ней тяготеют островные лесостепные и степные районы юга Центральной Сибири, за исключением самых западных. Е.М. Лавренко в 1942 г., пересмотрев данное разделение, выделил в составе Евразийской степной области, наряду с Причерноморско-Казахстанской, Центральноазиатскую степную подобласть (Лавренко, 1942). В 1978 г. он предложил выделить Восточносибирско-Центральноазиатский экстраконтинентальный сектор Палеарктики. Его западная граница была проведена вдоль долины Енисея на юг по Кузнецкому Алатау, юго-восточному Алтаю и далее на территории Монголии (Лавренко и др., 1988). В отличие от более западных евразийских степей центральноазиатские степи не имеют сплошного ареала, поскольку степные территории в Центральной Азии отделены друг от друга горами и часто носят островной характер.

Традиционно для Центральноазиатской степной подобласти выделяют следующие подтипы степей: пустынные, опустыненные, настоящие, луговые и криофитные. В настоящее время значительно работ, выполненных в традициях эколого-флористической классификации, которая в качестве критерия принимают различия во флористическом составе сообществ.

В данной работе мы придерживаемся взглядов Е.М. Лавренко и др. (1988, 1991), считая, что степи Монголии, Забайкалья, Горного Алтая, Хакасии и Тувы, представляют единое целое в рамках экстраконтинентального сектора Палеарктики, относятся к Центральноазиатской степной подобласти, где разные авторы выделяют: пустынные, опустыненные, настоящие, сухие, луговые и криофитные (высокогорные) степи, и различные их варианты (Лавренко и др., 1991; Karamysheva, Khramtsov, 1995; Сухие степи..., 1984, 1988; Титлянова и др., 2002а).

В растительном покрове Тувы луговые степи занимают незначительные территории (Ершова, 1982). Они отмечены по склоновым микропонижениям, впадинам между холмами и нижним частям склонов северных экспозиций на хребтах Западный Саян, Уюкский, Шапшальский, Цаган-Щибэту. Флористический состав луговых степей разнообразнее, чем настоящих степей и беднее по сравнению с хакасскими (Куминова и др., 1985), Алтая (Куминова, 1960), Забайкалья (Рещиков, 1964; Пешкова, 1972). Они входят в комплекс экспозиционной лиственничной лесостепи. Пологие склоны и подгорные шлейфы заняты сочетаниями остепненных лугов и луговых степей (Куминова, 1960; Ершова, Намзалов, 1985; Намзалов, 1994; Королюк, Макунина, 2000; Королюк, 2002; Макунина, 2010а). Доминантами или содоминантами в лугово-степных сообществах выступают: *Helictotrichon schellianum* (Hack.), *Stipa capillata* L., *S. pennata* L., *Carex kirilowii* Turcz., *C. pediformis* C.A. Mey., *Festuca pseudosulcata* Drob., *Phleum phleoides*. Для сообществ луговых и настоящих степей характерно высокое проективное покрытие и флористически богатый травостой.

В днищах межгорных котловин Тувы настоящие степи являются основными. Они покрывают также выровненные участки склонов, подгорные шлейфы, террасы рек и озер. Растительность формируют дерновинные, преимущественно мелкодерновинные злаки: *Stipa krylovii* Roshev., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Poa attenuata* Trin. Отдельно можно выделить устойчивые к выпасу растения: *Artemisia frigida* Willd., *Potentilla acaulis* L., *Carex duriuscula* C.A. Mey., *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. Во многих сообществах настоящих степей развит кустарниковый ярус, представленный *Caragana bungei* Ledeb., *C. spinosa* DC., *C. pygmaea* (L.) DC. (Ревердатто, 1928, 1931; Шретер, 1957; Куминова и др., 1976; Намзалов, Королюк, 1991; Намзалов, 1994; Королюк, Макунина, 2009; Макунина, 2010б).

По исследованиям Е.М. Лавренко и др. (1991) сухие степи характерны для межгорных впадин Центральной Азии, где они занимают самые пони-

женные их части. В горных массивах Алтая, Тувы, Хакасии, в Монгольском и Гобийском Алтае они произрастают на склонах гор, где местами образуют особый подпояс в степном поясе. Наиболее типичным выражением сухих степей является так называемые черырёхзлаковая степь, основу которой составляют *Stipa krylovii*, *Festuca pseudovina*, *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*. Из разнотравья в сухих степях Тувы в большом обилии встречаются *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida*. Остальные, также типично степные виды (*Agropyron cristatum*, *Allium anisopodium*, *Iris flavissima*, *Potentilla bifurca*, *Convolvulus ammannii*, *Heteropappus altaicus* и др.), примешиваются в небольшом обилии. Обычно присутствуют и обильны *Caragana pugnata* и *C. bungei*.

Опустыненные степи на территории Тувы не занимают больших площадей и встречаются только в межгорных котловинах и по конусам выноса рек, стекающих с южного склона Западного Саяна (Куминова, 1982). По характеристикам опустыненные степи занимают переходное положение между пустынными и сухими, в силу чего многие фитоценоотические признаки носят промежуточный характер. Ассоциация *Allio vodopjanovae*-*Stipetum glareosae* класса *Ajanio-Cleistogenenetea songoricae* (Намзалов, Корлюк, 1991; Намзалов, 1994) объединяет сообщества полукустарничково-ковыльных степей, распространенные в Убсунурской, Хемчикской и Центрально-Тувинской котловинах, преимущественно по пологим подгорным равнинам (Корлюк, 2002). Сообщества разреженные, общее проективное покрытие составляет в среднем 30 %. Кустарниковый ярус представлен *Caragana pugnata* (L.) DC. В травяно-кустарничковом ярусе господствуют плотнодерновинные злаки. Доминирует *Stipa glareosa* P. Smirn., к которой иногда в больших количествах примешиваются обычные для сухих степей виды: *Stipa krylovii* Roshev., *S. orientalis*, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.), *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. Из полукустарничков преобладает *Artemisia frigida* Willd. Постоянны, а иногда и обильны *Kochia cristata* (L.) Schrad., *Potentilla acaulis* L., *Artemisia caespitosa* Ledeb. Ассоциация *Nanophyto-Stipetum krylovii* класса *Cleistogenetea*

squarrosae в Туве встречается по шлейфам горных гряд в Убсунурской и Центрально-Тувинской котловинах. Основным доминантом выступает *Nanophyton grubovii* Praton. В сложении фитоценоза активное участие принимают *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.), *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Potentilla acaulis* L., *Stipa krylovii* Roshev. Постоянно в роли содоминанта присутствует *Stipa glareosa* P. Smirn. (Юнатов, 1974; Куминова, 1960; Ершова, Намзалов, 1985; Намзалов, Королук, 1991; Намзалов, 1994).

Криофитные степи образуют подпояс на границе горностепного пояса и пояса высокогорных кобрезиевников, замещая в наиболее аридных горах подпояс луговых и отчасти разнотравных степей. Высотные пределы их распространения изменяются с широтой от 2200 до 2600 м (Намзалов, 1994; Королук, Намзалов, 1991; Зеленая книга ..., 1996). Основными доминантами криофитных степей выступают мелкодерновинные злаки: *Poa attenuata* Trin., *Festuca lenensis* Drob., *F. tschujensis* Reverd., *F. kryloviana* Reverd., *Koeleria altaica* (Domin) Kryl. Своеобразны по фитоценотической структуре сообщества подушковидно-разнотравно-мелкодерновиннозлаковых степей с доминированием *Stellaria amblyosepala* Schrenk (Карамышева, 1986). В сложении травостоя активное участие принимают представители разнотравья. Проективное покрытие колеблется от 50 до 70 %.

Степная растительность, наряду с луговой, является основой кормовой базы для животноводства. Кормовая ценность степных сообществ обусловлена высокой устойчивостью к умеренному антропогенному воздействию и способностью к активному возобновлению после нарушения. Совокупность степных сообществ является гибкой системой, реагирующей на изменения экологических условий среды. Значительные перемены под влиянием антропогенной деятельности в степных сообществах происходят на различных уровнях, в основном в результате распашки и бессистемного выпаса (Горшкова, Зверева, 1982).

Флора степей Тувы достаточно богата (785 видов высших сосудистых растений), что особенно наглядно видно, если сопоставить ее с флорами островных степей Алтая, Хакасии, Забайкалья (Намзалов, 1994). По данным А.В. Куминовой (1960), степная флора Алтая составляет 623 вида. Исследования, проведенные в Хакасии (Куминова и др., 1976), выявили 530 видов степной флоры. Для региона Байкальской Сибири Г.А. Пешкова (1972) указывает 710 видов. Согласно данным систематического анализа флоры, к наиболее много родовым семействам относятся: *Asteraceae* (31 род), *Poaceae* (25), *Fabaceae* (14), *Rosaceae* (10), *Chenopodiaceae* (13) и *Brassicaceae* (23).

Луга как мезофитный тип растительности в условиях сухого климата Тувы распространены большей частью по речным долинам и приозерным понижениям в пределах низкогорного пояса. Относительно небольшое развитие имеют суходольные луга вторичного происхождения, приуроченные к различным склонам подтаежного пояса. Низкогорные луга составляет 3,4 % от территории Тувы. Хотя площади лугов относительно невелики, но как кормовые угодья, особенно сенокосные, в хозяйствах Тувы они имеют большое значение (Павлова, Мальцева, Паршутина, 1985; Королук, Макунина, 2000).

Долинные луга формируются в условиях регулярного и избыточного увлажнения и приурочены к пойменным слоистым дерново-карбонатным, аллювиально-луговым и лугово-черноземным почвам, большей частью богатым перегноем и питательными элементами, супесчаным и песчаным по механическому составу. При застойном увлажнении под лугами формируются лугово-болотные и дерново-перегнойно-глеевые суглинистые почвы. На повышенных плоских участках некоторых долин в режиме временно-избыточного или нормального увлажнения встречаются галофитные сообщества, приуроченные к почвам с различной степенью засоления – от слабосолонцеватых до лугово-солончаковых.

Суходольные луга по склонам и выровненным местообитаниям развиваются на серых лесных и лугово-черноземовидных почвах в условиях нор-

мального (лесные луга) или в той или иной степени недостаточного (остепненные луга) увлажнения. Луговые сообщества суходолов формируются по склонам с умеренным или недостаточным увлажнением и представлены вариантами лесных и остепненных лугов (Павлова, 1980).

Растительный покров речных долин представляет собой сочетание лесов, зарослей кустарников, лугов (настоящих остепненных, заболоченных) и степной растительности по повышениям. Формирование тех или иных типов лугов зависит от характера и переменности увлажнения. Орошение применяется на площадях, вышедших из-под регулярного затопления, и оно необходимо для сохранения луговых сенокосов (в долине рек Чадан, Каа-Хем и др.).

Различия в климатических условиях, в рельефе, почвах, режиме увлажнения различных районов определяют флористические и фитоценотические особенности луговых ассоциаций. Они отличаются по набору доминантов и детерминантов, видовому составу и ярусной структуре, продуктивности и кормовой ценности. Луговые сообщества формируются из луговых, лугово-степных, лугово-лесных мезофитов и ксеромезофитов с участием мезогигрофитов, настоящих ксерофитов и видов солонцово-солончакового комплекса.

Для луговых сообществ долинного комплекса характерна пестрота видового состава, обусловленная неоднородностью микрорельефа и микроклимата их местообитаний.

Таким образом, своеобразный рельеф Тувы, где крупные горные массивы, расположенные на окраинах, сочетаются с обширными понижениями в центральной части, является важнейшим фактором, обуславливающим характер распределения современной растительности Тувы.

Под влиянием деятельности человека растительный покров испытывает значительные изменения как в видовом составе, так и в отношении перемещения поясных границ. Так, например, лесные пожары, вырубка лесов приводят местами к деградации лесного пояса, изменению гидрологического режима склонов и равнин и в результате к расширению позиции степной растительности. Сокращение лесостепных площадей вследствие постоянного вы-

паса скота также содействует распространению степей в горах и на равнинах. Под влиянием чрезмерного выпаса степи принимают характер опустыненных. С другой стороны, умеренный выпас в кустарниковых тундрах высокогорий способствует смене малоценных в кормовом отношении кустарниковых зарослей более ценными травяными группировками.

ГЛАВА 2. СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Изучение сукцессии имеет не только глубокий теоретический интерес, но и практическое значение. Немаловажным является исследование сукцессии растительного покрова, происходящих вследствие тех изменений, которые производит человек в настоящее время своей хозяйственной деятельностью (Камышев, 1964).

Поскольку основной темой диссертации являются различные типы сукцессий, мы остановимся на некоторых теоретических вопросах, связанных с этим понятием. В литературе приводится довольно много материалов о классификации и происхождении сукцессий, о механизмах, о причинах, замедляющих или ускоряющих ход сукцессии.

Как пишет А.А. Титлянова (1993) «Под влиянием деятельности человека часть климаксовых экосистем трансформирована в агроценозы и техногенные ландшафты, а остальная часть выведена из равновесного состояния и переведена в сукцессионное. В настоящее время биогеоценотический покров биосферы представляет собой сложную мозаику антропогенных трансформатов, а также полуприродных и природных экосистем, находящихся на различных стадиях разных типов сукцессий».

Ф.Е. Clements – автор теории сукцессий считал, что каждый фитоценоз представляет собой некоторую стадию первичной или вторичной сукцессии. Он выделяет следующие процессы, происходящие в ходе первичной сукцессии: образование субстрата, миграция растений, их приживание и агрегация, взаимодействие растений, изменение ими среды, смена фитоценозов. Во многих случаях большое значение также приобретает изменение среды под влиянием воздействия на нее внешних по отношению к биогеоценозу факторов (Clements, 1916; Weaver, Clements, 1938).

Согласно Т.А. Работнову (1978) при *первичной сукцессии* фитоценозы формируются там, где существуют или возникают субстраты, пригодные для

заселения растениями. К ним относятся скальные породы, в том числе образующиеся при вулканической деятельности, отложения водных потоков, эоловые отложения, обнажающиеся дно морей и озер, территории, освобождающиеся при отступании ледников, обнажения, возникающие в результате эрозии, субстраты, образующиеся при выработках полезных ископаемых и выбрасывании «пустой породы», отходов промышленности. После заселения пространства растениями, животными, микроорганизмами сукцессия проходит несколько стадий и приводит, наконец, к одной и той же характерной для данной климатической области конечной стадии сукцессионной серии – к климаксовому или к субклимаксовому фитоценозу.

Вторичные сукцессии возникают там, где в результате воздействия каких-либо внешних по отношению к биогеоценозу факторов существовавший фитоценоз уничтожается и на его месте возникает новый. Затем происходит смена фитоценозов в направлении к климаксу в соответствии с экотопическими условиями и воздействующими на фитоценоз факторами. Вторичные сукцессии существенно отличаются от первичных тем, что они начинаются в условиях уже сформировавшейся почвы, содержащей микроорганизмы, споры и семена растений и т.д. Поэтому вторичные сукцессии протекают достаточно быстро и стадии сукцессии доступны наблюдению год за годом. Вторичные сукцессии можно проследить и тогда, когда воздействие человека внезапно прекращается, например, на заброшенных пашнях или на более не используемых лугово-пастбищных землях.

Г. Вальтер (1982) называет *сукцессией* последовательный ряд фитоценозов, а сами фитоценозы – ее стадиями. Если причина сукцессий лежит в самой растительности (например, когда происходит накопление торфа на болоте), то это – *автогенные сукцессии*, если же напротив, среду изменяют внешние причины, например понижение уровня грунтовых вод вследствие глубинной эрозии русла реки, то это – *аллогенные сукцессии*.

По мнению ряда авторов (Clements, 1916; Работнов, 1978), при автоген-

ных сукцессиях растения воздействуя на среду, изменяют ее в неблагоприятном для себя направлении, создавая условия, обеспечивающие внедрение и разрастание других видов, в результате чего и происходит смена фитоценозов. Смена происходит при одновременном влиянии растений друг на друга, прежде всего из-за конкурентных отношений. Аллогенные (экзогенные) смены фитоценозов происходят под воздействием внешних по отношению к ним условий как в результате действия природных факторов, так и в результате деятельности человека. Они могут совершаться в течение длительного периода времени, охватывать большие территории.

Четкое изложение концепции сукцессий дал Ю. Одум, выдвинув следующие положения:

1. Сукцессия связана с фундаментальным сдвигом потока энергии в сторону увеличения количества энергии, направленной на поддержание системы.
2. Сукцессия – это упорядоченный процесс развития сообщества, который имеет определенное направление, а, следовательно, сукцессия предсказуема.
3. Сукцессия происходит в результате модификации среды сообществом, т.е. сукцессия контролируется сообществом.
4. Кульминацией сукцессии является зрелое стабильное сообщество, в котором на единицу доступного потока энергии достигается максимальная биомасса (Одум, 1975, цит. по Титляновой и др., 1993, с. 4).

Как сказано выше существуют разные определения, что такое сукцессия. Мы придерживаемся точки зрения М. Бигона с соавторами (1989), что сукцессия – это временной аспект структуры сообщества. Как отмечают цитируемые авторы: «вид присутствует в сообществе в том случае, если: 1. он способен достичь данного места; 2. условия и ресурсы этого места для него подходят; 3. он выдерживает конкуренцию и выедание со стороны других видов. Следовательно, временная последовательность появления и исчезно-

вения видов требует, чтобы сами условия, ресурсы и влияние других видов изменились во времени». Авторы определяют сукцессию как несезонную, направленную и непрерывную последовательность появления и исчезновения разных видов в некоем местообитании. Это общее определение охватывает широкий диапазон сукцессионных смен, сильно различающихся как временными масштабами, так и механизмами протекания.

Таким образом, в настоящее время существует множество классификаций сукцессий или направленных смен, которые рассматриваются как необратимые изменения растительного покрова со сменой одних сообществ другими. Для изучения сукцессионных смен в Туве, мы выбрали первичные и вторичные сукцессии травяной растительности. Первичные сукцессии в травяных экосистемах мало изучены. Среди вторичных сукцессий наиболее распространенными являются пастбищные, пирогенные и залежные.

Мы старались быть ближе к экспериментальной части нашей работы, сосредоточили свое внимание в обзоре на тех типах сукцессий, которые были предметом нашего изучения, а также на некоторых теоретических вопросах, связанных с особенностями развития сукцессии в травяных сообществах.

2.1. Первичная и вторичная сукцессии на отвалах

Из множества существующих схем первичной сукцессии растительности на техногенных территориях, исследователи часто пользуются схемой А.П. Шенникова (1964), который выделяет три главных этапа: 1) пионерная группировка, в которой отсутствуют существенные взаимоотношения между растениями; 2) группово-зарослевое сообщество, где появляются более определенные взаимоотношения между растениями, но характер распространения сообществ фрагментарный, 3) диффузное сообщество, взаимоотношения между растениями приобретает смешанный характер и распределение отдельных видов соответствует уровню конкуренции происходящей между элементами сообщества.

Первичная сукцессия на техногенных отвалах различных природных зон подробно изучена и описана в работах многих авторов (Моторина, Ижевская, 1973, 1980; Сукцессии и биологический круговорот, 1993; Миронычева-Токарева, 1998; Жуков, 1999; Глазырина, 2002; Ламанова, 2005; Куприянов и др., 2010; Миронова, 2011 и др.; Манаков и др., 2011).

Согласно А.Н. Куприянову и др. (2010), процессы самозарастания отвалов в различных регионах имеют ясно выраженные отличия, обусловленные зонально-географическими особенностями каждого отдельно взятого района, касающиеся, прежде всего количественного и качественного состава рассматриваемых флор техногенно нарушенных территорий, относительных темпов первичной сукцессии, типов формирующихся флор.

На техногенных отвалах формирование почвенно-растительного покрова, по мнению многих авторов, идет на глубинных горных породах или других субстратах, совершенно или почти не тронутых процессами почвообразования, а также на крайне обедненных органическими веществами и минеральными элементами грунтах (Моторина, Ижевская, 1973, 1980; Ламанова, 2005; Миронова, 2011). Быстрее восстанавливается растительный покров сырых местообитаний, хотя полное восстановление может не происходить во все (Brenner, 1984; Колесников, 1974; Курачев и др., 1994; Миронова, 2000; Глазырина, 2002). Продолжительность начальных стадий может увеличиваться вплоть до неопределенного срока в зависимости от степени нарушения и от положения нарушенной территории (Bazzaz, 1979; Миркин, 1985; Недолужко, Гусаченко, 1990; Жуков, 1999; Каракулов, Ламанова, 2001; Григорьевская, 2003; Родаева, 2003; Родаева, Белов, 2004).

Решающее значение для формирования первоначального растительного покрова имеет близость техногенного массива от территории естественной растительности, которые являются источником семян и оказывают существенное влияние на видовой состав, численность и распределение всходов (Лукьянец, 1972; Alvarez et al., Pietsch, 1996; Бекаревич, 1984; Connell, Slatyer, 1977; Махонина, Чибрик, 1974, 1975; Куприянов и др., 2010).

По мнению некоторых авторов (Рева и др., 1978; Меньшиков, 1990) скорость зарастания отвала зависит от экспозиции склонов отвалов. В зависимости от мезорельефа отвала отмечено, что обилие видов значительно выше на северных экспозициях (Куприянов, 1989; Чибрик, 1992).

Изменение запасов фитомассы при первичной сукцессии

Исследования лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН проводились на КАТЭЖе, в Назаровской котловине (Красноярский край, Назаровский район). Рассматривались серии самозарастающих и рекультивированных отвалов, а также косимый луг (контроль) (Титлянова и др., 1993).

Таблица 4

Видовой состав растительности на промежуточных стадиях первичной сукцессии и в двух терминальных системах

Вид		Первичная сукцессия		Луговое пастбище	Косимый остепненный луг
		7–9 лет	25–27 лет		
1.	<i>Achillea millefolium</i>	+	д	+	+
2.	<i>Agrostis gigantea</i>	д*	+	+	-
3.	<i>Cerastium arvense</i>	+	-	+	-
4.	<i>Cirsium setosum</i>	д	+	+	-
5.	<i>Elytrigia repens</i>	д	д	+	+
6.	<i>Festuca pratensis</i>	+	+	д	-
7.	<i>Odontites vulgaris</i>	+	+	+	+
8.	<i>Phleum phleoides</i>	+	+	+	-
9.	<i>Plantago media</i>	-	-	д	+
10.	<i>Poa pratensis</i>	+	д	д	д
11.	<i>Potentilla argentea</i>	+	+	+	+
12.	<i>P. anserina</i>	+	+	+	-
13.	<i>Ranunculus submarginatus</i>	-	-	+	-
14.	<i>Stellaria graminea</i>	+	+	д	+
15.	<i>Taraxacum officinale</i>	+	+	+	-
16.	<i>Trifolium pratense</i>	+	д	+	-
17.	<i>T. repens</i>	+	-	д	-
18.	<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	+

*д – доминант. Породы отвалов не токсичны и представляют собой суглинки, глины и алевролиты.

Рассмотрен видовой состав четырех сообществ (табл. 4). Из видового состава исключены малообильные и очень малообильные виды ($< 0,1$ % от всей фитомассы), включены в состав доминанты (> 10 % от всей фитомассы), и субдоминанты (10–1 %).

Фитоценозы первичной сукцессии (9-летние и 27-летние) по видовому составу очень похожи. Из 18 видов не общими оказываются только два: *Cerastium arvense* и *Trifolium repens*.

Видовой состав сукцессионных стадий похож на состав лугового пастбища. Лишь четыре вида, входящие в состав травостоя пастбища, не входят в видовую структуру 25-летней экосистемы первичной сукцессии. *Poa pratensis* доминирует в обоих сообществах. Видовые составы стадий первичной сукцессии и косимого остепененного луга отличаются значительно – лишь половина видов присутствуют в обоих фитоценозах.

Таким образом, первичная сукцессия развивается довольно быстро и ее видовой состав идет в сторону мезофитного луга.

Фитомасса и продукция в сукцессионных сообществах

Вместе с развитием сукцессии начинает формироваться биотический круговорот. Создается фитомасса, чистая первичная продукция, мертвая фитомасса и включаются процессы разложения мертвой фитомассы. Скорости этих процессов почти не изучены. Наиболее полные данные о развитии биологического круговорота в ходе сукцессий приводятся для зарастания угольных отвалов (Титлянова и др., 1993).

При первичной сукцессии (табл. 5) запасы зеленой фитомассы и надземной мортмассы выходят на зональный уровень уже через 7–8 лет развития экосистемы. Подземное вещество накапливается медленно. Через 25–26 лет только в экосистеме Эль достигнуты терминальные величины живых (B) и мертвых (V) подземных органов, обычные для лугов, располагающихся на сходных позициях. Общий запас растительного вещества колеблется в лугах Назаровской котловины от 2300 до 3800 г/м² и достигает 6000 г/м² (в слое почвы 0–10 см) в травяном болоте. Судя по этим критериям, только сообще-

ство Эль на 25–26-летней катене достигло терминального уровня. Все экосистемы молодой катены, а также Транс и Ак на старой катене, находятся на одной из стадий сукцессионного процесса.

Таблица 5

**Запасы растительного вещества на различных стадиях
первичной сукцессии, г/м²**

Компонент	Возраст катены, лет						Зональный луг
	7–8 лет			25–26			
	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль–Транс
Зеленая фитомасса (<i>G</i>)	263	204	205	132	261	198	355
Надземная мортмасса – ветошь (<i>D</i>) и подстилка (<i>L</i>)	462	254	214	200	309	258	381
Подземные органы в слое почвы 0–30 см:							
живые (<i>B</i>)	177	258	329	1332	374	1253	1332
мертвые (<i>V</i>)	430	290	350	675	904	997	802
Итого подземных органов	607	548	679	2007	1278	2250	2124
Всего:	1337	1006	1098	2339	1848	2706	1332

Начальная стадия первичной сукцессии характеризовалась резкими ежегодными колебаниями фитомассы отдельных видов и разных компонентов. Вместе с флюктуирующим развитием травостоя, быстрой сменой доминантов колебались все запасы фитомассы то возрастая, то падая. И лишь на одной позиции к 27-му году первичной сукцессии складываются постоянные запасы и структура фитомассы, характерные для терминальной стадии.

2.2. Антропогенная сукцессия

В настоящее время накоплено достаточно материалов по влиянию водохранилища на окружающую среду. Данные исследователей (Вендров и др., 1976; Кусковский, 2000; Савкин, 2000) показывает, что влияние водохранилищ проявляется в нарушении сложившихся параметров гидрологического режима рек, в прибрежной стабилизации верховодки и подпоре подземных

вод, преобразовании регионально-климатических и почвенных условий, изменении видового и продукционного потенциала растительного и животного мира, сказывается на качестве вод, состоянии сельскохозяйственных объектов и т.п. Наиболее сильные изменения происходят в прибрежной зоне на границе сред – наземной и водной, т.е. в «экотонной» зоне, главной особенностью которой является слабая устойчивость параметров абиотических факторов среды. Вследствие чего, вновь формирующиеся и трансформируемые экосистемы, характеризуются специфическими новообразованиями, режимами функционирования, устойчивостью и условиями развития, вырабатывая адаптационные механизмы для относительно стабильного существования. Данные условия влияют, прежде всего на биоразнообразие, структуру и динамику прибрежных фитоценозов, а также на сукцессионные процессы.

На территории Алтае-Саянской горной области систематических исследований созданных новых ландшафтов, экосистем и фитоценозов с типичной влаголюбивой растительностью и гидроморфными, полугидроморфными почвами разной степени заболоченности и засоленности, возникших на месте исходных экосистем в результате сооружения глубоководных водохранилищ недостаточно. В имеющейся научной литературе основное внимание уделено изучению донных отложений, экзогенных геологических процессов береговых зон эксплуатируемых и частично сооруженных водохранилищ енисейского каскада, которые характеризуют этапы формирования их гидрологического и гидрогеологического режимов.

Сотрудниками Саяно-Шушенского заповедника проведена классификация растительного покрова в 1979–1985 гг. На постоянных пробных площадях Южно-Саянского экологического профиля изучались сукцессионные процессы по высотно-растительным поясам, в результате которых была составлена карта растительного покрова заповедника в масштабе 1:100 000, 1:200 000, 1:400 000 (Власенко, 1988, 1989, 1992). Основой ее послужили: а) топографическая карта в масштабе 1:100 000; б) геоботанические описания

ключевых участков (1/3 площади заповедника), представляющих собою экологические профили от речных долин к местным водоразделам; в) первичная индексация типов биогеоценозов по таксационным выделам (15 000 выделов), полученным при наземном лесоустройстве заповедника в 1983 году; г) планы лесонасаждений (бланковки) в масштабе 1:25 000 и 1:50 000.

Под руководством А.Е. Сонниковой (1999) проводятся исследования растительного покрова Саяно-Шушенского заповедника, где заложено 30 временных пробных площадей на Иджирском, Джебашском, Кантегирском, Мирском, Араданском, Хемчикском, Куртушибинском, Саянском хребтах и в Тувинской котловине.

Комплексные исследования, включающие исследования экосистем, почвенно-растительного покрова, биологической продуктивности до и после затопления территории, проведены в озеровидном расширении Саяно-Шушенского водохранилища, расположенном на территории Республики Тыва, благодаря сотрудникам Центрального Сибирского Ботанического Сада СО РАН под руководством д.б.н., профессора А.В. Куминовой, Института почвоведения и агрохимии СО РАН под руководством д.б.н., профессора А.А. Титляновой и сотрудниками Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН.

2.3. Дигрессионная пастбищная сукцессия

Современный облик и организация степей сложилась в значительной степени под влиянием пастбищной нагрузки. При прекращении выпаса или, наоборот, при чрезмерном выпасе в фитоценозах происходят резкие изменения (Работнов, 1960, 1978, 1995). Степная растительность испытывает сильный антропогенный пресс в результате того, что значительная часть степей освоена под пашню и степные площади сокращены, в то время как поголовье пасущегося скота не сокращается. В результате возникающей диспропорции между продуктивностью пастбищ и пастбищными нагрузками начинается процесс пастбищной дигрессии.

Впервые деградацию растительности под влиянием выпаса описал в своей работе Г.Н. Высоцкий (1915). Этот процесс был назван им пасторальной дигрессией, в настоящее же время часто говорят о пастбищной дигрессии (ПД).

Работы ученых Б.А. Келлера (1916), И.К. Пачоского (1917) привели к выводу, что под влиянием неумеренного выпаса изменяются характер и структура фитоценозов, происходит замена мезофильных видов более ксерофильными.

Влиянию выпаса на растительный покров посвящены многочисленные работы отечественных и зарубежных ученых (Танфильев, 1939; Ларин, 1952, 1960, 1969; Горшкова, 1973, 1977, 1990; Намзалов 1982; Афанасьев, Ротова, 1986; Титлянова и др., 1983, 1993, 2002a; Titlyanova et al., 1988; Cingolani et al., 2005; Milchunas et al., 1988; Stohlgren et al., 2005; Tongway et al., 2003; Гунин и др., 2003, 2007; Гунин, Микляева, 2007; Бажа и др., 2008; Кандалова, 2009 и др.).

Влияние выпаса на растительность прерий и австралийских злаковников и возможности управления этим влиянием рассматриваются в зарубежных работах (Canfield, 1957; Whalley et al., 1978; Titlaynova et al., 1988; Floate, 1981; Weigel et al., 1990; Fensham et al., 2010 и др.).

По мнению многих авторов выпас воздействует на степные экосистемы, как непосредственно на фитоценозы, состав которых меняется в направлении отбора устойчивых к выпасу растений, снижения видового богатства и продуктивности, увеличения доли подземной фитомассы, так и через изменение почв, которые могут уплотняться, эродироваться на склонах, засоляться при близком уровне грунтовых вод (Wilson, MacLeod, 1991; Aidoud, Aidoud-Lounis, 1991; Heitschmidt, 1996; Diaz et al., 2001; Fuhlendor, Engle, 2004 и др.).

Р.Н. Canfield (1957) проводил исследования на полупустынных пастбищах на юге Аризоны в течении 17 лет. Из работы Р.Н. Canfield вытекает модель «зигзагообразной» динамики фитомассы растительных сообществ при

увеличении пастбищной нагрузки. Аборигенные сообщества с первичными доминантами дают первый максимум фитомассы на кривой. Далее, под действием выпаса начинается первый спад продуктивности за счет выпадения первичных доминантов, и достигается первый минимум фитомассы. В последующие годы регистрируется прирост фитомассы за счет увеличения участия в фитоценозе устойчивых к выпасу трав.

Второй максимум фитомассы связан с завершением формирования растительного сообщества из вторичных доминантов, способных к быстрому возобновлению отчуждаемых частей растений, и увеличения числа новых прикорневых побегов. Дальнейшее увеличение пастбищной нагрузки обуславливает второй спад продуктивности фитоценоза, который продолжается до стадии полного сбоя и обозначается как второй минимум.

В американских прериях исследованы процессы «униформизации» травостоев высокотравной и низкотравной прерии в результате замены их сходными пастбищными модификациями с одинаковым набором устойчивых к выпасу видов (Gillen et al., 1998).

Исследования ПД американских ученых на горных лугах Центральной Невады показали изменения растительности и почвенных условий, которые оценивались вдоль градиента деградации в пределах одного экологического типа сообществ. Индикаторами деградации растительности и почвы служили проективное покрытие, продуктивность трех доминирующих видов трав, уровень инфильтрации и уплотнение почвы. Вдоль градиента были выделены три степени деградации пастбищ. С усилением пастбищной дигрессии на участках уменьшалось участие трав и увеличивалась закустаренность. Закустаренные варианты представляли наиболее деградированные и наименее продуктивные сообщества (Weixelman et al., 1997).

Основные закономерности пастбищной дигрессии

Выделяют два типа деградации растительности при пастбищной дигрессии: первый – падение продуктивности и кормовой ценности травостоя в ре-

зультате непродолжительной перегрузки (не более 1 пастбищного сезона), при котором не происходит изменений в составе фитоценоза, и второй – сукцессионное изменение растительного сообщества пастбища в результате продолжительной многолетней нагрузки ([Шенников, 1964; Горшкова, Гринева, 1977; Волкова и др., 1979; Горчаковский, 1979, 1999; Горчаковский, Рябина, 1981; Миркин, 1984 и др.]).

Согласно Л.Г. Раменскому и др. (1956) выпас является мощным фактором смены растительных сообществ на пастбище. Эти изменения протекают очень быстро. При большой нагрузке скота отдельные стадии ПД не проявляются, и хорошие пастбища через 3–4 года могут быть превращены в полный сбой. Чем менее благоприятны условия местообитания, тем быстрее протекает ПД.

Воздействия пасущихся животных на растительные сообщества разнообразны и весьма существенны, поэтому они вызывают сравнительно быстро текущие смены регрессивного характера. Ход ПД зависит от вида выпасаемых животных и их численности, от системы выпаса скота, от особенностей исходной растительности и почв и от ряда других факторов.

Сукцессионные процессы в травяных экосистемах различных регионов существенно отличаются, т.к. характер пастбищной деградации во многом определяется субстратом и обликом исходной растительности. В то же время, существуют и общие закономерности изменения состава и структуры растительных сообществ в зависимости от величины пастбищной нагрузки. В настоящее время для лугов Восточной Европы широко используется выявленный Л.Г. Раменским (1938) обобщенный ряд и построенная им шкала ПД, которая состоит из 10 ступеней и разделяется на 7 сукцессионных стадий:

«I. *Исходная стадия* (1–2 ступени) – влияние выпаса и сенокошения отсутствует или очень слабое, в луговых травостоях согосподствуют высокорослые злаки (*Elytigia repens* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leyss.), *Festuca pratensis* Huds., *Alopecurus pratensis* Poir. и др.) и представители крупнотравья

(*Geranium pratense* L. s.l., *Serratula coronata* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и др.), урожайность максимальная.

II. *Сенокосная стадия* (3–4 ступени) – слабое влияние выпаса ранней весной или по отаве в сочетании с регулярным сенокошением угнетает крупнотравье, что дает перевес высокорослым злакам, кормовое качество травостоя улучшается, а его урожайность остается такой же высокой.

III. *Полупастбищная стадия* (5 ступень) – умеренное влияние выпаса, иногда в сочетании с периодическим сенокошением сильно угнетает крупнотравье, которое почти полностью выпадает, угнетаются также и высокорослые злаки, которые начинают вытесняться более устойчивым к пастбе низкорослыми злаками (мятликами луговыми – *Poa pratensis* L. и узколиственным – *P. angustifolia* L., также *Agrostis gigantea* Roth и др.), начинают разрастаться многолетние пастбищники, кормовое качество травостоя обычно ухудшается, а его продуктивность заметно понижается.

IV. *Пастбищная стадия* (6–7 ступени) – сильное влияние выпаса вызывает почти полное выпадение высокорослых злаков, господство переходит к низкорослым злакам и многолетним пастбищникам, таким, например, как *Trifolium repens* L., *Potentilla anserina* L., *Plantago major* L., *Ranunculus repens* L., *Taraxacum officinale* Wigg. и др., кормовое качество травостоя еще более ухудшается, его продуктивность резко падает.

V. *Стадия полусбоя* (8 ступень) – чрезмерное влияние выпаса почти нацело вытесняет низкорослые злаки, поэтому господство переходит к многолетним пастбищникам, травостой заметно изреживается и в него начинают внедряться сбоевые однолетние растения: *Polygonum aviculare* L., *Lepidium ruderales*, нередко разрастаются колючие малолетние виды *Cirsium* и *Carduus*, урожайность травостоя крайне низкая, а его кормовое качество плохое.

VI. *Стадия сбоя* (9 ступень) – катастрофически высокое влияние выпаса вызывает выпадение многолетних пастбищных растений, травостой сильно изреживается и образуется почти исключительно сбоевыми однолетниками.

VII. *Стадия абсолютного сбоя* (10 ступень) – растительный покров уничтожается нацело, почва оголяется, встречаются лишь единичные особи сбоевых однолетников» (цит. по Раменскому, 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, с. 25–48).

Таковы по Л.Г. Раменскому основные закономерности ПД луговой растительности. Однако после прекращения выпаса на любой стадии дигрессии, включая и последнюю, начинается постепенное восстановление – демутация исходной растительности. При этом, чем на более ранней стадии прекращается выпас, тем быстрее происходит восстановление исходного состояния растительности.

Для типчаково-ковыльных и разнотравно-типчаково-ковыльных степей причерноморского района И.П. Пачоский (1917) установил следующие стадии ПД:

1. *Стадия недостаточного выпаса* характеризуется олугованием. Место дерновинных злаков в фитоценозе постепенно занимают корневищные (*Agropyron repens* (L.) Nevski), *Bromus inermis* (Leyss.) Holub.

2. *Стадия умеренного выпаса* (ковыльная), при которой эдификаторами фитоценоза являются степные дерновинные злаки – ковыли, типчак.

3. *Стадия угасания ковылей* (типчаковая) развивается под влиянием усиливающегося выпаса: ковыли постепенно замещаются типчаком.

4. *Стадия тонконогового сбоя* наблюдается при интенсивной нагрузке. Типчак изреживается, основным злаком становится мятлик живородящий или тонконог. Разрастается несъедобное разнотравье – молочаи, полыни.

5. *Стадия выгона* развивается в местах прогона скота и около его стойбищ, характеризуется однолетниками – лебеда и спорыш.

Общая направленность ПД в ковыльных степях сохраняется, однако изменения растительного покрова в различных зонах специфичны и определяются особенностями климата, почв и растительности.

Как пишет А.А. Горшкова (1954), Старобельские степи относятся к ксеротическому варианту разнотравно-типчаково-ковыльных степей. При усилении нагрузки выпадают ковыли и господствующим становится разнотравно-типчаковое сообщество. Дальнейшее усиление нагрузки приводит к уменьшению роли одного из доминантов *Festuca sulcata*, повышению обилия *Poa bulbosa*. Появляется вид пустынно-степных экосистем грудница (*Linosyris villosa*), которая вытесняет злаки. Наблюдается обеднение видового состава фитоценоза, в первую очередь страдает хорошо поедаемое разнотравье. Сообщество превращается в разнотравно-типчаково-грудницевое. Проективное покрытие снижается до 65–70 %, вся масса травостоя располагается в первых 10–15 см от поверхности почвы. На данной стадии выпаса наблюдается нивелирование травостоя, уменьшение мозаичности.

При дальнейшем усилении пастбищной нагрузки происходит увеличение количества *Linosyris villosa*, других непоедаемых растений и выпадение типчака. Одним из доминантов становится однолетник *Poa bulbosa*. Значительно возрастает обилие *Kochia prostrata* и *Pyrethrum millefoliatum*. Проективное покрытие падает до 50 %. Сообщество становится мятликово-ромашниково-грудницевым, которое сохраняется и при усиленном сбое, хотя проективное покрытие снижается до 40 %.

Таким образом, как показала А.А. Горшкова, при перевыпасе разнотравно-типчаково-ковыльные пастбища Старобельских степей приобретают облик сухо- и пустынно-степных, где под влиянием интенсивного выпаса происходит опустынивание степных травостоев и продвижение на север наиболее ксерофильных видов.

На территории Сибири для различных типов пастбищ А.А. Горшкова (1977) выделяет четыре основные стадии ПД:

Первая стадия – естественное состояние травостоя при незначительном выпасе. Стадия слабого выпаса (или его отсутствие) характерна для небольших по площади участков, расположенных среди пашен или по их окраинам,

выпас на которых производят иногда весной или осенью. Травостой развит хорошо, имеет высокое проективное покрытие и урожайность, в видовом составе преобладают ценные кормовые растения.

Вторая стадия – начальная стадия угнетения травостоя при умеренном и постоянном выпасе. Стадия умеренного выпаса характерна для участков, удаленных на значительные расстояния от населенных пунктов, где производится регулярный выпас. Травостой не претерпевает заметных изменений, представлен преимущественно многовидовыми коренными сообществами, имеющими высокое проективное покрытие и урожайность. Для большинства типов это наиболее производительная стадия развития травостоя.

Третья стадия – угнетение травостоя при постоянном усиленном выпасе. Стадия характерна для пастбищ, распространенных на незначительном расстоянии от поселков, летних ферм, где производится интенсивный, нерегулируемый выпас. Травостой претерпевает существенные изменения и представлен серийными сообществами. Резко возрастает обилие плохо поедаемых, непоедаемых и ядовитых видов. Обычно падает проективное покрытие, снижается видовое разнообразие и урожайность, хотя биологическая продуктивность может снижаться незначительно.

Четвертая стадия – формирование полного сбоя при постоянном интенсивном выпасе. Эта стадия характерна для участков, расположенных непосредственно вокруг поселков, кошар, летних ферм, водопоев, прогонов, где выпас скота производится с ранней весны и до поздней осени (нередко круглогодично). Коренная растительность здесь уничтожена, травостой сильно изрежен, нередко встречаются оголенные участки почвы, во флористическом составе преобладают устойчивые к выпасу, но не представляющие кормовой ценности растения. Каждой из этих стадий соответствуют вторичные сообщества, резко различающиеся по структуре и экологии.

Влияние выпаса на растительность и продуктивность травяных экосистем Тувы

В Центральной Азии работы по влиянию выпаса на степные экосистемы проводились в Забайкалье и Туве (Горшкова, 1966, 1973; Дружинина, 1973; Дымина, 1982; Намзалов, 1982; Ершова, Лапшина Е.И., 1994; Ершова, 1995, Титлянова и др., 2002а), в Хакасии (Волкова и др., 1979; Хакимзянова, 1988; Кандалова, 2009) и в Монголии (Калинина, 1974; Сухие степи МНР, 1984, 1988 и др.).

Бессистемный выпас в Туве обуславливает разную степень нарушенности растительности пастбищ с резким увеличением фитоценотической роли *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis*. Следует отметить, что при сильном выпасе типичный степной вид *Stipa krylovii* становится угнетенным и низкорослым, единично встречаются *Cleistogenes squarrosa* и *Kochia prostrata* (Горшкова, Зверева, 1982). В сообществах степной зоны Хакасии и Монголии отмечается измельчение дерновин крупнодерновинных злаков, уменьшение количества их генеративных экземпляров и как следствие – снижение их доли в общей зеленой массе сообщества, увеличение роли полукустарничков, лапчатки, отсутствие житняка (Волкова и др., 1979; Сухие степи МНР, 1988).

В Монголии для трансформированных в результате неумеренного выпаса степей А.Ф. Иванов (1966) выделил зоны слабого, нормального, сильного и чрезмерного выпаса.

Для пастбищ Забайкалья и Тувы было выделено четыре стадии ПД: I – естественное состояние травостоя при легком выпасе; II – начальная стадия угнетения при постоянном выпасе; III – угнетенное состояние травостоя при сильном выпасе; IV – сбой (Горшкова, 1973, 1977).

Койбальская степь Хакасии (Минусинская котловина) относится к енисейским настоящим тырсовым. В травостое преобладают тырса (*Stipa krylovii*), овсец пустынный, типчак, тонконог гребенчатый, змеевка растопыренная, осоки стоповидная и о. твердоватая.

Заповедный вариант степи представлен мелкодерновиннозлаково-тырсово-овсецовыми с караганой ассоциациями. На *первой стадии* ПД по-

нижается обилие овсеца и повышается обилие тырсы, формируются мелкодерновиннозлаково-овсецово-тырсовые сообщества. На *второй стадии* ПД овсец полностью выпадает и степь представлена различными вариантами мелкодерновиннозлаково-тырсовых и тырсово-типчачковых ассоциаций. *Третья стадия* ПД характеризуется понижением обилия тырсы и формированием осочково-типчачковых с тырсой и тонконогом, осочковых с типчаком и тырсой сообществ. *Четвертая стадия* ПД представлена обычно мелкопыльно-осочковыми ассоциациями (Волкова и др., 1979). Авторы отмечают, что эдификатор тырса наряду с типчаком, а также отдельные дернинки овсеца сохраняются в травостое на всех стадиях ПД. Крупнодерновинные злаки находятся при этом в угнетенном состоянии и почти неотличимы от типчака.

Как в Хакасии, так и в Прибайкалье и Забайкалье при ПД не наблюдается коренных смен растительного покрова. Происходит обеднение видового состава травостоя и перераспределение обилия видов. На заключительных стадиях разрастаются устойчивые к выпасу виды, которые присутствовали и в исходных сообществах, но их роль была незначительна (осока твердоватая, о. стоповидная, лапчатка бесстебельная и др.).

Трансформация степной растительности при пастбищной сукцессии в Туве была подробно исследована Э.А. Ершовой (1982), Э.А. Ершовой, Е.И. Лапшиной (1994), А.А. Титляновой и др. (2000), сукцессионные смены степной растительности Центрально-Тувинской котловины – С.А. Гижицкой (1994, 2000), А.А. Титляновой и др. (2002а), А.Д. Самбуу (2000, 2010б), А.Д. Самбуу, Н.П. Миронычевой-Токаревой (2010), влияние выпаса на степную растительность Центрально-Тувинской котловины – А.А. Горшковой, Н.Г. Шушуевой (1981), Убсунурской котловины – Е.И. Голубевой, А.В. Полянской (1990), А.А. Титляновой (1996б), И.П. Романовой (1997, 2002), Н.П. Косых (1997), А.Д. Самбуу (2001, 2003, 2010а, 2013); Ч.С. Кыргыс (1997, 2004), А.А. Титляновой и др. (2012).

В Туве, как пишут А.А. Горшкова и Г.К. Зверева (1982), в крупнодерновинно-злаковых степях ковыльные сообщества при усилении пастбищной нагрузки сменяются стоповидноосоково-ковыльными сообществами, которые в настоящее время в котловинах Тувы практически не встречаются, т.к. из-за возросшей нагрузки эти сообщества, в свою очередь, сменились осочково-лапчатково-ковыльными степями.

При дальнейшем увеличении пастбищной нагрузки злаковая основа почти полностью разрушается, господство переходит к полыни холодной и при крайней степени деградации к лапчатке бесстебельной, т.е. возрастает роль кустарничков и полукустарничков и некоторых видов разнотравья, которые не имеют кормовой ценности. Такое же заключительное сообщество возникает и при ПД мелкодерновинно-злаковых (тонконоговых и типчаковых) степей. В зависимости от конкретных экологических условий на первый план выходит змеевка растопыренная, которая и ранее присутствовала в фитоценозах мелкодерновинно-злаковых степей, но не играла ведущей роли.

В наиболее экстремальных условиях обильно разрастаются однолетние виды, особенно эбелек рогатый, обычный для южных степей и полупустынь, т.е. происходит коренная смена растительного покрова (Горшкова, 1974; 1982), что и наблюдалось А.А. Горшковой в Старобельских степях (1954).

В Убсунурской котловине ПД была подробно изучена Е.И. Голубевой и А.В. Полянской (1990), которые приводят следующие основные закономерности усиливающейся дигрессии:

- смена доминирующих дерновинных злаков видами с хорошо развитым вегетативным размножением;
- в случае перевыпаса подавляется семенное размножение растений, поэтому прекращается возобновление многих, в том числе ценных, видов;
- при ослаблении конкуренции со стороны дерновинных злаков многолетние виды (корневищные злаки, осоки и полукустарнички) занимают основные позиции в составе сообщества.

Важнейшим вопросом является изменение запасов фитомассы и продукции на пастбищах с разным режимом использования, поэтому мы опишем изменение продуктивности при восстановлении пастбищ. Продуктивность в луговых степях Улуг-Хемской котловины определялась в течение трех лет А.А. Горшковой (1990). Детальные исследования динамики запасов зеленой фитомассы, ветоши и подстилки (G , D , L) в течение сезона были проведены Г.Д. Дыминой (1982). Ими установлено, что величина максимальной зеленой фитомассы (G_{max}) менялась в луговых степях в разные годы от 112 до 180 г/м² в соответствии с погодными условиями. Колебания запаса ветоши имели большую амплитуду. Для луговой степи характерны очень высокие запасы подземного растительного вещества (3700–5000 г/м² в слое почвы 0–20 см). По оценке Г.Д. Дыминой (1982) запас живых подземных органов невелик и соотношение живых корней и подземной мортмассы (V/B) достигает 5,6.

В настоящих степях Тувы запасы G_{max} лежат в пределах 76–196 г/м². Запасы надземной мортмассы сильно варьируют (от 60 до 450 г/м²) и определяются степенью пастбищной нагрузки. Чем выше нагрузка, тем меньше сохраняются подстилка и ветошь. Запас живых подземных органов – довольно устойчивая величина, меняющееся в слое почвы 0–20 см от 1000 до 1400 г/м². Запас подземной мортмассы изменяется от 570 до 2600 г/м². Такое широкое варьирование авторы объясняют внутрисезонной и погодичной динамикой процесса разложения мортмассы. Общие запасы растительного вещества, включая слой почвы 0–20 см, в настоящих степях могут меняться от 1500 до 3300 г/м² (Титлянова и др., 2002а).

В 1996–2000 годах были проведены исследования сухих степей Убсунурской котловины А.А. Титляновой и др. (1996б), И.П. Романовой (2002), Ч.С. Кыргыс (2004), А.Д. Самбуу (2001) и др. По данным авторов (Титлянова и др., 2002а), средний запас G_{max} составляет 93 г/м², при широком варьировании от 34 до 157 г/м². При сильном выпасе запас G_{max} снижается в 2–3 раза. Запас надземной мортмассы, как и настоящих степях, уменьшается с увели-

чением пастбищного стресса. Запасы B и V в среднем близки (около 1000 г/м^2 в слое почвы 0–20 см), но могут значительно изменяться в одной и той же экосистеме в разные годы. Общие запасы растительного вещества (с учетом B и V в слое почвы 0–20 см) составляют в среднем 2360 г/м^2 .

Опустыненные степи резко отличаются по составу жизненных форм. Так, например, степь возле Кызыла (Центрально-Тувинская котловина) сложена в основном пустынным кустарником *Nanophyton grubovii*, около реки Ирбитей (Убсунурская котловина) – полукустарничком *Artemisia frigida* и злаком *Cleistogenes squarrosa*. В результате структура надземного растительного вещества в этих степях различна. В первой доля G_{max} составляет 25 % от всей надземной массы, а доля одревесневших органов – 50 %; во второй степи доля G_{max} достигает 60 % от всей надземной массы при очень низком вкладе (5 %) одревесневших органов. Запас надземной мортмассы в среднем близок к запасу G_{max} при значительном колебании надземной мортмассы. Запас живых подземных органов невелик и в среднем в три раза меньше запаса мертвых остатков. Величина V изменяется широко – от 400 до 1700 г/м^2 в слое почвы 0–20 см. Общие запасы растительного вещества определяются в основном массой V и варьируют от 850 до 2800 г/м^2 . За счет кустарников и пустынного разнотравья доля G_{max} в запасе живой фитомассы довольно значительна (13 %) и отношение B/G_{max} колеблется около 5. Масса подземных растительных остатков во всех степях превышает массу живых подземных органов и отношение V/B лежит в пределах 1,2–3,9 (Титлянова и др., 2002а).

Следовательно, по запасам растительного вещества в луговых, настоящих, сухих и опустыненных степях Тувы продуктивность падает с увеличением аридности и повышается с восстановлением пастбищ после перевыпаса.

2.4. Восстановительная пастбищная сукцессия

Сукцессии пастбищной растительности, в зависимости от степени нагрузки, могут иметь прогрессивный или регрессивный характер (Горшкова и

др., 1977; Миркин, 1984; Работнов, 1992; Стратегия сохранения ..., 2006; Филатов, 2005; Beisner et al., 2003; Collins, 1987; Collins et al., 1998; Работнов, 1998; Горчаковский, 1999; Щетников, 2000; Зверева, Боголюбова, 2006).

Регрессивную сукцессию пастбищной растительности, протекающую с обеднением флористического состава и падением общей фитомассы, принято называть «пастбищной дигрессией». Пастбищная дегрессия представляет собой вариант аллогенной сукцессии антропогенного характера (Работнов, 1992).

При ослаблении или прекращении пастбищной нагрузки начинается прогрессивная сукцессия, получившая название «пастбищная демутация», в ходе которой происходит обогащение видового состава и увеличение общей фитомассы (Раменский и др., 1956; Работнов, 1978; Растительные сообщества..., 1984; Горчаковский, 1999).

Мы рассмотрим восстановление степной растительности в настоящее время, когда идет значительное высвобождение сельскохозяйственных земель. Как упоминалось выше, в связи с перестройкой экономических отношений в XX веке в стране начался повсеместный спад поголовья всех видов скота. Одновременно произошло увеличение территории пастбищ за счет залежей, бывших ранее пашней. На огромных площадях деградированных степных пастбищ, удаленных от поселков и открытых источников воды, получили развитие восстановительные процессы.

Несмотря на обилие работ, посвященных ПД в Туве, восстановительная сукцессия мало изучен. Лишь в двух работах (Горшкова, Сахаровский, 1983; Степи Центральной Азии, 2002) описана динамика видового состава, доминантов и продуктивности при восстановительной пастбищной сукцессии. Так, в работе А.А. Горшковой и В.М. Сахаровского (1983) отмечено, что динамику восстановления необходимо оценивать, учитывая стадии дигрессии. В Улуг-Хемской котловине было изолировано от выпаса три участка настоя-

щей караганово-осочково-овсецовой степи, находящихся на разных стадиях ПД (II, III, IV). Контрольным участком служила коренная степь (I стадия).

Согласно данным авторов, уже за двухгодичный период изоляции в травостое произошли значительные изменения. На сильно сбитых участках разрослись *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Phlomis tuberosa* L. и *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn. На участках II и III стадии дигрессии резко увеличили свое обилие ковыли (*Stipa pennata* L. и *S. krylovii* Roshev.). Запас зеленой фитомассы на IV стадии дигрессии возрос в полтора раза, но был значительно ниже, чем в контроле. По запасам ветоши и подстилки к коренной степи приблизился лишь участок II стадии, на участке III стадии – меньшие запасы ветоши, на IV стадии – ветоши и подстилки. Менее интенсивно восстанавливались мелкодерновинные злаки – *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Festuca valesiaca* Gaud. и рыхлокустовый злак – *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev. Дигрессионно стойкие виды – *Potentilla acaulis* и *Artemisia frigida* – повышали свою жизненность в первый год изоляции, а затем вытеснялись злаками. Установлено, что для полного восстановления IV стадии дигрессии необходим срок изоляции не менее 5–6 лет (Горшкова, Сахаровский, 1983).

За два года изоляции фитомасса на восстанавливающихся участках после II и III стадий дигрессии, достигла контрольной величины, увеличившись на 30 % (табл. 6).

Таблица 6

Влияние на продуктивность караганово-осочково-овсецового пастбища после 2-х лет изоляции (по А.А. Горшковой, В.М. Сахаровскому, 1983)

Компоненты фитомассы, г/м ²	Стадии дигрессии и режимы						
	I	II		III		IV	
	изоляция	выпас	изоляция	выпас	изоляция	выпас	изоляция
Зеленые побеги	109	71	103	73	96	42	66
Ветошь	39	27	30	6	13	1	5
Подстилка	65	35	63	20	80	20	46
Общая фитомасса	213	133	196	99	189	63	117

Двухгодичная изоляция от выпаса участка настоящей степи приводит к изменению состава и структуры видового состава, вызывающее количественное перераспределение запасов надземной фитомассы, характерное для коренных степей степного ландшафта.

2.5. Пирогенная сукцессия

В настоящее время накоплено много данных о роли огня в формировании сухопутной растительности земного шара. Часто основное внимание ученым уделяется лесам и саваннам (Костырина, 1980; Соколова, 1992; Минин и др., 1993; Горшков, 1995; Попович, 1983; Абдулина, 2008; Fire ..., 1990; Trager et al., 2004 и др.).

Воздействие степных пожаров на растительность на протяжении всего периода его существования имело большое значение. До появления человека они возникали от естественных причин. По мнению ряда авторов (Комаров, 1951; Вальтер, 1973) с развитием человеческого общества пожары в травянистой растительности приняли систематический характер. Согласно Н.Ф. Комарову (1951) с возникновением производящего хозяйства человек начал использовать палы с целью улучшения пастбищ для выпаса домашнего скота. Это произошло на территории Евразийских степей в неолите (Мерперт, 1974). Кроме того, человек прибегал к использованию палов и в целях охоты, это явление до сих пор имеет место в саваннах Африки (Knapp, 1984; Uys et al., 2004; Savadogo et al., 2008). За период тысячелетних ежегодных весенних и осенних палов виды, не имеющие или не развившие устойчивости по отношению к огню, давно выпали из степного травостоя, сохранились виды более или менее защищенные от палов (Данилов, 1936; Родин, 1946, 1981; Лавренко, 1950; Комаров, 1951; Семенова-Тян-Шанская, 1966; Работнов, 1978). На западе европейской части степной зоны распахки приобрели сплошной характер в XVIII–XIX вв., на востоке – во второй половине XIX–XX вв. После этого роль палов, как одного из основных факторов трансформирующих степные экосистемы, существенно сократилась.

В настоящее время, когда значительные пространства степей распаханы и преобразованы, палы не охватывают таких больших пространств, как в прошлом, чаще всего они являются следствием неосторожного обращения людей с огнем в пожароопасный период. Они возникают на сохранившихся целинных степных участках нерегулярно в июле–начале августа, в период уборки озимых и яровых зерновых при выжигании соломы. Вероятность палов резко возрастает в засушливые годы.

Согласно литературным источникам влияние палов на степную растительность имеет свою специфику в зависимости от зональных и региональных особенностей. Так, наблюдения Н.Ф. Комарова (1951) в луговой степи Центрально-Черноземной области выявили, что позднеосенние и ранневесенние палы сказываются лишь на весенних аспектах травостоя, используемого для выпаса и сенокосения. Пал может оказать сильное воздействие на степь, если он произошел поздней весной.

По данным цитируемого автора после летнего пожара в ковыльно-типчаковой степи травостой имел аспект, резко отличающийся от травостоя, нетронутого пожаром. На следующий год после пожара обильно плодоносили стебли *Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, придающие степи соломенно-бурый колорит. Соломистый колорит до некоторой степени усиливается стеблями *Stipa capillata* и цветущей *Ferula gracilis*. После пожара более ускоренными темпами проходят свое развитие *Stipa lessingiana*, *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*.

Пожар отрицательно сказывается, прежде всего, на полынях. Так проективное покрытие полыни *Artemisia sublessingiana* снизилось в травостое от 5 до 22 раз. Дерновинные злаки после пожара развивались пышнее, вследствие чего несколько возросло их проективное покрытие. У злаков узел кущения довольно хорошо защищен от огня погружением в почву, поэтому при благоприятных метеорологических условиях злаки быстро отрастают. Эта особенность дерновин степных злаков приводит к тому, что, если пожар про-

изошел в первой половине осени, когда приостанавливается вегетация злаков, или рано весной, они от него не только не страдают, но, наоборот, развиваются лучше, вследствие устранения конкуренции со стороны полыней. Корневищные злаки с полностью погруженными в почву органами вегетативного размножения, переносят пожар лучше дерновинных злаков.

Согласно М.С. Шалыту и А.А. Калмыковой (1935) изучение восстановления растительности в течение ряда лет показали, что влияние пожаров на южный вариант типчаково-ковыльной степи ограничено, заметных смен растительности почти не происходит, действие огня сводится к уничтожению яруса низших растений, образующих моховой и лишайниковый покров.

По наблюдениям С.И. Данилова (1936) в забайкальских степях наиболее сильно страдают от огня плотно- и рыхлокустовые злаки. *Poa botryoides*, *Koeleria gracilis*, *Festuca* sp. и другие растения после пала снижают свое обилие в травостое, однако достаточно хорошо цветут и плодоносят. *Stipa capillata* на пройденных палом участках оставался в вегетативном состоянии и имел укороченные листья. На участках с доминированием тырсы при повторяющихся палах происходит снижение ее обилия и она приобретает угнетенный вид. Автор выявил возможное непосредственное влияние пала на степную растительность: 1) уничтожаются семена, плоды и вегетативные зачатки, располагающиеся на поверхности почвы; 2) уничтожается ветошь, что обеспечивает лучший рост побегов весной, но приводит к нарушению корневых систем из-за вымерзания и нарушения морозобойными трещинами оголенной почвы; 3) уменьшается накопление гумуса в результате снижения подстилки; 4) происходит вынос мелкозема и его переотложение на невыгоревших участках.

Результаты исследований В.В. Иванова (1950, 1952) при обследовании последствий 23 степных весенних и летних пожаров в Западном Казахстане показали, что весенние палы, проводимые на довольно влажной еще земле, относительно легко управляются. Не выходя за пределы намеченных для

выжигания участков они уничтожают сухие прошлогодние остатки, обеспечивают скорейшее развитие растений, повышая кормовое значение пастбищ. Летние пожары охватывают значительные площади и обычно с трудом подавляются. По мнению цитируемого автора, действие летних палов на степь отрицательное, после июльских–августовских пожаров урожайность степи падает на 50 % (в случае выпадения августовских осадков) и даже на 75 % (если осадков мало). Во всех исследованных ассоциациях автор отмечает уменьшение продуктивности растительности в 2–3 раза на следующий год после летнего пожара, снижение подземной массы растений в 2 раза в последующие 1–2 года.

Интересны данные Г.Т. Кандаловой (2009) по влиянию палов на степные экосистемы Хакасии. Повторяющиеся весенние палы в заповедной мелкодерновинной четырехзлаковой степи препятствуют естественному ходу восстановления растительности: замедляют рост надземной фитомассы, снижают видовую устойчивость сообщества, стимулируют разрастание караганы карликовой. В настоящей крупнодерновинной степи на старой залежи происходит заметное увеличение видового флористического богатства в год пожара в основном за счет сорных и нехарактерных видов разнотравья. Пал и далее 6 лет заповедного режима приводит к восстановлению колосняково-ковыльно-полынной степи до колосняково-овсецово-ковыльной. Обилие корневищных злаков увеличивается, что замедляет темпы восстановления. В разнотравно-злаковой луговой степи выявлено уменьшение в год пожара видового разнообразия, увеличение обилия сорных и не свойственных данному фитоценозу видов.

Многие авторы, изучавшие влияние пала на степную растительность, указывают на исчезновение в степи мхов и лишайников, которые очень медленно восстанавливаются (Тереножкин, 1936; Шалыт, Калмыкова, 1935; Комаров, 1951; Иванов, 1958 и др.).

В зоне полупустыни в Волго-Уральском междуречье по данным И.И. Тереножкина (1936) эдификатор пустынной степи – *Artemisia lerchiana* – в год после весеннего пожара при своевременном выпадении дождей был сильно угнетен. Выявлено исчезновение из травостоя выгоревших участков низших растений, резкое уменьшение полыни, значительное увеличение гулявника и эбелека, что приводит к смене структуры ассоциации.

Согласно Л.Е. Родину (1946) в серополыннике пал приводит в короткий срок (2–3 года) к чрезвычайно резким изменениям. При выжигании злаково-полынных фитоценозов злаки лишаются мощного конкурента – полыни (*Artemisia semiarida*, *A. lerchiana*, *A. sublessingiana*), которые являются мощными эдификаторами и обладают чрезвычайной конкурентоспособностью, что сильно ограничивает участие злаков в сообществе. Злаки (*Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *S. sareptana*, *Festuca valesiaca*, *Agropyrum desertorum*) вполне приспособлены к существованию в полупустыне, но менее конкурентоспособны в этих условиях и, поэтому занимают подчиненное, второстепенное место в полынных фитоценозах. Одновременно с разрастанием дерновинных злаков происходит повышение урожайности растительности, сформировавшейся на месте сгоревшего полынного.

Исследования, проведенные в высокотравных канзасских прериях, показали сложные реакции растительности, происходящие в ответ на действие пожаров. Наиболее заметным и значительным действием повторяющихся пожаров в высокотравных прериях является уменьшение обилия древесной растительности. Плотность древесной растительности в высокотравных прериях медленно уменьшается при ежегодных весенних палах и относительно быстро увеличивается при длительных промежутках между пожарами в прериях (Vinton et al., 1993; Briggs, Gibson, 1992; Towne, Knapp, 1996). В отсутствие палов, в условиях усиленного накопления ветоши, происходит успешное семенное и вегетативное возобновление древесной растительности и начинается сукцессия в направлении доминирования деревьев и кустарников. В

этом случае площадь, занятая древесной растительностью, ежегодно увеличивается в среднем на 1 % (Towne, 1995; Spasojevic et al., 2010). Если в периоды между палами в прериях происходит выпас диких и домашних животных, процессы облесения высокотравных прерий замедляются и даже приостанавливаются (Vinton et al., 1993; Knapp et al., 1996; Trager et al., 2004).

Систематические исследования влияния палов на растительность различных типов степей Тувы не проводились. В настоящее время в Туве палы носят регулярный характер и охватывают большие площади степей, они с постоянством возникают также и на лесостепных участках (Самбуу, Хомушку, 2010; Самбуу, 2013б).

Степные палы и пожары мы относим к пирогенным сукцессиям. Пал – это планомерное и регулируемое выжигание степной растительности обычно чабанами. В Туве выжигание травы чаще всего использовалось как одна из мер по улучшению качества степных пастбищ. Выжигание степей проводилось и проводится весной для уничтожения ветоши и подстилки, т.е. очищения травостоя от прошлогодних мертвых остатков, для того чтобы получить летом зеленую подрастающую траву. Весенние палы, проводимые по довольно влажной еще земле, относительно легко управляются человеком, не выходя за пределы намеченных для выжигания участков. Однако в сухую жаркую погоду, даже при легком ветре пал превращается в пожар, охватывая значительные площади, и обычно с трудом подавляется. В своей работе при изучении пирогенной сукцессии мы применяем термин «пал».

2.6. Залежная сукцессия

Залежи возникают на месте планомерно оставленных (пахотно-залежная или переложная система земледелия) или заброшенных полей. В России большое количество пахотных земель было заброшено (или переведено в пастбища) в период 1990–2003 гг. Так, площадь молодых залежей в Центральном черноземье доходит в настоящее время до 3 млн. га. В Западной Сибири сокраще-

ние пахотных земель составляет 4550 тыс. га или 14,8 % от бывшей распаханности, в Восточной Сибири – 5372,6 тыс. га (30,3 %), наименьшее количество молодых залежей в Читинской области – 16,4 %, в Хакасии и Бурятии – около 30 %, максимальная заброшенность возделываемых земель в Туве – 514 тыс. га, что составляет 56,9 %, т.е. более половины бывшей пахоты (Люри и др., 2010).

В условиях аридного и резко континентального климата Тувы развитие земледелия без орошения себя не оправдало. В 50–60-е годы прошлого века были периоды массового освоения целинных земель. В начале 1990-х площади земель, обрабатываемых для возделывания сельхозкультур, стали резко сокращаться.

До 1995 г. специальное изучение флоры и растительности залежных земель Тувы не проводилось. Исследования особенностей зарастания заброшенной пашни, видового состава растительности, стадий зацеplинения и их длительности, возможности восстановления плодородия почвы при зарастании залежей и перспектив их использования в качестве кормовых угодий начались уже в новом столетии: Н.П. Аюшинов и др. (2005), Б.Б. Намзалов и др. (2005), А.В. Ооржак, Н.Г. Дубровский (2007); М.М. Куулар (2010); Н.Г. Дубровский, Б.Б. Намзалов, А.Д. Самбуу (2007); А.Д. Самбуу и др. (2010а, б; 2012а; Титлянова, Самбуу, 2013). При изучении процессов естественного восстановления залежей Центрально-Тувинской котловины Тувы (Дубровский, 2007; Ооржак, 2007) выявлены следующие стадии восстановления: бурьянистая (мелкобурьянистая), корневищная, рыхлокустовая и плотнокустовая.

Залежная сукцессия изучалась в разных климатических зонах ботаниками и почвоведом. К.М. Залесский (1918) создал общую схему зацеplинения залежей для степной зоны Европейской части СССР, когда большие площади перепашанных степей превратились в бурьянистые или пырейные заросли. Процесс постепенного изменения растительности залежи и восстановления

прежнего видового состава растений Г.Н. Высоцкий (1925) назвал «зацелинением» или «демутацией» залежи. Восстановлению растительности посвящены труды В.В. Докучаева (1953) в его «Залежно-паровой» системе земледелия, В.Р. Вильямса (1949, 1951) и П.А. Костычева (1951). К.М. Залесским (1918), Г.Н. Высоцким (1925), Е.М. Лавренко (1940). А.М. Семеновой-Тянь-Шанской (1953) даны обобщающие схемы зацелинения степных залежей:

1. Бурьянистая стадия.
2. Корневищная стадия.
3. Стадия рыхлокустовых злаков.

Многие исследователи подчеркивают не только наличие общих черт в динамике восстановления залежей, но и проявление региональных особенностей. Так, для Европейской части России первые сведения о растительности залежей были получены Г.И. Танфильевым в 1898 г., позднее появились работы А.П. Костычева (1951) в полупустынных и сухих степях на Ергенях, Н.А. Аврорина (1934), И.К. Пачоского (1917) – для Херсонской губернии, М.С. Шалыта (1950) – для Аскания-Нова и др.

И.Г. Серебряков (1964), изучая растительный покров Европейской части среди травянистых растений выделил пять жизненных форм согласно строению их корневых систем: 1. Стержнекорневые – имеющие главный корень, от которого отходят боковые мелкие корни; 2. Корневищные; 3. Корнеотпрысковые – корни, размножающиеся отпрысками; 5. Дерновинные растения, образующие мелкие и крупные дерновины, которые могут быть по своему сложению рыхлыми и плотными.

В зависимости от климата, типа почвы, близости или удаленности исходной экосистемы стадии сукцессии могут меняться. Так, в Курской области на типичных черноземах при сумме осадков 350–570 мм/год и с безморозным периодом 220–280 дней схема сукцессионного восстановления включает 4 сменяющих друг друга стадий: рудеральная, длиннокорневищная, рыхлокустовая, дерновинная (Комаров, 1951; Филатова и др., 2002 и др.).

Последние исследования в данном регионе Д. Люри с соавторами (2010) привели к выделению пяти стадий (табл. 7).

Таблица 7

Залежная сукцессия в Европейской луговой степи

№ стадии	Название стадии	Название ассоциации	Возраст, лет	Оценка по шкале увлажнения Раменского
1	пионерная	рудеральная	1	51–66 (58)
2	длиннокорневищная	пырейная	3–4	55–88 (71,8)
3	луговая	разнотравно-костровая	15	54–54 (54)
4	дерновинных злаковая	разнотравно-ковыльная	58	51–5 (52)
5	целина	разнотравно-ковыльная	–	50–50 (50)

Ковыль начинает доминировать, примерно, к 50 годам. Через 58 лет растительный покров подобен целинному по доминирующим видам (табл. 8).

Таблица 8

Список доминантов в европейской луговой степи и на залежах

Вид	Степень покрытия, %	
	залежь 58 лет	целина
<i>Stipa pennata</i>	35	12,0
<i>Bromus riparius</i>	10	6,5
<i>Poa angustifolia</i>	20	18,0
<i>Fragaria viridis</i>	10	10,5
<i>Arrhenatherum elatius</i>	–	10,0

Похожая схема залежной сукцессии выявлена и в прериях Северной Америки (Quartermann, 1957; Daubenmire, 1975; Sims, Singh, 1978; Towne, 1999; Микляева, 1996). Авторы установили четыре стадии восстановления: 1. Бурьянистая или стадия полевых сорняков; 2. Корневищная; 3. Рыхлокусто-

вая или стадия дерновинных злаков; 4. Стадия плотнокустовых растений или вторичная целина.

Со сдвигом в более засушливые местообитания схема сукцессии обычно меняется. Так, для степей Хакасии В.П. Голубинцева (1930) выделяет следующие последовательности стадий: 1. Мелкобурьянистая растительность (1–2-й год); 2. Стадия крупного бурьяна (3–4-й год); 3. Стадия залежных (корневищных) злаков (5–6-й год); 4. Стадия степных злаков (11–12-й год).

В Бурятии восстановлению залежных земель посвящено довольно много работ (Тулухонов, 1990; Помишин, 1993, Намзалов, Доржиев, 1999; Быков, Намзалов, 1999; Быков, Куликов, Давыдова, 2003; Кандинский, Быков, 2003 и др.). По данным И.П. Быкова и др. (2003) на залежах, расположенных на каштановых почвах, наблюдаются случаи выпадения бурьянистых группировок, при этом длиннокорневищные злаки (*Elytrigia repens*, *Leymus chinensis*) формируют почти монодоминантные сообщества. Согласно Г.Г. Куликову (1999) в результате сложного сочетания рельефа и других факторов, даже в одновозрастном залежном травостое вне зависимости от стадии зацеplинения (бурьянистой, корневищной, рыхлокустовой) могут встречаться пятна полыней, тысячелистника, пырея ползучего, волоснеца китайского и др. Поэтому, направление изменения растительности в сторону преобладания *Elytrigia repens* или *Melilotus dendatus* и *M. albus* будет зависеть от действия комплекса микроусловий и, в первую очередь, от перераспределения влаги.

Подробно исследовалась залежная сукцессия на землях Астраханской области, где среднегодовая t° воздуха $+8^{\circ}\text{C}$ и годовая норма осадков 280–290 мм. Залежи располагались на суглинистой светло-каштановой почве (табл. 9) (Люри и др., 2010).

На пионерной стадии наибольшее покрытие имел рудеральный вид – костер мягкий, а также костер кровельный и пырей гребенчатый. На третьей стадии проективное покрытие *Leymus ramosus* достигало 50 %. Через 30 лет доминировали полынь и тырса (*Stipa capillata*). На непаханом участке найден

зональный тип растительности – ромашково-белопопынная степь, находящаяся под сильным пастбищным прессом.

Таблица 9

Залежные сукцессии в сухостепной зоне Европы

№	Название стадии	Название ассоциации	Возраст, лет	Оценка по шкале увлажнения Раменского
1	Рудеральная	Костровая	1–2	38–44 (41)
2	Пионерная	Кострово-пырейная	5–7	21–30 (25,5)
3	Корнеотпрысково-корневищная	Вострецово-разнотравная	10–12	22–27 (24,5)
4	Дерновинная	Полынно-дерновинно-злаковая	30	29–32 (30,5)
5	Стержнекорневая	Полынная	целина	30–34 (32)

До 1945 г. в Туве распашка земель была выборочной, а распаханность незначительной. На этих землях в течение ряда лет возделывали сельскохозяйственные культуры, чаще просо и пшеницу. После 3–4 летнего использования, в связи со снижением урожаев, распаханые земли переводились в залежи, которые использовались в качестве пастбищ и сенокосов.

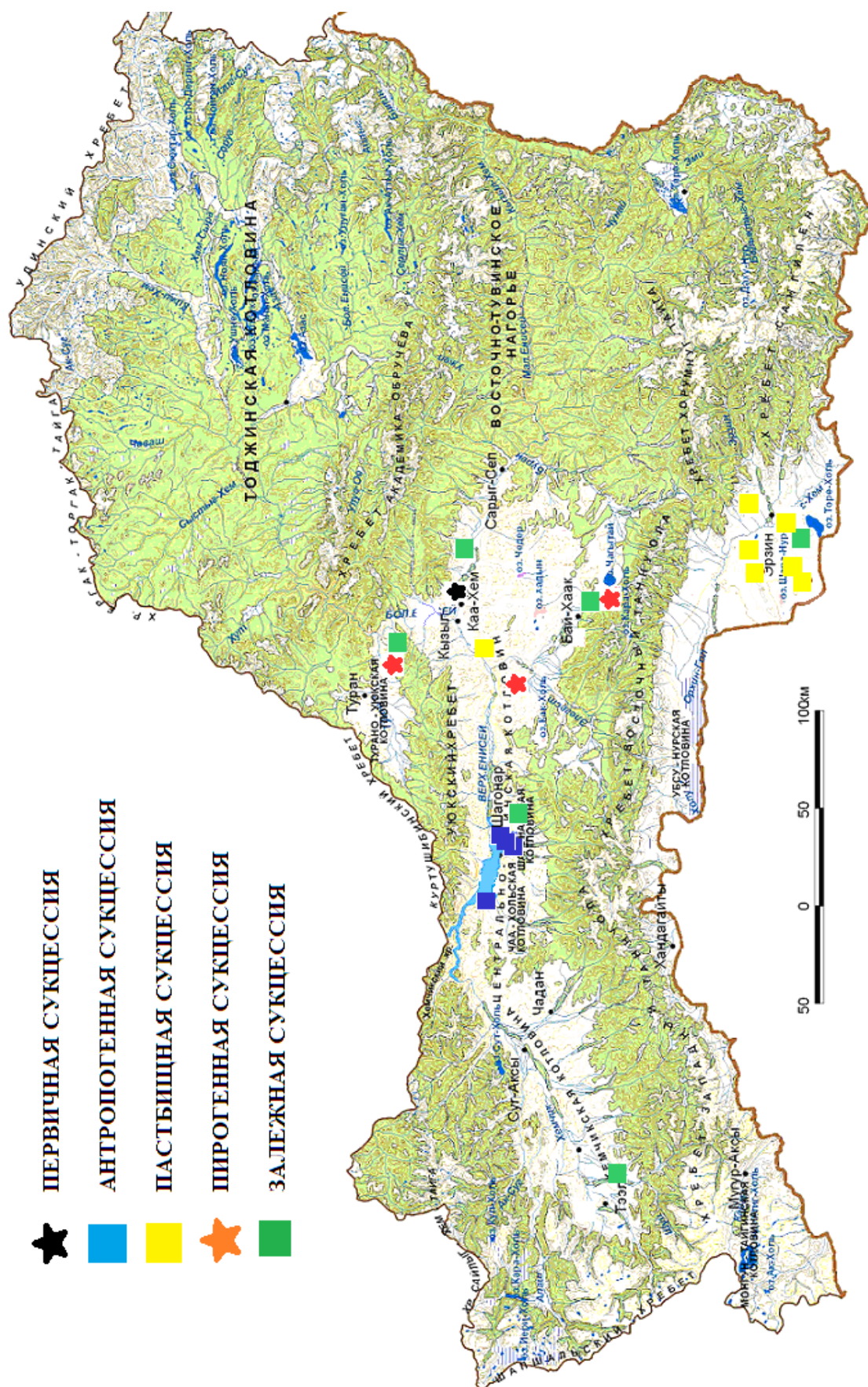
ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Объекты исследования и ключевые участки

Главными объектами наших исследований являются травяные сообщества в степном и лесостепном поясах межгорных котловин Тувы. Ключевые участки расположены в Турано-Уюкской, Центрально-Тувинской и Убсунурской котловинах (рис. 4).

Межгорные котловины Тувы расположены в восточном секторе Алтае-Саянской горной области (Макунина, 2010). Они разграничены субширотными хребтами и расположены с севера на юг: Турано-Уюкская, Центрально-Тувинская и Убсунурская. Высотные отметки днища котловин увеличиваются с севера на юг. В этом же направлении меняются климатические условия в котловинах. Широтное положение, характер горного окружения и абсолютные высоты днища котловин определяют развитие базисного пояса растительности. В котловинах, окруженных со всех сторон горами, проявляется два климатических проявления, находящих отражение в структуре растительного покрова: подгорной аридности (дождевая тень) и предгорной гумидности. Степной и лесостепной пояса по-разному выражены на территории котловин.

Большее влияние на Турано-Уюкскую котловину оказывают гумидные горы Южной Сибири, на Убсунурскую – область опустыненных степей и пустынь бессточных котловин Северной Монголии. Из-за обрамления Тувы с запада и севера горными системами, влагоносные воздушные массы приходят в Центрально-Тувинскую котловину сильно обедненные влагой, большая часть которой остается на наветренных склонах Алтая и Саян. Хребет Танну-Ола представляет второй барьер, задерживающий остатки влаги северо-западных воздушных течений, вследствие чего Убсунурская котловина получает вдвое меньше осадков, чем Турано-Уюкская и Центрально-Тувинская котловины. При продвижении с севера на юг отмечаются изменения в составе степной растительности, усиление ксерофитизации. Так, для Турано-



Уюкской котловины характерны луговые степи, Центрально-Тувинской – сухие, настоящие крупно- и мелкодерновинные, а также опустыненные, в Убсунурской – сухие и опустыненные становятся преобладающими. Гидротермические показатели и координаты котловин приведены в таблице 10.

Таблица 10

Характеристика районов исследования

Местность	Координаты	Высота над уровнем моря, м	Годовое количество осадков, мм	Среднегодовое температура, °С		
				года	января	июля
Турано-Уюкская котловина	52°07' с.ш. 94°17' в.д.	800–1000	300	-3,7	-32,8	17,0
Центрально-Тувинская котловина	51°20'–51°33' с.ш. 90°22'–94°25' в.д.	500–1100	215–250	-4,5	-33,9	19,8
Убсунурская котловина	49°50'–50°05' с.ш. 95°03' в.д.	900–1250	180–200	-5,7	-35,3	18,0

Впервые детальное ботанико-географическое районирование Тувы было сделано К.А. Соболевской (1950). Природное районирование Тувы на основе материалов Тувинской комплексной экспедиции и почвенного районирования предложено В.А. Носиным (1963).

Используя положения и принципы районирования, высказанные В.Б. Сочавой (1970) и А.В. Куминовой (1960, 1971), а также составленные в лаборатории геоботаники крупно- и среднемасштабные карты растительности, на территории Тувы Ю.М. Маскаевым, Б.Б. Намзаловым, В.П. Седельниковым было выделено 5 провинций и 12 округов. Согласно данному районированию, ключевые участки расположены в Тувинской котловинной степной провинции Хемчикском сухостепном округе (участок Эрги-Барлык), Центральнотувинском лугово-степном округе (участки Суг-Аксы, Усть-Элегест, Элегест, Шагонар, Чаа-Холь, Сосновка, Чагытай), Турано-Уюкском листовенном лугово-степном округе (участок Сушь), в Убсунурской равнинной опустыненной провинции Убсунурском опустыненно-степном округе (участки Бай-Хол, Морен, Эрзин, Ончалаан, Ямаалыг, Чоогей).

В.И. Грубов (1984) Убсунурскую котловину рассматривает как часть региона Котловины Больших Озер Монгольской степной провинции Центральноазиатской подобласти, включающей и пустынные и степные территории. Е.М. Лавренко и др. (1991) включают весь Хангай и Убсунурскую котловину в Центральноазиатскую (Дауро-Монгольскую) подобласть степной области Евразии. Хангай отнесен к Хангайско-Даурской горнолесостепной провинции, Убсунурская котловина – к Северогобийской пустынностепной провинции подпровинции котловины Больших Озер. В районировании А.А. Юнатов (1948, 1974) имеется много общего с районированием Е.М. Лавренко и др. (1991).

Северогобийская пустынно-степная провинция (Юнатов, 1974) занимает южные макросклоны хребтов Западный и Восточный Танну-Ола, юго-западную покатость нагорья Сангилен и северную часть Убсунурской котловины. В провинции выделяют два округа: Убсунурский пустынно-степной и Южно-Танну-Ольско-Сангиленский степной. Убсунурский пустынно-степной округ тянется узкой полосой по северной окраине Убсунурской впадины.

В основу классификации степной растительности района исследования мы использовали эколого-фитоценотические построения А.В. Куминовой (1960). В ее основу положены принципы классификации Е.М. Лавренко (1940, 1956) с некоторыми дополнениями и изменениями (Лавренко и др., 1991). Вслед за Е.М. Лавренко мы выделили подтип: луговые, настоящие, сухие и опустыненные степи. Основные классы формаций степной растительности отличаются по структуре фитоценозов, видовому составу, особенностями происхождения. Ассоциации устанавливали по составу доминантов. Классификация луговой растительности дана по Г.Г. Павловой, Т.В. Мальцевой, Л.П. Паршутинной (1985).

Ключевые участки выбирались с таким условием, чтобы охарактеризовать основные типы сукцессий растительных сообществ в степной и лесостепной поясах Тувы (табл. 11).

Таблица 11

Характеристика объектов исследования

Объект исследования Тип сукцессии	Местоположение	Мезорельеф	Тип экосистемы	Почва	Тип воздействия	Возраст сукцессии, лет
<i>Турано-Уюкская котловина</i>						
Вторичная залежная	Сушь	Подгорная равнина северо-восточного склона	луговая степь	чернозем обыкновенный	распашка, посев пшеницы, заброшен с 1994 г.	17
Вторичная пирогенная	Сушь	Уюкского хребта			пожар в апреле 2004 г. Восстановление степи	6
<i>Центрально-Тувинская котловина</i>						
Вторичная залежная	Сосновка	Северо-восточный склон хр. Восточный Танну-Ола	настоящая степь	чернозем южный	распашка, посев пшеницы, заброшен с 1994 г.	17
	Суг-Аксы	Коренная терраса. Тувинская котловина	сухая степь	каштановая среднеспелая супесчаная		
	Шагонар	Мелкосопочная равнина. Улуг-Хемская впадина	сухая степь	каштановая среднеспелая супесчаная		
	Эрги-Барлык	Мелкосопочная равнина. Хемчикская котловина	сухая степь	каштановая маломощная щебнистая		
Вторичная пастбищная	Усть-Элегест	Мелкосопочная равнина. Тувинская котловина	сухая степь	каштановая маломощная супесчаная	выпас	–
Вторичная пирогенная	окрестность оз. Чагытай	Северо-восточный склон хр. Восточный Танну-Ола	настоящая степь	чернозем южный	пал в 2004 г.	6
	Элегест	Мелкосопочник. Улуг-Хемская котловина	сухая степь	каштановая среднеспелая супесчаная	пал в 2004 г.	6

Антропогенная	Шагонарская и Чаа-Хольская долины	Мелкосопочник. Улуг-Хемская впадина	луга	лугово-черноземная. Заболоченная	затопление, подтопление прибрежной части Саяно-Шушенского водохранилища	29
Первичная	г. Кызыл	Техногенные отвалы. Тувинская котловина	группировки растений	палеозойские породы	техногенная отсыпка породы	5–40
Убсунурская котловина						
Вторичная пастбищная	Эрзин	Террасы рек	сухая степь	Каштановая аллювиальная супесчаная,	выпас	–
	Морен			каштановая аллювиальная суглинистая		
	Бай-Хол	Южные склоны останцов		Каштановая супесчаная,		
	Ямаалыг			каштановая суглинистая, каштановая щебнисто-песчаная		
	Чоогей					
	Ончалаан					
Вторичная залежная	Унегети	Мелкосопочник	опустыненная степь	светло-каштановая маломощная супесчаная	распашка, посев пшеницы, заброшен с 1994 г.	17

Объекты исследования первичной сукцессии

Первичную сукцессию растительных сообществ изучали на отвалах Каа-Хемского угольного разреза, расположенного в 17 км к востоку от г. Кызыла в Центрально-Тувинской котловине.

Каа-Хемское угольное месторождение с общей площадью порядка 180 км² расположено Тувинской впадине. Площадь детально разведанного участка, на котором ведется открытая разработка месторождения, ограничена координатами 51°35'00"–51°41'15" с.ш. и 94°31'52"–94°39'22" в.д. и составляет ≈ 45 км². Рельеф района месторождения низкогорный, слаборасчлененный с абсолютными отметками 750–950 м, относительными повышениями от 10 до

70 м и крутизной склонов – 5–10°. В шести километрах севернее месторождения протекает р. Каа-Хем (Малый Енисей) (Лебедев, 2007).

Сукцессионная серия размещалась на самозарастающих отвалах, представляющих собой невысокие гряды. С 1970 г. по настоящее время на Каа-Хемском угольном месторождении ведется добыча каменного угля открытым способом в количестве 500–600 тыс. т/год, в связи с чем площади земель, ранее использовавшиеся в сельском хозяйстве, заняты теперь отвалами и котлованами. Путем самозарастания на техногенных отвалах 1–5, 10, 20, 30, 40 лет происходит формирование различных группировок растений и сообществ.

Объекты исследования антропогенной сукцессии

Исследования по изучению антропогенной сукцессии степных и луговых сообществ под влиянием Саяно-Шушенского водохранилища проводили на четырех ключевых участках в Шагонарской и Чаа-Хольской долинах Улуг-Хемской котловины в районе озеровидного расширения водохранилища (Тувинский плес) на отрезке долины р. Енисей протяженностью в 75 км.

Первый участок (51°32'18,9" с.ш. и 94°50'40,1" в.д., высота 516 м н.у.м.) – подтопляемый луг (под легким выпасом) расположен частично в прирусловом понижении, частично на I-й надпойменной террасе р. Енисей в Шагонарской долине на расстоянии от уреза воды от 700 м (прирусловое понижение) до 1000 м (надпойменная терраса).

Второй участок (51°32'28,3" с.ш. и 92°05'28,3" в.д., высота 530 м н.у.м.) расположен в центральной пойме Енисея.

Третий участок (51°29'01" с.ш. и 92°52'12" в.д., высота 560 м н.у.м.) – незаливаемый сенокосный луг расположен в центральной пойме р. Енисей, выше отметки 540 м н.у.м на расстоянии $\approx$ 5 км от уреза воды.

Геоморфология четвертого участка (51°34'19,5" с.ш. и 92°23'58" в.д., высота 538 м н.у.м.) представлена понижением в ложе водохранилища и шлейфом на склоне г. Баш-Даг в Чаа-Хольской долине.

Объекты исследования пастбищной сукцессии

Типичный пример вторичной сукцессии – деградация пастбищ при усилении нагрузки и их восстановление при снижении нагрузки.

В связи с тем, что в республике основной вид сельскохозяйственного использования территории – животноводство на сезонных пастбищах, для проведения исследования были выбраны сухостепные экосистемы межгорных котловин при разном режиме пастбищной нагрузки. Исследования проводились в течение 1996–2000, 2008–2012 гг. в июне, июле, августе.

В Центрально-Тувинской котловине был исследован участок сухой степи Усть-Элегест (51°56'20,5" с.ш., 94°14'15,7" в.д.), который удален от открытого источника воды. С 2001 г. ключевой участок представляет собой пастбище с полным сбоем («черные земли»).

В Убсунурской котловине было исследовано 6 сухостепных ключевых участков. Характерным элементом рельефа в котловине являются останцы, которые постепенно переходят в подгорную равнину, образуя катену различной крутизны и длины. Абсолютные высоты участков – 900–1250 м н.у.м.

Большая часть останцовых катен занята характерными для Убсунурской котловины злаково-змеевиковыми, злаково-ковыльными, злаково-тонконоговыми сообществами и их вариантами, в которых высока роль *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis*.

Участки сухих степей Эрзин (50°26' с.ш., 95°16'2" в.д.) и Морен (50°32'4" с.ш., 95°37'8" в.д.) расположены на речных террасах. Эрзин длительное время находится под постоянной сильной пастбищной нагрузкой, Морен – восстанавливается в течение 15 лет после тяжелой нагрузки.

Участок Бай-Хол (1250 м н.у.м.) расположен в подгорной равнине останца Бай-Даг. С 1990 г. пастбищная нагрузка здесь усилилась и стала круглогодичной, что в 1996 г. привело к резкому ухудшению травостоя.

Кроме участков деградирующих пастбищ были выбраны ключевые участки восстанавливающихся сухих степей Ямаалыг (50°14'07" с.ш., 94°45'07,3" в.д.) и Чоогей (50°11'17,6" с.ш., 94°54'57,8" в.д.), расположенные на подгорных равнинах с абсолютной высотой местности 1129–1268 м соответственно.

До 1993–1995 гг. они подвергались сильному выпасу, при снижении нагрузки прошли через стадии восстановительной сукцессии, с 2011 г. вновь находятся под сильной пастбищной нагрузкой.

На участках останцовых катен Ямаалыг и Чоогей преобладают разнотравно-злаковые, дерновинно-злаковые сообщества с участием разнотравья и примесью кустарников, кустарничков и полукустарничков.

Участок Ончалаан (50°15'01" с.ш., 94°54'50" в.д.; h – 1167 м.), расположенный на подгорной равнине одноименного останца, представляет стабильное зимнее пастбище с умеренной нагрузкой. Именно умеренный выпас – характерный тип воздействия при отгонном животноводстве, поддерживает стабильное положение и функционирование экосистем тысячелетиями без существенных изменений.

Объекты исследования пирогенной сукцессии

Для изучения влияния палов или пожаров на видовой состав сообществ различных подтипов степей и на их продуктивность мы проводили сопоставление серий пробных площадок, которые были заложены на участках луговой, настоящей и сухой степей, расположенные в Турано-Уюкской и Центрально-Тувинской котловинах.. Одновременно проводилось описание фитоценозов близлежащих коренных степей не тронутых палом или пожаром (контроль). Исследования велись с 2005 г. по 2010 г.

Участок Сушь (52°07'07" с.ш., 94°17,3'10" в.д.). Луговая степь на черноземе обыкновенном расположена на пологонаклонной подгорной равнине северо-восточной части Уюкского хребта в Турано-Уюкской котловине. Здесь в апреле 2004 г. был пожар.

Участок Чагытай (50°96'07" с.ш., 94°69'06" в.д.). Крупнодерновинная настоящая степь с *Caragana pugnata* на черноземе южном находится в подгорной равнине северо-восточной части хр. Восточный Танну-Ола в Центрально-Тувинской котловине. В апреле 2004 г. здесь прошел пал.

Участок Элегест (51°51'05" с.ш., 93°81'0" в.д.). Сухая степь расположена в мелкосопочной равнине Улуг-Хемской впадины. Почва каштановая мало-мощная супесчаная. Сукцессия на участке идет после весеннего пала 2004 г.

Объекты исследования залежной сукцессии

Для исследования залежной сукцессии было выбрано 6 ключевых участков на ранее распаханых степях различных подтипов в степной и лесостепной поясах Турано-Уюкской, Центрально-Тувинской и Убсунурской котловин. Степи были распаханы в семидесятые годы прошлого столетия и заброшены в 1994 г.

Залежный ключевой участок Сушь (до распашки луговая степь на черноземе обыкновенном; 52°07'07" с.ш., 94°17'03" в.д.) расположен в подгорной равнине северо-восточной части Уюкского хребта в Турано-Уюкской котловине.

В Центрально-Тувинской котловине исследования проводились в лесостепном поясе на ключевом участке Сосновка (до распашки настоящая степь на черноземе южном; 50°99'37" с.ш., 94°58'14" в.д.).

Участок Суг-Аксы (до распашки сухая степь на каштановой почве; 51°66'0" с.ш., 94°85,4'03" в.д.) расположен в Тувинской впадине на коренной террасе р. Малый Енисей (р. Каа-Хем).

Участок Шагонар (до распашки сухая степь на каштановой почве; 51°29'01" с.ш., 92°52'12" в.д.) в Улуг-Хемской впадине на выровненном участке мелкосопочной равнины. Ключевой участок расположен ≈ в 8 км от Саяно-Шушенского водохранилища при его полном затоплении. Контрольный участок представляет собой сухую степь на мелкосопочной равнине. Исходя из практики ведения крупных водохранилищ, влияние водохранилищ наблюдается в пределах 5–7 км от береговой линии (Авакян и др., 1987).

Участок Эрги-Барлык (до распашки сухая степь на каштановой почве; 51°22'04" с.ш., 90°33'02" в.д.) расположен в мелкосопочной равнине Хемчикской впадины. Здесь до сих пор встречаются участки обнаженной поверхно-

сти. Контрольный участок сухой степи находится примерно в 700 м к югу от ключевого участка.

Участок Унегети в Убсунурской котловине (до распашки опустыненная степь на светло-каштановой почве; 50°12'06" с.ш., 95°045'0" в.д.). Здесь также встречаются участки обнаженной поверхности. На склоне мелкосопочника рядом с ключевым участком (≈ 1 км) находится контрольный участок в опустыненной степи.

Таким образом, травяные сообщества ключевых участков отражают разнообразие фитоценозов, характерных для степного и лесостепного поясов Тувы, и репрезентативен для изучения и анализа сукцессий растительных сообществ и изменения его продуктивности.

3.2. Методы исследования

В основу работы положены материалы, собранные автором в результате полевых исследований с 1997 по 2012 гг. За период исследования нами было выполнено 1070 геоботанических описаний растительных сообществ, взято 2300 укоса для определения их продуктивности. Заложено 20 почвенных разрезов. Собран гербарий 650 листов.

Исследования проводили маршрутно-рекогносцировочным и детально-маршрутным методами в степном и лесостепном поясах межгорных котловин Тувы..

При изучении сукцессий мы использовали изменение трех основных показателей: 1. Видового состава сообществ (Шенников, 1964; Воронов, 1973); 2. Структуры доминантов (Александрова, 1964; Полевая геоботаника, 1976; Титлянова и др., 1996а); 3. Запасов и структуры фитомассы (Титлянова, 1977; Сукцессии и биологический круговорот, 1993).

Флористический анализ выявляет уровень видового богатства, ее таксономическое разнообразие, а также соотношение видов между систематическими категориями более высокого ранга.

Видовой состав характеризовался по флористической, фитоценотической и экологической принадлежности, согласно данным А.В. Куминовой (1960), А.В. Куминовой и др. (1976, 1985), А.А. Горшковой, Г.К. Зверевой (1982), Б.Б. Намзалова (1994), Б.Б. Намзалова, А.Ю. Королюка (1991), А.Ю. Королюка (2002). Наиболее сложные для определения образцы растений были гербаризированы и определялись по «Определителю растений Тувинской АССР» (1984), «Определителю растений Республики Тыва» (2007), «Флоре Сибири» (1988–2003), «Флоре Центральной Сибири» (2 тома, 1979), «Определителю лишайников России», 1996; 1998, «Конспекту флоры Сибири» (2005), «Флоре Восточного Танну-Ола (Южная Тува)» (Ханминчун, 1980), «Конспекту флоры Убсунурской котловины (Южная Тува и Северо-Западная Монголия)» (Лайдып, 2002). Все названия видов растений сверены по спискам С.К. Черепанова (1995).

Для изучения видового состава растительных сообществ использовали общепринятые методики геоботанических описаний (Шенников, 1964; Воронов, 1973).

Для проведения геоботанических исследований использовался метод пробных площадей. Этот метод позволяет выявить основные признаки фитоценоза и его местообитания: изучается не только состав и структура сообществ, но и влияющие на них окружающие условия. Пробная площадь имеет форму квадрата со сторонами 10 м. Геоботанические описания проводили на постоянных пробных площадях в пятикратной повторности.

Разнообразие условий существования растений на территории межгорных котловин Тувы, обусловленное расчлененностью рельефа, климатом, почвами и подстилающими горными породами, вызывает различные приспособления растений к условиям среды (Куминова и др., 1985). Для экологического анализа флоры была использована общепринятая классификация экологических групп, уточненная и примененная А.В. Куминовой при анализе флоры горного Алтая (1960) и А.А. Горшковой (1982). Выделение экологических групп основано на отношении растений к влаге, температуре и механи-

ческому составу почвы. Все виды флоры исследуемых участков разделены на 15 экологических групп.

1. Ксерофиты. Обитают преимущественно в местах с недостаточным увлажнением, на равнинных и пологонаклонных участках с мелкоземистыми почвами.

2. Ксеромезофиты, мезоксерофиты. Характерны в условиях с временно недостаточным увлажнением. Обитают преимущественно в лугово-степных фитоценозах.

3. Мезофиты. Обитают в условиях с более или менее достаточным, но не избыточным количеством влаги, на богатых хорошо развитых почвах.

4. Мезогигрофиты. Характерны в местах с повышенным, но не застойным увлажнением на сырых лугах и хорошо дренированных берегах рек.

5. Гигрофиты. Растения избыточно влажных местообитаний.

6. Ксеропетрофиты. Обитают на скалах и крутых каменистых склонах в условиях недостатка влаги.

7. Галофиты. Растут на сильно засоленных почвах.

8. Псаммофиты. Растения песчаных почв.

Эколого-фитоценотические построения принадлежат А.В. Куминовой (1960), Э.А. Ершовой, Б.Б. Намзалову (1985). Вся флора исследуемых участков делится на:

1. Горно-степные растения, которые приурочены к южным склонам и связаны с горными каштановыми, черноземными почвами, маломощными и малоразвитыми.

2. Лесостепные растения – виды, обычные в луговых, разнотравно-дерновиннозлаковых степях. Встречаются также на остепненных лугах, лесных опушках. Приурочены к черноземам.

3. Группа степных растений представлена видами дерновинно-злаковых настоящих степей, располагающихся на равнинных и холмисто-увалистых элемента рельефа на различных вариантах каштановых почв.

4. Пустынно-степные виды слагают сообщества формаций опустыненных степей. Это в основном виды пустынных экосистем Центральной и Средней Азии, лишь частично заходящие в Туву. Произрастают на светло-каштановых солонцеватых и пустынно-степных почвах.

5. Солонцевато-степные виды составляют в основном гетерогенный флористический комплекс сильно остепненных чиевников. Располагаются на притеррасных местоположениях на лугово-каштановых солонцеватых пойменных слоистых почвах.

6. Группу придаточных растений образуют малотипичные для степей виды, встречающиеся в качестве сорных или заносных.

Поскольку основной целью диссертации является изучение типов сукцессий в травяных сообществах Тувы, специального изучения сорных растений мы не проводили. В литературе приводится довольно много материалов о классификации и происхождении сорных растений (Сорные растения СССР, 1934, 1935; Мальцев, 1932; Никитин, 1983; Ульянова, 2005 и др.). Согласно данным А.И. Мальцева (1934), В.В. Никитина (1983) по своим экологическим особенностям, связанным со степенью нарушения естественного растительного покрова в занимаемом местообитании, сорные растения делятся на четыре основные группы: сегетальные, или пашенные (сорно-полевые), рудеральные (мусорные), пасквальные (пастбищные) сорные растения – растения-останцы в посевах сеяных культур. Во флоре Тувы В.А. Кумина (1985) отмечает два пути формирования сорной флоры: первый – за счет заноса семян с посевным материалом, второй – расселение растений с целинных земель, особенно с эродированных участков с нарушенным растительным покровом. Выделяются сорные, залежные и мусорные (рудеральные) виды, и т.к. некоторые виды могут встречаться и на залежах, и на пастбищах, и в непосредственной близости от поселков, на местах старых стоянок скота, по обочинам дорог и т.д., мы в своей работе их называем сорные.

Анализ жизненных форм растений основан на подходах И.Г. Серебрякова (1962, 1964). Под жизненной формой (биоморфа) понимается внешний об-

лик (габитус) определенных групп растений (включая их подземные и надземные органы), отражающий их приспособленность к условиям среды. Габитус, таким образом, отражает их приспособленность к пространственному расселению и закреплению на территории, к наиболее полному использованию всего комплекса условий местообитания (Миркин и др., 1989).

Для выяснения особенностей генезиса флор одним из важных источников является ареологический анализ. Анализ флоры по географическим элементам (типам ареалов) проведен по литературным источникам. С этой целью были использованы данные о распространении видов, содержащихся в следующих источниках: «Флора СССР» (1934–1964), В.И. Грубов (1955, 1982), К.А. Соболевская (1953), «Растения Центральной Азии» (1963–1997), Л.Н. Черепнин (1957–1967), «Флора Центральной Сибири» (Малышев, Пешкова, 1979), И.Ю. Коропачинский (1975), И.М. Красноборов и др. (1975), В.М. Ханминчун (1980), «Ареалы растений флоры СССР» (1965, 1969, 1976), «Сухие степи Монгольской Народной республики» (1984, 1988), «Флора Сибири» (1987–2003), «Определитель растений Тувинской АССР» (1984), «Определитель растений Республики Тыва» (2007), «Конспект флоры Сибири: сосудистые растения» (2005) и др. В соответствии с современным распространением все виды исследуемых участков разделены на географические группы:

1. Космополиты. Наряду с широким распространением в северном полушарии проникают в пределы южного.
2. Голарктическая. Включает виды, широко распространенные в пределах северного полушария на территории Евразии и Северной Америки.
3. Евразийская. Включает виды, широко распространенные на территории Европы и Азии.
4. Азиатско-американская. Включает виды, распространенные в Азии и Северной Америке.
5. Азиатская. Охватывает территории Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока, Монголии, часто горы Средней и Центральной Азии.

6. Туранская группа с ареалом в пределах Ирано-Туранской провинции и Древнего Средиземноморья (т.е. преимущественно пустынно-среднеазиатские виды).

7. Центральнаозиатская. Виды преимущественно распространенные в горах Малой, Средней и Центральной Азии.

8. Виды гор юга Сибири, Северной Монголии, Восточного Казахстана, иногда проникающие на территории гор Средней Азии.

9. Эндемы Алтае-Саянской области и Монголии.

Сходство видового состава сообществ ключевых участков определялось по коэффициенту сходства Жаккара (K_J), который вычисляется по формуле: $K_J = N_{A+B} / (N_A + N_B - N_{A+B})$, где N_{A+B} – число общих видов в сравниваемых описаниях А и В, N_A и N_B – число видов в каждом из описаний (Миркин, Розенберг, 1978).

Общее проективное покрытие определялось глазомерно и выражалось в процентах от размера всей пробной площади.

Методы обработки данных

Полученные данные по встречаемости видов и по долевному участию доминантов в зеленой фитомассе были организованы в матрицу с объектами в виде строк и переменными, описывающими их, в том числе видами растений в качестве столбцов. Организованные таким образом исходные данные были подвергнуты анализу дискриминантных функций с помощью соответствующего модуля пакета *Statistica 6.0*.

Методика отбора образцов

Выбор метода полевых исследований зависел от конкретных целей и задач, которые предстояло решать в ходе выполняемой работы. Так, первичную сукцессию при самозаращении молодого отвала изучали в течение пяти лет на постоянных пробных площадях (1 серия), одновременно изучали сообщества разновозрастных отвалов с точной датировкой (2 серия). Выбирали однородное местоположение (сходные их места на элементарном склоне,

экспозиция, крутизна склона, субстрат, условия увлажнения). Контролем служил участок сухой степи на естественной катене.

Для изучения антропогенной сукцессии постоянные пробные площади закладывали в прибрежных экосистемах озеровидного расширения Саяно-Шушенского водохранилища в зависимости от положения ключевого участка над уровнем моря, а также от наличия ранее геоботанических описаний фитоценозов и крупномасштабных геоботанических карт данной территории, составленных А.В. Куминовой (1982), А.А. Титляновой и др. (1991).

Для исследования пастбищной сукцессии были выбраны сухостепные экосистемы межгорных котловин с разным режимом пастбищной нагрузки. Постоянные пробные площади были заложены: 1) на стабильном участке сухой степи с постоянным в течение многих лет умеренным выпасом, 2) на участке под постоянной сильной пастбищной нагрузкой в течение многих лет, 3) на участках деградирующих степей под сильной пастбищной нагрузкой, 4) на участках восстанавливающихся степей с легким и переменным режимом выпаса, 5) на участке полного сбоя («черные земли»).

Для выявления влияния огня на видовой состав сообществ проводили сопоставление серий пробных площадей на участках различных подтипов степей, подвергшихся влиянию огня весной 2004 года. Контролем служили нетронутые палом или пожаром участки близлежащих коренных степей. Для определения роли пирогенной нагрузки учитывались следующие факторы: местоположение, почвы, время возникновения пожара, видовой состав сообществ.

При изучении залежной сукцессии проводили сопоставление серий постоянных пробных площадей, которые были заложены на участках исходно сухой, настоящей и луговой степей. Для контроля были выбраны участки близлежащих коренных степей. Наблюдения проводились одновременно на всех пробных площадях.

Для определения структуры доминирования использовалась доля вида (% от общей надземной живой фитомассы) в сообществе. Вслед за J. Grime

(1979) мы называем доминантами виды, вклад которых в зеленую фитомассу (G) и/или живые подземные органы (B), превышает 10 %. В число содоминантов входят виды с вкладом от 10 до 1 %, в число минорных – виды с вкладом < 1 %.

Для определения запасов растительного вещества на каждом ключевом участке закладывали от 8 до 10 площадок. Так, для определения надземной фитомассы на пробных площадях случайным образом выделялось 8 квадратов размером 50 x 50 см, на которых на уровне почвы срезали надземную фитомассу ($G+D$) и с почвы собирали подстилку (L). Зеленую фитомассу разбирали по видам.

Для определения подземной фитомассы в середине площадок отбирали почвенные монолиты поверхностью 10 см², объемом 1 дм³. Глубина отбора монолитов составляла 0–10 и 10–20 см, т.к. в верхнем слое почвы (0–20 см) сосредоточено от 50 до 90 % подземной растительной массы в степях и от 60 до 90 % – в лугах. Подземную фитомассу отмывали от почвы методом декантации с применением сита с отверстием 0,3 мм, растительный материал собирался на сите. При отмывке монолитов из слоя почвы 0–10 см живые корни и корневища отдельных видов тщательно выбирали из общей массы. Всю надземную и подземную фитомассу высушивали 24 ч. при температуре 80°C и взвешивали. Запасы всех компонентов растительного вещества выражали в граммах на квадратный метр.

Подземную фитомассу после отделения крупных корней и корневищ просеивали на почвенных ситах для выделения фракции крупных (длиной более 2 см) и мелких (менее 2 см) корней. Узлы кущения отрезали от корней крупной фракции, затем корни визуально разделяли на живые (B) и мертвые (V), используя определенные признаки. Живые корни более эластичны и не ломаются при скручивании или легком растяжении. Активно растущие корни светлее, имеют тургор и покрыты корневыми волосками. Корни имеют оттенки разных цветов и в зависимости от возраста, роста и развития интенсивность цвета меняются. Мертвые корни – темные, не ветвистые, сухие и

ломкие. Прошлогодние, а также омертвевшие много лет назад корни и корневища отличаются безжизненностью и не связаны с живыми частями растений, а если связаны, легко отделяются от живых корней (Титлянова, 1996а).

Первое подробное описание признаков корней разных видов растений сделано Н.П. Косых. Соответствующая таблица приводится в статье А.А. Титляновой и др. (2002б).

Для разборки подземного растительного материала по видам нами предварительно был составлен альбом растений с надземными и подземными органами на разных стадиях их развития. С помощью альбома определяли к какому виду растения принадлежат выделенные подземные органы. Корни и корневища разных видов вполне различимы. Так, например, корни *Stipa krylovii* имеют цвет от белого до грязно-желтоватого, особыми приметами корней *Stipa krylovii* являются чехлы из опробковевшей серой ткани, покрывающей крупные корни первого порядка. Корни *Stipa orientalis* отличаются цветом, который меняется от белого матового до светло-коричневого. Чехлы, покрывающие крупные корни, сформированы опробковевшей желтоватой тканью. Корневищное растение *Carex duriuscula* имеет светло-коричневое корневище и много корней второго и третьего порядка. Эти тонкие корешки отличаются жесткостью, сильной ветвистостью и рыжим цветом. Корневища другой осоки *Carex enervis* – коричневого цвета, с обилием корней второго и третьего порядка, корешки которого характеризуются тонкостью, мягкостью и эластичностью. Корневища *Potentilla acaulis* черного цвета, деревянистые, хрупкие; цвет корневищ *Potentilla anserina* меняется от коричневого до черного, прикрепленные корешки тонкие, почти одинаковой длины 15–25 см. *Agrostis gigantea* обладает многочисленными корневищами темно-коричневого цвета, от которых отходят молодые белые подземные побеги. Корневища *Elytrigia repens* отличаются коричневым цветом, они длинные, ползучие, шнуровидные, с многочисленными белыми побегами.

При изложении материалов исследований пользовались терминами и обозначениями, предложенными А.А. Титляновой (1977): G – зеленая над-

земная фитомасса, D – ветошь, т.е. пожелтевшие отмершие части растений (стоящие на корню), L – подстилка, т.е. отмершие опавшие части растений, $D+L$ – надземная мортмасса (растительные остатки); B – живые подземные органы (корни, корневища, клубни), V – мертвые подземные растительные остатки; $G+D+L$ – надземное растительное вещество; $B+V$ – подземное растительное вещество; $G+B$ – живая фитомасса; $D+L+V$ – мертвое растительное вещество (мортмасса); $G+D+L+B+V$ – общая фитомасса.

Методы изучения продукционно-деструкционных процессов

Для определения надземной (ANP) и подземной (BNP) продукции при изучении пастбищной сукцессии был использован балансовый метод расчета, включающий метод минимальной оценки по А.А. Титляновой (1977), который позволяет учесть переход растительного вещества из одного компонента в другой. Он основан на изучении динамики массы основных компонентов надземного растительного вещества. ANP и BNP измерялись в $г/м^2$ в год.

Для травяных экосистем в основные компоненты надземного растительного вещества входят: зеленая фитомасса, ветошь и подстилка. В надземной фитомассе рассматривается цепочка превращений $G \rightarrow D \rightarrow L$ и для каждого компонента записывается балансовое уравнение:

$$\Delta G = G_2 - G_1 + \Delta D,$$

$$\Delta D = D_2 - D_1 + \Delta L,$$

$\Delta L = L_2 - L_1 + \Delta M$, где G_1 и G_2 , D_1 и D_2 , L_1 и L_2 – запасы зеленой фитомассы, ветоши и подстилки в первый и второй срок отбора, а ΔG – продукция, ΔD – интенсивность отмирания зеленой фитомассы, ΔL – интенсивность перехода ветоши в подстилку, ΔM – интенсивность разложения подстилки от первого до второго срока.

Соответствующие балансовые уравнения для подземной фитомассы:

$$\Delta B = B_2 - B_1 + \Delta V, \quad \Delta V = V_2 - V_1 + \Delta W$$

Где B_1 и V_1 – массы в первый срок отбора, B_2 и V_2 – массы во второй срок учета; ΔB – интенсивность прироста подземных органов, ΔV – интенсивность отмирания подземных органов, ΔW – интенсивность разложения

подземной мортмассы за период от первого до второго отбора и последующих периодов между сроками отбора вплоть до срока n .

Если известна только динамика запасов, тогда одно из приращений ΔG , ΔD , ΔL или ΔM для надземной фитомассы и одно из приращений ΔB , ΔD , ΔV или ΔW следует положить равным нулю и по балансовым уравнениям определить минимальную оценку трех других приращений. В зависимости от фенологической фазы группы видов, слагающих сообщества, и конкретных погодных условий могут осуществляться различные варианты динамики запасов органического вещества. Последнее позволяет выбрать, какое из приращений следует принять равным нулю (Титлянова и др., 1988).

За год величина $ANP = \sum \Delta G$, а величина $BNP = \sum \Delta B$.

Следуя правилам методов минимальной оценки, одно из приращений в надземной сфере ΔG , (ΔD , ΔL , ΔM) и одно из приращений в подземной сфере нами принимались равным нулю и величины ΔG и ΔB рассчитывали по балансовым уравнениям.

Для расчетов в подземной сфере мы применили балансовые уравнения, используя значения B и V отдельно в слое почвы 0–10 см и в слое почвы 10–20 см, а также для сравнения запасов B и V в общем слое почвы 0–20 см.

Чистая первичная продукция складывается из надземной и подземной продукции: $NPP = ANP + BNP$.

ГЛАВА 4. СУКЦЕССИИ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ТУВЕ

За последние 50 лет в растительном покрове Тувы происходят заметные изменения, связанные с изменением нагрузки и режима выпаса скота на пастбищах, распашкой земель и заброшенностью пашен, со строительством Саяно-Шушенской ГЭС, с вырубкой лесов, пожарами и освоением месторождений.

Так, в советские времена основные изменения в растительном покрове Тувы были связаны с распашкой целины, а распад государственных сельскохозяйственных предприятий в 1990-е годы привел к резкому сокращению посевных площадей с переводом их на залежи. В связи с тем, что в республике основной вид сельскохозяйственного использования территории животноводство, изменение пастбищ происходит постепенно, но с не меньшими последствиями для природы степей. В настоящее время переход страны с планового ведения народного хозяйства к рыночному приводит местами к недовыпасу пастбищ или к перевыпасу, появлению «черных земель», которые расположены на лучших степных участках. В связи с вводом в эксплуатацию Саяно-Шушенского ГЭС с 1989 г., в озеровидном расширении водохранилища на территории Улуг-Хемской котловины Тувы происходит трансформация растительности, вызванная затоплением и подтоплением некоторых степных, луговых и лугово-болотных экосистем и замещением степных экосистем луговыми, луговых – заболоченными участками. Стихийные лесные, лесостепные пожары и систематические степные палы также приводят к разной степени изменению растительного покрова. В последние годы идет интенсивное освоение угольных месторождений в Центрально-Тувинской котловине, месторождений полиметаллических руд в северо-восточной части Тувы. Очевидно, уже с реализацией строительства железной дороги, связывающей республику с российской сетью железных дорог, в ближайшей перспективе здесь нужно ожидать изменения в направлении увеличения пресса на растительный покров. Все эти изменения растительного покрова приводят

к исчезновению некоторых видов или к серии восстановительной сукцессии. Подобные же изменения происходят во всех странах.

В данной главе мы сосредоточим свое внимание на тех типах сукцессий, которые были предметом нашего изучения и на некоторых теоретических вопросах, связанных с особенностями сукцессий в травяных экосистемах.

4.1. Первичная сукцессия при зарастании отвалов Каа-Хемского угольного разреза

Первичную сукцессию изучали на разновозрастных отвалах северных экспозиций самозарастающих отвалов, и на контрольном участке сухой степи на катене в 2 км к северу от Каа-Хемского угольного разреза (рис. 5).



Рис. 5. Схема расположения ключевых участков на разновозрастных отвалах.

Изучая отвалы мы выбрали на них три позиции (рис. 6): вершина отвала – элювиальная (Эль), склон – транзитная (Транс), выровненная площадка у подножия отвала – аккумулятивная (Ак). Эль отличается сцементированной поверхностью, возникшей за счет воздействия на грунт тяжелой техники. Благодаря высокой плотности грунта, на нем застаивается вода. Однако,

часть воды стекает на позиции Транс и Ак. Отвалы рассматриваются как формирующиеся катены (Мордкович и др., 1985).

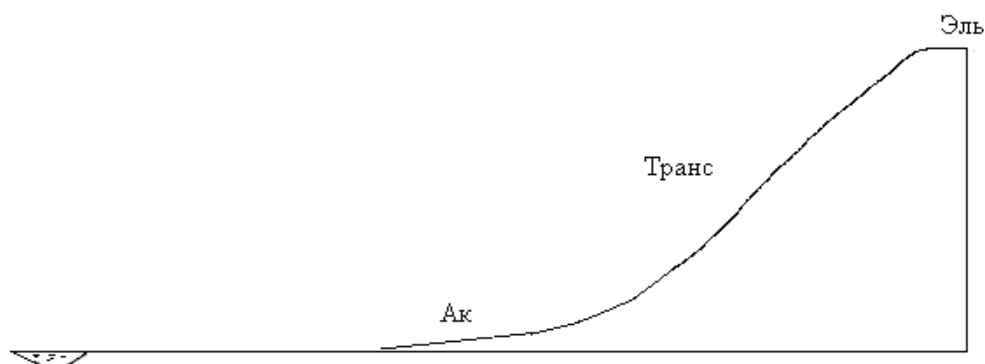


Рис. 6. Схема катены на отвале.

Позиция Транс на северном склоне отвала отличается рыхлым и рассыпающимся грунтом и узкими эрозионными трещинами, по которым сбрасывается вода. Грунт более увлажнен, в связи с чем на 30–40-летних отвалах поверхность склонов покрыта тонким слоем молодой почвы толщиной до 3 см.

Позиция Ак на подножии отвала получает наибольшее количество воды, которая здесь застаивается и способствует образованию первичной почвы. Данная позиция уже на 20-летнем отвале характеризуется большим количеством ветоши, подстилки и тонким слоем молодой почвы.

Исследовались две серии отвалов: в первой серии изучение проводили на отвале с начальным возрастом 1 год (2006–2010 гг.) в течение пяти лет. Вторая серия – сообщества, которые к моменту начала наблюдений имели возраст 10 лет, 20 лет, 30 лет и 40 лет, изучение их проводилось в течение одного года. Для сравнения с 2006 г. по 2010 г. изучали сообщества сухой степи на катене (контроль).

Субстрат отвалов представляет юрские угленосные отложения палеозойских пород мощностью 1500 м на более древних нижнекаменноугольных образованиях. Четвертичная система представлена элювиально-делювиальными отложениями крупных плитообразных обломков песчаников и алевролитов. Делювиальные отложения имеют повсеместное распространение, и представлены супесями (60–65 %) и обломками песчаников и алевролитов мощностью 0,5–5 м. Отложения и породы не токсичны (Лебедев, 2007).

4.1.1. Флора контрольного участка

Анализ флористического состава сухостепной катены (контроль) показал, что 54 видов цветковых растений, зафиксированных в период с 2006 г. по 2010 г., принадлежат к 38 родам, 28 семействам (табл. 12). Многовидовыми являются семейства: Poaceae (17 %), Chenopodiaceae (7%), Fabaceae, Asteraceae и Alliaceae (по 6 %). Для сравнения общий состав флоры Тувы согласно «Определителю растений Республики Тыва» (2007) включает 2066 видов из 539 родов, 123 семейств. К наиболее крупным семействам относятся Asteraceae (13,3 %), Poaceae (9,7 %), Fabaceae (7,4 %), Cyperaceae (6,5 %) и др.

Таблица 12

Ведущие семейства степной катены (контроль)

№	Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
1.	Poaceae	9	13	17,0
2.	Chenopodiaceae	4	5	7,0
3.	Fabaceae	3	4	6,0
4.	Asteraceae	3	8	6,0
5.	Alliaceae	1	4	6,0
6.	Rosaceae	1	2	4,0
7.	Brassicaceae	2	2	4,0
8.	Caryophyllaceae	2	2	4,0
9.	Ephedraceae	1	2	4,0
10.	Ranunculaceae	1	1	3,5
11.	Lamiaceae	1	1	3,5
12.	Scrophulariaceae	1	1	3,5
13.	Amaranthaceae	1	1	3,5
14.	Iridaceae	1	1	3,5
15.	Crassulaceae	1	1	3,5
16.	Cannabiaceae	1	1	3,5
17.	Cyperaceae	1	1	3,5
18.	Convolvulaceae	1	1	3,5
19.	Boraginaceae	1	1	3,5
20.	Limoniaceae	1	1	3,5
28.	Santalaceae	1	1	3,5
	Всего:	38	54	100

Географический спектр флоры с выделением основных групп ареалов представлен различными географическими элементами с преобладанием видов Евразийской группы – 28 %, гор юга Сибири, Монголии и Восточного Казахстана и Центральноазиатской группы – по 18,5 %, Азиатской группы – 13 % (табл. 13).

Таблица 13

**Соотношение различных географических групп во флоре
сухостепной катены (контроль)**

№	Группа видов	Число видов	%, от общего числа видов
1.	Евразийская	15	28,0
2.	Центральноазиатская	10	18,5
3.	Виды гор юга Сибири, Монголии и Восточного Казахстана	10	18,5
4.	Азиатская	7	13,0
5.	Голарктическая	5	9,0
6.	Палеарктическая	4	7,0
7.	Космополиты	1	2,0
8.	Азиатско-американские	1	2,0
9.	Туранская	1	2,0
Всего:		54	100

Таким образом, на примере флоры данного участка наличие большого числа видов с евразийскими ареалами говорит о древних широких флористических связях флоры Тувы со степями Европы. С флорой Европы существовала более тесная связь, чем с флорой Америки. Видна связь флоры этих степей с флорами более северных районов Восточной Сибири. Именно горный рельеф с выходом на поверхность твердых горных пород по коренным берегам рек Восточной Сибири и объясняет это далекое проникновение степных растений на север (Сухие степи МНР, 1988). Характерно также широкие связи с флорами Голарктики в прошлом.

Флористический состав сообществ сухостепной катены представлен шестью эколого-ценотическими группами. Все господствующие виды по сво-

ему фитоценоотическому типу являются степными. Степные же виды преобладают во флористическом составе участка – 69 %. Заметно число горно-степных видов (13 %), что связано с непосредственной близостью соседних низкогорий. Таким образом, «степистость» этого участка велика (табл. 14).

Таблица 14

**Эколого-фитоценоотическая характеристика флоры
степной катены (контроль)**

№	Вид	Эколого-фитоценоот. тип	Жизненная форма	Тип корневой системы	Эколог. группа
1.	<i>Achnatherum splendens</i>	ст л	многолет.травян.	крупнодерн	Г
2.	<i>Agropyron cristatum</i>	гор ст	»	»	К
3.	<i>Allium anisopodium</i>	ст	»	корот.стерж.	К
4.	<i>A. senescens</i>	гор ст	»	мелкодерн	МК
5.	<i>A. ramosum</i>	ст	»	кор.к-щ	К
6.	<i>A. vodopjanovae</i>	ст	»	»	К
7.	<i>Alyssum obovatum</i>	гор ст	полукустарничек	кор.стерж	К
8.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	ст с з	1-лет	»	К
9.	<i>Artemisia campestris</i>	ст пес	многолет.травян.	кистекорнев	К
10.	<i>A. glauca</i>	ст	»	дл.к-щ	К
11.	<i>A. frigida</i>	гор ст	полукустарничек	»	К
12.	<i>A. sieversiana</i>	ст с з	2-лет	стерж.корнев	К
14.	<i>A. scoparia</i>	ст л	1–2-лет	кор.к-щ	КМ
15.	<i>A. tomentella</i>	ст	многолет.травян.	дл.корнев	Пс
16.	<i>Atriplex laevis</i>	ст с	1-лет	стерж.корнев	Г
17.	<i>Cannabis sativa</i>	ст с з	1–2-лет	»	МК
18.	<i>Caragana pygmaea</i>	гор ст	кустарник	дл.к-щ	К
19.	<i>C. spinosa</i>	ст л	»	»	К
20.	<i>Carex korshinskyi</i>	гор ст	многолет.травян.	»	К
21.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	пуст ст с	1-лет	кор.стерж	К
22.	<i>Chenopodium aristatum</i>	ст с	»	»	К
23.	<i>Ch. karoii</i>	гор ст с	»	»	МК
24.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	пес ст	многолет.травян.	мелкодерн	К
25.	<i>Convolvulus bicuspidatus</i>	ст с з	»	корнеотпрыс	К
26.	<i>Ephedra monosperma</i>	ст	кустарничек	дл.к-щ	К
27.	<i>E. regeliana</i>	ст	»	»	К
28.	<i>Kochia prostrata</i>	ст	полукустарничек	дл.стерж	К

29.	<i>Koeleria cristata</i>	ст	многолет.травян.	мелкодерн	К
30.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	пуст ст	полукустарничек	дл.стерж	К
31.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	ст	многолет.травян.	крупнодерн	К
32.	<i>Heteropappus altaicus</i>	гор лет	»	дл.к-щ	К
33.	<i>Festuca valesiaca</i>	гор ст	»	мелкодерн	К
34.	<i>Goniolimon speciosum</i>	гор ст	»	стерж.корнев	К
35.	<i>Iris ruthenica</i>	л	»	кор.к-щ	М
36.	<i>Lappula consanguinea</i>	ст с	1-лет	стерж.корнев	К
37.	<i>Lepidium densiflorum</i>	ст с	1-2-лет	»	К
38.	<i>Leymus chinensis</i>	ст	многолет.травян.	крупнодерн	К
39.	<i>L. ramosus</i>	ст	»	»	К
40.	<i>Medicago falcata</i>	ст л	»	стерж.корнев	МК
41.	<i>Neopallasia pectinata</i>	ст сол	1-лет	дл.стерж	К
42.	<i>Orostachys spinosa</i>	ст	многолет.травян.	кистекорнев	К
43.	<i>Oxytropis pilosa</i>	гор ст	»	кистекорнев	К
44.	<i>Panzeria lanata</i>	ст з п	»	стерж.корнев	К
45.	<i>Poa stepposa</i>	ст	»	мелкодерн	К
46.	<i>Potentilla acaulis</i>	гор ст	полукустарничек	дл.к-щ	К
47.	<i>P. bifurca</i>	ст	»	»	К
48.	<i>Pulsatilla tenuifolia</i>	лст	многолет.травян.	кистекорнев	КМ
49.	<i>Silene jensseensis</i>	ст	»	дл.к-щ	К
50.	<i>Stellaria dichotoma</i>	ст	»	мелкодерн	КМ
51.	<i>Stipa krylovii</i>	гор ст	»	крупнодерн	К
52.	<i>S. orientalis</i>	ст	»	»	К
53.	<i>Thesium refractum</i>	ст	»	кор.к-щ	К
54.	<i>Veronica incana</i>	ст	»	дл.к-щ	МК

Эколого-фитоценотический тип: лл – лесолуговой, лст – лугово-степной, ст – степной, гор ст – горно-степной, пуст ст – пустынно-степной, сол.ст – солонцевато-степной. л – луговой, лес – лесной, с – сорный, з – залежный.

Тип корневой системы: 1-лет – однолетний, 2-лет – двулетник, 1–2-лет – одно-двулетний, кор.к-щ – короткокорневищный, дл.к-щ – длиннокорневищный, кор.стерж – коротко-стержневой, стерж.корнев – стержнекорневой, крупнодерн – крупнодерновинный, мелкодернов – мелкодерновинный, корнеотпрыс – корнеотпрысковый, кистекорнев – кистекорневой.

Экологическая группа: М – мезофит, К – ксерофит, МК – мезоксерофит, КМ – ксеромезофит, Г – галофит, КП – ксеропетрофит, Пс – псаммофит.

Состав жизненных форм растений участка довольно разнообразен: кустарники, кустарнички, полукустарнички, поликарпические и монокарпические травы. По видовому составу преобладают поликарпические травы – 59% от всей флоры. Заметно участие одно-двулетников – 20 %.

Биоценотический спектр видов меняется от позиции Эль к позиции Ак катены. Наличие лугово-степных видов, в основном на позиции Ак, связано с улучшением водного режима экосистемы, сорных видов – за счет того, что пастбищная нагрузка выше на позиции Ак, а также близкого расположения угольных отвалов.

Во флоре сухостепной катены было выделено пять экологических групп, где преобладают ксерофиты – 42 вида (или 78 % от всей флоры). Заметно число ксеромезофитов и мезоксерофитов, которое составляет 15 %. Мезофиты, галофиты и псаммофиты немногочисленны (2–4 %). Высока доля сорных видов – 15 %.

4.1.2. Динамика видового состава сообществ контрольного участка

Слабонаклонный северный склон сопки крутизной менее 10° представляет собой природную степную катену с тремя выделенными позициями. Здесь был заложен профиль с общей протяженностью от позиции Эль (по северному склону сопки) до позиции Ак ≈ 1 км.

Элювиальная позиция (Эль) – выпуклая вершина сопки на высоте 873 м н.у.м., протяженность с запада на восток ≈ 50 м, с севера на юг ≈ 100 м; транзитная позиция (Транс) – слабоволнистый пологий склон северной экспозиции крутизной 8°, высотой 825 м, протяженностью с запада на восток ≈ 2 км, с севера на юг ≈ 600 м; аккумулятивная позиция (Ак) – равнина под сопкой на высоте 757 м. Крутизна склона 3°. Позиция плавно переходит на равнину. Общее количество видов на катене достигает 54 вида на 500 м² (табл. 15).

**Видовой состав сообществ степной катены (контроль).
Долевое участие доминантов в надземной фитомассе, %**

	Вид	Эль	Транс	Ак
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	+	+	+
2.	<i>Allium anisopodium</i>	+	+	+
3.	<i>A. ramosum</i>	-	+	+
4.	<i>A. senescens</i>	-	+	+
5.	<i>A. vodopjanovae</i>	-	+	+
6.	<i>Alyssum obovatum</i>	+	+	+
7.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	-	-	+
8.	<i>Astragalus melilotoides</i>	-	+	+
9.	<i>Artemisia campestris</i>	-	-	+
10.	<i>A. glauca</i>	-	+	+
11.	<i>A. frigida</i>	40	25	30
12.	<i>A. scoparia</i>	-	-	+
13.	<i>A. sieversiana</i>	-	-	+
14.	<i>A. tomentella</i>	+	-	-
15.	<i>Atriplex laevis</i>	-	-	+
16.	<i>Cannabis sativa</i>	-	-	+
17.	<i>Caragana pygmaea</i>	+	+	+
18.	<i>C. spinosa</i>	+	+	+
19.	<i>Carex korshinskyi</i>	-	+	+
20.	<i>Carum carvi</i>	-	-	-
21.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	+	+	+
22.	<i>Chenopodium aristatum</i>	-	+	+
23.	<i>Ch. karoï</i>	-	+	+
24.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	-	+	+
25.	<i>Convolvulus bicuspidatus</i>	-	+	-
26.	<i>Ephedra monosperma</i>	-	-	+
27.	<i>E. regeliana</i>	-	-	+
28.	<i>Kochia prostrata</i>	+	+	+
29.	<i>Koeleria cristata</i>	+	+	+
30.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	+	+	+
31.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	+
32.	<i>Heteropappus altaicus</i>	+	+	+
33.	<i>Festuca valesiaca</i>	+	+	+
34.	<i>Goniolimon speciosum</i>	+	+	+
35.	<i>Iris ruthenica</i>	+	+	+
36.	<i>Lappula consanguinea</i>	-	-	+

37.	<i>Lepidium densiflorum</i>	+	-	+
38.	<i>Leymus chinensis</i>	+	+	+
39.	<i>L. ramosus</i>	-	-	+
40.	<i>Medicago falcata</i>	-	-	-
41.	<i>Neopallasia pectinata</i>	-	-	+
42.	<i>Orostachys spinosa</i>	-	+	+
43.	<i>Oxytropis pilosa</i>	-	-	+
44.	<i>Panzeria lanata</i>	-	-	+
45.	<i>Poa stepposa</i>	-	+	+
46.	<i>Potentilla acaulis</i>	+	+	20
47.	<i>P. bifurca</i>	-	-	+
48.	<i>Pulsatilla tenuifolia</i>	-	+	+
49.	<i>Silene jenssenensis</i>	+	+	+
50.	<i>Stellaria dichotoma</i>	+	+	+
51.	<i>Stipa krylovii</i>	30	60	40
52.	<i>S. orientalis</i>	+	+	+
53.	<i>Thesium refractum</i>	-	+	-
54.	<i>Veronica incana</i>	+	+	+
	Всего:	24	33	48

Элювиальную позицию на каменисто-щебнистой поверхности степной катены занимает полынно-ковыльное сообщество с караганой карликовой. Доминантами в нем являются *Artemisia frigida* и *Stipa krylovii* (табл. 15). Постоянно в сообществе встречаются виды: *Potentilla acaulis*, *Koeleria cristata*, *Stipa orientalis*, *Agropyron cristatum*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Kochia prostrata* и др. Поярусное распределение эдификаторов следующее: 1 ярус 30–40 см – *Stipa krylovii*, *Stipa orientalis*, *Agropyron cristatum*, *Caragana pygmaea*; 2 ярус 10–20 см – *Koeleria cristata*, *Krascheninnikovia ceratoides*; 3 ярус 5–10 см – *Potentilla acaulis*, *Kochia prostrata* и др. Проективное покрытие не превышает 60 %. Встречаются голые непокрытые растительностью участки щебнистой почвы. Видовой состав сообщества на 500 м² – 24 вида.

На транзитной позиции в степи расположено злаково-полынное сообщество с караганами. В отличие от элювиальной экосистемы в сообществе увеличивается долевое участие разнотравья. Доминантами сообщества являются *Stipa krylovii* и *Artemisia frigida*, из содоминантов – *Potentilla acaulis*, *Festuca*

valesiaca, *Koeleria cristata*. Из часто встречающихся видов отмечены *Agropyron cristatum*, *Caragana pygmaea*, *C. spinosa*, *Kochia prostrata* и др. Ярусность выражена четко. Проективное покрытие 60–70 %. Видовая насыщенность выше, чем на позиции Эль – до 33 видов на 500 м².

Аккумулятивный фитоценоз расположен на подсопочной равнине северного склона сопки. Злаково-разнотравное сообщество трехъярусное, высота первого яруса в период полного развития травостоя достигает 70–90 см, второго – 40–50 см и третьего – 5–10 см. Основными доминантами сообщества являются *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulus*, содоминируют *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Leymus chinensis*. В небольшом обилии встречаются *Allium senescens* и однолетники *Chenopodium aristatum* и *Ch. karoï*. Степь закустарена *Caragana pygmaea*. Проективное покрытие сообщества составляет 60–70 %. Количество видов на 500 м² – 48.

Описание почвенного разреза (позиция Ак катены).

A₀ – 0–5 см. Коричневый. Уплотненный по общему сложению, сильно задернованный. Бесструктурный супесчаный. Влажный.

A₁ – 5–17 см. Серовато-коричневый. Структура неяснопороховатая. Супесчаный. Уплотнен. Много тонких корней трав. Свежий. Переход в следующий горизонт ясный по цвету.

B – 17–28 см. Окрашен ярче предыдущего, светло-коричневый, уплотненный, бесструктурный или слегка комковатый (отдельности разламывания). Супесчаный слабоуплотненный. Немного корней трав. Нижняя граница ясная по цвету и началу выделения карбонатов. Свежий. Вскипание с глубины 18–26 см.

B_{Ca} – 28–52 см. Окраска однородная белесо-серая. Местами белесые бесформенные пятна сильного пропитывания минеральной массы карбонатами. На нижних поверхностях обильные известковистые корочки. Свежий. Вскипание от HCl бурное.

C_{CaCO₃} – 52–103. Белесо-серый. Карбонатный с дресвой и тонким песком. Уплотнен. Свежий. Внизу крупноплитчатый плотный песчаник.

Почва: каштановая среднemocная супесчаная.

4.1.3. Флора разновозрастных отвалов

Флора общего состава сосудистых растений на разновозрастных отвалах Каа-Хемского угольного разреза включает 48 видов, 34 родов и 14 семейств (табл. 16). К семействам с преобладающим количеством видов относятся: Poaceae (31 % видового состава флоры), Asteraceae (19 %) и Chenopodiaceae (12 %). Отмечено 7 семейств содержащих по одному виду.

Таблица 16

Ведущие семейства флоры отвалов Каа-Хемского угольного разреза

№	Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
1.	Poaceae	10	15	31,0
2.	Asteraceae	5	9	19,0
3.	Chenopodiaceae	4	6	12,0
4.	Salicaceae	2	4	8,0
5.	Fabaceae	3	3	6,0
6.	Caryophyllaceae	2	2	4,0
7.	Alliaceae	1	2	4,0
8.	Amaranthaceae	1	1	2,0
9.	Convolvulaceae	1	1	2,0
10.	Piaceae	1	1	2,0
11.	Ephedraceae	1	1	2,0
12.	Brassicaceae	1	1	2,0
13.	Iridaceae	1	1	2,0
14.	Santalaceae	1	1	2,0
	Всего:	34	48	100

Преобладание семейств Poaceae и Asteraceae показывает на степную направленность развития растительных сообществ (табл. 17). В ходе сукцессии наблюдается уменьшение долевого участия семейства Chenopodiaceae. Количество видов увеличивается от 10 на 5-летнем отвале до 33 – на 40-летнем. Общее число видов на позиции Ак на 40-й год зарастания отвала меньше, чем на контрольном участке сухой степи.

Таблица 17

**Долевое участие семейств в растительных сообществах
техногенных отвалов, %**

Семейство	5 лет	10 лет	20 лет	30 лет	40 лет	контроль
Poaceae	36	36	47	36	35	17
Asteraceae	27	36	29	32	21	7
Chenopodiaceae	27	28	18	14	15	6
Всего видов:	10	14	17	28	33	54

Таблица 18

**Соотношение различных географических групп во флоре
разновозрастных отвалов**

№	Группа видов	Число видов	%, от общего числа видов
1.	Евразийская	12	25,0
2.	Азиатская	12	25,0
3.	Центральноазиатская	10	21,0
4.	Голарктическая	4	8,3
5.	Космополиты	3	6,2
6.	Виды гор юга Сибири, Монголии и Восточного Казахстана	3	6,2
7.	Палеарктическая	2	4,1
8.	Азиатско-американские	1	2,1
9.	Средиземная	1	2,1
Всего:		48	100

Флора разновозрастных отвалов представлена различными географическими элементами, из них значительна группа видов с Евразийскими ареалами (25 %). Преобладание видов с Азиатскими (25 %) и Центральноазиатскими (21 %) ареалами указывает на самобытность флоры и влияние Центральной Азии. К Голарктической группе отнесено 8,3 % (табл. 18).

Из экологических групп растений наблюдается постепенное увеличение количества ксерофитов от 8 на 5-летнем отвале до 27 – на 40-летнем, ксеромезофитов и мезоксерофитов – от 1 до 4, мезофитов – до 7. число сорных колеблется от 6 до 8 (табл. 19).

Количество видов экологических групп в сукцессионных сериях

Экологические группы	Годы восстановления, лет					контроль (сухая степь)
	5	10	20	30	40	
Ксерофиты	8	11	13	21	27	42
Ксеромезофиты, мезо-ксерофиты	1	1	1	3	4	8
Мезофиты	-	-	5	5	7	1
Галофиты	1	1	1	2	1	2
Псаммофиты	-	1	1	1	1	1
Всего видов:	10	14	21	32	40	54
Из них сорные	6	7	6	8	6	8

Во флоре отвалов было выделено 8 эколого-ценотических групп: лесная – 4, луговая – 3, лугово-степная – 5, степная – 23 видов, горно-степная – 8, солонцово-степная – 3, пустынно-степная – 2. Из них сорная – 13 (табл. 20).

Эколого-фитоценотическая характеристика флоры разновозрастных отвалов Каа-Хемского угольного разреза

№	Вид	Эколого-фитоценот. тип	Жизненная форма	Тип корневой системы	Эколог. группа
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	гор ст	многолет.травян.	крупнодерн	К
2.	<i>Allium anisopodium</i>	ст	»	кор.стерж	К
3.	<i>A. senescens</i>	гор ст	»	мелкодерн	К
4.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	ст с з	1 лет	кор.стерж	К
5.	<i>Artemisia glauca</i>	ст	многолет.травян.	»	К
6.	<i>A. frigida</i>	гор ст	полукустарничек	дл.к-щ	К
7.	<i>A. obtusiloba</i>	ст	многолет.травян.	кистекорнев	К
8.	<i>A. sieversiana</i>	ст с з	2-лет	стерж.корнев	К
9.	<i>A. vulgaris</i>	л ст з	многолет.травян.	»	М
10.	<i>A. tomentella</i>	ст	»	дл.корнев	Пс
11.	<i>Atriplex fera</i>	л сол.ст с	»	стерж.корнев	Г
12.	<i>Bassia dasyphylla</i>	ст с	»	»	К
13.	<i>Beckmannia syzigachne</i>	лст	1-лет	кор.к-щ	КМ
14.	<i>Carum carvi</i>	лст	многолет.травян.	стерж.корнев	МК
15.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	пуст степ с	1-лет	кор.стерж	К
16.	<i>Chenopodium album</i>	ст с з	»	стерж.корнев	КМ

17.	<i>Ch. aristatum</i>	ст с	1-лет	кор.стерж	К
18.	<i>Ch. glaucum</i>	л с	»	»	Г
19.	<i>Convolvulus bicuspidatus</i>	ст с з	многолет.травян.	корнеотпрыс	К
20.	<i>Crepis tectorum</i>	лст с	1-лет	дл.стерж	КМ
21.	<i>Ephedra monosperma</i>	ст	кустарничек	дл.к-щ	К
22.	<i>Koeleria cristata</i>	ст	многолет.травян.	мелкодерн	К
23.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	пуст ст	полукустарничек	дл.стерж	К
24.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	ст	многолет.травян.	крупнодерн	К
25.	<i>Heteropappus altaicus</i>	гор ст	»	дл.к-щ	К
26.	<i>Hordeum jubatum</i>	ст с	»	крупнодерн	К
27.	<i>Festuca valesiaca</i>	ст	»	мелкодерн	К
28.	<i>Iris ruthenica</i>	л	»	кор.к-щ	М
29.	<i>Lepidium densiflorum</i>	ст с	1-2-лет	стерж.корнев	К
30.	<i>Leymus chinensis</i>	ст	многолет.травян.	крупнодерн	К
31.	<i>L. ramosus</i>	ст	»	»	К
32.	<i>Medicago falcata</i>	лст	»	стерж.корнев	МК
33.	<i>Oxytropis pilosa</i>	ст	»	»	К
34.	<i>Poa stepposa</i>	ст	»	мелкодерн	К
35.	<i>Populus laurifolia</i>	лес	дерево	стерж.корнев	М
36.	<i>Salix ledebouriana</i>	лес л	кустарник	стерж.корнев	М
37.	<i>S. kochiana</i>	лес л	кустарник	»	М
38.	<i>S. coesia</i>	лес л	кустарничек, кустарник	»	М
39.	<i>Senecio subdentatus</i>	гор ст с	многолет.травян.	кистекорнев	К
40.	<i>Silene jennisensis</i>	ст	»	дл.к-щ	К
41.	<i>Stellaria dichotoma</i>	лст	»	»	КМ
42.	<i>Stipa krylovii</i>	гор ст	»	крупнодерн	К
43.	<i>S. orientalis</i>	ст	»	»	К
44.	<i>S. pennata</i>	ст	»	»	К
45.	<i>S. sareptana</i>	гор ст	»	»	К
46.	<i>Taraxacum dissectum</i>	гор ст	»	стерж.корнев	К
47.	<i>Thesium refractum</i>	ст	»	кор.к-щ	К
48.	<i>Vicia cracca</i>	л лес	»	стерж.корнев	М

Примечание: В список входят все виды, зарегистрированные весной, летом и осенью.

Приняты следующие обозначения:

Эколого-фитоценотический тип: л – луговой, лес – лесной, лл – лесолуговой, лст – лугово-степной, ст – степной, сол.ст – солонцевато-степной, гор ст – горно-степной, пуст ст – пустынно-степной, пс – псаммофит, с – сорный, з – залежный.

Жизненная форма: многолет.травян. – многолетняя травянистая, кустарник, полукустарник, кустарничек, полукустарничек, 1-лет – однолетник, 2-лет – двулетник, 1–2-лет – одно- двулетник.

Тип корневой системы: кор.к-щ – короткокорневищный, дл.к-щ – длиннокорневищный, стерж.корнев – стержнекорневой, крупнодерн – крупнодерновинный, мелкодерн – мелкодерновинный, корнеотпрыс – корнеотпрысковый, кистекорнев – кистекорневой.

Экологическая группа: К – ксерофит, М – мезофит, МК – мезоксерофит, КМ – ксеромезофит, КП – ксеропетрофит, Г – галофит, Пс – псаммофит.

Господствующие виды на отвалах по своему фитоценотическому типу являются степными. Степные же виды преобладают во флористическом составе разновозрастных отвалов – 58 %. Заметное число грорно-степных видов (17 %) связано с относительной близостью этого участка с соседними низкогорьями.

Анализ жизненных форм флоры показал, что все цветковые растения относятся к шести основным типам жизненных форм: деревьям (2 %), кустарникам (6 %), кустарничкам (2 %), полукустарничкам (4 %), поликарпическим травам и монокарпическим травам (см. табл. 20). И по числу видов, и по фитоценотической роли (участию в формировании надземной фитомассы) здесь преобладают поликарпические травы (67 % от всей флоры), что свойственно умеренной зоне Северного полушария. Монокарпические травы (19% видового состава) представлены одно–двулетниками, дающие большую надземную фитомассу и играющие значительную роль в жизни сообществ.

Древесные и полудревесные растения в составе флоры имеют 8,3 % от общего числа видов. 1 вид дерева (*Populus laurifolia*) и 3 вида кустарников (рода *Salix*) во флоре отвалов являются адвентивными, которые в естественной степной флоре они чужды. Таким образом, флору разновозрастных отвалов составляют представители различных типов жизненных форм.

Анализ экологических групп растений показал, что широко распространенными экологическими группами являются: ксерофиты (до 33 видов – *Artemisia glauca*, *A. sieversiana*, *Festuca valesiaca* и др.), мезофиты включают (до 7 видов – *Iris ruthenica*, *Vicia cracca* и др.), ксеромезофиты и мезоксерофиты (до 4 видов – *Allium senescens*, *Carum carvi*, *Medicago falcata* и др.) (см. табл. 20). В целом при первичной сукцессии в растительности отвалов наблюдается некоторая ксерофитизация.

Сходство фитоценозов на различных позициях разновозрастных отвалов и степной катены (контроль)

Для оценки сходства сообществ отвалов различного возраста и разных позиций, и для сравнения с сообществами разных позиций степной катены (контроль) нами был использован коэффициент сходства Жаккара. Видовой состав фитоценозов различных позиций 5-летнего отвала сравнивался с видовым составом сообществ позиций 10-летнего, 10-летнего с 20-летним, 20 с 30-летним, 30 с 40-летним, 40-летнего – с сообществами различных позиций сухостепной катены (контроль) (табл. 21, 22, 23, 24).

Таблица 21

Мера сходства видового состава фитоценозов (по коэффициенту Жаккара), занимающих различные позиции (катенный градиент) на отвалах и фитоценозов степной катены

Позиция	Отвалы				Степная катена (СК)
	10 лет	20 лет	30 лет	40 лет	
Эль–Ак	0,21	0,14	0,16	0,17	0,44
Эль-Транс	0,61	0,23	0,43	0,39	0,51
Транс–Ак	0,36	0,36	0,50	0,53	0,63
Позиция	10–20 лет	20–30 лет	30–40 лет	40 лет–СК	
Эль	0,4	0,80	0,70	0,16	
Транс	0,55	0,50	0,62	0,26	
Ак	0,72	0,50	0,52	0,35	

Анализ сходства показал, что на отвалах разного возраста видовой состав сообществ для позиций Эль–Ак резко отличается – мера сходства не превышает 0,2, на позициях Транс–Ак составы сообществ близки – мера сходства достигает 0,53 для 40-летнего отвала и 0,63 степной катены (контроль) (табл. 21).

Видовой состав сообществ на отвалах меняется по катене так, что мера сходства между отвалами разного возраста падает от позиции Эль к Ак, в то время как на этих же позициях 40-летнего отвала и степной катены мера сходства нарастает. Наиболее близки фитоценозы 40-летнего отвала и степной катены, находящиеся на аккумулятивной позиции. Видовой состав сообществ на всех позициях далек от видового состава коренных степей.

Таблица 22

Динамика видов сообществ позиций Эль отвалов и контрольного участка сухой степи (доля доминантов от зеленой фитомассы, %)

№	Вид	5 лет	10 лет	20 лет	30 лет	40 лет	контроль
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	-	-	-	+
2.	<i>Allium anisopodium</i>	-	-	-	-	-	+
3.	<i>Alyssum obovatum</i>	-	-	-	-	-	+
4.	<i>Artemisia glauca</i>	40	20	45	60	20	-
5.	<i>A. frigida</i>	-	-	-	-	-	40
6.	<i>A. sieversiana</i>	20	20	30	20	13	-
7.	<i>A. scoparia</i>	-	-	-	-	-	+
8.	<i>A. vulgaris</i>	20	40	+	+	11	-
9.	<i>A. tomentella</i>	-	-	-	-	-	+
10.	<i>Caragana pygmaea</i>	-	-	-	-	-	+
11.	<i>C. spinosa</i>	-	-	-	-	-	+
12.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	-	-	-	-	+	+
13.	<i>Chenopodium glaucum</i>	-	-	-	-	+	-
14.	<i>Kochia prostrata</i>	-	-	-	-	-	+
15.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	-	+	+	+
16.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	-	-	-	-	-	+
17.	<i>Heteropappus altaicus</i>	-	-	-	-	-	+
18.	<i>Festuca valesiaca</i>	-	-	-	11	7	+
19.	<i>Goniolimon speciosum</i>	-	-	-	-	-	+

20.	<i>Iris ruthenica</i>	-	-	-	-	-	+
21.	<i>Lepidium densiflorum</i>	-	-	-	-	+	+
22.	<i>Leymus chinensis</i>	-	-	-	-	+	+
23.	<i>Populus laurifolia</i>	-	-	+	+	+	-
24.	<i>Potentilla acaulis</i>	-	-	-	-	-	+
25.	<i>Salix ledebouriana</i>	-	-	+	+	+	-
26.	<i>S. kochiana</i>	-	-	+	+	+	-
27.	<i>S. coesia</i>	-	-	+	+	+	-
28.	<i>Silene jennisensis</i>	-	-	-	-	-	+
29.	<i>Stellaria dichotoma</i>	-	-	-	-	-	+
30.	<i>Stipa krylovii</i>	-	-	-	-	-	30
31.	<i>S. orientalis</i>	-	-	-	-	-	+
32.	<i>Veronica incana</i>	-	-	-	-	-	+
	Всего:	3	3	7	9	13	24

Таблица 23

Динамика видов сообществ позиций Транс отвалов и контрольного участка сухой степи (доля доминантов от зеленой фитомассы, %)

№	Вид	5 лет	10 лет	20 лет	30 лет	40 лет	контроль
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	-	-	+	+
2.	<i>Allium anisopodium</i>	-	-	-	-	-	+
3.	<i>A. ramosum</i>	-	-	-	-	-	+
4.	<i>A. senescens</i>	-	-	-	-	-	+
5.	<i>Alyssum obovatum</i>	-	-	-	-	-	+
6.	<i>Astragalus melilotoides</i>	-	-	-	-	-	+
7.	<i>Artemisia glauca</i>	50	20	45	12	15	+
8.	<i>A. frigida</i>	-	-	-	+	+	25
9.	<i>A. sieversiana</i>	20	30	30	+	+	-
10.	<i>A. vulgaris</i>	20	30	+	+	+	-
11.	<i>A. tomentella</i>	-	-	-	+	+	-
12.	<i>A. obtusiloba</i>	-	-	-	+	-	-
13.	<i>Caragana pygmaea</i>	-	-	-	-	-	+
14.	<i>C. spinosa</i>	-	-	-	-	-	+
15.	<i>Carex korshinskyi</i>	-	-	-	-	-	+
16.	<i>Carum carvi</i>	-	-	-	-	+	-

17.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	+	+	+	+	+	+
18.	<i>Chenopodium aristatum</i>	-	-	-	-	-	+
19.	<i>Ch. karoï</i>	-	-	-	-	-	+
20.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	-	-	-	-	-	+
21.	<i>Convolvulus bicuspidatus</i>	-	-	-	-	-	+
22.	<i>Kochia prostrata</i>	-	-	-	-	-	+
23.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	+	+	10	+
24.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	-	-	-	-	+	+
25.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	+	+	-
26.	<i>Heteropappus altaicus</i>	-	-	-	+	+	+
27.	<i>Festuca valesiaca</i>	-	-	+	70	50	+
28.	<i>Goniolimon speciosum</i>	-	-	-	-	-	+
29.	<i>Iris ruthenica</i>	-	-	-	-	+	+
30.	<i>Leymus chinensis</i>	-	+	+	+	10	-
31.	<i>Orostachys spinosa</i>	-	-	-	-	-	+
32.	<i>Poa stepposa</i>	-	-	-	-	-	+
33.	<i>Populus laurifolia</i>	-	-	+	+	+	-
34.	<i>Potentilla acaulis</i>	-	-	-	-	-	+
35.	<i>Pulsatilla tenuifolia</i>	-	-	-	-	-	+
36.	<i>Salix ledebouriana</i>	-	-	-	+	+	-
37.	<i>S. kochiana</i>	-	-	-	+	+	-
38.	<i>S. coesia</i>	-	-	-	+	+	-
39.	<i>Silene jensisseensis</i>	-	-	-	-	-	+
40.	<i>Stellaria dichotoma</i>	-	-	-	+	+	+
41.	<i>Stipa krylovii</i>	-	-	+	9	10	60
42.	<i>S. orientalis</i>	-	-	-	-	-	+
43.	<i>S. pennata</i>	-	-	-	-	+	-
44.	<i>S. sareptana</i>	-	-	-	-	+	-
45.	<i>Taraxacum dissectum</i>	-	-	-	-	+	-
46.	<i>Thesium refractum</i>	-	-	-	-	+	+
47.	<i>Veronica incana</i>	-	-	-	-	-	+
48.	<i>Vicia cracca</i>	-	-	-	-	+	-
	Bcero:	4	5	9	18	26	33

**Динамика видов позиций Ак отвалов и контрольного участка
сухой степи (доля доминантов от зеленой фитомассы, %)**

№	Вид	5 лет	10 лет	20 лет	30 лет	40 лет	контроль
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	+	56	40	+
2.	<i>Allium anisopodium</i>	-	-	-	+	-	+
3.	<i>A. ramosum</i>	-	-	-	-	-	+
4.	<i>A. senescens</i>	-	-	+	-	+	+
5.	<i>A. vodopjanovae</i>	-	-	-	-	-	+
6.	<i>Alyssum obovatum</i>	-	-	-	-	-	+
7.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	-	-	-	+	-	+
8.	<i>Astragalus melilotoides</i>	-	-	-	-	-	+
9.	<i>Artemisia campestris</i>	-	-	-	-	-	+
10.	<i>A. glauca</i>	20	20	50	23	10	+
11.	<i>A. frigida</i>	-	-	-	+	18	30
12.	<i>A. sieversiana</i>	40	25	+	+	15	+
13.	<i>A. vulgaris</i>	30	16	+	+	+	-
14.	<i>A. tomentella</i>	-	+	+	+	+	-
15.	<i>A. obtusiloba</i>	-	-	-	+	+	-
16.	<i>Atriplex laevis</i>	-	-	-	-	-	+
17.	<i>A. fera</i>	-	-	-	+	-	-
18.	<i>Bassia dasyphylla</i>	-	-	-	-	+	-
19.	<i>Beckmannia syzigachne</i>	-	-	-	+	-	-
20.	<i>Cannabis sativa</i>	-	-	-	-	-	+
21.	<i>Caragana pygmaea</i>	-	-	-	-	-	+
22.	<i>C. spinosa</i>	-	-	-	-	-	+
23.	<i>Carex korshinskyi</i>	-	-	-	-	-	+
24.	<i>Carum carvi</i>	-	-	-	-	+	-
25.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	+	+	+	+	+	+
26.	<i>Chenopodium album</i>	+	+	-	-	-	-
27.	<i>Ch. aristatum</i>	+	+	+	+	+	+
28.	<i>Ch. glaucum</i>	+	+	+	+	-	-
29.	<i>Ch. karoii</i>	-	-	-	-	-	+
30.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	-	-	-	-	-	+
31.	<i>Convolvulus bicuspidatus</i>	-	-	-	-	+	-
32.	<i>Crepis tectorum</i>	-	-	-	+	-	-
33.	<i>Ephedra monosperma</i>	-	-	-	-	+	+

34.	<i>E. regeliana</i>	-	-	-	-	-	+
35.	<i>Kochia prostrata</i>	-	-	-	-	-	+
36.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	11	+	+	+
37.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	-	-	-	-	+	+
38.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	+	+	+	+
39.	<i>Heteropappus altaicus</i>	-	+	+	+	+	+
40.	<i>Hordeum jubatum</i>	-	+	+	-	-	-
41.	<i>Festuca valesiaca</i>	+	12	10	10	13	+
42.	<i>Goniolimon speciosum</i>	-	-	-	-	-	+
43.	<i>Iris ruthenica</i>	-	-	-	-	+	+
44.	<i>Lappula consanguinea</i>	-	-	-	-	-	+
45.	<i>Lepidium densiflorum</i>	-	-	-	-	-	+
46.	<i>Leymus chinensis</i>	+	18	+	+	+	+
47.	<i>L. ramosus</i>	+	+	+	+	+	+
48.	<i>Medicago falcata</i>	-	-	-	-	+	-
49.	<i>Neopallasia pectinata</i>	-	-	-	-	-	+
50.	<i>Orostachys spinosa</i>	-	-	-	-	-	+
51.	<i>Oxytropis pilosa</i>	-	-	-	-	+	+
52.	<i>Panzeria lanata</i>	-	-	-	-	-	+
53.	<i>Poa stepposa</i>	-	-	-	-	+	+
54.	<i>Potentilla acaulis</i>	-	-	-	-	-	30
55.	<i>P. bifurca</i>	-	-	-	-	-	+
56.	<i>Pulsatilla tenuifolia</i>	-	-	-	-	-	+
57.	<i>Senecio subdentatus</i>	-	-	-	+	-	-
58.	<i>Silene jennisseensis</i>	-	-	-	+	+	+
59.	<i>Stellaria dichotoma</i>	-	-	-	+	+	+
60.	<i>Stipa krylovii</i>	-	+	13	+	+	40
61.	<i>S. orientalis</i>	-	-	-	+	+	+
62.	<i>S. pennata</i>	-	-	-	+	+	-
63.	<i>S. sareptana</i>	-	-	-	-	+	-
64.	<i>Thesium refractum</i>	-	-	-	+	+	-
65.	<i>Veronica incana</i>	-	-	-	-	-	+
66.	<i>Vicia cracca</i>	-	-	-	-	+	-
	Bcero:	10	14	17	28	33	48

4.1.4. Динамика видового состава сообществ зарастающих отвалов

Изменение растительных сообществ на отвалах изучали в зависимости от стадии сукцессии и от положения на рельефе. Исследовались видовой состав фитоценозов, структура доминантов и запасы фитомассы экосистем с 1-го по 5, 10, 20, 30, 40 годов развития.

Заращение, прежде всего, зависит от позиции на отвале. На позиции Эль (наиболее сухой) общее число видов составляло в первые 5–20 лет от 3 до 7, увеличилось на 30-й год до 9 и к 40-му году до – 13 (табл. 25). На позиции Транс, которая получает дополнительное увлажнение за счет стока с позиции Эль, происходит интенсификация зарастания и к 40-му году число видов достигает 26. Наиболее активное заращение отмечается на более увлажненной позиции Ак, где число видов значительно возрастает и уже через 10 лет на Ак выявлено 14 видов, их число увеличивается в 2,5 раза на 40-й год.

Основной движущей силой при первичной сукцессии, в особенности на 30–40-й год сукцессии, является качественное изменение субстрата пионерными видами. Только на 3-й год самозаращения отвала первыми осваивают открытый субстрат *Artemisia glauca*, *A. sieversiana*, *A. vulgaris*. По данным ряда авторов (Шилова, 1974; Куприянов, 1989) пионерные растения обладают огромной семенной продуктивностью, их семена не имеют периода покоя и при благоприятных условиях способны прорасти на поверхности субстрата без заделки. Всхожесть свежесобранных семян *Artemisia sieversiana* на третьи сутки составляет 86 %. Они обладают быстрым ростом, большой экологической пластичностью, способны произрастать на бедных элементами питания субстратах, устойчивы. Их участие сохраняется на всех позициях разновозрастных отвалов. На 5-летнем отвале пионерные виды присутствуют в складывающемся сообществе и постепенно снижают доленое участие в фитомассе от 60 % (10-летний отвал) до 24 % (40-летний) (см. табл. 25).

Сорные виды *Chenopodium aristatum* и *Ch. glaucum* появляются на позиции Ак с третьего года зарастания, с пятого года добавляется *Ch. album*. Многолетний сорный вид *Hordeum jubatum*, который не встречался в

**Долевое участие доминирующих видов в зеленой фитомассе
на разновозрастных отвалах и на контрольном участке сухой степи, %**

№	Вид	5 лет			10 лет			20 лет			30 лет			40 лет			контроль		
		Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак
1.	<i>Artemisia vulgaris</i>	20	20	30	40	30	16	+	+	+	+	+	+	11	+	+	-	-	-
2.	<i>A. sieversiana</i>	20	20	40	20	30	25	35	30	+	20	+	+	13	+	15	-	-	-
3.	<i>A. glauca</i>	40	50	20	20	20	20	40	45	50	60	12	23	20	12	10	-	-	-
4	<i>A. frigida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	25	30
5.	<i>Festuca valesiaca</i>	-	-	+	-	-	12	-	-	10	11	70	10	7	50	13	-	-	-
6.	<i>Leymus chinensis</i>	-	-	+	-	+	18	-	+	+	-	+	+	+	13	+	-	-	-
7.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	11	+	+	+	+	10	+	30	60	40
8.	<i>Stipa krylovii</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	13	-	9	+	-	10	+	-	-	-
9.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	56	-	-	40	-	-	-
10.	<i>Artemisia frigida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	18	-	-	-
11.	<i>Potentilla acaulis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20
	Всего видов в экосистеме	3	4	10	3	5	14	7	9	17	9	18	28	13	26	33	24	33	54
	В том числе терминальных	1	2	5	0	3	5	0	0	6	2	8	9	9	8	12			

сообществах степной катены (контроль), отмечен на 10-летнем отвале. Данный вид в дальнейшем вытесняется более конкурентоспособными дерновинными злаками на более поздней стадии сукцессии (30 лет).

Особое место в фитоценозах занимают заносные (адвентивные) виды. Процесс обогащения растительности за счет заносных видов – это элемент антропогенной эволюции растительности (Миронова, 1999). На отвалах доля заносных видов (древесный вид рода *Populus* и кустарники рода *Salix*) в первые годы незначительна. Из числа степных видов на 5-й год самозарастания на позиции Ак господствуют *Festuca valesiaca* и *Leymus chinensis*, *L. ramosus*. Доля *Festuca valesiaca* увеличивается на позиции Транс к 30-му году зарастания до 70 %, на 40-й год падает до 50 %. *Agropyron cristatum* появляется на 20-летнем отвале на позиции Ак и становится основным доминантом сообщества на 30–40-летнем отвалах. Вклад его в зеленую фитомассу составляет 56 % (на 30-летнем отвале) и 40 % (40 лет). *Koeleria cristata* и *Stipa krylovii* появляются на 20-летнем отвале на позиции Ак и входят в число доминантов на позиции Транс на 40-й год.

Отвал 1–5 лет – протяженность позиций с востока на запад ≈ 1000 м, высота Эль 852 м н.у.м.; Транс на северном склоне отвала, крутизна склона $\approx 25^\circ$, высота 825 м н.у.м.; Ак на подножии отвала на высоте 764 м н.у.м.

Сообщество развивается на рыхлом и рассыпающемся грунте (даже на 40-летнем отвале), где по узким эрозионным трещинам сбрасывается вода. Грунт более увлажнен, в связи с чем на 30–40-й год зарастания отвала поверхность была покрыта тонким слоем молодой почвы мощностью до 3 см.

Процесс самозарастания техногенной катены, отсыпанного в 2005 г., в первые годы протекал медленно. Так, на 1–2-й год наблюдений на отвале растений не было обнаружено (табл. 26). На 3-й год заселение субстрата происходит спонтанно путем заноса семян с окрестных фитоценозов. На всех 3 позициях появляются разрозненно полыни *Artemisia glauca*, *A. sieversiana* и *A. vulgaris* (рис. 7). На позиции Ак добавилось еще 2 вида – *Chenopodium aristatum*, *A. glaucum*. В последующие годы наблюдается дальнейшее

Динамика видового состава сообществ на отвале возрастом 1–5 лет

№	Вид	Год восстановления, лет									
		1-2-й	3-й			4-й			5-й		
			Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак
1.	<i>Artemisia glauca</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2.	<i>A. sieversiana</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3.	<i>A. vulgaris</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
5.	<i>Chenopodium album</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
6.	<i>Ch. aristatum</i>	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+
7.	<i>Ch. glaucum</i>	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+
8.	<i>Festuca valesiaca</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
9.	<i>Leymus chinensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
10.	<i>L. ramosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
	Всего:	-	3	3	5	3	3	5	3	4	10



Рис. 7. Самозарастание отвала на 5-й год сукцессии.

поселение как одно–двулетних видов, так и степных злаков. Наибольшее число видов было на позиции Ак, где сформировалось бурьянистое сообщество из тех же видов полыней.

10-летний отвал – протяженность позиций с востока на запад ≈ 800 м, высота Эль 887 м н.у.м.; Транс на северном склоне отвала, крутизна склона $\approx 25^\circ$, высота 851 м н.у.м.; Ак на подножии отвала на высоте 822 м н.у.м.

На позиции Эль образовалось бурьянистое сообщество с доминированием тех же видов полыней (табл. 22). На позиции Транс сформировалась разрозненная группировка из полыней, *Ceratocarpus arenarius*, *Stipa krylovii* и др. (рис. 8).



Рис. 8. Самозаращение отвала на 10-й год сукцессии.

Фитоценоз на позиции Ак имел четко выраженную ярусность. В первом ярусе полынно-злакового сообщества, высота растений которого достигала 70–120 см, наряду с полынями на позиции Ак доминировали *Leymus chinensis*, *Stipa krylovii*. Второй ярус в основном состоял из *Festuca valesiaca*, с примесью *Heteropappus altaicus* и *Chenopodium glaucum*. Третий ярус был образован из *Chenopodium aristatum*, *Ceratocarpus arenarius* и зеленого мха (*Sanionia uncinata* – мезофит, по определению О.Ю. Писаренко, за что автор выражает благодарность). В сообществе было много ветоши и подстилки. Про-

цент участия однолетников в первые годы зарастания отвалов был высоким – 27 % на 5-й год, 29 % на 10-й год.

20-летний отвал – протяженность позиций с востока на запад ≈ 1000 м, высота Эль 873 м н.у.м.; Транс на северном склоне отвала, крутизна склона $\approx 26^\circ$, высота 845 м н.у.м.; Ак на подножии отвала на высоте 817 м н.у.м.



Рис. 9. Самозарастание отвала на 20-й год сукцессии.

На позиции Эль и Транс единично встречались подросты *Salix ledeboriana* Trautv., *S. kochiana* Trautv. с высотой около 30–50 см, подрост *Populus laurifolia* Ledeb. и те же сорные виды (*Artemisia glauca*, *A. sieversiana* и *A. vulgaris*). На позиции Транс доминантами сообщества становятся *Artemisia glauca*, *A. sieversiana*. Из типично степных видов произрастали *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Stipa krylovii*, единично *Leymus chinensis* (рис. 9). Воз-

раст тополя лавролистного (Бакулин, 2004) и кустарниковых ив определяли по годичным кольцам (18 лет $\pm$ 5) (возраст кустарниковых ив по определению Н.Н. Лашинского, за что автор выражает благодарность).

На позиции Ак происходит увеличение числа видов с формированием полынно-злакового сообщества, подстилаемым сплошным покровом из зеленого мха (*Sanionia uncinata*). Доминантами сообщества являются *Artemisia gluaca* и типично степные виды *Festuca valesiaca*, *Stipa krylovii* и *Koeleria cristata*. В травостое много ветоши и подстилки.

30-летний отвал – протяженность позиций с востока на запад $\approx$ 500 м, высота Эль 752 м н.у.м.; Транс на северном склоне отвала, крутизна склона $\approx$ 23°, высота 731 м н.у.м.; Ак на подножии отвала на высоте 720 м н.у.м.



Рис. 10. Самозарастание отвала на 30-й год сукцессии.

В сообществах наблюдается дальнейшее увеличение доли многолетников и некоторое сокращение участия одно–двулетников. На позиции Эль в полынно-злаковом сообществе преобладали полыни *Artemisia sieversiana*, А.

glauca и *Festuca valesiaca*. На пробной площади 500 м² росло 9 ив с высотой около 2,5 м, единично *Populus laurifolia*. На позиции Транс в злаково-полынном сообществе основными доминантами были *Festuca valesiaca* и *Artemisia glauca*, содоминировал *Stipa krylovii* (рис. 10). Кустарниковые ивы и *Populus laurifolia* встречались единично. На позиции Ак сформировалось злаково-полынное сообщество. На позициях Транс и Ак сформирована прослойка молодой почвы. Здесь преобладают степные виды, и хотя имеется слой из зеленого мха (*Sanionia uncinata*), наблюдается некоторая ксерофитизация растительности. Однако все еще высока доля сорных растений.

40-летний отвал – Эль 735 м н.у.м.; Транс на северном склоне отвала, крутизна склона $\approx 23^\circ$, высота 726 м н.у.м.; Ак на подножии отвала на высоте 723 м н.у.м.



Рис. 11. Самозаращение отвала на 40-й год сукцессии.

На позиции Эль сформировалось полынно-злаковое сообщество, где доминировали те же виды полыней, и также произрастали *Salix ledeboriana*, *S. kochiana* с высотой около 4 м, *S. coesia* – до 2 м и *Populus laurifolius* с высотой около 4 м (рис. 11).

На позициях Транс и Ак отвала молодая почва была покрыта слоем их зеленого мха. На позиции Транс фитоценоз становится более разнообразной, где выявлены ивняковые заросли (28 экземпляров на 500 м²) с злаково-полынным покровом и напочвенным ярусом, представленным зеленым мхом. Заросли кустарниковых ив отличались хорошим состоянием взрослых особей, но отмиранием подроста. На позиции Ак появились четко сформированные ярусы с преимущественным участием видов зональных сообществ. В злаково-разнотравном сообществе доминируют типично степные виды – *Leymus chinensis*, *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Festuca valesiaca*. Отметим, что ни кустарниковых ив, ни древесных (тополь) на данной позиции не было зарегистрировано. Появляется степной кустарничек *Ephedra monosperma* и полукустарничек *Krascheninnikovia ceratoides*.

Таким образом, на 40-й год зарастания отвала на позиции Ак сформировалось злаково-разнотравное сообщество с лесным элементом, в котором наряду с коренными степными видами присутствуют пионерные (9), а также мезофитные виды лугов и лесов (6 видов).

Проективное покрытие на позиции Ак постепенно увеличивается, достигая 60 % на 10-летнем отвале и 80 % на 40-летнем за счет степных видов и сорных растений (*Artemisia sieversiana*, *A. vulgaris*, *A. tomentella*).

Первичная сукцессия на техногенных отвалах Каа-Хемского угольного разреза протекает медленно. На транзитной и аккумулятивной позициях в возрасте 30–40 лет образовалась 3-хсантиметровая прослойка молодой почвы. На позиции Ак 30–40-летних техногенных отвалов формируются сложные фитоценозы, близкие к естественным зональным.

При естественном зарастании с возрастом отвалов изменяются преобладающие виды. В сообществах отвалов 5–10-летнего возраста встречаются преимущественно сорные виды, на более старых 30–40-летних отвалах в сложении фитоценоза возрастает роль типично степных видов. Из коренных сухостепных доминантов не выявлен род *Caragana* и др. Ярусность выражена в фитоценозах позиций Ак и Транс отвалов.

На отвалах 30–40 лет все еще сохраняется бурьян, и наряду с ним велико участие зеленого мха (*Sanionia uncinata*), луговых и лесных видов, что не свойственно степным экосистемам. Антропогенной нагрузки (выпас, сенокосение и т.д.) не выявлено.

Чрезвычайно велико влияние фитоценозов окружающих степей. Из-за близости реки Малый Енисей (≈ 6 км к северу от угольного разреза), берега которой покрыты долинным лесом (тополевики, ивняки), на отвалы поступают семена ив и тополя, в связи с чем отвал к 40-му году сильно закустарен ивами, достигающими высоты 4 м. Кроме того, произрастает тополь с высотой 1,5 м на 20-летнем отвале. Деревья и кустарники сначала формируются на позиции Эль, затем спускаются на позицию Транс. Они менее требовательны к почвенному плодородию, чем травянистые растения, недостаток питательных элементов и влаги в почве компенсируется большим охватом корнеобитаемой толщи (Куприянов и др., 2010).

Следовательно, самозаращение отвалов Каа-Хемского угольного разреза идет не по степному, а по смешанному типу и фитоценозы развиваются по своему пути в зависимости от микроклимата, эдафических условий, увлажнения и осеменения (стекание влаги с Эль, на позицию Транс и Ак, занос семян с окружающих степей и берегов р. Каа-Хем). В формировании фитоценозов принимают участие как луговые (*Carum carvi*, *Iris ruthenica*, *Vicia cracca* и др.), так и лесные виды (роды *Populus*, *Salix*, зеленый мох *Sanionia uncinata*). Степное направление сукцессии подтверждается доминированием в сообществе типично степных видов (*Stipa krylovii*, *Leymus chinensis*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida* и др.).

На разных позициях отвалов заселение пространства и ежегодный прирост растений резко различается (табл. 27).

**Доля фитомассы (%) пионерных и степных видов
на разных стадиях сукцессии**

Год сукцессии	10	20	30	40	контроль
Позиция Эль					
Пионерные виды	<2	<10	80	40	4
Степные виды	<2	<5	11	44	45
Позиция Транс					
Пионерные виды	<2	<10	12	12	8
Степные виды	<2	<5	70	83	60
Позиция Ак					
Пионерные виды	51	50	23	25	18
Степные виды	30	34	66	71	90

Выровненная вершина отвала имеет сложный микрорельеф, поэтому зарастание происходит неравномерно. В течение 10 лет здесь спорадически встречались сорные виды. Резкое изменение происходит на 20-летнем отвале, где произрастают подросты кустарниковых ив и тополя. К 30-му году зарастания виды-пионеры *Artemisia glauca*, *A. sieversiana* формируют 12 % зеленой фитомассы. Однако уже 71 % фитомассы приходится на степной вид *Festuca valesiaca*. На 40-й год доля фитомассы пионерных видов снизилась вдвое, а степные виды составили уже 44 % фитомассы. Фитоценозы на позиции Эль и в 40 лет находятся на первой – пионерной стадии сукцессии.

Позиция Транс, как и Эль, в течение 20 лет самозарастания представляла собой открытый грунт, на котором встречались группировки растений из *Artemisia glauca*, *A. sieversiana*, *A. vulgaris* и *Salix ledeboriana*, *S. kochiana*. В период от 20 до 30 лет немногочисленно появляются кустарниковые ивы и тополь, также в сообществе преобладают пионерные виды, в то время как на 30–40-летних отвалах основу фитомассы составляют уже степные виды (70 и 83 %).

На аккумулятивной позиции, где достаточно влаги и постепенно формируется молодая почва, пионерные виды существуют в течение всей сукцес-

сии, но их вклад падает с 60 % на 5-летнем отвале до 24 % на 40-летнем. Степные виды наряду с пионерными сорными появляются на позиции Ак 5-летнего отвала. Вклад их в фитомассу уже на 10-й год сукцессии составляет 30 % и увеличивается за 30 лет до 70 %, в то время как доля фитомассы пионерных видов снижается до 25 %.

4.1.5. Динамика запасов растительного вещества

Формирование структуры фитомассы на отвалах в ходе сукцессии идет без влияния такого фактора как выпас, что отражается на динамике надземной фитомассы. Увлажнение на катене увеличивается от позиции Эль к Ак, чем объясняется отличие в накоплении фитомассы по профилю катены.

На 5-летнем отвале на позиции Ак запас зеленой фитомассы (G) (125 г/м^2) был в 4 раза выше, чем на позиции Эль (табл. 28, рис. 12). Запас живых подземных органов (B) в 3 раза превосходил запас V , который только начал образоваться.

В течение 20 лет идет плавное повышение G , которое сменяется довольно резким подъемом в последнее десятилетие, достигая 356 г/м^2 на 40-й год. Ход кривой на позиции Транс подобен кривой G на позиции Ак, однако, максимальная величина G на позиции Транс – всего 245 г/м^2 . Повышение G на позиции Эль происходит плавно, но запас G к 40-му году сукцессии достигает лишь 145 г/м^2 .

Из-за отсутствия выпаса быстро накапливаются запасы ветоши и подстилки. Начиная с 20-летнего возраста сукцессии они превышают запас G и $D+L$ нарастают быстро и плавно. И только на Эль с 20 лет их запас увеличивается медленно. По-видимому, подстилка выдувается ветрами с вершины. На 40-й год отношение $D+L/G$ равно 1,3 на Эль, 1,8 – на Транс и 1,5 на Ак.

Живые подземные органы нарастают быстро, начиная с 10-го года сукцессии и к 40-му году их запасы резко различаются на разных позициях. На 20-й год сукцессии фитомасса живых корней на позиции Ак превышает

Запасы растительного вещества на техногенных отвалах разных лет, г/м²

Фракции		Возраст сукцессии, лет																							
		1	2	3			4			5			10			20			30			40			
				Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак	
растительно- го вещества		-	-	5	23	35	-	25	38	32	68	125	76	63	185	96	75	189	134	188	245	145	245	356	
G		-	-	-	-	8	-	-	10	-	17	21	25	18	76	46	57	77	58	72	156	65	128	205	
D		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	28	9	121	97	108	245	105	210	278	143	317	343	
L		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	28	9	121	97	108	245	105	210	278	143	317	343	
D+L		-	-	-	-	8	-	-	10	-	17	38	53	27	197	143	165	322	163	282	434	208	445	548	
В слое	B	-	-	-	8	13	-	8	15	17	32	54	57	35	57	75	273	443	124	347	528	174	403	557	
	почвы	-	-	-	3	7	-	3	7	-	15	17	29	13	32	41	97	188	58	125	245	81	155	320	
0–20 см		-	-	-	11	20	-	11	22	17	47	71	86	48	89	116	370	631	182	472	773	255	558	877	
G+D+L+B+V		-	-	-	34	63	-	36	70	49	132	234	215	138	471	355	610	1142	479	942	1452	608	1248	1781	

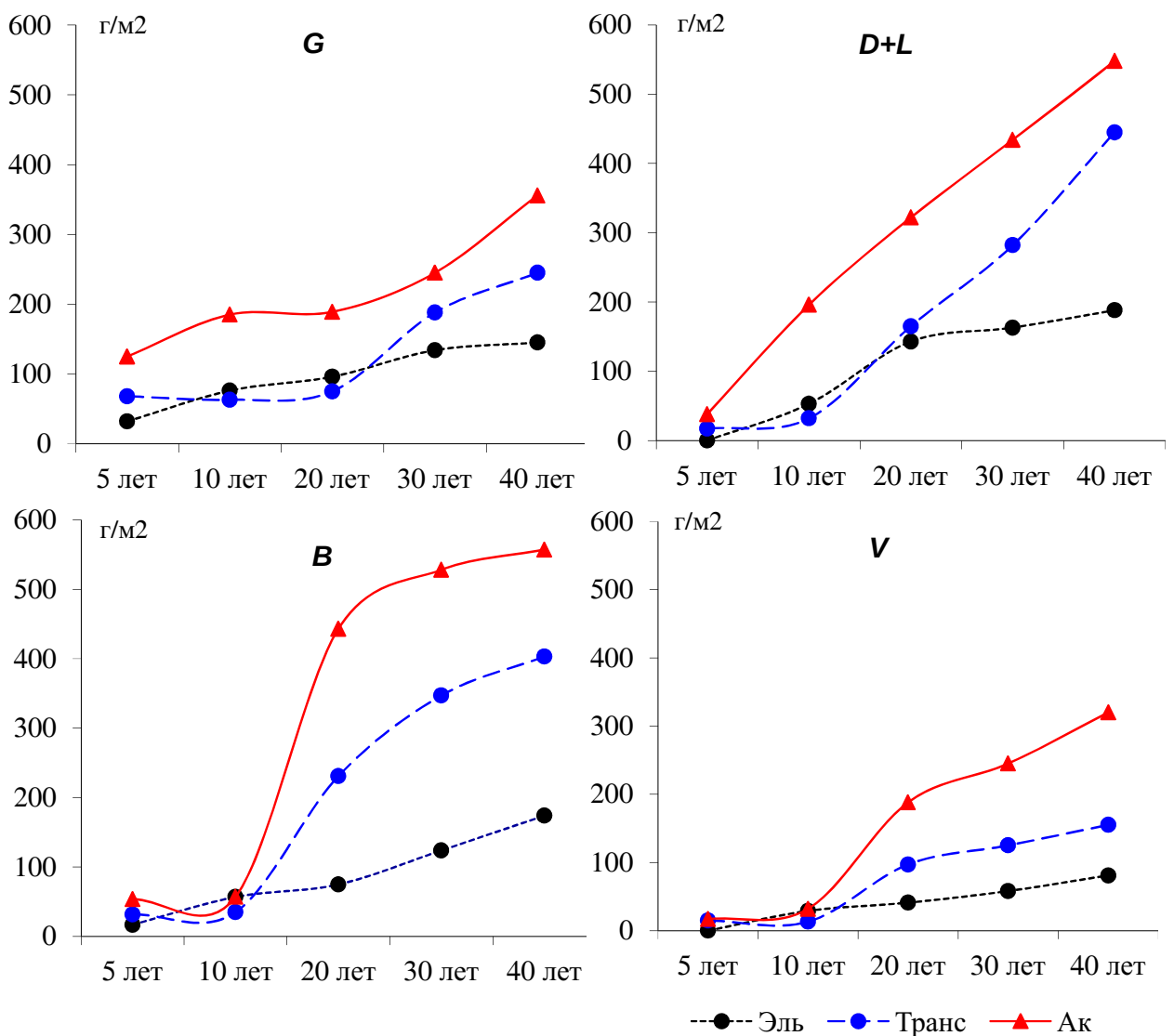


Рис. 12. Запасы растительного вещества на разновозрастных отвалах.

массу B на Транс 2 раза. С течением времени эта разница сглаживается. Медленнее в течение всей сукцессии формируется запас V . На Эль он достигает к 40-му году всего 74 г/м^2 . На 40-й год отношение V/B составляет на Эль 0,46 и на Транс – всего 0,38. Такое соотношение между V и B может объясняться как медленным отмиранием живых корней, так и быстрым разложением мертвых. По всем показателям видна разница между позициями и медленное формирование структуры растительного вещества.

В сообществах степной катены (контроль) структура фитомассы сложилась уже давно и год от году происходит лишь колебание запасов (рис. 13).

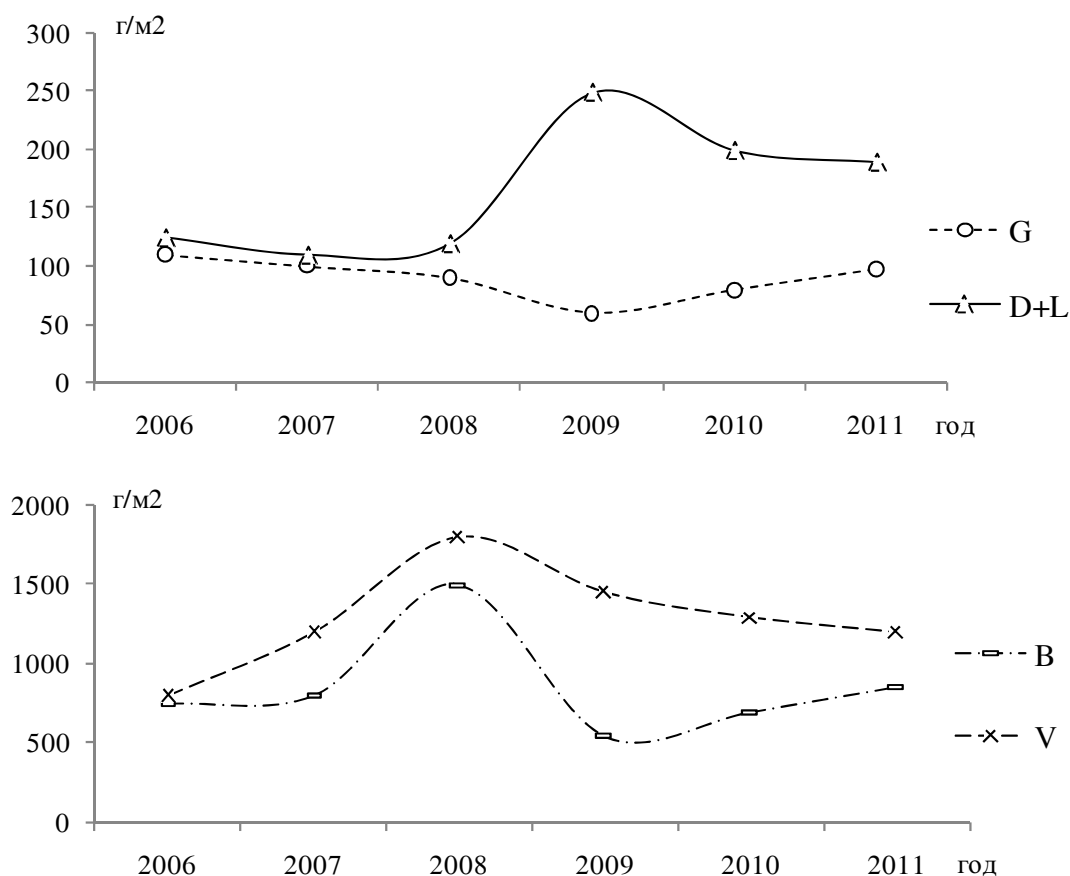


Рис. 13. Динамика запасов растительного вещества сухостепной катены.

В течение 5 лет, отличающихся по гидротермическим условиям запас G менялся от 60 до 110 $г/м^2$. Запас $D+L$ был значительно выше и варьировал от 100 до 250 $г/м^2$. Запас B достигал 1500 $г/м^2$ в 2006–2008 гг. и снизился в 1,5 раза в 2009–2010 гг. В эти годы произошло заметное отмирание живых подземных органов. Подземная мортмасса превышала массу живых органов в течение 3 лет, затем произошло ее резкое снижение за счет быстрой минерализации.

Данные таблицы 28 подтверждают, что фитоценозы отвалов еще далеки от зонального равновесия. С приближением к терминальному состоянию в сукцессионных сообществах будут падать запасы надземной, и увеличиваться запасы подземной фитомассы.

Заключение к разделу «Первичная сукцессия при зарастании отвалов Каа-Хемского угольного разреза»

Результаты исследования показали, что флора сосудистых растений на разновозрастных отвалах включает 48 видов, 34 родов, 14 семейств, из которых преобладают Poaceae (31 %), Asteraceae (19 %), Chenopodiaceae (12 %).

Географический спектр составляют группы видов с Евразийскими (25 %), Азиатскими (25 %) и Центральноазиатскими (21 %) ареалами и др. Экологический спектр выявил преобладание ксерофитов (62 %), ксеромезофитов и мезоксерофитов – 24 %. Анализ экологических групп растений показал, что в целом в растительности отвалов наблюдается некоторая ксерофитизация. Из эколого-ценотических групп преобладают степные (58 % от всей флоры), горно-степные (17 %) и лугово-степные виды (10 %). По биоморфологической структуре господствуют травянистые поликарпики (67 %). Значительно участие одно-двулетников – 19 %.

Распределение видов на разновозрастных отвалах в ходе сукцессии показывает, что в первые годы самозарастания отвала (1–5 лет) происходит заселение открытого субстрата пионерными видами, сохраняющимися до более поздней стадии сукцессии. На 10-летнем отвале преобладают виды ранней стадии сукцессии. На 20-й год зарастания на позициях Эль и Транс сохраняется господство сорных видов. На позиции Ак их роль снижается, доминирование многолетних дерновинных злаков увеличивается. На поздней стадии сукцессии зарастание отвалов ускоряется. На 30-й год на позициях Транс и Ак, где достаточно влаги и образована молодая почва, доминируют степные злаки (табл. 29).

На 40-й год на позиции Эль формируется полынно-злаковое сообщество, на позиции Транс – заросли кустарниковых ив с травяным покровом из полыней и злаков и напочвенным ярусом из зеленого мха. Одновременно наблюдается отмирание подроста ив, и возможно, что с течением времени они выпадут из сообщества. На позиции Ак создается злаково-разнотравное сообщество с господством степных и достаточно высоким участием сорных

видов. На 30 и 40-летних отвалах на позиции Транс и Ак образован слой молодой почвы.

Таблица 29

Характеристика растительности 30–40-летних техногенных катен

Показатели	Позиция Эль	Позиция Транс	Позиция Ак
Сообщество	полынно-злаковое	злаково-полынное	злаково-разнотравное
Количество видов	3–13	4–26	10–33
Проективное покрытие	10–20	70	80
Ярусность	нет	трехъярусный	трехъярусный
<i>Особенности сообществ</i>			
Зеленый мох	нет	сплошной ковер	сплошной ковер
Деревья	тополь	тополь	нет
Кустарниковые ивы	3 вида	3 вида	нет
Ветошь и подстилка	мало	много	много
Фитомасса полыней, %	80–44	12–15	23–25
Фитомасса степных злаков, % (от общей фитомассы)	11	70–83	66–53

Количество видов постепенно увеличивается от начальной стадии сукцессии к поздней: в 3 раза на позиции Эль, в 4,6 – Транс, в 2,4 – Ак. Проективное покрытие также постепенно возрастает до 60 % на 10-летнем отвале и 80 % на 40-летнем на позиции Ак. Ярусность четко выражена в сообществах позиций Транс и Ак.

Установлено, что самозаращение отвалов угольного разреза идет медленно и не по степному, а по смешанному типу и каждая позиция развивается по своему в зависимости от микроклимата, эдафических условий, положения сообщества в рельефе, привноса семян с окружающих экосистем.

В динамике запасов растительного вещества наблюдается постоянное нарастание всех компонентов фитомассы. Быстрее всего создание структуры фитомассы происходит на более увлажненной позиции Ак, медленнее всего на сухой позиции Эль. Запас зеленой фитомассы в течение 40 лет зарастания

постепенно повышается. Запасы ветоши и подстилки накапливаются быстро из-за отсутствия выпаса, и начиная с 20 лет сукцессии превышают запас зеленой фитомассы. Живые подземные органы, начиная с 10 лет, нарастают быстро. Подземная мортмасса формируется медленно. В целом запасы надземной фитомассы выше, чем в коренных сухих степях Тувы и благодаря отсутствию выпаса постоянно идет накопление ветоши и подстилки. Запас живых подземных органов почти в 2 раза превышает запас подземной мортмассы. На позиции Ак запасы фитомассы максимальны, но еще не достигают величин, характерных для сухой степи. В сообществах на позициях Эль и Транс наблюдается медленное накопление запасов надземной и подземной фитомассы.

Первичная сукцессия на отвалах Каа-Хемского угольного разреза в степной зоне Тувы отличается меньшей скоростью смен фитоценозов, существенной задержкой пионерной стадии, значительным уровнем адвентизации сообществ на 20–40-летних отвалах. Сообщества разновозрастных отвалов находятся на одной из продвинутой стадии сукцессии, достаточно удаленной от терминального уровня.

4.2. Антропогенная сукцессия растительности, связанная с созданием Саяно-Шушенского водохранилища

Саяно-Шушенское водохранилище было создано для решения энергетических проблем юга Сибири и представляет собой новую природно-техногенную систему. Гидроузел располагается в горной системе Западного Саяна, озеровидное расширение – в Улуг-Хемской котловине Тувы, которая занимает тектоническое понижение между хребтами Куртушибинским и Академика Обручева на севере и хр. Западный Танну-Ола на юге. Абсолютные высоты дна котловины составляют 515–630 м н.у.м., длина котловины – около 170 км при ширине 30–60 км (Отчет Ленинградгидропроект, 1991).

В результате работы водохранилища возникли экосистемы с переменным режимом затопления. Экосистемы эти находятся в непрерывной сукцессии, которые отличаются от сукцессий на суше. Растительный покров в ходе сукцессии закономерно развивается, переходя от одной стадии к другой.

Сукцессия, возникающая под воздействием работы водохранилища, не является ни первичной, ни вторичной. Набор видов, характеризующий стадии сукцессии, беден и экологически далек от набора видов, существовавших до заливания территории.

Исходя из особого режима смены фитоценозов при заливании полуводных и наземных экосистем, мы рассматриваем смену сообществ как особый тип антропогенной сукцессии и называем данную сукцессию спорадической.

Исследования проводились в прибрежных экосистемах в озеровидном расширении Саяно-Шушенского водохранилища. Общая протяженность водохранилища составляет 312 км, площадь водного зеркала – 621 км², общий объем воды – 31,3 км³. Пуск первого агрегата гидроузла был осуществлен в 1979 г. Заполнение водохранилища на территории республики началось с 1985 г. При наполнении водохранилища на территории республики была затоплена площадь в 231,4 км² (Габеев, 1992).

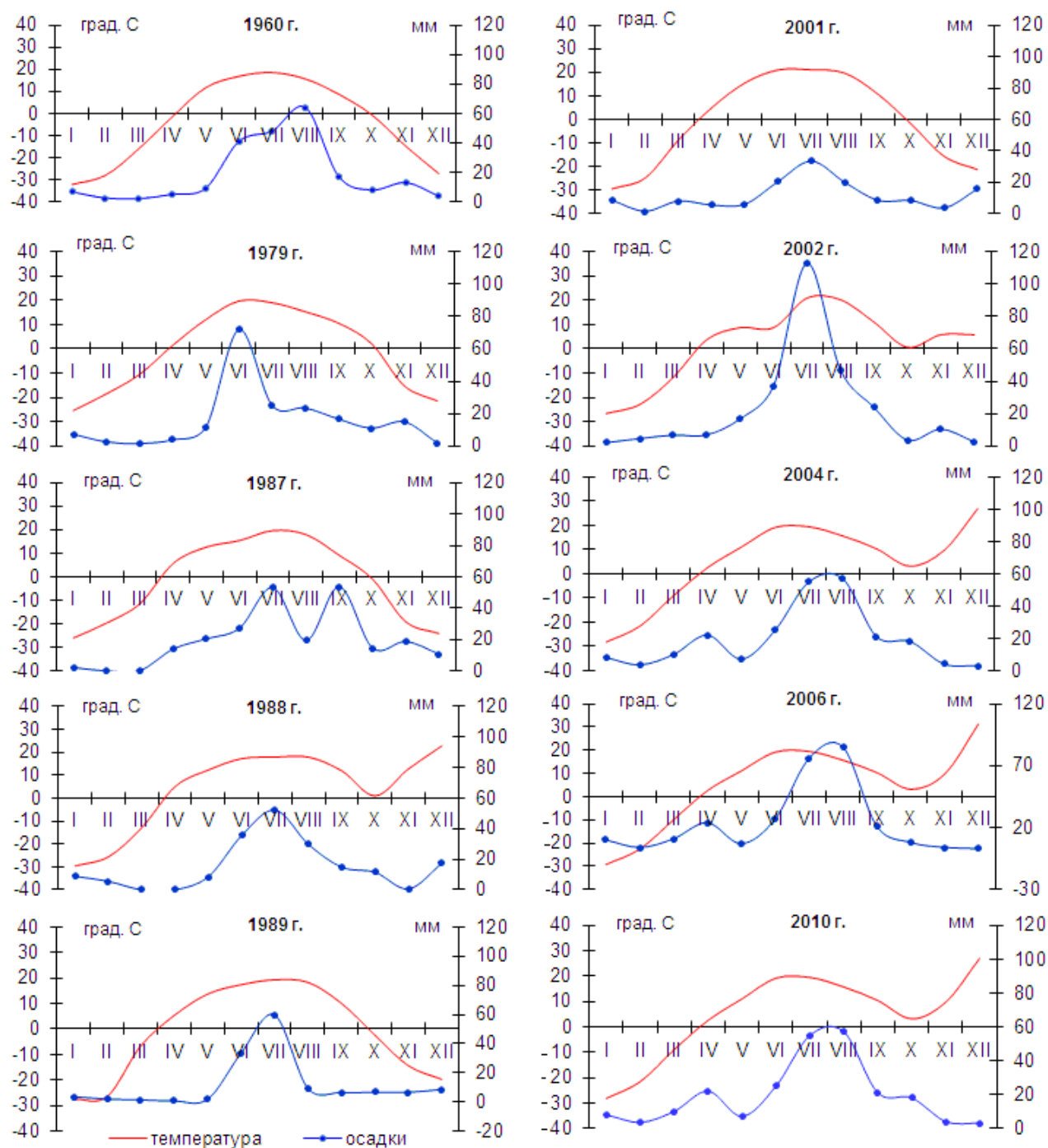


Рис. 14. Среднемесячные и годовые температуры воздуха ($^{\circ}\text{C}$) и количество осадков (мм) по данным ГМС г. Шагонар.

Создание на реке Енисей крупной Саяно-Шушенской ГЭС повлекло за собой изменение природной обстановки на затопленной и прилегающей к ней территории (рис. 14). Изменения в растительном покрове связаны, прежде всего, с коренными изменениями ландшафтной структуры, с затоплением

базисной части долинного комплекса р. Енисей и образованием значительной полосы временного затопления. Поймы, служившие источником хороших кормов для животноводства, и значительная территория надпойменных террас теперь заливаются, в связи с чем сократилась площадь сельскохозяйственных земель. Плодородные угодья: пашни (5 тыс. га), пастбища (11,5 тыс. га) и сенокосы (3,5 тыс. га) были потеряны. Вместо них в сельскохозяйственное использование вовлечены малопродуктивные земли.

Водохранилище представляет собой водоем с годичным режимом регулирования поступающего стока. При наполнении озёрной части водохранилища с мая по октябрь затапливаются прирусловая часть и частично первая (I) надпойменная терраса р. Енисей. Большая часть центральной поймы, II и надпойменная терраса подтопляются в августе – начале ноября. До затопления почвы террас были частично распаханы, а пойменные луга служили пастбищами для выпаса скота и заготовки сена (Кальная, 2004).

В зоне затопления возникли экосистемы с переменным режимом затопления (прирусловая часть, I надпойменная терраса) и с переменным режимом увлажнения (центральная пойма, II надпойменная терраса). Влияние возникших режимов на экосистемы особенно велико в связи с резко континентальным климатом.

По данным Тувинской геологоразведочной экспедиции уровень воды в водохранилище в сентябре–октябре достигает следующих абсолютных отметок: 2001 г. – 538,7, 2002 г. – 535,5, 2003 г. – 538,8, 2004 г. – 538,7, 2005 г. – 539,24, 2006 г. – 540,93, 2007 г. – 538,33 м н.у.м. (Никитина, 2001) (рис. 15).

С начала наполнения Саяно-Шушенского водохранилища (1979 г.) выделяются 2 периода: собственно наполнение (1979–1990 гг.), а начиная с 1990 г. и по настоящее время – период эксплуатации.

До затопления в 1977 г. данная территория была исследована сотрудниками лаборатории геоботаники Центрального Сибирского Ботанического Сада СО РАН. Под руководством А.В. Куминовой был описан растительный

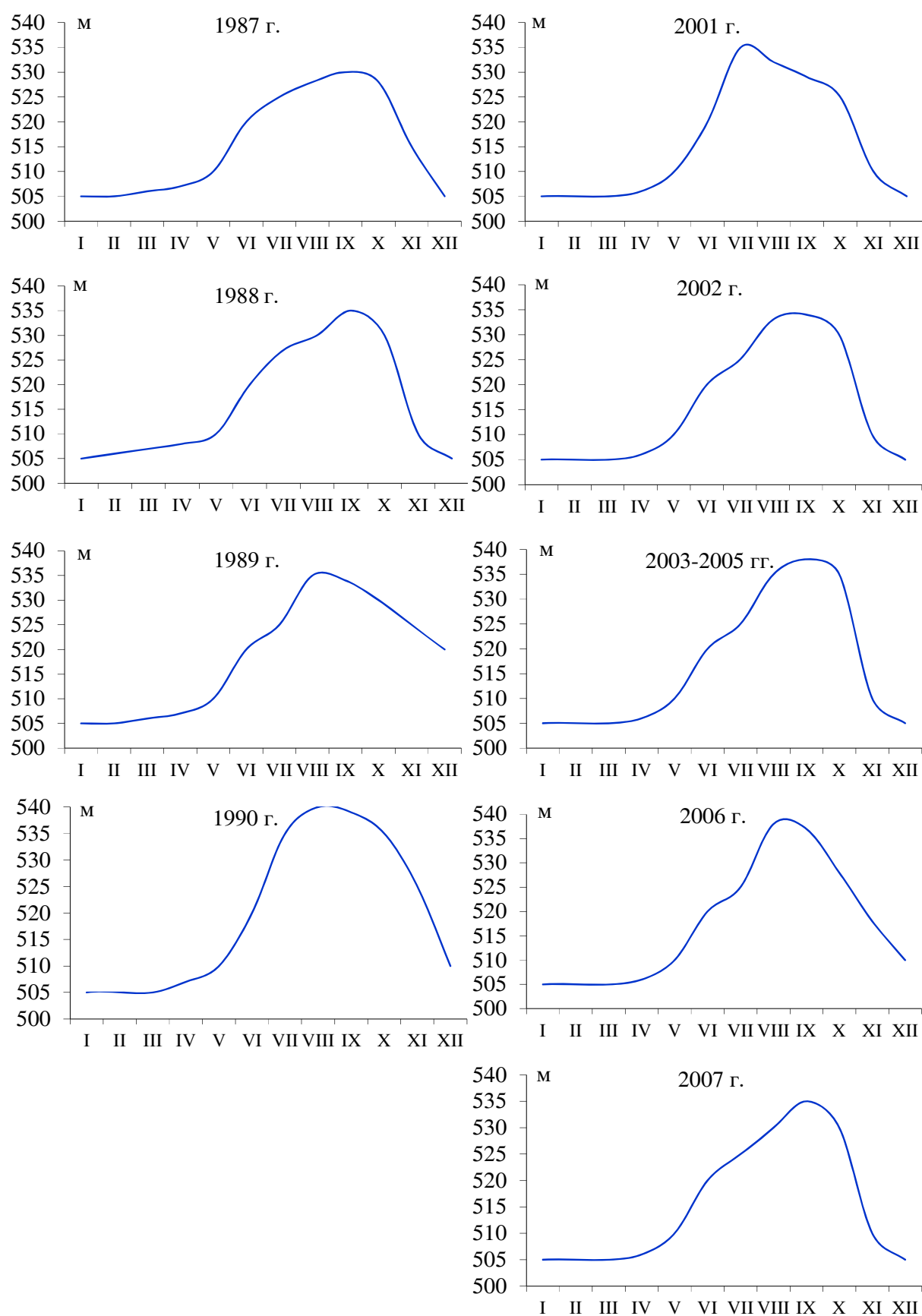


Рис. 15. Режим наполнения Саяно-Шушенского водохранилища в районе озеровидного расширения (м над уровнем моря) (по данным Геологоразведочной экспедиции).

покров и составлена геоботаническая карта, согласно которой на территории преобладала растительность степного типа в сочетании с луговой и лугово-болотной. На начальном этапе заполнения водохранилища (1989–1991 гг.) исследования были продолжены сотрудниками Института почвоведения и агрохимии СО РАН под руководством А.А. Титляновой (Титлянова и др., 1990, 1991; Миронычева-Токарева, 1997). Новый цикл наблюдений был осуществлен нами в 2001–2012 гг. (Самбуу, 2008, 2010; Самбуу, Миронычева-Токарева, 2008, 2010; Самбуу и др. 2012б).

Цель нашей работы заключалась в изучении сукцессии травяных сообществ под влиянием Саяно-Шушенского водохранилища.

4.2.1. Флористический состав

Анализ флористического общего видового состава растительных сообществ ключевых участков показал, что 166 видов цветковых растений, зафиксированных в период с 1977 г. по 2012 г., принадлежат к 93 родам, 33 семействам (табл. 30, Приложение I). Самыми многовидовыми являются семейства: Poaceae (20 %), Fabaceae (13 %), Asteraceae (11 %) и др.

Таблица 30

Ведущие семейства флоры ключевых участков

№	Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
1.	Poaceae	18	33	20,0
2.	Fabaceae	9	21	13,0
3.	Asteraceae	12	19	11,0
4.	Cyperaceae	2	14	8,0
5.	Chenopodiaceae	6	14	8,0
6.	Ranunculaceae	3	8	5,0
7.	Rosaceae	4	6	4,0
8.	Brassicaceae	4	5	3,0
9.	Caryophyllaceae	5	5	3,0
10.	Lamiaceae	3	3	2,0
11.	Scrophulariaceae	3	3	2,0

12.	Plantaginaceae	1	4	2,0
13.	Juncaceae	2	3	2,0
14.	Geraniaceae	1	3	2,0
15.	Polygonaceae	1	3	2,0
16.	Apiceae	2	2	1,2
17.	Iridaceae	1	2	1,2
18.	Rubiaceae	1	2	1,2
19.	Crassulaceae	1	2	1,2
20.	Equisetaceae	1	1	0,6
21.	Cannabiaceae	1	1	0,6
22.	Alliaceae	1	1	0,6
23.	Amaranthaceae	1	1	0,6
24.	Convolvulaceae	1	1	0,6
25.	Boraginaceae	1	1	0,6
26.	Polygalaceae	1	1	0,6
27.	Piaceae	1	1	0,6
28.	Ephedraceae	1	1	0,6
29.	Limoniaceae	1	1	0,6
30.	Primulaceae	1	1	0,6
31.	Euphorbiaceae	1	1	0,6
32.	Violaceae	1	1	0,5
33.	Urticaceae	1	1	0,5
	Всего:	93	166	100

Географический спектр выявил преобладание групп видов с Евразийскими (29 %), Голарктическими (20 %), Азиатскими (19 %), Палеарктическими и Центральноазиатскими ареалами (по 10 %) (табл. 31). Незначительно число видов гор юга Сибири, Монголии и Восточного Казахстана.

Анализ жизненных форм показал господство травянистых многолетников (78 % от всей флоры), значительная роль принадлежит одно-двулетникам – 17 %. Кустарники, кустарнички и полукустарнички во флоре дают 5 % (Приложение I).

Из выделенных эколого-фитоценологических групп преобладают: луговая – 26 (16 %), лугово-лесная – 25 видов (15 %), лугово-болотная – 20 (12 %), лугово-степная – 19 (11 %), степная – 60 (37,5 %), горно-степная – 15 (8 %), пустынно-степная – 1 (0,5 %). Из них 27 сорных видов (16 %).

**Соотношение различных географических групп во флоре
зоны затопления**

№	Группа видов	Число видов	%, от общего числа видов
1.	Евразийская	48	29
2.	Голарктическая	33	20
3.	Азиатская	32	19
4.	Палеарктическая	17	10
5.	Центральноазиатская	16	10
6.	Космополиты	10	6
7.	Виды гор юга Сибири, Монголии и Восточного Казахстана	7	4
8.	Азиатско-американские	3	2
Всего:		166	100

Экологический состав флоры отличается пестротой: 37 % всей флоры составляют мезофиты, 27 % – ксерофиты, 15 % – ксеромезофиты и мезоксерофиты, 12 % – гигрофиты, 6 % – галофиты и 3 % – ксеропетрофиты.

4.2.2. Динамика видового состава сообществ

Для изучения происходящих изменений в сообществах зоны затопления в Улуг-Хемской котловине нами были использованы описания фитоценозов, проведенные до затопления в 1977 г. Т.В. Мальцевой (1982), после затопления с 1987 г. по 1991 г. – в отчетах ИПА Со РАН (Титлянова, 1989, 1990, 1991), Н.П. Миронычевой-Токаревой (1997), также составленные геоботанические карты А.В. Куминовой, А.А. Титляновой.

Неравномерное наполнение водохранилища с 1987 г. по 1991 г. происходило до разных отметок, что создавало нерегулярный режим для роста растений. В августе 1990 г. впервые нормальный подпорный уровень (НПУ) достиг максимальной отметки 540 м, а ложе водохранилища было залито водой с июня до середины октября.

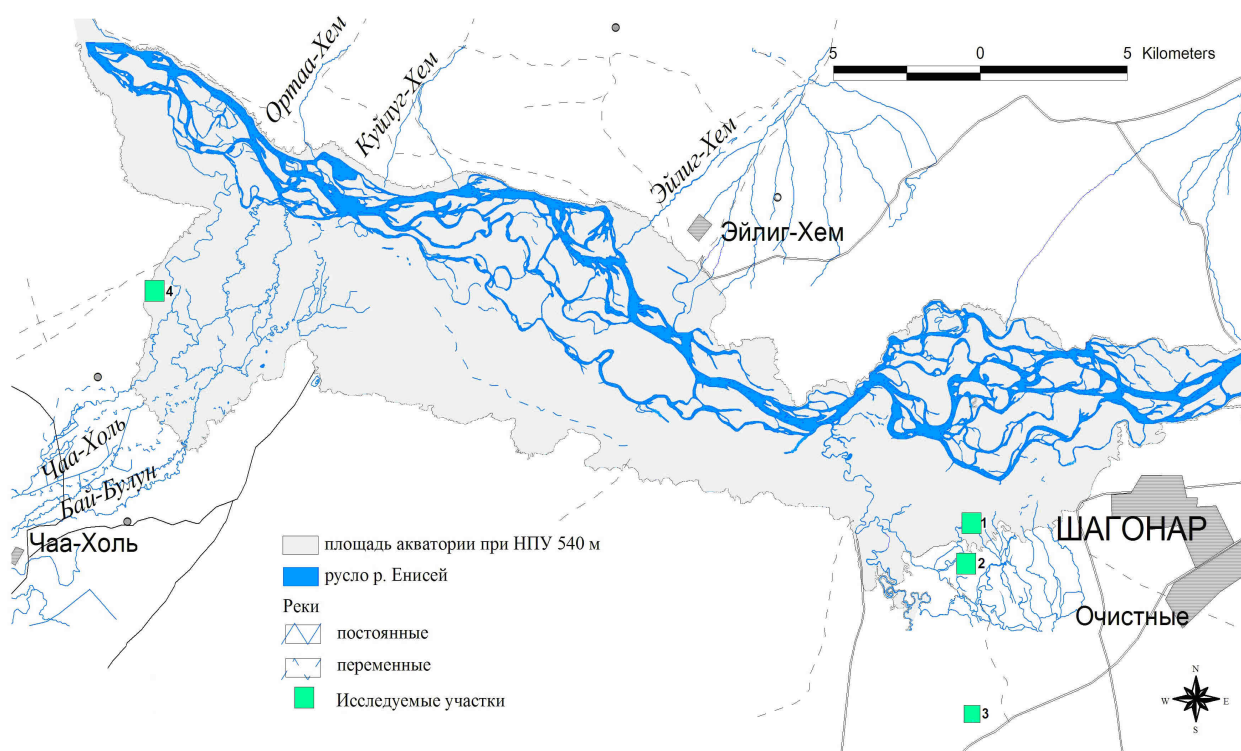


Рис. 16. Картограмма расположения ключевых участков (ТувИКОПР СО РАН).

Для исследования были выбраны 4 ключевых участка, обозначаемых Т–1, Т–2, Т–3, Т–4 (рис. 16).

Растительность ключевых участков в разные годы испытывали различное воздействие со стороны водохранилища. В середине мая уровень воды в водохранилище достигал высоты 505 м н.у.м. Далее, в течение июля, августа и сентября в разные годы уровень воды поднимался до отметок от 525 до 540 м н.у.м. Одни участки при низком уровне воды подтоплялись и растительность вегетировала до конца июля (режим подтопления), в другие годы, при высоком уровне воды, участки затоплялись, и растительность находилась под водой в течение всего вегетационного сезона (режим затопления).

Кроме того, в результате технико-экономических причин ложе водохранилища в течение двух лет (2009–2010 гг.) не заполнялось водой. В эти годы растения получали только дождевое увлажнение, и фитоценозы выходили на путь восстановительной сукцессии. Однако с 2011 г. уровень воды в водохранилище вновь поднимается до отметки 530–535 м и сукцессия повернула в сторону переувлажнения.

Растительные сообщества прибрежных экосистем (ключевых участков), находящиеся под влиянием водохранилища функционируют в меняющемся режиме.

Первый участок – подтопляемый луг (легкий выпас) расположен частично в прирусловом понижении, частично – на I-й надпойменной террасе р. Енисей в Шагонарской долине на расстоянии от уреза воды от 700 м (прирусловое понижение) до 1000 м (надпойменная терраса) (рис. 17).

Затопление шло с 1989 г. по 1993 г. Растения вегетировали до середины августа, когда уровень воды не достигал отметки 540 м. До затопления, как указывала Т.В. Мальцева (1982), растительный покров по надпойменной террасе был сложен чиевыми степными и луговыми сообществами, находящиеся на различных стадиях пастбищной дигрессии (табл. 32). Прирусловое понижение было занято фрагментами чиево-волоснецовых лугов, заболоченными долинными лугами. Число видов на 100 м² достигало 51 (Приложение I).

Согласно Н.П. Миронычевой-Токаревой (1997) сразу после заполнения водохранилища на участке в 1989 г. и 1990 г. оставались лугово-степные и степные сообщества. Изменения произошли только после двух лет подтопления в 1991 г., когда основные сообщества представляли собой разнообразные влажные луга пырейно-спырьевые с коноплей (табл. 32, 33).

Следующая серия наблюдений началась с 2001 г. В июле 2001 г. территория была полностью залита водой, в связи с чем геоботанические описания растительных сообществ не проводилось (рис. 18).

В 2002 г. луг подтоплялся, вегетационный период составлял май-июль. Пробные площади имели неравномерную поверхность, состоящую из микроповышений и микропонижений. В микропонижениях преобладали *Amaranthus retroflexus*, *Polygonum arenastrum*, *Bistorta vivipara* и *Elytrigia repens*, на микроповышениях – *Leymus dasystachys* (Trin.) Pilg. s. l., на долю которого приходилось 30 % фитомассы. Из общего числа видов (17) было 9 луговых, 1 степной, который входил в число доминантов и 6 сорных видов.

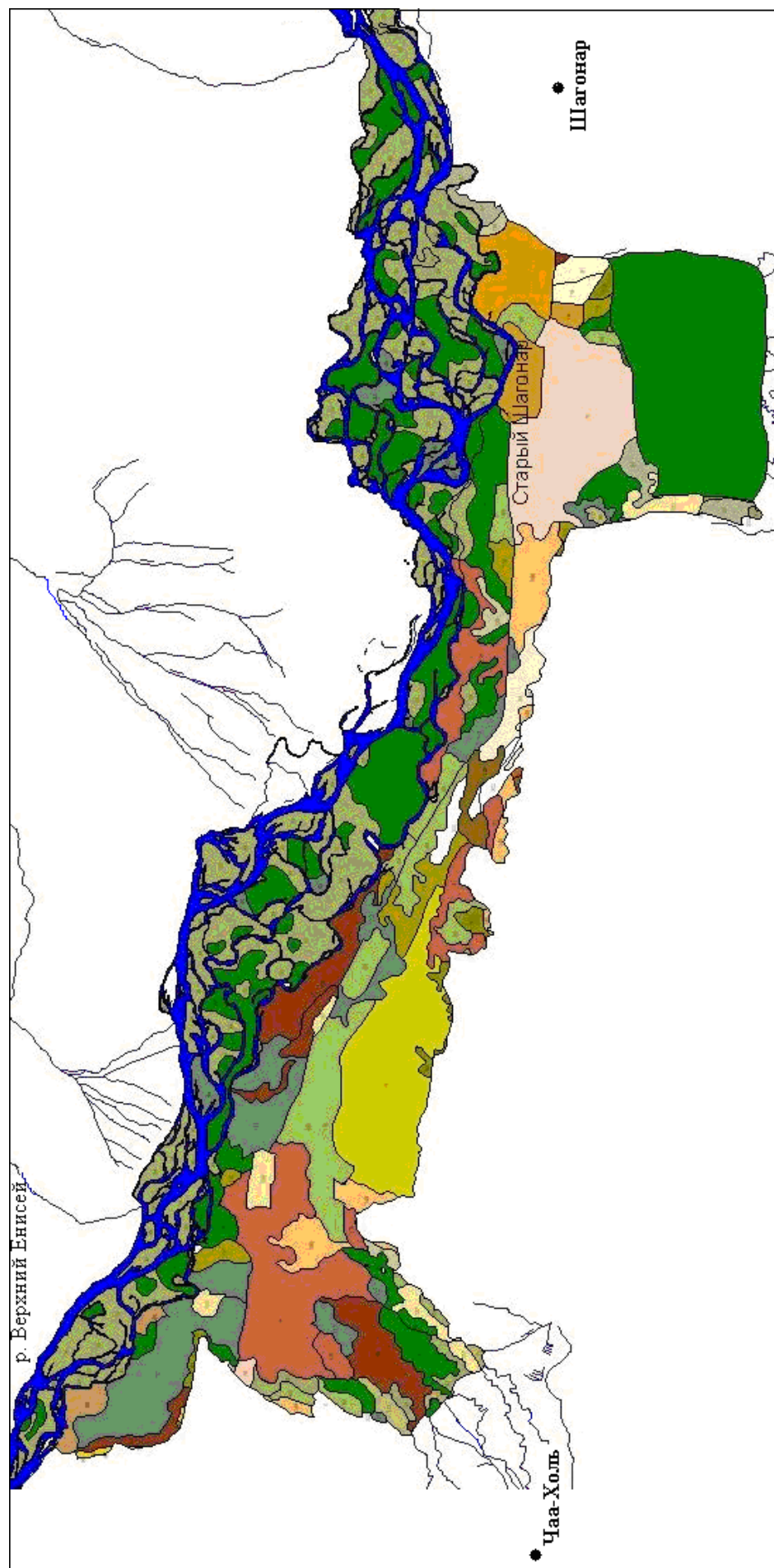


Рис. 17. Картограмма растительного покрова в озеровидной части района Саяно-Шушенского водохранилища до затопления (1 см – 6 км) (по картограмме А.В. Куминовой и др., 1977 г.).

	волоснецовые галофитные луга		опустыненные чиево-холоднопопынные степи
	долинные мезофильные луга		опустыненные чиевохолоднопопынные степи
	долинные мезофильные осоково-злаковые луга		осоковые галофитные луга
	долинные мезофильные полидоминантные злаковые луга		остепененные злаковые луга
	заболоченные вейниково-канареечниковые луга		песчаные житняковые степи
	заболоченные осоково-разнотравные луга		песчаные злаково-разнотравные степи
	заболоченные осоковые луга		плаунковые мезопетрофильные сообщества
	заросли караганы колючей		попынные и маревые залежи
	злаково-бобовые остепененные луга		растительность галечных наносов рек
	злаково-осочковые мелкодерновинные степи		рудеральная и сорная растительность
	змеевковые и житняково-змеевковые опустыненные степи		рудеральная и сорная растительность
	ивняки		тополевые долинные леса
	каменистые злаково-попынные степи		улучшенные остепененные луга
	каменистые разнотравные степи		улучшенные пырейные луга
	каменистые злаково-попынные степи		чиево-волоснецовые степи и луга
	кедровые моховые леса		чиевые галофитные луга
	кустарниковые степи с караганой карликовой		ячменевые и лисохвостные галофитные луга
	мелкодерновинные полидоминантные степи		ячменевые и лисохвостные луга
	наофитоновая полупустынная степь		ячменевые лисохвостные галофитные луга
	опустыненные холоднопопынные степи		
	опустыненные холоднопопынные степи		

Условные обозначения к рис. 17.

Изменение растительных сообществ в долине р. Енисей под влиянием Саяно-Шушенского водохранилища

№ участка	Тип экосистем и растительные сообщества				
	Высота, м н.у.м	Водный режим	1977 г. (по Т.В. Мальцевой, 1982)	1991 г. (по Н.П. МIRONYCHE-вой-Токаревой, 1997)	2008 г.
1.	516	Ежегодное подтопление. (в 2001, 2003–2005 гг. – затопление)	Степи и луга. Сообщество чиево-волоснецовое	Влажный луг. Сообщество пырейно-спырьшное с коноплей	Луг. Сообщество спырьшное-пырейшное с леймусом и пыреем Засоренный, засоленный луг. Сообщество спырьшное-осоковое
2.	530	До 1993 г. затопление, затем ежегодное подтопление	Степь. Сообщество чиево-волоснецовое	Луг. Сообщество осоково-пырейно-кострецовое	Засоренный луг. Сообщество коноплино-осоково-пырейное
3.	560	Не затоплялся	Луг. Сообщество злаково-разно-травное полидоминантное	Луг. Сообщество злаково-разно-травное	Луг. Сообщество разнотравно-злаковое
4.	538	Затопление и подтопление	Степь. Сообщество волоснецово-чиевое с караганой карликовой	Переувлажненный луг. Сообщество спырьшное-пырейшное-маревое	В ложе водохранилища влажный луг, на шлейфе – степь остепенный луг

**Видовой состав сообществ ключевого участка Т–1
зоны затопления Саяно-Шушенского водохранилища**

№	Вид	1977 г.	1991 г.	2012 г.
	Число видов	51/100 м ²	28/500 м ²	27/500 м ²
1.	<i>Achnatherum splendens</i>	+	+	-
2.	<i>Agropyron cristatum</i>	+	-	-
3.	<i>Agrostis gigantea</i>	+	+	+
4.	<i>Alopecurus arundinaceus</i>	+	+	+
5.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	-	+	+
6.	<i>Artemisia anethifolia</i>	+	-	-
7.	<i>A. frigida</i>	+	-	-
8.	<i>A. glauca</i>	+	-	-
9.	<i>A. nitrosa</i>	+	-	-
10.	<i>A. scoparia</i>	+	-	-
11.	<i>Atriplex fera</i>	-	-	+
12.	<i>Astragalus adsurgens</i>	+	-	-
13.	<i>Bassia dasyphylla</i>	+	-	-
14.	<i>Bistorta viviparia</i>	-	+	+
15.	<i>Bromopsis inermis</i>	-	-	+
16.	<i>Calamagrostis epigeios</i>	-	+	+
17.	<i>Cannabis sativa</i>	+	+	+
18.	<i>Caragana pygmaea</i>	+	+	-
19.	<i>C. spinosa</i>	+	+	-
20.	<i>Carex acuta</i>	+	-	-
21.	<i>C. cespitosa</i>	+	+	-
22.	<i>C. pamirensis</i>	-	+	-
23.	<i>C. duriuscula</i>	+	-	-
24.	<i>C. enervis</i>	+	+	+
25.	<i>C. microglochin</i>	-	-	+
26.	<i>C. nigra</i>	+	-	-
27.	<i>C. orbiculiris</i>	+	-	-
28.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	-	-
29.	<i>Chenopodium hybridum</i>	+	+	-
30.	<i>Ch. album</i>	+	+	-
31.	<i>Convulvolus ammanii</i>	+	-	-

32.	<i>Deschampsia cespitosa</i>	+	-	+
33.	<i>Elytrigia repens</i>	+	+	+
34.	<i>Eragrostis minor</i>	+	+	-
35.	<i>Koeleria cristata</i>	+	-	-
36.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	+	-	-
37.	<i>Festuca valesiaca</i>	+	-	-
38.	<i>Filipendula ulmaria</i>	+	-	-
39.	<i>Galeopsis bifida</i>	+	-	-
40.	<i>Goniolimon speciosum</i>	-	-	+
41.	<i>Lepidium apetalum</i>	+	+	-
42.	<i>Leymus paboanus</i>	+	+	+
43.	<i>L. dasystachys</i>	+	+	+
44.	<i>Ligularia sibirica</i>	-	-	+
45.	<i>Jacobaea ambracea</i>	-	-	+
46.	<i>Juncus gerardii</i>	-	+	-
47.	<i>J. bufonius</i>	-	+	-
48.	<i>Medicago falcata</i>	+	+	+
49.	<i>Melilotoides platycarpus</i>	+	+	+
50.	<i>Inula britannica</i>	-	+	+
51.	<i>Iris ruthenica</i>	+	-	-
52.	<i>Oxytropis glabra</i>	+	-	-
53.	<i>Poa pratensis</i>	+	-	+
54.	<i>P. palustris</i>	+	-	+
55.	<i>Plantago major</i>	+	+	+
56.	<i>P. maritima</i>	+	+	-
57.	<i>Polygonum arenastrum</i>	-	+	+
58.	<i>Potentilla acaulis</i>	+	-	-
59.	<i>P. anserina</i>	+	+	+
60.	<i>P. bifurca</i>	+	-	-
61.	<i>Puccinella tenuiflora</i>	+	-	-
62.	<i>P. distans</i>	-	-	+
63.	<i>Salsola collina</i>	+	-	+
64.	<i>Saussurea amara</i>	+	-	-
65.	<i>Stipa krylovii</i>	+	-	-
66.	<i>Thermopsis mongolica</i>	+	-	-



Рис. 18. Участок 1 в Шагонарской долине при затоплении в июле 2001 г.

Сообщество еще не сложилось и представляло собой засоренный луг с единственным степным доминантом.

В 2003–2005 гг. участок находился целиком под водой. При подтоплении в 2006 г. в сообществе выявлено 13 видов (рис. 19). На микроповышениях оставался *Leymus dasystachys*, фитомасса которого понизился, в понижениях вегетировали луговые виды: *C. cespitosa* L., *C. acuta* L., *Carex enervis* C.A. Mey., *Inula britannica* L., *Elytrigia repens* и сорные (*Amaranthus retroflexus*, *Bistorta viviparia*, *Plantago major* L., *Atriplex fera* C.A. Mey, *Cannabis sativa* L.) и др. Сообщество остается засоренным лугом с уменьшением массы волоснеца и некоторым изменением состава луговых видов.

В 2007 г. участок подтоплялся. Масса *Leymus dasystachys* резко уменьшилась. Засорение участка усилилось. Основу сообщества составляли *Bistorta viviparia*, *Amaranthus retroflexus*, *Plantago major* L., *Atriplex fera*, *Cannabis sativa*, среди луговых видов встречались *Inula britannica*, *Carex cespitosa*, *C. enervis*, *C. acuta* и др. В целом на участке преобладали щирцево-спорышевые сообщества.



Рис. 19. Участок 1 в Шагонарской долине при подтоплении в июле 2002 г.

В 2008 г. сформировалось сообщество спорышево-щирцевое с лейму-сом и пыреем (табл. 33).

В 2009–2010 гг. участок не заливался, о чем сказано выше.

К 2010 г. произошли заметные изменения, где среди сорных видов в со-обществе встречаются *Amaranthus retroflexus*, *Plantago major*, *Jacobaea am-bracea*, *Atriplex fera*, *Cannabis sativa*. Заметная роль принадлежала пырею. Увеличилось количество и фитомасса луговых видов, в основном осок. Сформировался засоренный луг (рис. 20, 21).

В 2011 г. наблюдений не было.

В сезоне 2012 г. общее число видов в спорышево-щирцево-осоковом сообществе достигло 27 на 500 м², где по-прежнему вегетировал *Leymus da-systachys*, усилилась роль осок, луговых видов *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Bromopsis inermis* (Leyss. Holub) и др. Значительную роль в сообществе составляли сорные виды: *Bistorta viviparia*, *Polygonum arenastrum*, *Amaranthus retroflexus*. Отмечена высокая мозаичность и пятнистость поч-венного покрова.

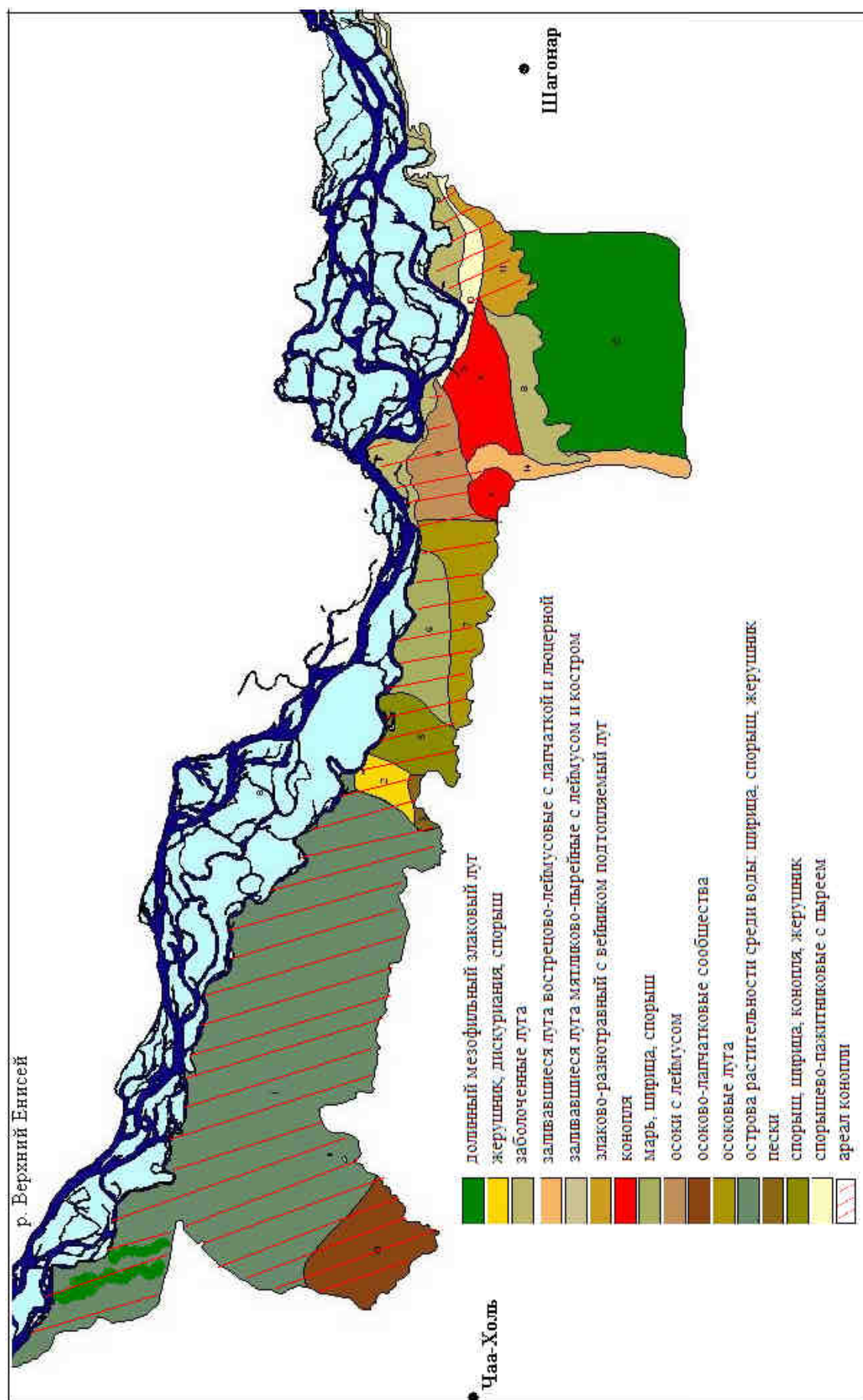


Рис. 20. Картограмма растительного покрова зоны затопления в июле 2010 г. (1 см – 6 км, ТуВКОПР СО РАН).



Рис. 21. Засорение участка 1 в Шагонарской долине в июле 2010 г.

В понижениях сформировались пятна соровых солончаков и корковых солонцов, покрытых *Puccinella distans* (Jacq.) Parl. и *Salsola collina* Pall. (рис. 22). Проективное покрытие составляло 30–40 %.



Рис. 22. Засоление ключевого участка 1 в июне 2012 г.

Засоление почвенного покрова и появление *Puccinella distans* вызвано тем, что в течение двух лет участок не заливался, поэтому соли из грунтовых под поднялись и появились на поверхности почвы. В целом после двух лет сухого периода сукцессия на луговой основе идет в сторону засорения и засоления, и определяется режимом работы водохранилища, т.е. изменением внешних условий.

Описания почвенных разрезов участков 1, 2, 4 выполнено д.б.н. И.В. Молчановой в 2012 г.

На микроповышении формируется аллювий (сезонная слоистость). Где западины сформировались солончаки, сильно зависящие от микрорельефа. Соровые солончаки и корковые солонцы сформированы в местах, где было мелководье. Много солей принесло водохранилище.

А – Аллювиальные отложения. Слоистость разная.

В – Тонкая слоистость – аллювий. Тонко сортированные аллювиальные отложения, но засоленные. Начало солончакового процесса. На делювиальных отложениях промытость хорошая.

Почва: делювий под коркой солей. Корочка слабая, развеянная ветром.

Антропогенная сукцессия растительных сообществ при затоплении и подтоплении прибрежных экосистем первого участка включает несколько стадий сукцессии:

1 стадия – заполнения водохранилища в 1989–1992 гг. Заливание берегов вызвало катастрофическую фазу сукцессии с выпадением около половины видов, с потерей степных видов и засорением участка.

2 стадия – 1993–2001 гг. характеризуется дальнейшим обеднением видового состава сообществ и потерей степных видов, внедрением большого количества мезофитов.

3 стадия – стадия восстановления начинается с 2002 г. и продолжается до 2009 г. За это время происходит увеличение количества видов и дополнение двух степных видов в число доминантов.

4 стадия – стадия иссушения и засоления. В 2009–2010 гг. ложе водохранилища не заполняется водой, почва засоляется, появляются галофиты.

5 стадия – современная – 2011–2012 гг. Водохранилище вновь заполняется водой. Современный процесс засоления протекает в условиях гидроморфизма. Галофиты покрывают соровые солончаки и корковые солонцы. В то же время усиливается роль и доля лугово-степных видов.

Смена стадий определяется режимом работы водохранилища, т.е. внешними условиями, создаваемые человеком.

Второй участок расположен в центральной пойме Енисея. До затопления здесь преобладали чиево-волоснецовые степи с *Caragana spinosa* DC и *C. pygmaea* (L.) DC, где доминировали *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski и *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev (табл. 32, табл. 34). Участок имел неравномерную поверхность, состоящую из микропонижений и микроповышений. Число видов на 100 м² достигало 37 (Приложение I).

Таблица 34

**Видовой состав сообществ ключевого участка Т–2
зоны затопления Саяно-Шушенского водохранилища**

№	Вид	1977 г.	1991 г.	2012 г.
	Число видов	37/100 м ²	33/500 м ²	30/500 м ²
1.	<i>Achnatherum splendens</i>	+	-	-
2.	<i>Agropyron cristatum</i>	+	-	-
3.	<i>Agrostis gigantea</i>	-	-	-
4.	<i>Alopecurus arundinaceus</i>	+	-	+
5.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	-	+	+
6.	<i>Artemisia annua</i>	-	+	+
7.	<i>A. frigida</i>	+	-	-
8.	<i>A. glauca</i>	+	+	+
9.	<i>A. nitrosa</i>	+	-	-
10.	<i>A. scoparia</i>	+	-	-
11.	<i>A. sieversiana</i>	-	-	+
12.	<i>Atriplex laevis</i>	-	+	+
13.	<i>Astragalus adsurgens</i>	+	-	-
14.	<i>Bassia dasyphylla</i>	+	-	-

15.	<i>Bistorta vivipara</i>	-	+	+
16.	<i>Blysmus rufus</i>	-	+	-
17.	<i>Bromopsis inermis</i>	-	+	+
18.	<i>Calamagrostis epigeios</i>	-	-	+
19.	<i>Cannabis sativa</i>	+	+	+
20.	<i>Caragana pigmaea</i>	+	+	-
21.	<i>C. spinosa</i>	+	+	-
22.	<i>Carex acuta</i>	-	+	+
23.	<i>C. enervis</i>	+	+	+
24.	<i>C. cespitosa</i>	-	+	+
25.	<i>C. delicata</i>	-	+	-
26.	<i>C. juncella</i>	-	+	-
27.	<i>C. media</i>	-	+	-
28.	<i>Chenopodium album</i>	+	+	+
29.	<i>Ch. aristatum</i>	-	+	-
30.	<i>Ch. hybridum</i>	+	-	-
31.	<i>Ch. glaucum</i>	-	+	-
32.	<i>Ch. urbicum</i>	-	+	-
33.	<i>Ch. karoï</i>	-	+	-
34.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	-	-
35.	<i>Convolvulus ammannii</i>	+	-	-
36.	<i>Deschampsia cespitosa</i>	-	+	+
37.	<i>Elytrigia repens</i>	+	+	+
38.	<i>Equisetum pratense</i>	-	+	+
39.	<i>Eragrostis minor</i>	+	-	-
40.	<i>Erysimum cheirantoides</i>	-	+	-
41.	<i>Koeleria cristata</i>	+	-	-
42.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	+	-	-
43.	<i>Festuca valesiaca</i>	+	-	-
44.	<i>Lappula consanguinea</i>	+	-	-
45.	<i>Lepidium apetalum</i>	+	-	-
46.	<i>Leymus chinensis</i>	+	-	-
47.	<i>L. dasystachys</i>	+	+	+
48.	<i>L. paboanus</i>	+	+	+
49.	<i>Medicago falcata</i>	+	+	+
50.	<i>Melilotoides platycarpus</i>	+	-	-
51.	<i>Inula britannica</i>	-	+	-
52.	<i>Jacobaea ambracea</i>	-	-	+

53.	<i>Poa pratensis</i>	+	+	-
54.	<i>Plantago major</i>	+	+	+
55.	<i>P. media</i>	-	-	+
56.	<i>Polygonum arenastrum</i>	-	-	+
57.	<i>Potentilla anserina</i>	-	-	+
58.	<i>P. acaulis</i>	+	-	-
59.	<i>P. bifurca</i>	+	-	-
60.	<i>Puccinella distans</i>	-	+	-
61.	<i>P. tenuiflora</i>	+	-	-
62.	<i>Ranunculus polyanthemus</i>	-	-	+
63.	<i>Salsola collina</i>	+	-	+
64.	<i>Stipa krylovii</i>	+	-	+
65.	<i>Thermopsis mongolica</i>	+	-	-
66.	<i>Trifolium repens</i>	-	-	+
67.	<i>Urtica cannabina</i>	-	+	+

В первые два года заливания (1989 г. и 1990 г.) изменений в сообществе не отмечалось. В 1990 г. в сложившемся пырейно-осоковом сообществе с сорными видами постоянными видами были *Elytrigia repens*, *C. cespitosa*, *Carex enervis*, *Chenopodium album* (L.), *Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel., *Inula britannica*, *Leymus paboanus* (Claus) Pilg., *L. dasystachys* и др.

В 1991 г. здесь образовался прибрежный луг. Сообщество было осоково-пырейно-кострецовое, кроме того встречались лугово-болотные осоки. Из сорных отмечалось обилие *Chenopodium album* и *Cannabis sativa*. Число видов уменьшалось до 33 на 500 м². Ранее существовавшие степные виды замещены луговыми и сорными.

В течение 10 лет водный режим менялся, происходило то затопление, то подтопление. Наши исследования начаты с 2001 г., когда участок был сильно засоренным, 50 % фитомассы состояли сорные виды. Главным доминантом был *Cannabis sativa*, на долю которого в фитомассе приходилось 35 %. Количество видов снизилось до 9, среди которых 3 сорных, 5 луговых и один галофитный вид – *Puccinella distans*.

В 2002 г. засоренность участка усилилась. В сообществе выявлено всего 10 видов, фитомасса которых в целом составляла 801 г/м². *Cannabis sativa* составлял 55 % общей фитомассы. Среди сорных видов также присутствуют *Urtica cannabina* и *Atriplex laevis*, луговых – *Calamagrostis epigeios* и *Bromopsis inermis*, на микроповышениях степной вид – *Leymus dasystachys*. В целом на участке сформировалось конопляное сообщество.

В 2003 г. происходит дальнейшее увеличение *Cannabis sativa*, на который приходится уже 70 % всей фитомассы. В конопляном сообществе единично встречаются *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Leymus dasystachys*, *Calamagrostis epigeios*. На пробных площадях выявлено 9 видов.

В 2004 г. в фитоценозе зарегистрировано всего 10 видов. Происходит некоторое колебание количества видов, незначительное уменьшение вклада *Cannabis sativa* в общую фитомассу и увеличение вклада луговых видов.

В 2005–2006 гг. основным доминантом остается *Cannabis sativa*. Наряду с коноплей встречаются сорные виды *Urtica cannabina* и *Atriplex laevis*. Из 6 луговых видов превалируют *Carex cespitosa*, *C. enervis*, *C. acuta* и *Elytrigia repens*. Количество видов в сообществе сохраняется. В целом фитоценоз можно по-прежнему охарактеризовать как конопляный.

В 2007–2008 гг. основным доминантом конопляно-осоково-пырейном сообщества из 8 видов остается *Cannabis sativa*. Однако видовой состав фитоценоза несколько изменяется, в него также входят 3 вида луговых осок *Carex cespitosa*, *C. enervis*, *C. acuta* и 2 степных злака – *Leymus dasystachys* и *Stipa krylovii* Roshev. Среди луговых видов в подземном ярусе господствуют *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, заметно участие *Elytrigia repens*, *Potentilla anserina*.

В 2009 г. и 2010 г. заполнения ложе водохранилища водой не происходит. Несмотря на то, что два года водохранилище не заполнялось водой, на второй год сухого периода (2010 г.) фитоценоз слагает по-прежнему конопля и те же луговые осоки (рис. 23). Усиливается роль *Calamagrostis epigeios* и

Bromopsis inermis, которые составляют около 50 % фитомассы. Количество степных видов не возрастает, доля *Leymus dasystachys* и *Stipa krylovii* в фитомассе несколько увеличивается.



Рис. 23. Конопляное сообщество на участке 2 в июле 2010 г.

В 2011 г. ложе водохранилища снова заполняется водой. В 2012 г. мы видим изменения в ходе сукцессии. *Cannabis sativa* по-прежнему доминирует в конопляно-осоково-лапчатковом сообществе составляя 30 % травостоя, 50 % фитомассы слагают *Carex enervis* и *Potentilla anserina* L. Степные виды, как и раньше представлены *Leymus dasystachys* и *Stipa krylovii*. Отмечается обилие *Salsola collina*.

После 20 лет подтопления на втором участке исчезают чиево-волоснецовые степи, ранее занимавшие значительные площади. Эти степи изменились уже после первого года заливания с внедрением в них луговых и сорных видов, т.е. происходила мезофитизация и засорение растительности. С увеличением длительности увлажнения, с 1990-х годов основу фитоценоза составляют густые заросли конопли с высотой более метра. Из сорных видов также

в большом обилии были маревые. Ранее существовавшие степные виды заменились луговыми и сорными (табл. 35).

Таблица 35

Характеристика катастрофической фазы сукцессии при затоплении
2-го ключевого участка, 1991 г.

Изменение травостоя	Общее число видов	Число видов в ценоотических группах					
		С	ЛС	Л	ЛБ	Б	Всего сорных
Было видов до затопления	38	22	6	9	1	0	7
Выпало видов	26	17	4	5	0	0	6
Осталось видов из бывшего травостоя	12	5	2	4	1	0	1
Появилось новых видов	21	3	3	9	4	2	9
Всего видов в 1991 г.	33	8	5	13	5	2	10
Потери видов к 2012 г.	13	63	17	+44	+40	-	+43

Влияние заполнения водохранилища на фитоценозы 1-го и 2-го участков резко отличаются. В отличие от 1-го участка количество видов на 2-м участке изменилось незначительно. Общие потери составили всего 13 % от числа видов в исходном сообществе. Заливание принесло семена и propagулы видов, новых для данного участка. Количество появившихся видов насчитывает 21, их число в три раза больше, чем на 1-м и 4-м участках. Среди принесенных на 2-й участок видов много синантропных и сорных: одно и двухлетние полыни, лебеда, чертополох, подорожник, крапива и др. Такое обилие синантропных и сорных видов вызвано, вероятно, расположением участка в центральной пойме Енисея, рядом со старым городом Шагонар, попавшим под затопление. Изменения состава сообщества велики. Степной фитоценоз заменился луговым с включением лугово-болотных видов. На 63 % по сравнению с исходным составом стало меньше степных и на 44 % стало больше луговых видов. Число лугово-болотных видов повысилось в 5 раз.

Однако резкое изменение режима работы водохранилища (2 года отсутствия воды в ложе водохранилища и новое заполнение водой) приводит к сдвигу сообщества в сторону лугового с увеличением видового разнообразия и доминирования наравне с коноплей типичных луговых видов.

Таким образом, исходно чиево-волоснецовая степь при заливании и дальнейшей работе водохранилища проходит следующие стадии сукцессии:

1. Катастрофическая фаза характеризуется заменой до 75 % видового состава сообществ (1987–1991 гг.)

2. Стадия обеднения видового состава сообществ и мощного засорения коноплей (1991–2001 гг.).

3. Стадия усиления роли луговых и лугово-степных видов в надземном ярусе, и полное их господство в подземном, появление типично степного злака (2001–2008 гг.).

4. Стадия обогащения сообществ видами (от 10 до 30), их ценотического разнообразия от болотных до степных. Формирование засоренного луга с отдельными степными видами: *Artemisia glauca*, *Leymus dasystachys*, *L. paboanus*, *Stipa krylovii*.

Влияние лугового режима отражается на почве, описание которой сделано в 2012 г. д.б.н. И.В. Молчановой.

Слой 0–1 см. Дерноватая. Состоит из отдельных узлов кушения злаков. Дернины нет, увлажненная. Вскипает с поверхности.

A₂₋₁₆ – Буровато-коричневый, структура мелкозернистая. Легкий суглинок. Верхний слой уплотнен. Граница постепенная. Переход замечен по утяжелению и влажности. При высыхании приобретает белесый цвет за счет выступления солей. Увлажненная.

B₁₇₋₁₉ – Буровато-коричневый. Механический состав тяжелее. Средний суглинок. Структура плоха выражена. Комковатая. Увлажненная. Переход постепенный. Замечен по цвету.

В₃₅ – Ниже буроватость исчезает. Белесовато-коричневый цвет. Наблюдается слоистость структуры. Иловатый средний суглинок. Аллювиальные отложения тонко отсортированные. Увлажненная.

С₆₃ – Аллювиальные отложения.

Почва: светло-каштановая на тонко отсортированных аллювиальных отложениях. Признаки олуговелости.

Как видно из описания почвенного профиля, за 20 лет существования и работы водохранилища не только полностью изменилось сообщество со степного на луговой, но и почва приобрела признаки олуговелости.

Третий участок – незаливаемый сенокосный луг расположен в центральной пойме р. Енисей, выше отметки 540 м н.у.м., на расстоянии ≈ 5 км от уреза воды. Здесь расположены злаково-полидоминантные луга. До затопления по данным Т.В. Мальцевой (1982) злаково-разнотравные полидоминантные луга были разнообразными по видовому составу и структуре, где основу травостоя составляли *Bromopsis inermis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Agrostis gigantea* Roth., *Calamagrostis epigeios*, *Poa pratensis* L. и др. (табл. 32, табл. 36). Большая роль принадлежала разнотравью и осокам (Приложение I). Четко была выражена ярусность и отмечалась большая густота нижних горизонтов. В 1977 г. было зарегистрировано 66 видов на 100 м².

Таблица 36

**Видовой состав сообществ ключевого участка Т–3
зоны затопления Саяно-Шушенского водохранилища**

№	Вид	1977 г.	1991 г.	2012 г.
	Число видов	66/100 м ²	75/500 м ²	66/500 м ²
1.	<i>Achillea millefolium</i>	+	+	+
2.	<i>Agrostis gigantea</i>	+	+	+
3.	<i>A. clavata</i>	+	+	+
4.	<i>Agrimonia pilosa</i>	+	+	+
5.	<i>Alopecurus arundinaceus</i>	+	+	+
6.	<i>A. pratensis</i>	+	+	+
7.	<i>Artemisia vulgaris</i>	+	+	+

8.	<i>Astragalus danicus</i>	+	+	+
9.	<i>A. melilotoides</i>	+	+	+
10.	<i>A. norvegicus</i>	+	+	+
11.	<i>A. stenoceras</i>	-	+	-
12.	<i>Arenaria leptoclados</i>	-	+	+
13.	<i>Bromopsis inermis</i>	+	+	+
14.	<i>Bupleurum multinerve</i>	+	+	+
15.	<i>Calamagrostis epigeios</i>	+	+	+
16.	<i>Cacalia hastata</i>	+	+	+
17.	<i>Carex acuta</i>	+	+	+
18.	<i>C. cespitosa</i>	+	+	+
19.	<i>C. curaica</i>	+	-	-
20.	<i>C. enervis</i>	+	+	+
21.	<i>C. leporina</i>	+	-	-
22.	<i>C. microglochin</i>	+	-	+
23.	<i>Carum carvi</i>	+	+	+
24.	<i>Cenolophium denudatum</i>	-	+	+
25.	<i>Cirsium setosum</i>	+	+	+
26.	<i>Crepis sibirica</i>	+	+	+
27.	<i>Deschampsia cespitosa</i>	+	+	+
28.	<i>Elymus mutabilis</i>	-	+	-
29.	<i>Elytrigia repens</i>	+	+	+
30.	<i>Equisetum pratense</i>	+	+	+
31.	<i>E. arvense</i>	+	+	+
32.	<i>Festuca rubra</i>	+	+	+
33.	<i>Filipendula ulmaria</i>	+	+	+
34.	<i>Galium boreale</i>	+	-	-
35.	<i>G. verum</i>	+	+	+
36.	<i>Geranium pratense</i>	+	+	+
37.	<i>G. sibiricum</i>	+	+	+
38.	<i>G. pseudosibiricum</i>	-	+	-
39.	<i>Glycyrrhiza grandiflora</i>	+	+	+
40.	<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+	+
41.	<i>Leymus dasystachys</i>	-	+	+
42.	<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	+	+
43.	<i>Luzula pallescens</i>	+	+	+
44.	<i>Medicago falcata</i>	+	+	+
45.	<i>Inula britannica</i>	+	+	+

46.	<i>Jacobaea ambracea</i>	-	+	+
47.	<i>Juncus bufonius</i>	+	+	+
48.	<i>J. gerardii</i>	+	+	+
49.	<i>Oberna behen</i>	-	+	-
50.	<i>Odontites vulgaris</i>	+	+	+
51.	<i>Poa angustifolia</i>	+	+	+
52.	<i>P. pratensis</i>	+	+	+
53.	<i>P. tibetica</i>	+	-	-
54.	<i>P. palustris</i>	+	+	+
55.	<i>P. urssulensis</i>	-	+	-
56.	<i>Plantago major</i>	+	+	+
57.	<i>P. depressa</i>	-	+	-
58.	<i>Polygala hybrida</i>	-	+	-
59.	<i>Potentilla anserina</i>	+	+	+
60.	<i>Ranunculus acris</i>	+	+	+
61.	<i>R. longicaulis</i>	-	+	+
62.	<i>R. propinquus</i>	+	+	+
63.	<i>R. polyanthemos</i>	+	+	+
64.	<i>R. repens</i>	+	+	+
65.	<i>Rhinanthus aestivalis</i>	+	+	+
66.	<i>Rumex thyrsiflorus</i>	-	+	-
67.	<i>Sanguisorba officinalis</i>	+	+	+
68.	<i>Scutellaria galericulata</i>	+	+	+
69.	<i>S. scordiifolia</i>	+	+	+
70.	<i>Silene repens</i>	+	+	+
71.	<i>Sphallerocarpus gracilis</i>	-	+	-
72.	<i>Stellaria dahurica</i>	-	+	-
73.	<i>Taraxacum officinale</i>	+	+	+
74.	<i>Thalictrum simplex</i>	+	+	+
75.	<i>Th. minus</i>	+	-	-
76.	<i>Trifolium pratense</i>	+	+	-
77.	<i>T. repens</i>	+	+	+
78.	<i>Veronica longifolia</i>	+	+	+
79.	<i>Vicia amoena</i>	+	+	+
80.	<i>V. cracca</i>	+	+	+
81.	<i>V. megalotropis</i>	+	+	+
82.	<i>V. tenuifolia</i>	+	+	+
83.	<i>Viola rupestris</i>	+	+	+

Третий участок испытал наименьшее воздействие водохранилища.

Сравнение видового состава и фитоценотического разнообразия за сенокосным лугом 3-го участка, который по геоботаническим описаниям и геоботанической карте В.А. Куминовой обозначался как мезофильный луг, показали незначительные изменения этих показателей. Большинство видов в фитоценозах луговые. Практически не меняется состав доминантов. С 2001 г. по 2006 г. доминантами сообщества являются *Alopecurus arundinaceus*, *Bromopsis inermis* и *Calamagrostis epigeios*, в 2007 г. добавились – *Potentilla anserina* и *Carex enervis*, ранее не входившие в число доминантов. Количество видов варьирует от 66 до 75.

Итак, близость водохранилища не повлияло на видовой состав сообществ, которые оставались практически постоянными с 2001 г. по 2012 г. В настоящее время на участке преобладают разнотравно-злаковые луга, пестрые по видовому составу и различные по структуре (рис. 24). Проективное покрытие составляет 90–95 %.

Описание почвенного разреза сделано к.б.н. М.В. Якутиным в 2003 г.

А – 0–26 см. Интенсивно черный цвет. Слабоуплотненный, поросчатой структуры, пылеватый средний суглинок. Влажный.

В₁ – 26–37 см. В верхней части черно-коричневый, книзу светлеет до бурого. Пятнистости в окраске нет. Бесструктурный пылеватый средний суглинок. Влажный.

В₂ – 37–55 см. Палево-бурый с узкими буро-серыми гумусовыми язычками. Слабоуплотненный, бесструктурный пылеватый легкий суглинок. Мокрый. Вскипание от HCl с глубины 38–40 см.

Ск – 55–80 см. Неоднородно окрашенный: светлый буровато-палевый с широкими ржаво-бурыми расплывчатыми пятнами. Легкий суглинок с супесчаными линзами. Мокрый. С глубины 73 см залегают грунтовые воды.

Почва: лугово-черноземная типичная среднemosная легкосуглинистая.



Рис. 24. Незаливаемый сенокосный луг в июле 2010 г.

Геоморфология четвертого участка представлена понижением в ложе водохранилища и шлейфом на склоне г. Баш-Даг в Чаа-Хольской долине. В связи со сложным строением участка сообщества изменялись по двум линиям: 1-й ряд – сукцессия в ложе водохранилища; 2-й ряд – сукцессия на шлейфе. На участке было выделено 8 пробных площадей: 4 из них в ложе водохранилища (п.п. 1–4), 4 – на шлейфе (п.п. 5–8).

До затопления на участке преобладали волоснецово-чиевые с караганой карликовой степи с видовым разнообразием 58 видов/100 м² (Мальцева, 1982) (табл. 32, табл. 37).

В 1989 и 1990 гг. участок был залит водой. В 1991 г. в конце июня вода вышла за отметку 540 м. На пробных площадях 1–4 растительность была представлена отдельными островами растений, где преобладали *Amaranthus retroflexus*, *Bistorta viviparia* (60 % общей фитомассы), *Chenopodium album* (25 %) и *Carex enervis* (10 %) и др. В спорышево-щирицево-маревом сообществе произошло резкое сокращение числа видов до 15 на 500 м². Из травостоя выпали в основном степные виды.

**Видовой состав сообществ ключевого участка Т–4
зоны затопления Саяно-Шушенского водохранилища**

№	Вид	1977 г.	1991 г.	2012 г.
	Число видов	59/100 м ²	15/500 м ²	36/500 м ²
1.	<i>Achillea millefolium</i>	-	-	+
2.	<i>Achnatherum splendens</i>	+	-	+
3.	<i>Agropyron cristatum</i>	+	-	+
4.	<i>Allium anisopodium</i>	+	-	-
5.	<i>Alyssum obovatum</i>	+	-	-
6.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	-	+	+
7.	<i>Artemisia frigida</i>	+	-	+
8.	<i>A. glauca</i>	+	-	+
9.	<i>A. nitrosa</i>	+	-	-
10.	<i>A. obtusiloba</i>	+	-	+
11.	<i>A. scoparia</i>	+	-	-
12.	<i>Atriplex laevis</i>	+	+	+
13.	<i>Astragalus adsurgens</i>	+	-	-
14.	<i>A. brevifolius</i>	+	-	-
15.	<i>A. laguroides</i>	+	-	-
16.	<i>Bassia dasyphylla</i>	+	-	-
17.	<i>Bistorta viviparia</i>	-	+	+
18.	<i>Calamagrostis epigeios</i>	-	-	+
19.	<i>Cannabis sativa</i>	+	+	+
20.	<i>Caragana pygmaea</i>	+	-	+
21.	<i>Carex acuta</i>	+	-	+
22.	<i>C. duriuscula</i>	+	-	-
23.	<i>C. cespitosa</i>	-	-	+
24.	<i>C. enervis</i>	+	+	+
25.	<i>Carduus crispus</i>	-	-	+
26.	<i>Chenopodium album</i>	+	+	-
27.	<i>Ch. hybridum</i>	+	-	-
28.	<i>Clausia aprica</i>	+	-	-
29.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	-	+
30.	<i>Convolvulus ammannii</i>	+	-	-
31.	<i>Deschampsia cespitosa</i>	-	+	-
32.	<i>Dianthus versicolor</i>	+	-	-
33.	<i>Dracocephalum discolor</i>	+	-	-
34.	<i>Equisetum pratense</i>	-	-	+
35.	<i>Elytrigia repens</i>	+	-	-

36.	<i>Ephedra monosperma</i>	+	-	+
37.	<i>Erysimum flavum</i>	+	-	-
38.	<i>E. cheirantoides</i>	-	+	-
39.	<i>Eragrostis minor</i>	+	-	-
40.	<i>Euphorbia tshuiensis</i>	+	-	-
41.	<i>Koeleria cristata</i>	+	-	+
42.	<i>Kochia prostrata</i>	+	-	+
43.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	+	-	-
44.	<i>Goniolimon speciosum</i>	+	-	-
45.	<i>Glycyrrhiza grandiflora</i>	-	+	-
46.	<i>Festuca valesiaca</i>	+	-	+
47.	<i>F. lenensis</i>	+	-	-
48.	<i>Lepidium apetalum</i>	+	-	-
49.	<i>Leymus paboanus</i>	+	+	+
50.	<i>L. dasystachys</i>	+	+	+
51.	<i>Medicago falcata</i>	+	-	-
52.	<i>Melilotoides platycarpus</i>	-	+	+
53.	<i>Heteropappus altaicus</i>	+	-	-
54.	<i>Hierochloe glabra</i>	+	-	-
55.	<i>Inula britannica</i>	-	+	+
56.	<i>Iris humilis</i>	+	-	-
57.	<i>Jacobaea ambracea</i>	-	-	+
58.	<i>Orostachys spinosa</i>	+	-	-
59.	<i>Poa pratensis</i>	+	-	+
60.	<i>P. palustris</i>	+	-	-
61.	<i>P. sibirica</i>	+	-	-
62.	<i>P. stepposa</i>	+	-	-
63.	<i>Plantago major</i>	+	-	+
64.	<i>Potentilla anserina</i>	+	+	+
65.	<i>P. bifurca</i>	+	-	+
66.	<i>Puccinella tenuiflora</i>	+	-	-
67.	<i>Pulsatilla patens</i>	+	-	-
68.	<i>Ranunculus repens</i>	-	-	+
69.	<i>Salsola collina</i>	+	+	+
70.	<i>Saussurea amara</i>	+	-	-
71.	<i>Stipa krylovii</i>	+	-	+
72.	<i>S. orientalis</i>	+	-	-
73.	<i>Thermopsis mongolica</i>	+	-	+
74.	<i>Trifolium repens</i>	-	-	+

В 2001 г. вегетационный период продолжался с мая по июль. Пробные площади 1–4 находились под водой. За 10 лет сукцессии на п.п. 1–4 сформировался переувлажненный луг с высокой фитомассой (10 т/га), 30 % которой составляет *Potentilla anserina*, 14 % – *Carex enervis*, 10 %, – *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. В сообществе на шлейфе (п.п. 5–8) образовался влажный луг, где среди луговых видов отмечен 1 степной вид – *Artemisia obtusiloba* Ledeb. subsp. В целом из 19 зарегистрированных видов – 9 представители переувлажненных лугов, 8 – луговые, один степной вид (*Artemisia obtusiloba* Ledeb. subsp.) и один сорный (*Carduus crispus* L.) (рис. 25).



Рис. 25. Участок 4 в Чаа-Хольской долине при затоплении в июле 2001 г.

В 2002 г. в связи с подтоплением обнажились пробные площади 1–4, на которых фитомасса слагалась из *Potentilla anserina* (25 %), *Poa pratensis* (20 %), *Deschampsia cespitosa* (15 %) и др. Доля осок *Carex enervis* и *C. cespitosa* в зеленой фитомассе составляла 10 %. Переувлажненный луг в ложе водохранилища сохраняется, в сообществе довольно много сорных (*Bistorta viviparia*,

Carduus crispus, *Plantago major* и др.). На пробных площадях 5–8 покров разреженный, в основном встречаются луговые виды и отдельно степные.

В 2003 г. на пробных площадях 1–4 половина зеленой фитомассы приходится на *Potentilla anserina* и по 17 % фитомассы – на *Carex enervis* и *Carduus crispus*. Несмотря на то, что нижняя часть участка представляет по-прежнему переувлажненный луг, на верхней части шлейфа все в большем количестве появляются степные виды: *Achnatherum splendens*, *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida* и др., которые спускаются к ложу водохранилища с ближайшего склона горы. Число видов достигает 30 на 500 м².

В 2004 г. доминантами фитоценоза п.п. 1–4 являются *Potentilla anserina* (40 %) и в равных долях *Deschampsia cespitosa* (25 %), *Poa pratensis* (25 %). Число луговых видов повышается. На шлейфе (п.п. 5–8) отдельными экземплярами встречаются *Ephedra monosperma*, *Koeleria cristata*, *Artemisia obtusiloba* и др. Фитоценоз шлейфа находится в состоянии формирования сообщества, близкого к остепненному лугу.

В 2005 г. п.п. 1–4 находятся под водой, на п.п. 5–8 основными доминантами сообщества являются *Potentilla anserina* и *Carex enervis*, которые вместе создают 60 % фитомассы (рис. 26). Видовой состав травостоя на п.п. 3–4 соответствует влажному лугу. На шлейфе состав видов меняется, в нем все больше степных видов – *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Artemisia frigida*, *A. glauca* и др. На п.п. 5–8 остепненное луговое сообщество.

В 2006 г. участок подтоплялся. Остепненный луг на шлейфе теряет степные виды, доминантами сообщества являются *Potentilla anserina* (50 %), *Deschampsia cespitosa* – 10, *Leymus dasystachys* – 20 %.

В 2007–2008 гг. при выходе п.п. 1–4 из-под воды количество видов увеличивается до 35, число сорных видов уменьшается. На *Achnatherum splendens*, *Potentilla anserina* и *Carex enervis* приходится 60 % зеленой фитомассы, на *Bistorta viviparia* – 15 %. Местами на поверхности почвы встречаются пят-

на грунта без растительности. На шлейфе (п.п. 5–8) было также много открытых пятен с плотным грунтом. Сообщество представлено степными и луговыми видами. Итак, в ложе водохранилища в ходе сукцессии переувлажненный луг сменяется влажным лугом, на шлейфе остается остепненный луг.



Рис. 26. Участок 2 при подтоплении в июле 2006 г.

В 2009 и 2010 гг. водохранилище не заливалось водой (рис. 27). Ко второму году осушения складывается единое сообщество от ложа водохранилища к верхней части шлейфа. *Potentilla anserina*, *Carex cespitosa*, *Carex enervis* и *Cannabis sativa* расселились по всему участку. Они обильно представлены в понижении участка и единично на шлейфе. Образовалась катена от степи на шлейфе (элювиальная позиция) до влажного луга в ложе водохранилища (аккумулятивная позиция).



Рис. 27. Участок 2 при осушении (сработка воды в 2009–2010 гг.).

В 2011 и 2012 гг. происходило подтопление участка, вода не поднималась выше отметки 530 м. В связи уменьшением зеркала воды пробные площади 1–4 оставались на дневной поверхности, где по-прежнему залегает влажный луг с *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*, *Carex enervis*, *C. cespitosa*, *Poa pratensis* и сорными видами *Amaranthus retroflexus*, *Bistorta viviparia* и др. На шлейфе склона (п.п. 5–8) сохраняется степное сообщество с характерными видами: *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Artemisia frigida* и др. Из прежних доминантов 1977 г. в сообществе появились *Caragana pygmaea* и *Achnatherum splendens*, не восстановился *Leymus paboanus*.

Почва участка засолена, о чем свидетельствует полоса чия на нижнем крае шлейфа и повсеместное (по всем восьми пробным площадям) расселение *Puccinella tenuiflora*. На участке 500 м² число видов увеличилось до 36 в основном за счет степных.

На четвертом участке сукцессия прошла несколько этапов. В период 1989–1991 гг. здесь был затопливаемый переувлажненный луг. Участок находился в таком состоянии около 10 лет. Сообщество на шлейфе почти не менялось.

Первые наши наблюдения в 2001 г. показали, что почва на шлейфе была переувлажнена и под влиянием затопления (прилив) и сработки воды (отлив) здесь образовался микрорельеф – волнистые микроповышения и микропонижения. Разница в высотах между вершиной повышения и дном понижения составляет 13–20 см.

В микропонижениях росли *Deschampsia cespitosa*, на микроповышениях (2006 г.) – *Leymus dasystachys*. *Potentilla anserina* и *Carex enervis* образуют сплошной ковер, занимая как повышения, так и понижения. Спуск степных видов с верхней части шлейфа идет по повышениям, но после двух «сухих» лет степные виды произрастают как на повышениях, так и на понижениях.

Сообщество на четвертом участке после 20 лет сукцессии (1989–2012 гг.) включает виды бывшей сухой степи, виды, появившиеся при заливании этой степи, и виды, пришедшие со стороны из других луговых экосистем.

В формировании фитоценозов в ходе сукцессии огромную роль играет мезорельеф и микрорельеф. Волоснецово-чиевые степи, как единая травяная экосистема, исчезли. Благодаря макрорельефу в ложе водохранилища сформировался луг, на шлейфе – степь.

Как и растительность, почва четвертого участка испытывает влияние переувлажнения и подтопления. От длительного застоя воды в почве идут процессы интенсивного засоления и оглеения. О сильной засоленности свидетельствует полоса чия (*Achnatherum splendens*) на нижнем крае шлейфа и повсеместное (на всех 8 пробных площадях) расселение *Puccinella distans*. По границе чиевников наблюдаются ясно выраженные выцветы солей. Химический анализ собранных солей показал обилие в них Na и K (22 500 и 2500 мг/кг), присутствие Mg и Ca (400 и 34 мг/кг соответственно). Состав солей и вскипание с поверхности почвы говорит о содовом засолении.

Описание почвенного разреза.

Верхний слой 0–4 см. Буровато-коричневый. Почва очень плотная. От постоянного увлажнения оторфованная. Вскипает с поверхности.

Слой 0–15 см. Цвет светло-серый с белесоватым оттенком. Мелко-слоистый, уплотненный дернинами, пронизан корнями. Переход резкий по обилию корней. Вязкий иловатый суглинок. Обусловлено наличием солей. Структура мелко-ореховатая. Влажная. Граница заметна по плотности, цвету.

A–B₁₆₋₂₈ – Буровато-коричневый со слабым белесо-серым оттенком. Структура плохо выражена, мелко-слоистая, признаки аллювиальности. Пронизан тонкими корнями. Влажная. Граница ровная, переход постепенный, замечен по текстуре и цвету.

B₁–B₂ – отличается по уровню увлажнения и вязкости, переходят в тяжелый суглинок.

Слой 60 см и ниже более светлый серый с желтоватым оттенком. Тяжелый суглинок. Мокрая.

Почва: слабо оторфованная, (оторфовывается сама дернина), лугово-аллювиальная, гидроморфная. Под действием водохранилища засоление почвы наблюдается сверху, т.к. вода долго застаивается на поверхности.

Сукцессия, идущая в сторону луга, проявляется, таким образом, не только в растительности, но и в меняющихся свойствах почвы. На четвертом участке исходная волоснецово-чиевая с караганой карликовой сухая степь при затоплении и дальнейшей работе водохранилища проходит следующие стадии:

1. Катастрофическая с потерей при заполнении ложа водохранилища 74 % видов от общего количества видов и 92 % от числа степных видов.
2. Олуговением и обогащением сукцессионного сообщества новыми и возвращающимися видами.
3. Разделение первоначального сообщества на луговое в ложе водохранилища и со степными элементами на шлейфе.

4. Формирование влажного луга на гидроморфной слабооторфованной почве и степного сообщества на шлейфе.

Влияние водохранилища в целом привело к изменению исходной растительности со сменой сообществ и соответственно видового состава. Так, до затопления три из четырех участков были степными, после затопления на первом ключевом участке в 2012 г. исходные сообщества заместились луговыми засоренными, на втором – засоренными луговыми с большим обилием конопли, на четвертом – двумя сообществами: влажным и засоренным в ложе водохранилища и степным фитоценозом на шлейфе.

Как показывает анализ всего материала, сукцессия не имеет единого направления, сдвиги в составе растительных сообществ хаотичны. Антропогенная сукцессия прибрежных фитоценозов под влиянием работы водохранилища носит незакономерный спорадический характер.

4.2.3. Динамика доминантов

В результате воздействия водохранилища на ключевых участках происходят изменения и в структуре доминирования.

Говоря о доминировании, мы могли сравнивать 1977, 1991 и 2008 гг. условно. В 1977 г. доминанты выделялись по доле проективного покрытия. Как было сказано выше, наше понимание доминантов совпадает с определением Дж. Грайма (Grime, 1979), который называл доминантами виды, постоянно присутствующие в сообществе, дающие основной вклад в общую фитомассу, захватывающие ресурсы и влияющие на другие виды, благодаря изменению воздушных, почвенных и биотических условий.

Целью данного раздела было определение доминантов в надземной и подземной сферах сообществ.

На участке Т–1 до затопления в надземной фитомассе сообществ основными доминантами было 10 видов: *Leymus chinensis*, *Achnatherum splendens*, *Elytrigia repens* и др. (табл. 38).

Таблица 38

Долевое участие доминантов в сложении общей надземной (G) и подземной (B) фитомассы сообществ, %

№	Доминанты	Участок Т-1				Участок Т-2				Участок Т-3				Участок Т-4			
		G		B		G		B		G		B		G		B	
		1977 г.	1991 г.	2008 г.	2008 г.	1977 г.	1991 г.	2008 г.	2008 г.	1977 г.	1991 г.	2008 г.	2008 г.	1977 г.	1991 г.	2008 г.	2008 г.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1.	<i>Agrostis gigantea</i>									+	18	20	12				
2.	<i>Alopecurus arundinaceus</i>									+	16	10	13				
3.	<i>Achnatherum splendens</i>	+				+								+		20	15
4.	<i>Artemisia frigida</i>	+												+		10	
5.	<i>Amaranthus retroflexus</i>			18	9										30		
6.	<i>Bistorta vivipara</i>			22	10										30	15	12
7.	<i>Bromopsis inermis</i>	+					15		28	+	17	10	15				
8.	<i>Carex duriuscula</i>													+			
9.	<i>C. cespitosa</i>						10		15	+							
10.	<i>C. enervis</i>						15	20							10	20	10
11.	<i>Calamagrostis epigeios</i>								20	+	15	10	10				
12.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	+				+								+			
13.	<i>Cannabis sativa</i>	+	18				12	40	8	+							

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
14.	<i>Chenopodium album</i>						10	10							25		
15.	<i>Elytrigia repens</i>	+	20	10	25	+	15	10	10	+				+		10	15
16.	<i>Equisetum palustre</i>									+	10	12	10				
17.	<i>Elymus mutabilis</i>					+								+			
18.	<i>Glycyrrhiza grandiflora</i>									+							
19.	<i>Leymus paboanus</i>			15	10									+			
20.	<i>L. dasystachys</i>			10	10		10				10	11	10				
21.	<i>L. chinensis</i>	+				+								+			
22.	<i>Potentilla bifurca</i>	+				+											10
23.	<i>P. anserina</i>						10	10	10	+	+	15	10			20	15
24.	<i>P. acaulis</i>	+				+			9								
25.	<i>Poa pratensis</i>										10						
26.	<i>Polygonum arenastrum</i>		20	20	10							10					
27.	<i>Stipa krylovii</i>	+				+			9					+			10

Примечание: «+» обозначены доминанты, выделенные по доле проективного покрытия.

К 1991 г. ежегодное четырехмесячное затопление привело к смене доминантов на *Cannabis sativa*, *Chenopodium album*, *Polygonum arenastrum*. Водный режим 2002, 2006–2008 гг. вызвал образование ковра из *Amaranthus rethroflexus*, *Bistorta viviparia*, *Polygonum arenastrum* и *Elytrigia repens*. Общее число доминантов достигло 6. Основными доминантами в надземной сфере являются *Amaranthus rethroflexus*, *Bistorta viviparia*, *Elytrigia repens*, *Leymus paboanus*, *L. dasystachys*, *Polygonum arenastrum*, в подземной – *Elytrigia repens*.

В надземной фитомассе участка Т–2 в 1977 г. доминировало 8 видов. На первой стадии затопления (1991 г.) из числа доминантов исходных фитоценозов выпали практически все виды, кроме пырея. В число новых доминантов входят как луговые, так и сорные виды. Вклад пяти доминантов из семи в надземную фитомассу одинаков – 10–12 % и только доленое участие *Carex enervis*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis* составляет 15 %. В 2008 г. в надземной фитомассе доминируют пять видов: *Cannabis sativa*, *Carex enervis*, *Chenopodium album*, *Elytrigia repens*, *Potentilla anserina*. Доленое участие доминантов стало более пестрым, так на долю конопли приходится 40 % зеленой фитомассы. В подземной сфере доминируют *Bromopsis inermis*, *Carex cespitosa*, *Calamagrostis epigeios*, несмотря на то, что и их нет среди доминантов в надземной. Резко различается доминирование конопли в надземной и подземной сферах. Остальные виды (*Elytrigia repens* и *Potentilla anserina*) имеют близкое доленое участие в обоих ярусах фитоценозов.

На участке Т–3 наблюдается наибольшее совпадение доминантов в 1977 и 1991 гг. Видовой состав сообществ в 1991 г. включал семь доминантов, где их вклад в зеленую фитомассу меняется от 10 до 18 %. В связи с тем, что луг не заливался, состав доминантов почти не изменился. Семь видов являются доминантами в обоих ярусах: *Agrostis gigantea*, *Alopecurus arundinaceus*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Equisetum palustre*, *Glycyrrhiza grandiflora*, *Potentilla anserina*. Среди них *Agrostis gigantea* является основным доминантом надземной фитомассы, *Bromopsis inermis* – подземной.

В сообществе участка Т-4 до затопления было 9 доминантов, после (1991 г.) – 4. Из числа доминантов выпадают степные и луговые виды, их замещают сорные: *Amaranthus retroflexus*, *Bistorta viviparia*, *Chenopodium album*, а также луговой – *Carex enervis*.

После 20 лет сукцессии в подземном ярусе доминируют пять видов, в подземной – семь. *Achnatherum splendens* 50 % составляет, *Potentilla anserina* и *Carex enervis* составляют вместе 45 % в G, вклад этих же видов в B в два раза меньше (25 %). Степные виды *Stipa krylovii* и *Potentilla bifurca* доминируют только в подземной сфере.

Таким образом, число видов, доминирующих в надземной фитомассе сообществ травяных сообществ, меняется от 4 до 11, в подземной – от 5 до 7. Наименьшее количество доминантов надземной сферы (4) в 1991 г. характерно для сообществ четвертого участка на коренной надпойменной террасе.

Elytrigia repens, доминирующий в сообществах на всех ключевых участках на разных стадиях сукцессии, вносит почти равный относительный вклад в надземную и подземную (в 2008 г.) фитомассу. Этот вид имеет широкую экологическую амплитуду, в силу чего в пойме Енисея занимает довольно разнородные местообитания и входит во многие отличающиеся по составу и структуре сообщества.

Некоторые виды доминируют только в надземном (*Cannabis sativa*) или в подземном (*Bromopsis inermis*) ярусе. При высоких 45–160 см, маловетвистых стеблях, *Cannabis sativa* имеет слабые корни, и поэтому преобладает только в надземной сфере; *Bromopsis inermis* – с мощными длинными ветвящимися корневищами занимает доминирующее положение в подземной сфере. *Stipa krylovii* и *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, при небольшой фитомассе в надземном ярусе входят в число доминантов в подземном, что является показателем устойчивости степных доминантов к внешним воздействиям, даже таким сильным, как избыточное переувлажнение.

4.2.4. Динамика запасов растительного вещества

Как уже говорилось, под влиянием водохранилища каждый ключевой участок имел свой режим затопления, в связи с чем по-разному изменились не только видовой состав сообществ, но и его фитомасса (табл. 39).

Таблица 39

Влияние затопления на запасы фитомассы (г/м²) в пойме р. Енисей

№ участка	Высота, м н.у.м	Водный режим	Антропогенная нагрузка до затопления	1991 г.	2001–2008 гг., усредненные данные			
				<i>G</i>	<i>G</i>	(<i>D</i> + <i>L</i>)	<i>B</i> ₀₋₂₀	<i>V</i> ₀₋₂₀
1	516	Ежегодное подтопление (в 2001, 2003–2005 гг. травостой был залит)	Легкий выпас	310±56	387±17	481±28	1097±45	679±28
2	530	Ежегодное подтопление в конце лета	Умеренный выпас	304±30	674±25	542±27	655±25	499±21
3	выше 540	Не затопливался	Сенокос	394±46	430±20	428±21	1056±48	550±26
4	540	Затопление и подтопление	Умеренный выпас	нет данных	68±9	113±10	539±24	353±20

Примечание. *G* – зеленая фитомасса, *D* – ветошь, *L* – подстилка, *B*₀₋₂₀ – живые корни в слое почвы 0–20 см, *V*₀₋₂₀ – мертвые корни в слое почвы 0–20 см.

В прибрежных луговых сообществах участка Т–1 по данным Н.П. Мironычевой-Токаревой (1997) в 1991 гг. запасы зеленой фитомассы составляли в среднем 310 г/м².

В 2001, 2003–2005 гг. участок был затоплен, в 2006 г. основу участка образовали спорышево-щирцевые, осоковые и леймусовые сообщества. С 2002 по 2008 г. наблюдается незначительное увеличение запасов зеленой фитомассы (*G*) с 336 до 425 г/м² (рис. 28).

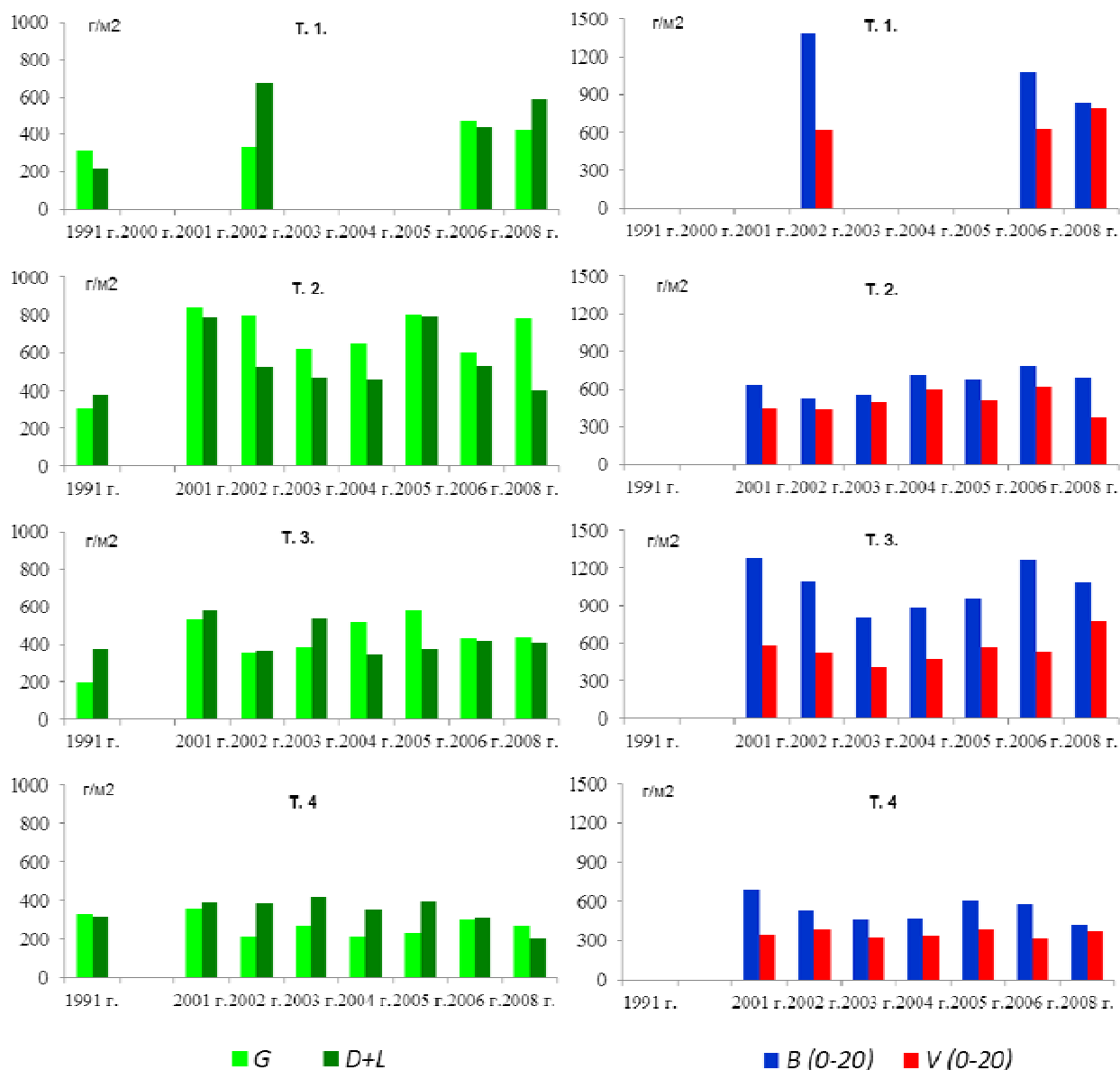


Рис. 28. Запасы растительного вещества: *G* – зеленая фитомасса, *D+L* – ветошь, подстилка, *B* – живые корни в слое почвы 0–20 см, *V* – подземная мортмасса в слое почвы 0–20 см.

Подземные органы спорыша и щирцы образуют густую плотную сеть, поэтому запасы их живых корней (*B*) в сообществе участка максимальны. Масса *B* уменьшается с 1381 г/м² в 2002 г. до 831 г/м² в 2008 г., а подземная мортмасса (*V*) слегка увеличивается с 620 (2002 г.) до 790 г/м² (2008 г.).

По данным Н.П. Миронычевой-Токаревой (1997) после первого заливания участка Т–2 происходило внедрение луговых и сорных видов, величина *G* составляла 304 г/м². Через 10 лет основной доминант *Cannabis sativa*, обра-

зующая высокий и густой травостой, создает максимальные запасы зеленой фитомассы, колеблющиеся в разные годы от 620 до 843 г/м². При высокой надземной фитомассе корни конопли довольно маломощны, поэтому запас их фитомассы несколько меньше запасов *G* и колеблется в пределах 634–783 г/м² (живые корни – *B*). Отмирание корней идет быстро, однако запас мертвых подземных органов (*V*) ниже запасов живых в 1,3 раза. Смена высокопродуктивных коренных сообществ сорными привела к ухудшению пастбищ, в связи с низким качеством новых кормов.

На сенокосном лугу участка Т–3 режим не менялся. Луговые сообщества остаются стабильными и высокопродуктивными. В 1990 г. запасы зеленой фитомассы (*G*) составили 198 г/м², т.е. были почти в 3 раза меньше, чем в 2005 г. (581 г/м²). Участок отмечается высокими величинами зеленой фитомассы и максимальными запасами живых подземных органов – 808–1280 г/м²; масса мертвых корней варьирует от 412 (2003 г.) до 771 г/м² (2008 г.).

На участке Т–4 очень низкие величины зеленой фитомассы (*G*), которые варьируют от 47 до 85 г/м². Однако благодаря мощным корневищно-корневым системам *Potentilla anserina*, *Carex enervis* и *Polygonum arenastrum* запасы живых подземных органов составляют 425–687 г/м². Запас подземной мортмассы варьирует в узких пределах от 320 до 386 г/м², что говорит об интенсивном отмирании живых корней и разложении мертвых.

Общие запасы растительного вещества на ключевых участках увеличиваются в ряду степь–луг. В сообществах участков, кроме незаливаемого луга, запасы надземной фитомассы почти равны или выше подземной. Масса живых корней во всех экосистемах выше массы мертвых. Максимальные величины зеленой фитомассы отмечаются в сообществах центральной поймы р. Енисей на подтопляемом втором участке за счет мощных надземных органов *Cannabis sativa*. Запасы живых подземных органов высоки на незаливаемом сенокосном лугу. При заболачивании активно растут корни и корневища растений, но, в связи с их интенсивным отмиранием и разложением подземной мортмассы, ее запасы меньше запаса живых корней.

Заключение к разделу «Антропогенная сукцессия растительности, связанная с созданием Саяно-Шушенского водохранилища»

Анализ флоры показал, что 166 видов сосудистых растений в растительных сообществах прибрежных экосистем из 93 родов, 33 семейств, из которых преобладают Poaceae (20 %), Fabaceae (13 %), Asteraceae (11 %). Географический спектр флоры показал преобладание видов с Евразийскими (29 %), Голарктическими (20 %) и Азиатскими (19 %) ареалами. Из жизненных форм господствуют травянистые многолетники (78 %), значительная роль принадлежит одно-двулетникам – 17 %. Кустарники, кустарнички и полукустарнички составляют 5 %.

В течение сукцессии, если были залиты степные или сочетание степных и луговых сообществ, при этом меняется эколого-фитоценотический спектр фитоценозов (рис. 29). Рисунок показывает резкое уменьшение доли степных видов в сообществах ключевых участков 1, 2, 4, увеличение доли луговых, лугово-болотных и болотных видов сразу после затопления в 1991 г., дальнейшее увеличение луговых видов на 1-м и 2-м участках, а на 4-м – степных.

В результате воздействия водохранилища изменилась и структура экологических групп (табл. 40).

На первой стадии затопления в сообществах участков, кроме сенокосного луга, отмечается резкое снижение количества ксерофитов, увеличение числа мезофитов, гигрофитов и сорных на 2–4-м участках. К 2012 г. количество мезофитов повысилось в 2 и 1,5 раза на 2-м и 4-м участках.

Стрессирующие факторы как затопление и переувлажнение, резко и закономерно трансформируют сообщества травяных экосистем. Происходит замещение степных сообществ луговыми, луговых – заболоченными, что приводит к выраженной общей мезофитизации растительности.

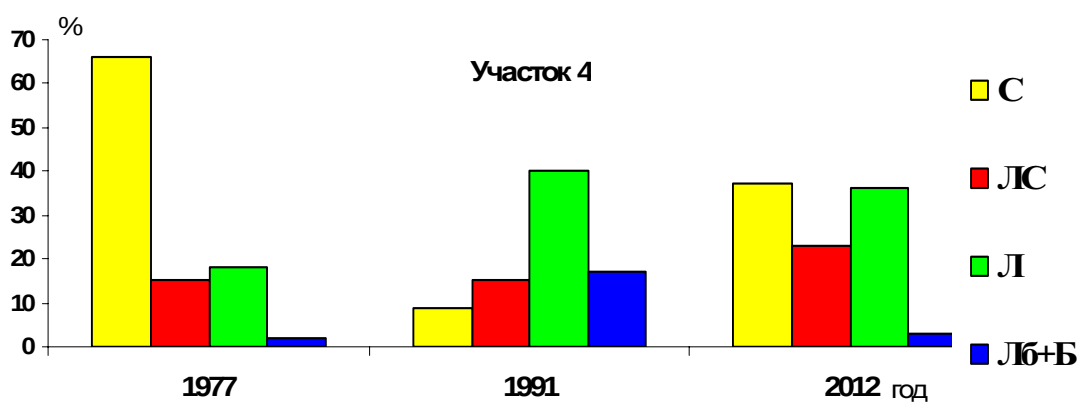
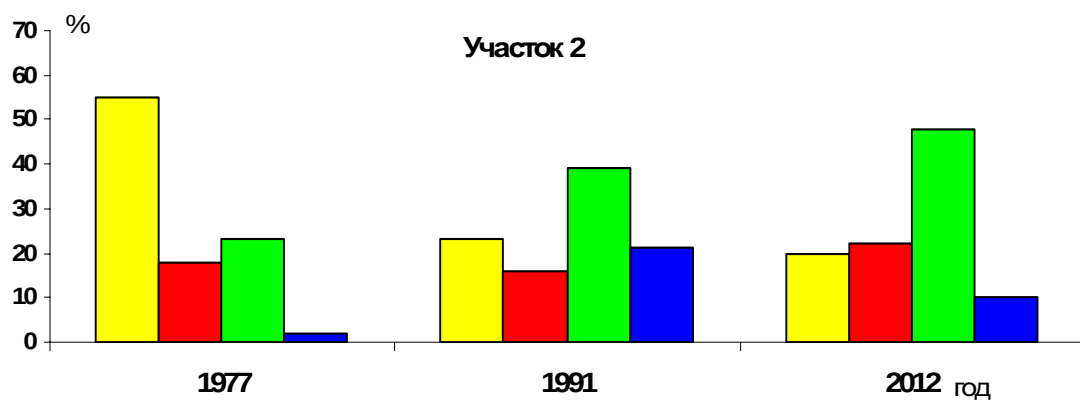
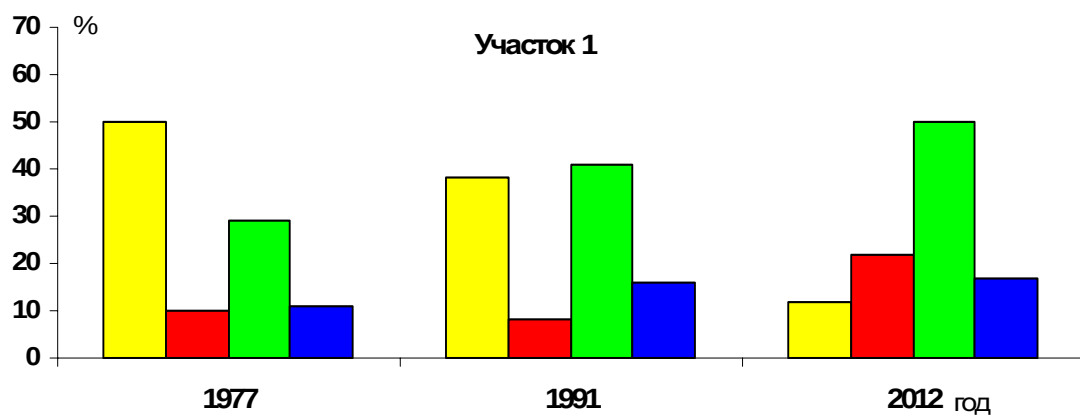


Рис. 29. Эколого-фитоценотическая структура.

**Динамика экологических групп растений на участках в зоне влияния
Саяно-Шушенского водохранилища (общее число видов)**

Экологические группы	Т-1			Т-2			Т-3			Т-4		
	1977	1991	2012	1977	1991	2012	1977	1991	2012	1977	1991	2012
Ксерофиты	18	6	5	19	8	7	2	6	5	35	5	16
Мезофиты	10	9	9	5	9	11	40	47	41	6	5	8
Ксеромезофиты	3	-	1	2	1	1	5	6	7	4	-	2
Мезоксерофиты	5	4	4	4	4	4	8	7	6	1	1	2
Галофиты	7	4	5	5	3	3	-	-	-	7	2	3
Гигрофиты	7	4	3	1	8	4	11	10	10	3	2	5
Ксеропетрофиты	1	1	-	1	-	-	-	-	-	4	-	-
Всего:	51	28	26	37	33	30	67	77	67	58	15	36
Из них сорных:	6	7	6	7	13	9	2	3	2	7	5	4

Создание водохранилища и заливание прибрежных экосистем является катастрофой для существовавших фитоценозов. Однако, катастрофа – это только первая стадия сукцессии. За ней, как было показано, следует стадия восстановления растительных сообществ то затопляемых, то подтопляемых.

Под влиянием водохранилища каждый ключевой участок подвергся своему типу обводнения, вследствие чего изменение видового состава сообществ, структуры доминирования и запасов фитомассы были специфичными.

На начальной стадии сукцессии на первом участке (1991 г.) произошли коренные изменения с замещением чиевых степей и лугов, чиево-волоснецовых степей лугами с обилием сорных видов, а также видами заболоченных лугов. В результате полного осушения водохранилища с последующим затоплением произошло засоление почв 1-го участка. Галофитный вид *Puccinella distans*, а также *Salsola collina* создают на 1-й террасе, хотя и разреженный, но однородный покров. Согласно Т.А. Работнову (1978) подтопление вызывает разнообразные изменения растительности в зависимости от климата и глубины грунтовых вод. При подтоплении в гумидных районах происходит заболачивание, в аридных – засоление.

На втором участке наблюдается другой дигрессионный ряд. В 1977 г. – здесь господствовали чиевые и волоснецовые степи, а также злаково-пырейные и злаково-разнотравные сухие степи. После затопления происходит почти полная смена фитоценозов с выпадением степных и луговых сообществ и появлением большого количества сорных видов, среди которых господствует конопля. Запасы надземной фитомассы увеличиваются более чем в два раза, а подземной – уменьшаются, т.к. сорные виды не имеют мощной корневой системы, характерных для злаков лугов и степей. В настоящее время здесь преобладают конопляные сообщества, вейниковые образуют незначительные площади. В целом, за последние 20 лет на втором участке число исходных сообществ уменьшилось вдвое, произошла смена доминантов, изменились запасы фитомассы.

Третий участок – незаливаемый сенокосный луг – испытал наименьшее воздействие водохранилища. Для него характерно сохранение коренных сообществ долинных мезофильных лугов. Запасы надземной и подземной живой фитомассы варьируют в пределах, характерных для мезофильных лугов.

На четвертом участке ранее существовавшие разнотравно-злаковые сухие степи в ходе сукцессии заместились последовательной серией лугов. Степные виды, постепенно поселились на повышенных элементах микро-рельефа. После двухгодичного осушения водохранилища на шлейфе идет восстановление степных сообществ. Сукцессия может быть представлена следующей схемой (рис. 30).

Наблюдаемые смены фитоценозов сопровождаются, с одной стороны, обеднением видового состава, выпадением из травостоя многих степных видов, а с другой – внедрением и разрастанием видов, несвойственных исходным сообществам. Состав доминантов меняется в сторону увеличения массы сорных видов. Запасы фитомассы могут увеличиваться за счет непоедаемых малопродуктивных растений.

Режим водохранилища							
1977 г. Сухая степь	1991 г. Затопление. отметка выше 540 м	2001 г. затопление	2002 г. подтопление	2005 г. затопление	2008 г. подтопление	2009–2010 гг. 2 года без наполнения водой	2012 г. подтоп- ление
Л О → Ж Е Волоснецово- чиевая степь с караганой карликовой →	отдельные островки растений	→ переув- лаж- ненный луг	→ влажный луг	отдельные → островки растений	→ влажный луг	→ Единое сообщество, плав- но переходящее от влажного луга к степи →	влажный луг
	Ш Л Е Й Ф	→ переувлаж- ненный луг	→ влажный луг	→ влажный луг	→ остепненный луг		степь

Рис. 30. Схема сукцессии растительных сообществ с 1977 г. по 2012 г. на 4 участке.

В годы исследований при типичном для территории чередовании неравномерных по увлажнению лет смена фитоценозов, доминантов и изменение запасов растительного вещества подчиняется не погодным флюктуациям, а гидрологическому режиму водохранилища.

Мезо- и микрорельеф участков, длительность затопления или подтопления, осушение ложа водохранилища определяют выпадение, появление и возвращение видов (табл. 41).

Таблица 41

Динамика количества видов на ключевых участках

№ участка	Количество видов				Потери, %	
	было в начале 1977 г.	исчезло за период 1977-2012 гг.	появились за период 1977-2012 гг.	существует в 2012 г.	видов	видового разнообразия
1	51	37	12	26	73	49
2	38	26	19	31	68	18
3	68	5	6	69	≈ 1	≈ 1
4	58	32	11	37	55	36

Наибольшие потери как исходного числа видов, так и видового разнообразия сообществ произошли на первом участке (516 над уровнем моря), в связи с наиболее частыми и сильными затоплениями. Второй участок потерял 26 видов из 38, но 19 видов вошли в фитоценозы из окружающих экосистем, в связи с чем общие потери видового разнообразия не превышают 18 %. Именно на втором участке, находящемся в центральной пойме Енисея и открытом как со стороны ложа водохранилища, так и со стороны незаливаемой территории, произошла максимальная смена видового состава. Из 31 вида, составляющих фитоценоз в 2012 г., лишь 39 % видов остались от состава, зарегистрированного в 1977 г. В сообществе 61 % составляют новые виды с окружающих экосистем. На первом и четвертом участках их доля не более 33 % нового видового состава сообщества.

Плодородные угодья ушли под воду, остались лишь их незначительные по площади участки. Мнение, что при затоплении будет больше плодородных лугов, не оправдалось. К настоящему времени одним из ведущих процессов трансформации растительности является активное разрастание сорных видов. Так, количество сорных в исходных сообществах колебалось от 6 до 7/100 м² и было очень мало (2 вида) на 3-м участке (мезофильный луг). В течение сукцессии число сорных видов на 500 м² варьировало от 4 до 13, повышаясь сразу после затопления (1991 г.) и снижаясь со временем (2012 г.). Мощное засорение фитоценозов 1-го, 2-го и 4-го ключевых участков связано не с увеличением числа сорных видов, а с увеличением их массы (табл. 42).

Таблица 42

Изменение доли и массы сорных видов в течение сукцессии

Показатели	Т-1			Т-2			Т-4		
	1977 г.	1991 г.	2008 г.	1977 г.	1991 г.	2008 г.	1977 г.	1991 г.	2008 г.
1.	6	7	6	7	13	9	2	3	2
2.	18–25	190	240	≈ 2	70	390	≈ 2	220	90
Сорные виды	<i>Artemisia anethifolia</i> , <i>A. scoparia</i> , <i>Bassia lasyphylla</i>	<i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Bistorta viviparia</i> , <i>Polygonum arenastrum</i>	<i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Bistorta viviparia</i> , <i>Polygonum arenastrum</i>	<i>Bassia dasycphylla</i> , <i>Krascheninnikovia ceratoides</i> , <i>Lappula consanguinea</i>	<i>Cannabis sativa</i> , <i>Artemisia annua</i> , <i>Chenopodium urbicum</i> , <i>Ch. karoii</i>	<i>Cannabis sativa</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Artemisia sieversiana</i>	<i>Artemisia scoparia</i> , <i>Atriplex laevis</i> , <i>Bassia dasycphylla</i>	<i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Atriplex laevis</i> , <i>Bistorta viviparia</i>	<i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Bistorta viviparia</i> , <i>Cannabis sativa</i>

Примечание: 1. Число сорных видов в сообществе.
2. Фитомасса сорных видов, г/м².

С 1977 г. по 2008 г. происходит резкое увеличение массы сорных видов на 1-м, 2-м и 4-м участках с $\approx 2\text{--}20$ г/м² до $90\text{--}390$ г/м². Отмечается разница между участками: на Т-1 и Т-2 фитомасса сорняков с 1991 г. по 2008 г. повышается, а на участке Т-4 – снижается. В ходе сукцессии происходит также

смена сорных видов. Если в 1977 г. из сорных растений в сообществах господствовали пастбищные, то после затопления – в основном залежные и мусорные виды.

В результате исследований выяснились особенности антропогенной сукцессии при воздействии Саяно-Шушенского водохранилища: хаотичная смена растительных сообществ, пестрота их сложения, одновременное становление первых стадий сукцессий и восстановление по возвышенным элементам рельефа набора видов, характерных для коренных степных сообществ. При затоплении территории единая модель сукцессии отсутствует. На каждое изменение водного режима ответ сообществ специфичен и часто не предсказуем.

4.3. Вторичные сукцессии травяных сообществ

4.3.1. Пастбищные сукцессии

4.3.1.1. Описание ключевых участков

Изучая пастбищную сукцессию, мы следили не только за изменением видового состава растительных сообществ, но и за ее продуктивностью. В течение ряда лет оценивалась зеленая фитомасса (G_{max} – в момент максимального развития), надземная мертвая фитомасса (D – ветошь и L – подстилка) и запас подземных органов, живых (B) и мертвых (V).

Для проведения исследования были выбраны степные экосистемы межгорных котловин с разным режимом пастбищной нагрузки. Исследовались две серии пастбищ: первая – в Убсунурской котловине, вторая – Центрально-Тувинской (табл. 43).

Степи в пределах Убсунурской котловины занимают господствующее положение, что обусловлено широтным положением котловины в условиях экстраконтинентального климата и близостью пустынных степей Монголии. На равнинных участках наиболее распространены сухие мелкодерновинные степи, в которых доминируют *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Agropyron cristatum*, *Festuca valesiaca*, *Carex duriuscula*. Сухие степи обычно приурочены к каштановым почвам легкого гранулометрического состава. Большие площади в котловинах заняты также опустыненными степями, в которых доминируют *Nanophyton grubovii* и *Stipa glareosa*.

Пастбищные сукцессии в Убсунурской котловине изучали в течение 3-х лет в 1998–2000 гг. и через 10 лет в 2008–2010 гг. в динамике 3 раза в сезон (весной, летом и осенью), а также в июле 2012 г. Было выбрано шесть пастбищных участков с разной историей и нагрузкой (рис. 31).

Ключевые участки составляют 2 пастбища на террасах рек, где гидро-термические условия мягче, чем на подгорных равнинах, и 4 – на склонах останцев с абсолютными высотами (900–1250 м н.у.м.): пастбище с перевыпасом, два восстанавливающихся с переменным режимом выпаса, и одно,

находящееся в стабильной стадии сукцессии при неизменном в течение многих лет, щадящим зимним выпасом.

Таблица 43

Характеристика ключевых участков в Убсунурской котловине

Ключевой участок	Рельеф, местоположение	Почва	Тип сукцессии и ее стадия	Характер выпаса	Доминанты на начало сукцессии
1	Первая терраса реки Эрзин	Каштановая* аллювиальная супесчаная	Деградирующая. III стадия	Круглогодичное пастбище с тяжелым выпасом	<i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i>
2	Коренная терраса реки Морен	Каштановая аллювиальная суглинистая	Деградирующая, сменившаяся на восстановительную	Круглогодичное пастбище ранее с перевыпасом, сменившимся на нулевой	<i>Artemisia frigida</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i>
3	Южный склон останца Бай-Хол	Каштановая супесчаная	Деградирующая. IV стадия	Круглогодичное пастбище с перевыпасом	<i>Urtica cannabina</i> , <i>Atriplex laevis</i>
4	Южный склон останца Ямаалыг	Каштановая супесчаная	Восстановительная. Начальная стадия	Круглогодичное пастбище ранее с тяжелым выпасом, сменившимся на легкий	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Artemisia frigida</i>
5	Юго-восточный склон останца Чоогей	Каштановая суглинистая	Восстановительная. Продвинутая стадия	Круглогодичное пастбище ранее с тяжелым выпасом, сменившимся на легкий выпас	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i>
6	Южный склон останца Ончалаан	Каштановая щебнисто-песчаная	Стабильная стадия	Зимнее пастбище с умеренным выпасом	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i>

* Типы почв определены проф. С.С. Курбатской.

Вторая серия наблюдений осуществлялась в Центрально-Тувинской котловине на участке полного сбоя («черные земли») Усть-Элегест (табл. 44).

Описание участка «черные земли» (вторая серия)

Местность и ключевой участок	Тип степи, растительное сообщество, доминанты	Пастбищная нагрузка	Проективное покрытие, %	Число видов на 100 м ²	Почва
Усть-Элегест	<i>Urtica cannabina</i> , <i>Atriplex laevis</i>	Полный сбой, с 2001 г. восстановление по 2010 г.	0–30 %	3–7	каштановая маломощная супесчаная

4.3.1.2. Флористический состав

За годы исследований в общем систематическом списке флоры ключевых участков зарегистрировано всего 92 вида цветковых растений, относящихся к 59 родам, 24 семействам (табл. 45). Наиболее богаты видами семейства Poaceae, Asteraceae, Chenopodiaceae и др., что характерно и для флоры республики в целом. Видовое богатство этих семейств по «Флоре СССР» (Малышев, 1972б) характеризует аридные черты флоры. Полный список включает виды, зарегистрированные в сезон 1998–2000 гг. и 2008–2010 гг. и в 2012 г. на участках Эрзин, Морен, Ямаалыг, Чоогей и Ончалаан.

Ведущие семейства флоры пастбищных участков

№	Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
1.	Poaceae	10	18	20,0
2.	Asteraceae	7	13	14,0
3.	Chenopodiaceae	8	13	14,0
4.	Rosaceae	4	6	7,0
5.	Brassicaceae	5	5	5,4
6.	Fabaceae	4	5	5,4
7.	Caryophyllaceae	2	2	2,3
8.	Lamiaceae	2	3	3,3
9.	Ranunculaceae	3	3	3,3
10.	Cyperaceae	1	2	2,3

11.	Scrophulariaceae	1	1	1,1
12.	Boraginaceae	1	1	1,1
13.	Polygonaceae	1	1	1,1
14.	Alliaceae	1	5	5,4
15.	Convolvulaceae	1	1	1,1
16.	Iridaceae	1	3	3,3
17.	Plantaginaceae	1	1	1,1
18.	Urticaceae	1	1	1,1
19.	Apiceae	1	1	1,1
20.	Ephedraceae	1	3	3,3
21.	Limoniaceae	1	1	1,1
22.	Primulaceae	1	1	1,1
23.	Athyriaceae	1	1	1,1
24.	Crassulaceae	1	1	1,1
	Всего:	59	92	100

Наиболее крупными родами во флоре являются *Poa* – 10, *Artemisia* – 6, *Allium* – 5 и др. Роды *Chenopodium*, *Cleistogenes*, *Ephedra*, *Kochia*, *Iris*, *Potentilla*, *Stipa* насчитывают каждый по 3 вида, роды *Atriplex*, *Carex*, *Leymus*, *Oxytropis*, *Thymus*, *Veronica* – по 2 вида.

Таблица 46

Географический спектр флоры пастбищных участков

№	Тип ареала	Число видов	% от общего числа видов
1.	Центральноазиатский	26	28,5
2.	Азиатский	23	25,0
3.	Евразийский	22	24,1
4.	Виды гор юга Сибири, Монголии, Восточного Казахстана	12	13,0
5.	Голарктический	5	5,0
6.	Азиатско-американский	2	2,2
7.	Эндемы Алтае-Саянской области и Монголии	2	2,2
	Всего видов:	92	100

Флористический состав пастбищных фитоценозов представлен следующими географическими элементами: Центральноазиатская группа – 28,5 % от общего списка видов, Азиатская – 25 % и Евразийская – 24,1 % (табл. 46). 2 вида являются эндемиками Алтае-Саянской области и Северной Монголии (*Artemisia obtusiloba*, *Astragalus tuvinicus*). Таким образом, в сообществах исследуемых сухих степей преобладают виды Центральноазиатского типа ареала, особенно восточносибирско-центральноазиатской и дауро-монгольской группы видов. Преобладание видов с азиатскими ареалами указывает на высокую самобытность и на ограниченные возможности миграций степных видов и влияние Центральной Азии (Лавренко и др., 1991).

По фитоценотической роли господство принадлежит степным видам (72 %) (табл. 47). Заметное число горно-степных видов (9 %) связано с относительной близостью участков с соседними хребтами и останцами. Значительно участие лугово-степных видов (13 %) и сорных (18 %).

Таблица 47

Эколого-фитоценотическая характеристика флоры ключевых участков

№	Вид	Эколого-фитоценот. тип	Жизненная форма	Тип корневой системы	Эколог. группа
1.	<i>Achnatherum splendens</i>	сол.ст	многолет.травян.	крупнодерн	Г
2.	<i>Agropyron cristatum</i>	гор ст	»	крупнодерн	К
3.	<i>Allium anisopodium</i>	ст	»	кор.стерж	К
4.	<i>A. bidentatum</i>	ст	»	кор.к-щ	К
5.	<i>A. ramosum</i>	ст	»	кор.к-щ	К
6.	<i>A. senescens</i>	гор ст	»	мелкодерн	МК
7.	<i>A. vodopjanovae</i>	ст	»	кор.к-щ	К
8.	<i>Allyssum obovatum</i>	ст	полукустарничек	кор.стерж.	К
9.	<i>Androsace septentrionalis</i>	л с	1-лет	стерж.корнев	М
10.	<i>Artemisia anethifolia</i>	ст с	1-2-лет	дл.к-щ	Г
11.	<i>A. frigida</i>	ст	полукустарничек	»	К
12.	<i>A. gmelinii</i>	ст	полукустарник	дл.к-щ	КМ
13.	<i>A. glauca</i>	ст	многолет.травян.	»	К
14.	<i>A. campestris</i>	ст	»	кистекорнев	К

15.	<i>A. obtusiloba</i>	ст	полукустарник	»	К
16.	<i>Astragalus tuvinicus</i>	ст	многолет.травян.	»	К
17.	<i>Atriplex fera</i>	сол.ст л с	1-лет	стерж.корнев	Г
18.	<i>A. laevis</i>	ст с	»	»	Г
19.	<i>Atragene speciosa</i>	лес	многолет.травян.	дл.к-щ	М
20.	<i>Atraphaxic pungens</i>	гор ст	кустарничек	»	КП
21.	<i>Axyris amaranthoides</i>	ст с	1-лет	стерж.корнев	К
22.	<i>Bassia dashyphylla</i>	ст с	»	»	К
23.	<i>Barbarea stricta</i>	л	2-лет	кор.к-щ	М
24.	<i>Caragana pygmaea</i>	гор ст	кустарник	дл.к-щ	К
25.	<i>Carduus crispus</i>	л з с	1-лет	стерж.корнев	М
26.	<i>Carex duriuscula</i>	ст	многолет.травян.	кор.к-щ	К
27.	<i>C. korshinskyi</i>	ст	»	дл.к-щ	К
28.	<i>Cardamine macrophylla</i>	лес	многолет.травян.	кор.к-щ	М
29.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	пуст ст с	1-лет	кор.стерж	К
30.	<i>Chenopodium aristatum</i>	ст с	»	»	К
31.	<i>Ch. album</i>	ст с з	»	стерж.корнев	КМ
32.	<i>Ch. karoii</i>	ст с	»	кор.стерж	К
33.	<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	л ст	кустарничек	стерж.корнев	МК
34.	<i>Cleistogenes kitagawae</i>	ст	многолет.травян.	мелкодерн	К
35.	<i>C. songorica</i>	ст	»	»	К
36.	<i>C. squarrosa</i>	гор ст	»	»	К
37.	<i>Convolvulus ammannii</i>	ст	многолет.травян.	корнеотпрыс	К
38.	<i>Coluria geoides</i>	ст	полукустарничек	стерж.корнев	К
39.	<i>Cystopteris fragilis</i>	лес л ст	многолет.травян.	кор.к-щ	М
40.	<i>Dianthus versicolor</i>	ст л	»	кор.стерж	КМ
41.	<i>Elymus confusus</i>	ст	многолет.травян.	крупнодерн	К
42.	<i>Elytrigia repens</i>	ст л з	»	дл.к-щ	МК
43.	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	ст л	2-лет	кистекопнев	КМ
44.	<i>Ephedra equisetina</i>	ст	кустарничек	дл.к-щ	К
45.	<i>E. monosperma</i>	ст	»	»	К
46.	<i>E. regeliana</i>	ст	»	»	К
47.	<i>Goniolimon speciosum</i>	гор ст	многолет.травян.	стерж.корнев	К
48.	<i>Heteropappus altaicus</i>	гор ст	»	дл.к-щ	К
49.	<i>Festuca valesiaca</i>	ст л	»	мелкодерн	К
50.	<i>Kochia prostrata</i>	ст	полукустарничек	дл.стерж	К
51.	<i>K. densiflora</i>	ст с	1-лет	»	К
52.	<i>K. stellaris</i>	ст с	»	»	К
53.	<i>Koeleria cristata</i>	ст	многолет.травян.	мелкодерн	К
54.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	пуст ст	полукустарничек	дл.к-щ	К
55.	<i>Iris loczyi</i>	ст пес	многолет.травян.	кор.к-щ	Пс

56.	<i>I. tenuifolia</i>	ст	»	»	К
57.	<i>I. ruthenica</i>	л	»	»	М
58.	<i>Lappula consanguinea</i>	ст с	1-лет	стерж.корнев	К
59.	<i>Leymus chinensis</i>	ст	многолет.травян.	дл.к-щ	К
60.	<i>L. ramosus</i>	ст	»	»	К
61.	<i>Neopallasia pectinata</i>	сол.ст	1-лет	длин.стерж	К
62.	<i>Orostachys spinosa</i>	гор ст	многолет.травян.	кистеко́рнев	К
63.	<i>Oxytropis tragacanthoides</i>	ст	кустарник	»	КП
64.	<i>O. pilosa</i>	ст	многолет.травян.	»	К
65.	<i>Panzeria lanata</i>	ст з	»	стерж.корнев	КП
66.	<i>Poa attenuata</i>	гор ст	»	мелкодерн	К
67.	<i>P. botryoides</i>	ст	»	дл.к-щ	К
68.	<i>P. argunensis</i>	ст	»	мелкодерн	К
69.	<i>P. stepposa</i>	ст	»	»	К
70.	<i>Potentilla acaulis</i>	ст	полукустарничек	дл.к-щ	К
71.	<i>P. bifurca</i>	ст	»	»	К
72.	<i>P. longifolia</i>	ст л	многолет.травян.	»	КМ
73.	<i>Plantago media</i>	лл з	»	стерж.корнев	М
74.	<i>Pulsatilla patens</i>	лст	»	кистеко́рнев	КМ
75.	<i>Salsola collina</i>	ст с	1-лет	кор.стерж	К
76.	<i>Seseli buchtormense</i>	ст	многолет.травян.	кор.к-щ	К
77.	<i>Silene jennisseeensis</i>	ст	»	дл.к-щ	К
78.	<i>Stellaria cherleriae</i>	ст	»	мелкодерн	К
79.	<i>Stevenia cheiranthoides</i>	ст	»	дл.к-щ	К
80.	<i>Serratula centauroides</i>	ст	»	кор.к-щ	КМ
81.	<i>Stipa krylovii</i>	гор ст	»	крупнодерн	К
82.	<i>S. orientalis</i>	ст	»	»	К
83.	<i>S. sibirica</i>	ст	»	»	К
84.	<i>Taraxacum officinale</i>	л с	»	кор.к-щ	М
85.	<i>Thalictrum foetidum</i>	ст	»	»	МК
86.	<i>Thymus baicalensis</i>	ст	полукустарничек	дл.к-щ	Пс
87.	<i>Th. mongolicus</i>	ст	»	»	КП
88.	<i>Veronica krylovii</i>	л ст	многолет.травян.	»	КМ
89.	<i>V. incana</i>	ст	»	»	К
90.	<i>Vicia multicaulis</i>	лес л	»	корнеотпрыс	М
91.	<i>Youngia tenuicaulis</i>	ст	»	стерж.корнев	К
92.	<i>Urtica cannabina</i>	ст с	1-лет	»	К

Примечание. Приняты следующие обозначения:

Эколого-фитоценотический тип: лл – лесолуговой, лст – лугово-степной, ст – степной, гор ст – горно-степной, пуст ст – пустынно-степной, сол.ст – солонцевато-степной. л – луговой, лес – лесной, с – сорный, з – залежный.

Тип корневой системы: 1-лет – однолетний, 2-лет – двулетник, 1–2-лет – одно-двулетний, кор.к-щ – короткокорневищный, дл.к-щ – длиннокорневищный, кор.стерж – коротко-стержневой, стерж.корнев – стержнекорневой, крупнодерн – крупнодерновинный, мелко-дернов – мелкодерновинный, корнеотпрыс – корнеотпрысковый, кистекорнев – кистекорневой.

Экологическая группа: М – мезофит, К – ксерофит, МК – мезоксерофит, КМ – ксеромезофит, Г – галофит, КП – ксеропетрофит, Пс – псаммофит.

Анализ экологических групп растений показал преобладающее значение ксерофитов (71 %), а также ксеромезофитов и мезоксерофитов (13 %). Особенности ландшафтной структуры Убсунурской котловины – наличие скалистых обнажений, местами «пустынного загара», щебнистость почв предгорий и близлежащие массивы песков предопределили появление во флоре псаммофитов и петрофитов. Участие галофитов связано с засолением почв.

Биологический анализ выявил разнообразие состава жизненных форм растений ключевых участков с господством травянистых многолетников (61 % от всей флоры) (табл. 48). Кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички дают 18 %. По мнению Г.А. Пешковой (1972) обилие их указывает на древность существования горно-степных ландшафтов, в которых они играли значительную роль. Степная флора довольно богата одно-двулетниками (21 % всей флоры). Согласно Е.М. Лавренко (1940, 1954), это типичные черты флор ксерических степных территорий.

Таблица 48

Жизненные формы растений пастбищных участков

№	Биоморфа	Число видов	% от общего числа видов
1.	Кустарники	2	2,0
2.	Кустарнички	4	4,0
3.	Полукустарники	2	2,0
4.	Полукустарнички	9	10,0
5.	Многолетние поликарпические травы	56	61,0
6.	Одно–двулетние монокарпические травы	19	21,0
	Всего видов:	92	100

4.3.1.3. Пастбищная дигрессия на участке Эрзин

В 1941 г. в год образования Эрзинского кожууна на первой террасе одноименной реки стояло несколько юрт. Начавшийся выпас скота на первой и второй террасах был незначительным. К 1970 г. небольшое поселение выросло до районного центра (село Эрзин) с населением более 1000 человек. Выпас скота усилился, но перевыпаса на пастбищах не было. Резкие изменения произошли в начале 1990-х годов. В результате общей в стране разрухи, чабанские стоянки лишились подачи электроэнергии, а, следовательно, и воды. В итоге чабаны забросили равнинные пастбища и перегнали скот к открытому источнику воды – к террасам рек Эрзин, Морен, которые стали круглогодично использоваться под пастбища.

На пастбище Эрзин с 1998 г. по 2000 г. была III стадия деградации. Высокая нагрузка оставалась без изменения в последующие семь лет и была несколько ниже в течение второго периода наблюдений – в 2008–2010 гг.

К началу наблюдений 1998–2000 гг. травостой пастбища Эрзин характеризовался выпадением дерновинных злаков, заменой их корневищной осочкой твердоватой, полукустарничками, низкорослыми многолетниками и однолетниками. Пастбищная нагрузка составляла менее 0,5 га на овцу, что привело к сильному перевыпасу.

С 2008 г. часть поголовья (около 1/3) была переведена на подгорные равнины и террасы других рек, в связи с чем пастбищная нагрузка несколько снизилась, но по-прежнему оставалась высокой.

В сезон 1998 г. число видов в сообществах устойчиво составляло 25 на 500 м² и резко увеличилось во влажном 2000 г. до 33 видов (табл. 49).

Длительное и интенсивное пастбищное использование степи на участке Эрзин, привело к разрастанию несъедобных и практически нескусываемых животными травяных растений *Potentilla acaulis* и приспособившегося к выпасу полукустарничков *Artemisia frigida* и *Ephedra monosperma*. Травостой был сильно стравлен, высота его не превышала 3 см, лишь отдельные ковыли достигали 10 см. Проективное покрытие составляло 40–50 %, местами были

отмечены пятна, почти полностью лишенные растительности. Ярусность нарушена, видовой состав растений в среднем составлял 25 видов на 500 м².

Таблица 49

Динамика видового состава сообществ на участке деградирующей степи Эрзин (на 500 м²)

Вид	1998 г.	1999 г.	2000 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.
1. <i>Allium anisopodium</i>	+	+	-	+	+	+	+
2. <i>A. vodopjanovae</i>	-	-	+	+	+	+	+
3. <i>A. ramosum</i>	+	+	+	+	+	+	+
4. <i>A. senescens</i>	-	+	+	+	+	+	-
5. <i>Artemisia anethifolia</i>	+	+	+	+	+	+	-
6. <i>A. frigida</i>	+	+	+	+	+	+	+
7. <i>A. glauca</i>	-	-	+	-	-	-	-
8. <i>A. obtusiloba</i>	-	-	-	-	-	-	+
9. <i>Alyssum obovatum</i>	+	+	+	+	+	+	+
10. <i>Androsace septentrionalis</i>	-	-	+	-	-	-	-
11. <i>Astragalus tuvinicus</i>	-	+	+	+	+	+	+
12. <i>Caragana pygmaea</i>	+	+	+	+	+	+	+
13. <i>Carex duriuscula</i>	+	+	+	+	+	+	+
14. <i>C. korshinskyi</i>	-	-	-	-	-	-	+
15. <i>Ceratocarpus arenarius</i>	+	-	+	+	+	+	+
16. <i>Convolvulus ammannii</i>	-	-	+	-	-	-	-
17. <i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	+	+	+	+	+	+
18. <i>Dianthus versicolor</i>	+	+	+	-	-	-	-
19. <i>Ephedra monosperma</i>	-	-	+	-	-	-	+
20. <i>E. regeliana</i>	+	+	+	+	+	+	+
21. <i>Erysimum cheiranthoides</i>	-	-	+	-	-	-	-
22. <i>Goniolimon speciosum</i>	+	+	+	-	+	-	+
23. <i>Heteropappus altaicus</i>	+	+	+	+	+	+	-
24. <i>Kochia prostrata</i>	+	+	+	+	+	+	+
25. <i>K. densiflora</i>	+	-	-	-	-	-	-

26. <i>K. stellaris</i>	-	-	+	-	-	-	-
27. <i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	+	-	+	-	-	-	+
28. <i>Lappula consanguinea</i>	-	-	-	+	+	+	-
29. <i>Neopallasia pectinata</i>	+	+	+	+	+	+	+
30. <i>Orostachys spinosa</i>	+	+	+	+	+	+	+
31. <i>Oxytropis tragacanthoides</i>	+	-	-	-	-	-	-
32. <i>O. pilosa</i>	+	+	+	-	-	-	-
33. <i>Panzeria lanata</i>	-	-	+	+	+	+	+
34. <i>Poa stepposa</i>	+	+	+	+	+	+	-
35. <i>Potentilla acaulis</i>	+	+	+	+	+	+	+
36. <i>P. longifolia</i>	+	+	+	-	-	-	-
37. <i>Stipa orientalis</i>	+	+	+	+	+	+	-
38. <i>S. krylovii</i>	-	-	+	+	+	+	+
39. <i>Veronica incana</i>	+	+	+	+	+	+	+
Всего:	25	23	33	24	25	24	23

В связи с тем, что летние периоды 1998–1999 гг. были жаркими и сухими, в 1999 г. количество ксерофитов и ксемезорофитов увеличилось. Отмечено выпадение из травостоя *Kochia densiflora*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Oxytropis tragacanthoides*. В 2000 г. зарегистрировано максимальное количество видов (33).

Известно, что при любой сукцессии в травяных экосистемах существует четыре группы видов: устойчивые – виды, всегда присутствующие в сообществе; флуктуирующие – то присутствующие, то исчезающие и вновь появляющиеся; исчезающие – исчезнувшие на некоторой стадии сукцессии и в дальнейшем ее ходе больше не появляющиеся; появляющиеся – отсутствующие на начальной стадии сукцессии и появляющиеся на продвинутой или терминальной стадии (Титлянова и др., 1993).

За шесть лет наблюдений в сообществах ключевого участка было зарегистрировано 39 видов. Из них 17 видов (42 %) относятся к устойчивым, 11 (28 %) – к флуктуирующим. Число выпавших видов (4) почти равно числу

появившихся (7). Среди появившихся видов *Allium senescens* и *Astragalus tuvinicus* были зарегистрированы уже на второй год наблюдений, *Allium vodopjanovae*, *Panzeria lanata* и *Stipa krylovii* появились во влажный 2000 г. Все шесть видов устойчиво укрепились в сообществе (табл. 50).

Таблица 50

**Группы видов на участке Эрзин под сильной пастбищной нагрузкой
(1998–2000, 2008–2010 гг.)**

Группа	Виды	Число видов	% числа видов в группах
I Устойчивые	<i>Allium ramosum</i> , <i>Artemisia anethifolia</i> , <i>A. frigida</i> , <i>Alyssum obovatum</i> , <i>Caragana pygmaea</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Ephedra monosperma</i> , <i>Heteropappus altaicus</i> , <i>Kochia prostrata</i> , <i>Neopallasia pectinata</i> , <i>Orostachys spinosa</i> , <i>Poa stepposa</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Stipa orientalis</i> , <i>Veronica incana</i>	17	44
II Флюктуирующие	<i>Allium anisopodium</i> , <i>Artemisia glauca</i> , <i>Goniolimon speciosum</i> , <i>Androsace septentrionalis</i> , <i>Convolvulus ammannii</i> , <i>Krascheninnikovia ceratoides</i> , <i>Ephedra regeliana</i> , <i>Erysimum cheiranthoides</i> , <i>Kochia densiflora</i> , <i>K. stellaris</i> , <i>Goniolimon speciosum</i>	11	28
III Выпавшие	<i>Dianthus versicolor</i> , <i>Oxytropis pilosa</i> , <i>O. tragacanthoides</i> , <i>Potentilla longifolia</i>	4	11
IV Появившиеся	<i>Allium vodopjanovae</i> , <i>A. senescens</i> , <i>Astragalus tuvinicus</i> , <i>Lappula consanguinea</i> , <i>Panzeria lanata</i> , <i>Stipa krylovii</i>	7	17
	Всего:	39	100

Необходимо отметить, что *Allium ramosum* и *Stipa orientalis* практически всегда присутствуют в фитоценозах сухих степей Тувы. *Allium ramosum* выносит многократное скусывание на пастбище с сильной нагрузкой, не дает генеративных побегов и может быть пропущен в описаниях. *Stipa orientalis* – один из доминантов сухих степей, который остается в растительном покрове даже при сильном выпасе. Пастбищная нагрузка на участке Эрзин была так

велика что, ковыль встречался единичными угнетенными экземплярами (рис. 32). Этот вид ковыля обычен в степях Монголии, включая Внутреннюю Монголию. В Туве он часто встречается в опустыненных степях, по крутым южным каменистым склонам. *Stipa orientalis* более устойчив к скусыванию и вытаптыванию.



Рис. 32. Пастбище Эрзин в июле 1998 г

Описание почвенных разрезов пастбищных участков выполнено С.С. Курбатской в 1996–1998 г. Описание почвенного разреза участка Эрзин.

A₀ – 0–15 см. Серовато-бурый. Сильно задернованный, густо переплетенный тонкими корешками. Бесструктурный, пылевато-супесчаный. Сухой. Вскипает сверху.

A₁ – 1,5–11 см. Серовато-бурый, рыхлый, супесчаный. Пронизан шнуровидными корнями растений, много корневищ. Сухой. Переход заметный по плотности, содержанию корней и цвету.

B_{Ca} – 11–14 см. Серовато-светло-бурый, чуть светлее, чем горизонт A. Корней мало. Вскипает бурно от HCl. Сухой. Переход мало заметный.

BC – 34–53 см. Окраска однородная, такая же, как в вышележащих горизонтах. Свежий. В нижней части горизонта много тонких корней над песчано-гравийным слоем.

C – Серовато-светло-бурый. Гравий, галечник, песок – речной аллювий пронизан мелкими корнями растений. Свежий. Вскипает от HCl бурное с 10 до 36 см, ниже до 95 см слабое, глубже вскипают карбонатные корки на галечнике.

Почва: каштановая на аллювиальных карбонатных отложениях супесчаная.

Следует отметить, что участок Эрзин не деградирует до сбоя. Сообщества в течение не менее 30 лет находится на III стадии дигрессии и устойчиво сохраняет свой видовой состав. Около половины видов являются устойчивыми и обеспечивают кормовую базу пастбища. Около 30 % видов то появляются в сообществе, то исчезают из него с тем, чтобы вновь появиться через 2–3 года. Выпадающие виды (11 %) замещаются появляющимися (17 %) и общее число видов флуктуирует в незначительной степени.

Постоянство видового состава сообществ деградированного участка отражает высокую устойчивость степных экосистем по отношению к стрессирующим воздействиям.

4.3.1.4. Пастбищная деградация на участке Морен

В ряду исследованных нами в 1998 г. участков наиболее деградированный располагался на коренной террасе реки Морен (участок Морен). Пастбище использовалось круглогодично с большой нагрузкой с 1990 г. по 1998 г., в связи с чем здесь наблюдался полный сбой. Поверхность почвы лишь частично была покрыта однолетниками с единичным участием отдельных многолетников. Пастбищная нагрузка была очень высокой – менее 0,2 га на овцу. В 1999 г. пастбище было полностью оставлено и его растительность начала постепенно восстанавливаться (рис. 33, табл. 51).



Рис. 33. Пастбище Морен в июле 1998 г.

Наши исследования охватывают период деградации (1998–2000 гг.) и период восстановления участка (2008–2010 гг.).

Динамика видового состава сообществ на участке Морен (на 500 м²)

Вид	1998 г	1999 г	2000 г	2008 г	2009 г.	2010 г.
1. <i>Achnatherum splendens</i>	+	+	+	+	+	+
2. <i>Agropyron cristatum</i>	-	-	-	+	+	+
3. <i>Allium ramosum</i>	-	-	+	+	+	+
4. <i>A. senescens</i>	-	-	+	+	+	+
5. <i>Artemisia anethifolia</i>	+	+	+	+	+	+
6. <i>A. frigida</i>	+	+	+	+	+	+
7. <i>Alyssum obovatum</i>	-	-	-	+	-	+
8. <i>Atriplex laevis</i>	-	+	-	-	-	-
9. <i>Axyris amaranthoides</i>	-	-	+	-	-	-
10. <i>Bassia dasyphylla</i>	-	+	-	-	-	-
11. <i>Caragana pygmaea</i>	+	+	+	+	+	+
12. <i>C. buhgei</i>	+	+	+	+	+	+
13. <i>Carex duriuscula</i>	+	+	+	+	+	+
14. <i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	+	+	+	+	+
15. <i>C. songorica</i>	-	-	+	-	-	-
16. <i>Dianthus versicolor</i>	-	-	-	+	+	+
17. <i>Ephedra monosperma</i>	-	-	-	+	+	+
18. <i>Goniolimon speciosum</i>	-	-	-	+	+	+
19. <i>Heteropappus altaicus</i>	-	-	-	+	+	+
20. <i>Kochia prostrata</i>	-	-	-	+	+	+
21. <i>K. densiflora</i>	+	-	-	-	-	-
22. <i>Koeleria cristata</i>	-	-	-	+	+	+
23. <i>Festuca valesiaca</i>	-	-	-	+	+	+
24. <i>Leymus chinensis</i>	-	+	+	+	+	+
25. <i>Neopallasia pectinata</i>	-	+	-	-	-	-
26. <i>Poa argunensis</i>	-	+	-	-	-	-
27. <i>P. stepposa</i>	-	+	+	+	+	+
28. <i>Potentilla acaulis</i>	+	+	+	+	+	+
29. <i>P. bifurca</i>	-	+	-	-	-	-
30. <i>P. longifolia</i>	-	+	-	-	-	-
31. <i>Stipa orientalis</i>	-	+	+	+	+	+
32. <i>S. krylovii</i>	-	+	+	+	+	+
33. <i>Veronica krylovii</i>	-	-	+	+	+	+
34. <i>Urtica cannabina</i>	+	+	+	+	+	+
Всего:	10	19	18	25	24	25

Под влиянием усиленного выпаса сообщество на участке Морен претерпел значительные изменения в сторону упрощения структуры, ухудшения состояния растений, выпадения злаков. Изменился спектр жизненных форм, отчетливо проявилась тенденция к уменьшению участия дерновинных злаков и увеличению фитоценотической роли полукустарничков, как наиболее пластичных и засухоустойчивых эколобиоморф. Увеличилась роль дигрессионноустойчивых видов разнотравья (лапчатка бесстебельная, вероника седая и др.), разрослась осока твердоватая. Вертикальный профиль сократился до 2–3 см. Проективное покрытие понизилось до 30–40 %, изменились ритмы сезонного развития, в травостое преобладали ранние по срокам развития растения, поскольку большинство дигрессионноустойчивых видов цветут весной. Пастбищный режим привел к выраженной ксерофитизации растительности, в связи с иссушением и перегревом почвы.

Количество видов в годы пастбищной дигрессии колебалось от 10 до 19 на 500 м². В период восстановления пастбища число видов возросло до 25.

Описание почвенного разреза участка Морен 1999 г.

Почвообразующие породы – продукты разрешения слюдистых сланцев, о чем свидетельствует наблюдаемые по всему профилю слюдистые вкрапления.

A₀ – 0–5 см. Буровато-темносерый. Задернованный, густо переплетен тонкими корнями. Плотный, пылеватый легкий суглинок. Много включений с дресвянистым наносом. Сухой. Переход ясный. Сухой.

A₁ – 5–22 см. Буровато-каштановый. Однородный плотный. Комковато-пылеватая структура. Много корней. Есть включения щебня, дресвы. Слабо увлажненный. Нижняя граница не резкая, но хорошо заметная.

AB – 22–45 см. Окраска однородная буровато-каштановая, чуть светлее, чем A₁. Вертикальные потеки иногда в виде пятен гумуса. Есть явления вымораживания. Структура комковатая. Менее уплотнен, суглинистый. Корней много. Вскипание от HCl с 36 см. Свежий. Переход заметный по окраске.

Почва: каштановая суглинистая на аллювиальных отложениях.

Участок Морен деградировал до 1999 г. затем начался процесс восстановительной сукцессии. Такая сложная история пастбища отражается в количественной структуре групп видов (табл. 52).

Таблица 52

Группы видов на участке Морен (1998–2000 и 2008–2010 гг.)

Группа	Виды	Число видов	% числа видов в группах
I Устойчивые	<i>Achnatherum splendens</i> , <i>Artemisia anethifolia</i> , <i>A. frigida</i> , <i>Caragana pygmaea</i> , <i>C. bungei</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Urtica cannabina</i>	9	26
II Флюктуирующие	<i>Alyssum obovatum</i> , <i>Atriplex laevis</i> , <i>Axyris amaranthoides</i> , <i>Bassia dasyphylla</i> , <i>Cleistogenes songorica</i> , <i>Neopallasia pectinata</i> , <i>Poa argunensis</i> , <i>Potentilla bifurca</i> , <i>P. longifolia</i>	9	26
III Выпавшие	<i>Kochia densiflora</i>	1	4
IV Появившиеся	<i>Agropyron cristatum</i> , <i>Allium ramosum</i> , <i>A. senescens</i> , <i>Dianthus versicolor</i> , <i>Ephedra monosperma</i> , <i>Goniolimon speciosum</i> , <i>Heteropappus altaicus</i> , <i>Kochia prostrata</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Leymus chinensis</i> , <i>Poa stepposa</i> , <i>Stipa orientalis</i> , <i>S. krylovii</i> , <i>Veronica krylovii</i>	15	44
	Всего:	34	100

Среди 34 видов, зарегистрированных за время наблюдений, в группу устойчивых и флюктуирующих входят 9 (26 % от их общего количества). *Artemisia anethifolia*, *A. frigida*, *Caragana pygmaea*, *Carex duriuscula*, *Cleistogenes squarrosa*, *Poa stepposa*, *Potentilla acaulis* являются общими для участков Эрзин и Морен, расположенных на террасах. В то же время на участке Морен в период восстановления значительное распространение получил *Achnatherum splendens*. Чиевые степи обычно занимают значительные площади по надпойменным террасам, располагаясь на солонцеватых каштановых карбонат-

но-легкосуглинистых почвах. Иногда чиевые степи могут быть закустранены караганой карликовой или к. колючей. Обычно с чием содоминирует *Leymus chinensis*, занимая участки между крупными дернинами чия (Растительные сообщества Тувы, 1982).

Следует отметить, что отдельные виды злаков реагируют на пастбищный режим неодинаково. Высокой устойчивостью отличаются ковыли – главные эдификаторы степей. На ключевом участке Морен ковыль представлен восточносибирско-центральноазиатским видом, обычным для сухих степей – *Stipa krylovii*. В эту группу входит и другой вид – *Stipa orientalis*, обладающий особенно хорошо выраженной отавностью, что способствует его истощению при частых стравливаниях на выпасаемых участках степей. Эта биологическая особенность ковылей впервые была отмечена В.Г. Танфильевым (1939). Им установлено, что ковыли в течение 2-х сезонов дают от 7 до 12 отав.

Кроме того, после сильного сбоя и длительного восстановления на участке Морен постоянно присутствует *Urtica cannabina*, который отсутствует на участке Эрзин. Причиной длительного его присутствия в восстанавливаемом сообществе участка являются рядом стоящие кошары. Известно, что около кошар появляются заросли крапивы и они долго сохраняются в изменившемся травостое. На первой террасе р. Эрзина кошар не было, т.к. ключевой участок представляет собой околоселочное пастбище.

Участок Морен отличается высокой долей появившихся видов – 44 % от общего числа. Обилие появившихся видов связано с тем, что второй период наших наблюдений захватывал ту фазу восстановления, когда семена, лежащие в почве, прорастают на свободном пространстве и число видов в сообществе быстро увеличивается. Большинство из них затем не выдерживают конкуренции и вновь выпадают из травостоя.

Группировка видов по их поведению в ходе сукцессии характерна для начального этапа восстановления исходного сообщества. Доля появившихся видов (44 %) превосходит долю устойчивых (26 %). Полное изменение

структуры доминирования и появление в большом количестве новых видов свидетельствуют о восстановлении степной экосистемы при резком изменении режима ее использования (сверхвысокая нагрузка→нулевая нагрузка).

Среди появившихся есть и такие виды, которые при умеренном выпасе укрепляются в сообществе, например: *Agropyron cristatum*, *Allium ramosum*, *Dianthus versicolor*, *Ephedra monosperma*, *Goniolimon speciosum*, *Heteropappus altaicus*, *Kochia prostrata*, *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca*, *Veronica krylovii*.

Участок Морен наглядно демонстрирует, как быстро идет восстановление видового состава сообществ при смене тяжелой нагрузки на нулевой.

4.3.1.5. Виды сукцессий на пастбищных участках подгорных равнин

Сообщества ключевого участка Бай-Хол многие годы находится под сильным пастбищным прессом. В состав фитоценоза входят 15 видов высших сосудистых растений (табл. 53). Из них треть составляют сорные: *Lappula consanguinea*, *Urtica cannabina*, *Atriplex laevis* и *Neopallasia pectinata*. Однако ни один из этих видов не входит в число доминантов. В сообществе господствуют (с участием > 10 % в зеленой фитомассе) типичные виды сухих степей: *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Stipa krylovii* и *Cleistogenes squarrosa*.

Низкий травостой, большое количество сорных видов, высокая доля в сложении фитоценоза непоедаемого многолетника *Potentilla acaulis* – характерные черты III стадии пастбищной дигрессии.

Описание почвенного разреза участка Бай-Хол в 1996 г.

A₀ – 0–3 см. Серовато-бурый, бесструктурный, пылевато-супесчаный. Состоит из отдельных узлов кущения растений. Дернина не сплошная. Между дернинами 20 % просветов. Поверхность почвы опесчаненная из крупного и среднего песка. Сильно уплотнен. Сухой. Вскипает сверху.

A₁ – 4–15 см. Светло-каштановый. Бесструктурный, пылевато-супесчаный. При высыхании горизонт приобретает белесый оттенок. Белесо-

ватость обусловлена наличием карбонатов. Уплотнен. Переход заметен по цвету. Сухой. Вскипает.

Таблица 53

Долевое участие доминантов на участке Бай-Хол, %

№	Вид	1996 г.
1.	<i>Artemisia frigida</i>	30
2.	<i>Potentilla acaulis</i>	26
3.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	10
4.	<i>Stipa krylovii</i>	7
5.	<i>Allium ramosum</i>	+
6.	<i>Alyssum obovatum</i>	+
7.	<i>Artemisia obtusiloba</i>	+
8.	<i>Atriplex laevis</i>	+
9.	<i>Caragana pygmaea</i>	+
10.	<i>Ephedra monosperma</i>	+
11.	<i>Heteropappus altaicus</i>	+
12.	<i>Kochia prostrata</i>	+
13.	<i>Lappula consanguinea</i>	+
14.	<i>Neopallasia pectinata</i>	+
15.	<i>Urtica cannabina</i>	+

В – 15–30 см. Светлее предыдущего, уплотненный. Осветляется за счет обилия карбонатов. Карбонатный суглинок. Мучнистый карбонат. Переход постепенный. Свежий. Вскипает.

В_{CaCO₃} – 30–50 см. Белесо-серый горизонт. Уплотнен. Карбонатный с дресвой и тонким песком. Свежий. Вскипает.

ВС – 50–83 см. Неоднородная по окраске, тонкая супесь с дресвой. Уплотнен. Свежий. Переход заметный по плотности.

С – 83–153 см. Светло-желтоватый. Супесь с дресвой, белесая с карбонатным песком. Влажный.

Почва: каштановая маломощная супесчаная.

Влияние снижения пастбищной нагрузки на фитоценозы степных экосистем

Фитоценозы двух восстанавливающихся степей (ключевые участки Ямаалыг и Чоогей) на подгорных равнинах представляют собой разнотравно-злаковые с караганой карликовой (*Caragana pygmaea* + *Stipa krylovii* + *Agropyron cristatum* + *Cleistogenes squarrosa*), являющиеся одним из типичных вариантов широко распространенных разнотравно-злаковых сухих степей данной территории.

Уже к 1998 г. сообщества на участках в значительной мере восстанавливались. Травостой стал довольно густым, проективное покрытие достигало 60–70 %, видовая насыщенность была относительно высокая. В 1998 г. на участке Ямаалыг было зарегистрировано 44 вида, на участке Чоогей – 21 (табл. 54, 55).

Таблица 54

Динамика видового состава сообществ на участке Ямаалыг (на 500 м²)

Вид	Год восстановления						
	1998 г.	1999 г.	2000 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.
	5-й	6-й	7-й	14-й	16-й	17-й	19-й
1. <i>Agropyron cristatum</i>	+	+	+	+	+	+	+
2. <i>Allium anisopodium</i>	+	+	+	+	+	+	+
3. <i>A. bidentatum</i>	+	+	+	+	+	+	-
4. <i>A. vodopjanovae</i>	+	-	-	+	+	-	-
5. <i>A. ramosum</i>	+	+	+	+	+	+	-
6. <i>A. senescens</i>	+	-	-	-	+	+	-
7. <i>Artemisia anethifolia</i>	-	+	-	+	-	-	-
8. <i>A. frigida</i>	+	+	+	+	+	+	+
9. <i>A. gmelinii</i>	-	+	+	-	-	+	-
10. <i>A. campestris</i>	-	+	-	+	-	-	-
11. <i>A. obtusiloba</i>	-	-	+	-	-	-	-
12. <i>Alyssum obovatum</i>	+	+	-	+	+	-	+
13. <i>Androsace septentrionalis</i>	+	-	-	-	-	-	-
14. <i>Atriplex laevis</i>	+	+	-	-	-	-	-
15. <i>A. fera</i>	-	-	+	-	-	-	-
16. <i>Atragene sibirica</i>	+	+	-	-	-	-	-
17. <i>Atraphaxis pungens</i>	+	-	-	-	-	-	-

18. <i>Barbarea stricta</i>	+	-	-	-	-	-	-
19. <i>Caragana pygmaea</i>	+	+	+	+	+	+	+
20. <i>Cardamine macrophylla</i>	+	+	-	-	-	-	-
21. <i>Carex korshinskyi</i>	+	+	+	+	+	+	+
22. <i>Ceratocarpus arenarius</i>	+	-	-	-	-	-	-
23. <i>Chenopodium aristatum</i>	-	-	-	+	+	-	-
24. <i>Ch. karoii</i>	-	-	+	+	-	-	-
25. <i>Cotoneaster melanocarpus</i>	+	-	-	-	-	-	-
26. <i>Coluria geoides</i>	+	-	-	-	-	-	-
27. <i>Convolvulus ammannii</i>	+	-	-	-	-	-	-
28. <i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	+	+	+	+	+	+
29. <i>C. songorica</i>	-	-	+	+	-	-	-
30. <i>C. kitagawae</i>	+	-	-	-	-	-	-
31. <i>Cystopteris fragilis</i>	+	-	-	-	-	-	-
32. <i>Dianthus versicolor</i>	-	+	-	+	+	-	-
33. <i>Ephedra regeliana</i>	-	-	-	+	-	-	-
34. <i>E. equisetina</i>	+	-	-	-	-	-	-
35. <i>E. monosperma</i>	+	+	+	+	+	+	+
36. <i>Elymus confusus</i>	+	+	-	+	+	+	-
37. <i>Festuca valesiaca</i>	+	+	-	+	+	+	-
38. <i>Heteropappus altaicus</i>	-	+	-	-	+	+	-
39. <i>Iris loczyi</i>	-	-	+	+	+	+	-
40. <i>I. tenuifolia</i>	-	+	-	+	+	+	-
41. <i>Kochia prostrata</i>	+	+	+	+	+	+	+
42. <i>K. densiflora</i>	+	-	-	-	-	-	-
43. <i>Koeleria cristata</i>	+	+	+	+	+	+	+
44. <i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	+	-	+	-	-	-	+
45. <i>Lappula consanguinea</i>	+	+	-	-	-	-	-
46. <i>Leymus chinensis</i>	-	+	-	-	-	-	-
47. <i>Orostachys spinosa</i>	-	-	-	+	+	+	-
48. <i>Poa botryoides</i>	+	-	-	-	-	-	-
49. <i>P. stepposa</i>	+	-	-	+	+	+	-
50. <i>Potentilla acaulis</i>	+	+	+	+	+	+	+
51. <i>Pulsatilla patens</i>	+	-	-	+	+	+	-
52. <i>Spiraea media</i>	+	+	-	-	-	-	-
53. <i>Silene jenssenensis</i>	+	-	-	-	-	-	-
54. <i>Stellaria cherleriae</i>	+	-	-	-	-	-	-
55. <i>Stevenia cheiranthoides</i>	+	-	-	-	-	-	-

56. <i>Stipa krylovii</i>	+	+	+	+	+	+	+
57. <i>S. sibirica</i>	+	-	-	-	-	-	-
58. <i>Thalictrum foetidum</i>	+	-	-	-	-	-	-
59. <i>Thymus baicalensis</i>	+	-	-	+	+	+	+
60. <i>Th. mongolicus</i>	-	+	-	-	-	-	-
62. <i>Veronica krylovii</i>	-	+	-	-	-	-	-
63. <i>V. incana</i>	-	-	-	+	+	+	-
64. <i>Vicia multicaulis</i>	+	-	-	-	-	-	-
65. <i>Youngia tenuicaulis</i>	+	-	-	-	-	-	-
Всего:	44	30	19	31	28	25	14

Таблица 55

Динамика видового состава сообществ на участке Чоогей (на 500 м²)

Вид	Год восстановления						
	1998 г.	1999 г.	2000 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.
	3-й	4-й	5-й	13-й	14-й	15-й	17-й
1. <i>Agropyron cristatum</i>	+	+	+	+	+	+	+
2. <i>Allium anisopodium</i>	+	+	+	+	+	+	+
3. <i>A. bidentatum</i>	-	+	+	+	+	-	-
4. <i>A. vodopjanovae</i>	-	-	+	+	-	-	-
5. <i>A. ramosum</i>	+	+	-	+	+	+	+
6. <i>A. senescens</i>	-	-	-	-	+	+	-
7. <i>Artemisia anethifolia</i>	-	+	-	-	-	+	-
8. <i>A. frigida</i>	+	+	+	+	+	+	+
9. <i>A. gmelinii</i>	-	+	-	-	-	-	-
10. <i>Alyssum obovatum</i>	-	+	+	+	+	-	+
11. <i>Atriplex laevis</i>	+	-	-	-	-	-	-
12. <i>Caragana pygmaea</i>	+	+	+	+	+	+	+
13. <i>Carex korshinskyi</i>	+	+	+	+	+	+	+
14. <i>Ceratocarpus arenarius</i>	+	-	-	+	-	-	-
15. <i>Chenopodium aristatum</i>	-	+	-	-	+	-	-
16. <i>Coluria geoides</i>	+	-	-	-	-	-	-
17. <i>Convolvulus ammanii</i>	-	-	+	-	-	-	-
18. <i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	+	+	+	+	+	+
19. <i>Dianthus versicolor</i>	-	+	-	+	+	-	-
20. <i>Ephedra monosperma</i>	-	-	+	-	-	-	+
21. <i>E. regeliana</i>	+	+	+	-	+	-	-

22. <i>Elymus confusus</i>	-	+	-	-	-	-	-
23. <i>Festuca valesiaca</i>	-	+	+	+	+	+	-
24. <i>Heteropappus altaicus</i>	-	+	+	-	+	+	-
25. <i>Iris ruthenica</i>	+	-	-	+	+	+	-
26. <i>I. tenuifolia</i>	-	+	-	+	+	+	-
27. <i>Kochia prostrata</i>	+	+	-	+	+	+	+
28. <i>Koeleria cristata</i>	+	+	+	+	+	+	+
29. <i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	-	+	-	-	-	-	+
30. <i>Orostachys spinosa</i>	-	+	-	+	+	+	-
31. <i>Poa stepposa</i>	+	-	-	+	+	+	-
32. <i>Potentilla acaulis</i>	+	+	+	+	+	+	+
33. <i>Pulsatilla patens</i>	+	-	-	+	+	+	-
34. <i>Salsola collina</i>	-	-	+	-	+	-	-
35. <i>Seseli buchtormense</i>	+	+	-	-	-	-	-
36. <i>Stellaria cherleriae</i>	+	-	-	-	-	-	-
37. <i>Stevenia cheirantoides</i>	+	-	-	-	-	-	-
38. <i>Stipa krylovii</i>	+	+	+	+	+	+	+
39. <i>Thymus mongolicus</i>	-	-	+	-	-	-	-
40. <i>Veronica krylovii</i>	-	-	+	-	-	-	-
41. <i>V. incana</i>	-	-	-	+	+	+	-
Всего:	21	25	20	23	26	21	14

Помимо основных доминантов (*Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum* и *Cleistogenes squarrosa*) отдельными куртинами и экземплярами отмечены *Koeleria cristata*, *Kochia prostrata*, *Allium anisopodium*, *A. ramosum* и др. В небольшом обилии встречаются однолетники. Обычно степи закустарены *Caragana pygmaea*.

Описание почвенного разреза участка Ямаалыг в 1998 г.

A₀ – 0–2 см. Каштановый, бесструктурный. Древянисто-щебнисто-мелкоземный. Поверхность почвы опесчаненная из крупного и среднего песка. Сильно сухой. Уплотнен.

A₁ – 2–23 см. Серовато-бурый Уплотнен. Пронизан корнями злаковых растений. Пылеватая супесь, много дресвы, неразрушенных частиц гранита – 10 %. Супесчаный. Сильно сухой. Переход языками.

В – 23–35 см. Светло-каштановый неоднородный. Уплотнен. Супесчаный. Пронизан тонкими корнями. Крупнопесчано-дресвянистые включения. Дресвы до 25 %. Вскипание от HCl слабое с 24 см. Сухой. Переход ясный.

V_{CaCO_3} – 35–63 см. Неоднородный белесо-серый от обилия карбонатов горизонт, плотный. Бурно вскипает от HCl. Супесчаный с большим количеством дресвы. Свежий. Переход постепенный.

S_{CaCO_3} – 100–110 см. Светло-желтый. Супесь с дресвой, белесая с карбонатным песком. Свежий.

Почва: каштановая супесчаная среднemosная на щебнистом элювии гранита.

За шесть лет исследования (1998–2000 и 2008–2010 гг.) на ключевых участках число видов увеличивается от 19 до 31 на Ямаалыге и от 20 до 26 видов – на Чоогее.

Наблюдаемые различия в видовом составе фитоценозов связаны с разной историей пастбищ.

На участке Ямаалыг площадью около 5 тыс. га существовало круглогодичное пастбище с высокой нагрузкой – 1 овца на 0,3 га. Нагрузка – менее 0,5 га на 1 овцу приводит к коренному изменению видового состава сообществ, почти полному выпадению дерновинных злаков, заменой их корневищной осочкой, полукустарничками (*Artemisia frigida*), низкорослыми многолетниками (*Potentilla acaulis*) и однолетниками (Волкова и др., 1979).

В 1993 г. урочище Ямаалыг было включено в число кластерных участков государственного природного биосферного заповедника «Убсунурская котловина» и стада овец перевели на другие пастбища. На участке осталось лишь не более 500 овец вместо бывших ранее 15 тыс.

Со снижением пастбищной нагрузки началось восстановление сообществ. Исследования последствий резкого изменения нагрузки проводились с 1996 г. (рис. 34).



Рис. 34. Пастбище Ямаалыг в июле 1998 г. при восстановлении.

В период 2008–2010 гг. степь использовалась только как зимнее пастбище с минимальной нагрузкой 1 овца на 10 га. Такая нагрузка явно ниже пастбищной нормы, которая при слабом выпасе колеблется в пределах 1 овца на 6–7 га. На участке Ямаалыг отмечался недовыпас, в связи с чем определенное количество скота с 2011 г., для поддержания традиционного природопользования заповедником было допущено к выпасу. В 2012 г. на участке Ямаалыг общее количество м.р.с. составляло около 7 тыс. Нагрузка колеблется около 1 овца на 0,8–1,0 га. Такая нагрузка немедленно вызвало изменение в видовом составе сообществ (рис. 35).

Сообщества участка Чоогей до 1994 г. круглогодично находились под сильной пастбищной нагрузкой – 1 овца на 0,25 га. Перевыпас при нагрузке 1 овца на 0,4–0,1 га приводит травостой в состояние, близкое к сбою, когда фитоценоз сложен в основном однолетниками с редким участием многолетников. На поверхности почвы появляются пятна, полностью лишенные растительности.



Рис. 35. Пастбище Ямаалыг в июле 2012 г. при деградации.

Резкое уменьшение численности скота по социальным причинам, описанным выше, произошло в 1995 г. Сообщества начали восстанавливаться и первый год наших наблюдений на участке Чоогей был пятым годом восстановления (рис. 36). На участке осталось более 500 овец вместо бывших ранее 21 тыс. овец, 30 лошадей, более 20 коров.



Рис. 36. Пастбище Чоогей в июле 1998 г. при восстановлении.

Описание почвенного разреза участка Чоогей 1998 г.

A_0 – 0–2 см. Каштановый. Песчано-дресвянистый нанос. Рыхлый. Сухой.

A_1 – 2–22 см. Каштановый, довольно интенсивный по окраске, плотный, пронизан корнями злаковой растений, редко корни караганы карликовой. Пылевая супесь со щебнем гранита и дресвы до 10 %. Сухой. Переход постепенный, языковатый.

B – 22–40 см. На грязно-белесом фоне видны темно-коричневые языки из верхнего горизонта. Плотный. Корней мало, много дресвы – 15–20 %, суглинистый. Сухой. Переход постепенный. Вскипание от HCl с 28 см.

B_{Ca} – 40–63 см. Серо-белесый, уплотненный. Встречаются единичные корни. Суглинистый с дресвой гранита. Свежий.

BC – 63–84 см. Неоднородная по окраске, суглинок с дресвой. уплотнен. Свежий.

C – 84–145 см. Желтовато-белесый тонкий песок. Суглинистый. Включения дресвы гранита. Влажный.

Почва: каштановая суглинистая среднemosная на щебнистом элювии гранита.

К началу второй серии наблюдений (2008 г.) участок использовался как летнее и зимнее пастбище с отдыхом весной и осенью. Пастбищная нагрузка оставалась легкой – 1 овца на 3,3 га, что соответствует умеренному выпасу с изреживанием травостоя и выпадением из состава некоторых видов.

В 2011 г. произошли изменения с использованием пастбищ Чоогей и Ямаалыг. Чабаны перегнали скот с деградированных пастбищ, расположенных в долинах рек Эрзин и Тес-Хем на старые угодья – на подгорные пастбища. В 2012 г. на участке Чоогей численность скота составила около 17 тыс. голов овец, несколько стад коров и табунов лошадей. На свои средства чабаны пробурили глубинную скважину, дошли до пласта воды и поставили колодец, из которого вода поднимается с помощью насоса, работающего от частных генераторов.



Рис. 37. Пастбище Чоогей в июле 2012 г. при деградации.

Нагрузка на фитоценозы усилилась и составила около 1 овца на 0,5 га + лошади и коровы. Такая нагрузка приводит к резкому изменению состава сообществ, что мы и наблюдали летом 2012 г. (рис. 37).

Изменение видового состава сообществ в ходе сукцессии восстановления

При резком снижении нагрузки восстановительные процессы идут быстро. При благоприятных погодных условиях в сообществе в первые же годы увеличивается количество видов. Из семенного фонда, содержащегося в почве, в фитоценозах появляются виды разной экологии и различных местообитаний (степные, луговые, лесные). На начальной же стадии сукцессии многие виды выпадают или остаются в сообществе в виде семян (Степи Центральной Азии, 2002).

Благодаря тому, что начало наших наблюдений приходится на третий (Ямаалыг) и пятый (Чоогей) год начальной стадии сукцессии нами засвидетельствована как вспышка видового обилия (Ямаалыг), так и постепенное выпадение видов и установление довольно стабильного видового состава сообществ. В период 2001–2007 гг. обследования не проводились, начались они вновь в 2008 г. и захватили опять три года (2008–2010 гг.). Исходя из време-

ни наблюдений, истории пастбищ и общих представлений о сукцессии восстановления, мы делим весь период на четыре фазы. Первая фаза (до начала наблюдений) – начальная стадия сукцессии; вторая фаза (1998–2000 гг.) – первая продвинутая стадия сукцессии; третья фаза (2000–2008 гг.) – вторая продвинутая стадия сукцессии; четвертая фаза (2008–2010 гг.) – терминальная стадия сукцессии. С 2011 г. началась дигрессионная фаза.

Поскольку период до начала наблюдений различный, то первые годы наблюдений на Ямаалыге включают в себя как начальную, так и уже продвинутую стадии сукцессии. Разбиение сукцессии на стадии и списки видов сообществ первой продвинутой и терминальной стадий сукцессии позволяют нам разделить все виды, участвующие в сукцессии на 10 групп.

Мы уже использовали для пастбищных участков выделение четырех групп видов: устойчивые, флуктуирующие, исчезающие и появляющиеся виды. Если же рассматривается не одна, а несколько экосистем, то появляются новые комбинации видов. Например, виды, устойчивые в экосистеме А и флуктуирующие в экосистеме В и т.д. Анализ фитоценозов участков Ямаалыг и Чоогей позволил выделить 10 групп видов (табл. 56).

Таблица 56

**Группы видов, участвующие в восстановительной сукцессии
на участках Ямаалыг и Чоогей (1998–2000, 2008–2010 гг.)**

Группа	Виды	Число видов	% числа видов в группах
I Устойчивые виды на обо- их участках	<i>Agropyron cristatum</i> , <i>Allium anisopodium</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Caragana pygmaea</i> , <i>Carex</i> <i>korshinskyi</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Koele-</i> <i>ria cristata</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Stipa krylovii</i>	9	13
I а Устойчивые виды на од- ном из участков	<i>Allium lineare</i> , <i>A. ramosum</i> , <i>Ephedra</i> <i>monosperma</i> , <i>Kochia prostrata</i> (Ямаалыг), <i>Festuca valesiaca</i> (Чоогей)	5	7
II Флуктуирующие виды	<i>Allium vodopjanovae</i> , <i>Artemisia anethifolia</i> , <i>Alyssum obovatum</i> , <i>Dianthus versicolor</i> ,	8	12

	<i>Heteropappus altaicus, Iris tenuifolia, Poa stepposa, Pulsatilla patens</i>		
III Виды, выпавшие на обоих участках. Отсутствуют на Чоогее, на Ямаалыге отсутствуют во второй период наблюдений	<i>Androsace septentrionalis, Atriplex fera, Atragene sibirica, Atraphaxis pungens, Barbarea stricta, Cardamine macrophylla, Cotoneaster melanocarpus, Coluria geoides, Cleistogenes kitagawae, Cystopteris fragilis, Ephedra equisetina, Iris loczyi, Kochia densiflora, Lappula consanguinea, Leymus chinensis, Poa botryoides, Spirea media, Silene jennisensis, Stipa sibirica, Thalictrum foetidum, Vicia multicaulis, Youngia tenuicaulis</i>	22	32
IV Виды, выпавшие на продвинутой стадии сукцессии на обоих участках	<i>Atriplex laevis, Convolvulus ammannii, Thymus mongolicus, Veronica krylovii, Stellaria cherleriae, Stevenia cheirantoides</i>	6	9
V Виды, появившиеся на терминальной стадии на обоих участках	<i>Ephedra regeliana, Veronica incana</i>	2	3
VI Появившиеся виды только на Ямаалыге	<i>Artemisia campestris, A. obtusiloba, Chenopodium karoii, Cleistogenes songorica, Thymus baicalensis</i>	5	7
VII Отсутствующие виды на Ямаалыге	<i>Krascheninnikovia ceratoides, Iris ruthenica, Salsola collina, Seseli buchtormense</i>	4	6
VIII Виды, присутствующие в течение всей сукцессии на Ямаалыге, на одной из стадий на Чоогее	<i>Allium senescens, Artemisia gmelinii, Elymus confusus</i>	3	4
IX Присутствующие виды в течение всей сукцессии на Чоогее, на одной из стадий на обоих участках	<i>Ceratocarpus arenarius, Orostachys spinosa</i>	2	3
X Присутствующие виды на одной из стадий на обоих участках	<i>Chenopodium aristatum</i>	1	1
	Всего:	67	100

В ходе сукцессии оставались постоянными лишь 9 видов (13 %) из всего состава зарегистрированных видов. В число флуктуирующих вошло 8 видов (12 %). Всего 20 % видов составляли ядро сукцессионных фитоценозов. Остальные виды или исчезли или появились. Большинство из них выпало из травостоя уже на начальной (Чоогей) и на первой продвинутой стадии сукцессии (Ямаалыг). На второй продвинутой стадии исчезли 9 % видов. Взамен выпавших появились 10 новых видов (15 %), укрепившихся в сообществе.

Часть видов избирательно присутствуют или отсутствуют на одном из ключевых участков, что связано с эдафическими условиями. Так, *Achnatherum splendens* (на денудационной террасе р. Морен) и *Salsola collina* (на Чоогее, расположенном недалеко от солончака) встречаются на глубоко солончаковатых сильно и слабозасоленных почвах. *Chenopodium aristatum*, *Ch. karoï* в основном появляются во влажные годы.

Изменение пастбищной нагрузки в 2011–2012 гг. привело к смене в составе сообществ, сопровождающейся появлением и выпадением видов, что свидетельствует об интенсивном переформировании фитоценозов при кардинальной смене пастбищного режима.



Рис. 38. Пастбище Ончалаан в июле 2012 г.

Зимнее пастбище Ончалаан исследовалось Ч.С. Кыргыз (2004) в динамике с осени 1995 г. по осень 1998 г. три раза в сезон: в мае, когда стада откочевывают на весенние пастбища; в июле – в период максимальной вегетации растений; в сентябре – перед пригоном стада. Спустя 10 лет в 2008–2010 гг. исследования проводились нами (рис. 38).

Описание почвенного разреза участка Ончалаан в 1996 г.

A_0 – 0–4 см. Бурый, бесструктурный. Поверхность почвы опесчаненная из крупного и среднего песка. Древянисто-щебнисто-мелкоземный. Рыхлый. Сухой.

A_1 – 4–25 см. Каштановый. Уплотнен. Пронизан корнями растений. Пылеватая супесь, много дресвы неразрушенных частиц гранита. Супесчаный. Сухой. Переход языками.

B – 25–38 см. Неоднородный светло-каштановый. Супесчаный. Уплотнен. Пронизан тонкими корнями. Песчано-дресвянистые включения. Много дресвы. Вскипание от HCl слабое с 27 см. Сухой. Переход ясный.

B_{CaCO_3} – 38–65 см. Неоднородный, белесо-серый. Мучнисто карбонатный горизонт, уплотнен. Бурно вскипает от HCl. Супесчаный с большим количеством дресвы. Свежий. Переход постепенный.

C_{CaCO_3} – 107–115 см. Светло-желтый. Супесь с дресвой, белесая с карбонатным песком. Свежий.

Почва: каштановая среднemocная супесчаная на щебнистом элювии гранита.

Видовой состав сообществ стабильного пастбища

Сухая степь представлена разнотравно-тонконогово-ковыльной с караганой сообществом. Проективное покрытие составляет 60–70 %, закустаренность – 30 %. Видовая насыщенность на 500 м² небольшая – 13 видов, среди присутствующих видов встречаются почти все жизненные формы, характерные для степной растительности Тувы. Среди злаков доминируют *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata* (табл. 57).

Таким образом, все виды, входящие в видовой состав сообществ участка Ончалаан являются постоянными. За два цикла наблюдений (1996–1998 гг.) и

(2008–2010 гг.) не выявлено ни одного вновь появившегося или исчезнувшего вида. Отмечается лишь изменение доли массы видов в общей фитомассе фитоценоза. Постоянство видового состава при изменении в разные годы доли участия видов свидетельствует о наличии в фитоценозах флуктуационных и отсутствии сукцессионных процессов. Постоянный из года в год режим использования сообществ при неизменном умеренном выпасе привел к стабилизации степной пастбищной экосистемы.

Таблица 57

Долевое участие доминантов в надземной фитомассе на участке Ончалаан, % (1996–1998, 2008–2010 гг.) (по данным Ч.С. Кыргыс, 2004)

№	Вид	1996 г.	1997 г.	1998 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.
1.	<i>Stipa krylovii</i>	18	41	31	36	27	26
2.	<i>Koeleria cristata</i>	8	9	4	5	7	10
3.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	14	8	10	9	12	11
4.	<i>Agropyron cristatum</i>	7	1	12	10	14	7
5.	<i>Carex korshinskyi</i>	13	5	4	6	8	8
6.	<i>Artemisia frigida</i>	10	29	16	14	17	15
7.	<i>Potentilla acaulis</i>	4	2	16	15	7	4
8.	<i>Kochia prostrata</i>	2	2	6	3	2	5
	Другие виды:	24	3	1	2	6	14
9.	<i>Allium senescens</i>	+	+	+	+	+	+
10.	<i>Heteropappus altaicus</i>	+	+	+	+	+	+
11.	<i>Ephedra monosperma</i>	+	+	+	+	+	+
12.	<i>Caragana pygmaea</i>	+	+	+	+	+	+
13.	<i>Koeleria cristata</i>	+	+	+	+	+	+
14.	<i>Parmelia vagans</i>	+	+	+	+	+	+
	Всего:	100	100	100	100	100	100

4.3.1.6. Изменение структуры доминантов

В связи с изменением типа использования сообществ, сменой режима и силы воздействующего фактора, травяные экосистемы почти всегда находятся в состоянии сукцессии. Наиболее постоянен режим использования на се-

нокосах. Если режим сенокосения длительное время не меняется, то сенокосная экосистема достигает квазистационарного состояния, которое мы называем терминальным. В терминальном состоянии находится и пастбищная экосистема, если в течение длительного периода не меняются ни сила пастбищной нагрузки, ни период выпаса (Титлянова, Тесаржова, 1991; Титлянова, 1993; Титлянова, 2002б). Любое изменение режима использования травяной экосистемы включает сукцессионные механизмы. Их отражение мы видим в изменении видового состава сообществ. Наиболее ярко смена режима использования проявляется в структуре доминирования.

В понимание структуры доминирования мы включаем состав доминантов и субдоминантов и долю их участия в сложении фитомассы.

Доминантом мы называем вид, доля участия которого в запасе зеленой или подземной фитомассы 10 % и более от всей массы, соответствующая доля субдоминанта – от 10 до 1 %. Изменение порядка доминирования, или переход доминантов в группу субдоминантов является чрезвычайно важной характеристикой сукцессии (Титлянова и др., 1996б).

Результаты исследования показывают, как изменялась структура доминирования за 12 лет (1998–2010 гг.) на ключевых участках.

Участок Бай-Хол – пример выбитого пастбища, где доминантами сообщества являются полынь холодная и лапчатка бесстебельная (рис. 39). Мелкодерновинный злак змеевка растопыренная еще входит в число доминантов, но ковыль Крылова уже перешел в группу субдоминантов. Сукцессия травостоя данного пастбища не изучалась, но структура его доминантов характерна для пастбищ с высокой нагрузкой.

Участок Эрзин на речной террасе в течение последних десяти лет оставалось под сильной пастбищной нагрузкой, которая снизилась лишь с 2008 г. В первом трехлетии на участке Эрзин (рис. 39) основными доминантами были *Artemisia frigida* (43 %), *Potentilla acaulis* (16 %), *Cleistogenes squarrosa* (21 %). *Stipa krylovii* входил в травостой как субдоминант. После некоторого уменьшения нагрузки, значительных изменений в структуре доминирования

не произошло. *Stipa krylovii* остался в числе субдоминантов. В сообществе по-прежнему доминировали полынь холодная (28 %), змеевка растопыренная (15 %), лапчатка бесстебельная (25 %), хотя их доли несколько поменялись.

Неизменность структуры доминирования на пастбище Эрзин приводит к такому же выводу, как и результаты анализа сочетания видов разных групп (постоянные, флуктуирующие, выпавшие, появившиеся). За 20 лет тяжелой с некоторыми колебаниями пастбищной нагрузки существенных изменений в фитоценозе не произошло. Фитоценозы участка Эрзин стабильно находятся на III стадии дигрессии с постоянным видовым составом, в котором половина видов относится к устойчивым и неизменной структурой доминирования. В первом трехлетии на участке Эрзин (рис. 39) основными доминантами были *Artemisia frigida* (43 %), *Potentilla acaulis* (16 %), *Cleistogenes squarrosa* (21 %). *Stipa krylovii* входил в травостой как субдоминант. После некоторого уменьшения нагрузки, значительных изменений в структуре доминирования не произошло. *Stipa krylovii* остался в числе субдоминантов. В сообществе по-прежнему доминировали полынь холодная (28 %), змеевка растопыренная (15 %), лапчатка бесстебельная (25 %), хотя их доли несколько поменялись.

Неизменность структуры доминирования на пастбище Эрзин приводит к такому же выводу, как и результаты анализа сочетания видов разных групп (постоянные, флуктуирующие, выпавшие, появившиеся). За 20 лет тяжелой с некоторыми колебаниями пастбищной нагрузки существенных изменений в фитоценозе не произошло. Фитоценозы участка Эрзин стабильно находятся на III стадии дигрессии с постоянным видовым составом, в котором половина видов относится к устойчивым и неизменной структурой доминирования.

Видовой состав сообществ участка Морен после снятия пастбищной нагрузки существенно изменился. В 1998–2000 гг. доминантами фитоценоза были полынь холодная (35 %), осочка твердоватая (25 %) и змеевка растопыренная (24 %). Доля ковыля Крылова составляла 12 % (рис. 39).

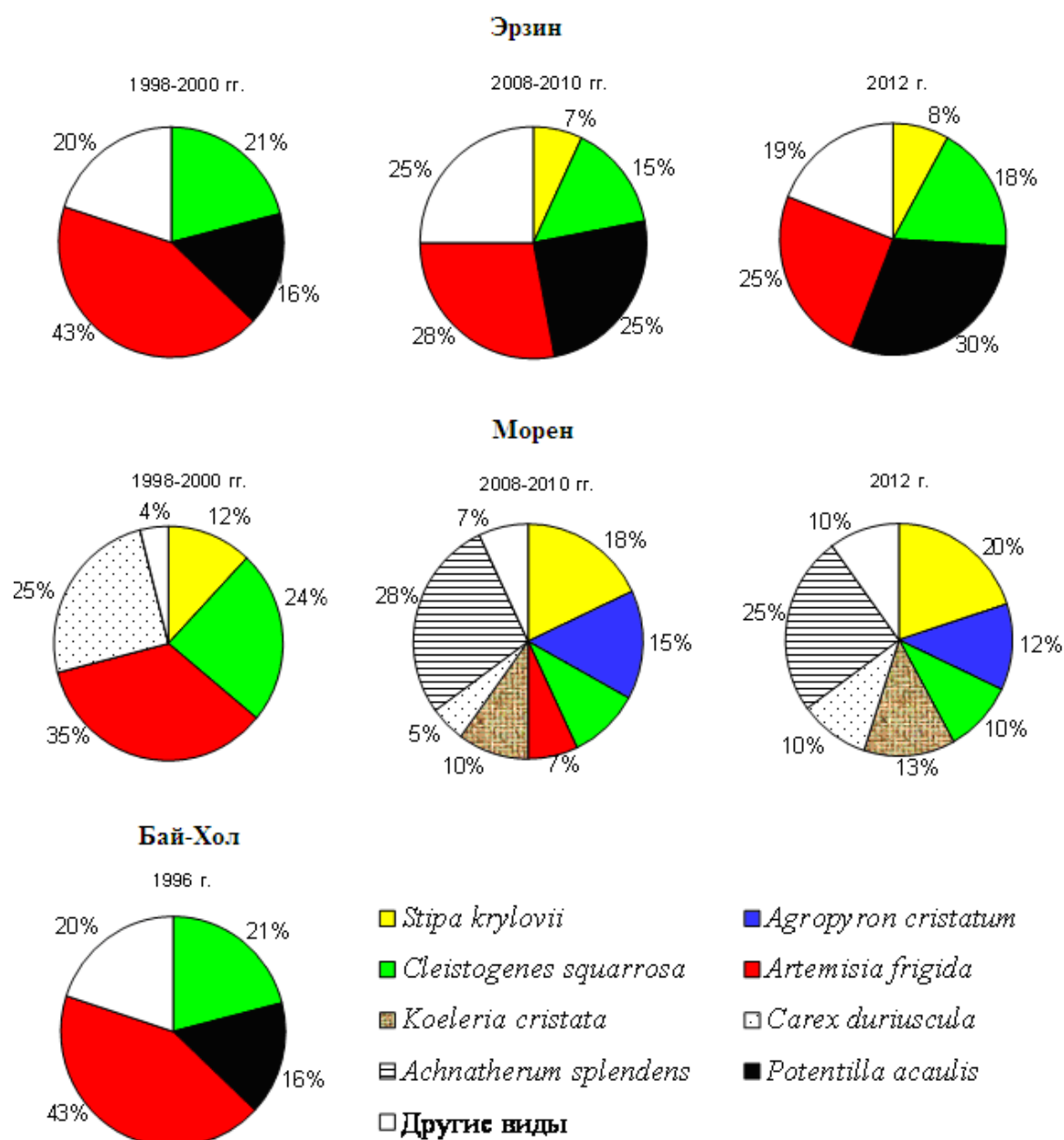


Рис. 39. Долевое участие доминантов в сложении фитомассы.

* Фитомасса экосистем – среднее за 3 года (1998–2000 гг.) и (2008–2010 гг.).

Через 10 лет в фитоценозе господствует чий блестящий (28 %), кроме ковыля Крылова, обилие которого возросло до 22 %, в число доминантов вошли типичные для сухих степей Тувы злаки житняк гребенчатый и тонконог. В пять раз понизилось обилие полыни холодной и осочки, 2,4 раза – змеевки.

Пастбища на подгорных равнинах: Ямаалыг, Чоогей и Ончалаан демонстрируют поведение степных сообществ, находящиеся в более сухих условиях, по сравнению со степями на речных террасах.

Наибольшие изменения в видовом составе сообществ и структуре доминантов произошли на участке Ямаалыг (рис. 40), где тяжелая пастбищная нагрузка с 1996–1998 гг. сменилась на легкую.

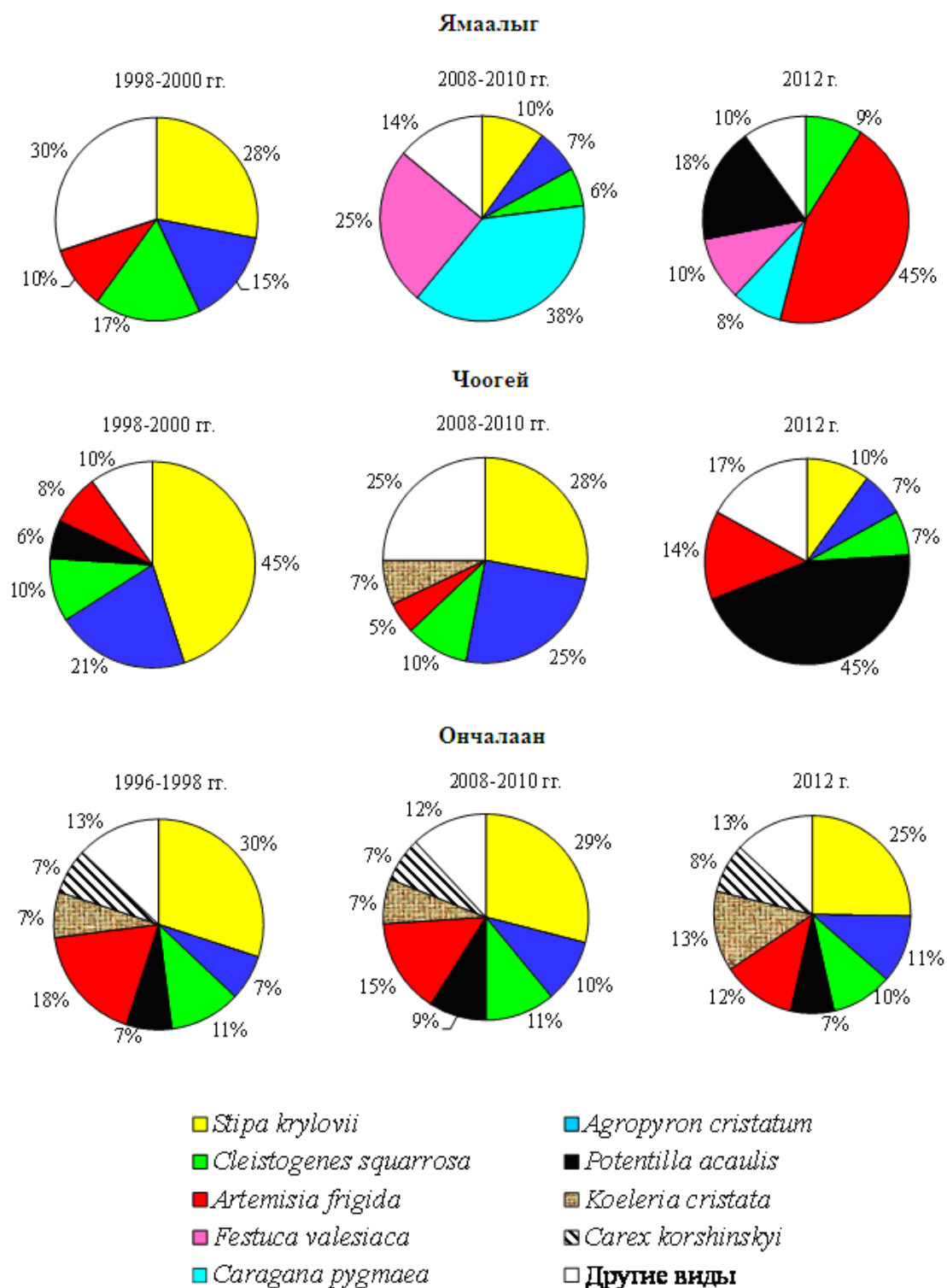


Рис. 40. Долевое участие доминантов в сложении фитомассы на участках, расположенных на подгорных равнинах.

В 1998–2000 гг. основными доминантами на участке были крупнодерновинные злаки – ковыль Крылова, житняк гребенчатый, а также мелкодерновинный злак – змеевка растопыренная. Доля полыни холодной составляла 10 %. За десятилетие в фитоценозе произошли кардинальные изменения: доля *Stipa krylovii* и *Cleistogenes squarrosa* уменьшилась почти в три раза, *Artemisia frigida* выпала из числа доминантов. Господствуют в сообществе *Festuca valesiaca* и *Caragana pygmaea*. За три последних года (2008–2010 гг.) участие *Festuca valesiaca* повысилось с 18 до 25 %, а *Caragana pygmaea* с 27 до 38 %.

При умеренном выпасе овцы скучивают проростки караганы и она встречается в фитоценозе в малом количестве. При недостаточном выпасе – вид разрастется и степь закустаривается. Смена сильного выпаса на легкий существенно меняет состав сообщества. Чтобы вернуть оптимальный видовой состав сообщества следует повысить пастбищную нагрузку.

Как уже говорилось выше, пастбищная нагрузка была повышена с 2011 г. 1 овца/0,8 га и в фитоценозе начались изменения. Участие *Caragana pygmaea* в фитомассе снизилось с 38 до 8 %, *Festuca valesiaca* – с 25 до 10 %. Доля *Stipa krylovii* понизилась и он выпал из числа доминантов. Основными доминантами сообщества стали *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis*, которые до 2011 г. не входили в число доминантов. В 2012 г. их доли в фитомассе составили 45 и 18 % соответственно.

Структура доминирования чутко и быстро реагирует на любые изменения пастбищного режима и является характерным показателем состояния сообществ.

На участке Чоогей, где тяжелая нагрузка уже в 1995 г. сменилась на легкую, состав доминантов за 1998–2000 гг. отражает начальную стадию восстановления сообщества. Вклад ковыля Крылова достигал 45 %, на втором месте житняк гребенчатый (рис. 40). Полынь холодная и лапчатка бесстебельная занимали место субдоминантов, их доля в сообществе была ниже, чем на стабильном пастбище Ончалаан.

Через 10 лет восстановления участие ковыля Крылова снизилось почти в два раза, доля змеевки растопыренной не изменилась, а житняка незначительно повысилась.

Погодичный анализ двух периодов показал, что начавшаяся с 1995 г. сукцессия продолжалась в сторону увеличения обилия житняка и тонконога, снижения доли полыни холодной и исчезновения непоедаемой лапчатки бесстебельной.

К 2000 г. видовой состав сообщества устоялся и отражал сухую степь с легкой пастбищной нагрузкой.

Усиление пастбищной нагрузки в 2011 г. вновь привел к смене доминантов с увеличением доли в сообществе *Potentilla acaulis* в несколько раз и стал основным доминантом фитоценоза, *Artemisia frigida* – в 3 раза, в то время как вклад *Stipa krylovii* в фитомассу уменьшился с 28 до 10 %. Резко снизилась фитомасса одного из лучших пастбищных злаков – *Agropyron cristatum*.

Быстрота изменения структуры доминантов объясняется резким повышением пастбищной нагрузки от 3,3 га на 1 овцу в 2010 г. до 0,5 га на 1 овцу в 2012 г.

Участок Ончалаан находится в терминальной стадии. Доминантом сообщества во все сезоны выступает *Stipa krylovii*, основной ареал которого – степи Монголии (Лавренко и др., 1991; Цвелев, 1968, 1976). Долевое участие ковыля Крылова в надземной фитомассе в среднем составляет 30 % (рис. 40). Листья ковыля хорошо сохраняются в ветоши, поэтому ковыльные сообщества ценятся как зимние пастбища (Юнатов, 1950).

Cleistogenes squarrosa также является доминантом, который относится к позднелетним видам, и его листья, подвергаясь влиянию частых в это время заморозков, сохраняются к зиме зелеными. Ветошь змеевки растопыренной также хорошо поедается животными. Долевое участие его колеблется по годам от 8 до 14 % со средним значением 10 %. *Koeleria cristata* и *Agropyron cristatum* в среднем имеют одинаковое долевое участие (около 7 %). Из осок

представлен *Carex korshinskyi*. В начале наблюдений его вклад в надземную фитомассу колебался, составляя в среднем 8 % (Кыргыс, 2004).

Полукустарничек *Artemisia frigida* является вторым доминантом, его доля менялась от 18 до 12 %. Характер изменения долевого участия полыни холодной и ковыля Крылова по годам одинаков. Полынь холодная устойчив к засухе и заморозкам, обладает хорошей отавностью. Несмотря на частое скусывание, в связи с высокой поедаемостью, стравленные побеги хорошо отрастают. В условиях холодного Забайкалья, в Туве, как и в Монголии, у этого вида развиты стелющиеся по поверхности почвы побеги, надземные плети хорошо укореняются (Горшкова, Гринева, 1977). На участке в засушливые годы полынь холодная образует сплошные ковры величиной $\approx 1 \text{ м}^2$ и более.

Из разнотравья постоянное участие в фитоценозе принадлежит многолетнику *Potentilla acaulis*. Через 10 лет его вклад снизился до первоначального. Доля полукустарничка *Kochia prostrata* варьировала за годы исследования от 2 до 6 %. Участие в надземной фитомассе других видов, представленных *Allium senescens*, *Heteropappus altaicus*, *Ephedra monosperma*, колебалось от 24 % до 1 %. За период наблюдений с 2008 г. по 2010 г. особых изменений в сообществе не зарегистрировано.

Следует особо отметить, что в течение различных по погодным условиям сезонов, на зимнем пастбище Ончалаан неизменным сохранилось число видов и состав основных доминантов. Вклад отдельных видов в структуру доминирования подвергался флуктуационным изменениям. Как отмечает Т.А. Работнов (1983), некоторые виды травянистых растений из-за особенностей жизненного цикла или в результате не ежегодного обсеменения и приживания всходов в отдельные годы доминируют лишь периодически.

Таким образом, на участке Ончалаан все виды относятся к устойчивым, а структура доминирования за 16 лет практически не изменилась. За шесть лет наблюдений отмечались колебания вклада доминирующих видов в 2–3 раза. Однако все изменения носили не направленный характер, а связаны с погодными условиями года. За годы исследования не было зарегистрировано

ни появления «новых» видов, ни выпадения «старых». На стабильный режим использования степное сообщество отвечает неизменностью видового состава и сохранением структуры доминирования.

В результате пастбищной сукцессии происходит незначительное изменение доли видов в структуре экологических групп. Вслед за засушливыми 1998–1999 годами в 2000 году произошла некоторая ксерофитизация растительности обоих участков. За два периода наблюдений в сообществах обоих участков наблюдается варьирование числа ксеромезофитов, выпадение мезофитов, а также увеличение псаммофитов на участке Ямаалыг (табл. 58).

Таблица 58

Динамика экологических групп растений исследуемых участков
(число видов на 500 м², зарегистрированных в течение всего сезона)

Экологическая группа (%)	Ямаалыг						
	1998 г.	1999 г.	2000 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.
Ксерофиты	70	73	89,5	87	82	80	71
Мезофиты	14	10	-	-	-	-	-
Ксеромезофиты	2,3	10	5,3	6,5	7	8	7,5
Мезоксерофиты	9,1	4	-	-	4	4	7,5
Галофит	2,3	3	-	-	-	-	-
Псаммофиты	2,3	-	5,2	6,5	7	8	14
Всего видов:	44	30	19	31	28	25	14
	Чоогей						
	1998 г.	1999 г.	2000 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.
Ксерофиты	86	92	95	87	85	86	79
Мезофиты	4,5	-	-	4	3,5	4,5	-
Ксеромезофиты	4,6	8	5	9	8	4,6	7
Мезоксерофиты	-	-	-	-	3,5	4,6	7
Галофиты	4,6	-	-	-	-	-	7
Всего видов:	21	25	20	23	26	21	14

4.3.1.7. Структура фитомассы

В течение сукцессии меняется не только набор видов и структура доминантов, но и запасы фитомассы (живой и мертвой), а также надземная и подземная продукция.

На участке Эрзин, где пастбищная нагрузка постоянно высокая и устойчивая, максимальный запас зеленой фитомассы (G_{max}) в зависимости от погодных условий меняется от 34 до 56 г/м², составляя в среднем по периодам 44 и 47 г/м², что свидетельствует о постоянстве стравливания и устойчивости фитоценозов к данной интенсивности выпаса (табл. 59).

Таблица 59

Погодичная динамика зеленой (G_{max}) и мертвой ($D+L$) фитомассы, г/м² – $D+L$ (среднее за сезон в сообществах сукцессионного ряда за два периода)

Название пастбища и стадия сукцессии	Запас, г/м ²	Первый период					Второй период				
		1998	1999	2000	X	S.E.	2008	2009	2010	X	S.E.
Эрзин, устойчивая III стадия дигрессии	G_{max}	51	34	48	44	±9	56	48	37	47	±10
	$D+L$	93	58	56	69	±31	96	89	37	74	±32
Морен, сукцессия от полной сбитости к фитоценозу с нулевой нагрузкой	G_{max}	-	36	72	36	±36	108	115	105	109	±5
	$D+L$	-	43	107	50	±54	178	250	220	216	±36
Ямаалыг, сукцессии от деградированного к фитоценозу с недовыпасом	G_{max}	74	89	92	85	±10	108	85	52	82	±28
	$D+L$	172	174	207	184	±20	275	362	349	329	±47
Чоогей, сукцессия от деградированного к пастбищу с оптимальной нагрузкой	G_{max}	100	70	124	98	±27	115	105	123	114	±9
	$D+L$	199	137	206	181	±38	195	232	215	214	±19
Ончалаан* стабильное пастбище с зимней нагрузкой	G_{max}	109	98	67	91	±22	117	123	105	115	±9
	$D+L$	154	333	248	248	±90	192	328	255	258	±67
	* Первый период на Ончалаане 1996–1998 гг.										

Примечание. «-» – нет данных

Суммарный запас ветоши и подстилки ($D+L$) изменяется более резко от 37 до 96 г/м². Однако в среднем по обоим периодам запас мертвой надземной фитомассы почти постоянен (31 и 74 г/м²).

Сообщество деградированного, но устойчивого пастбища Эрзин отличается сглаженной динамикой всех фракций фитомассы. Максимальный запас G_{max} отмечается обычно в осенний период (1998, 1999, 2002 гг.). В сезон 2000 г. G_{max} была максимальная весной и в 2010 г. – в середине лета (июль).

Осенние и весенние максимумы G_{max} совпадали с максимумами живых подземных органов (B). Максимальные запасы B в 2009 и 2010 гг. были зарегистрированы также в осенний период, а динамика G_{max} в эти годы отличалась сглаженностью (табл. 60).

Таблица 60

Погодичная динамика живых (B) и мертвых подземных (V) органов
(средние за сезон)

Название пастбища и стадия сукцессии	Запас, г/м ²	Первый период					Второй период				
		1998	1999	2000	X	S.E.	2008	2009	2010	X	S.E.
Эрзин, устойчивая	B	1093	450	646	730	±330	1146	574	733	818	±295
III стадия дигрессии	V	1058	1325	863	1082	±232	1206	1440	944	1197	±248
Морен, сукцессия от полной сбитости к фитоценозу с нулевой нагрузкой	B	-	218	480	233	±240	1758	1383	789	1310	±489
	V	-	1993	1997	1330	±1152	1706	1984	1443	1711	±271
Ямаалыг, сукцессия от деградированного к фитоценозу с недовыпасом	B	1505	779	1079	1121	±365	2003	1528	1031	1521	±486
	V	1648	1756	1430	1611	±166	2572	2522	1776	2290	±446
Чоогей, сукцессия от деградированного к пастбищу с оптимальной нагрузкой	B	1133	608	739	827	±273	1804	1472	862	1379	±478
	V	1373	1981	1143	1499	±433	2540	2188	1696	2141	±424
Ончалаан* стабильное пастбище с зимней нагрузкой	B	668	641	843	717	±110	1872	1480	990	1447	±442
	V	1862	1469	841	1391	±515	2571	2173	1763	2169	±404

Наибольший запас мертвых подземных органов (V) приходился 4 года на летний сезон и 2 – на осенний. Динамика запасов B и V была различной. Понижение V за счет минерализации происходило в осенне-весеннем сезоне. Как запас живых, так и мертвых подземных органов поддерживался почти постоянным. Средний запас B составлял 730 и 818 г/м², средний запас – 1082 и 1197 г/м² за 1-й и 2-й периоды.

Таблица 61

Надземная и подземная продукция сообществ, г/м² • год

Название пастбища и стадия сукцессии	Запас, г/м ²	Первый период					Второй период				
		1998.	1999	2000	X	S.E.	2008	2009	2010	X	S.E.
Эрзин, устойчивая III стадия дигрессии	<i>ANP</i>	51	75	48	58	±15	56	77	41	58	±18
	<i>BNP</i>	630	475	694	600	±113	784	549	606	646	±123
Морен, сукцессия от полной сбитости к фитоценозу с нулевой нагрузкой	<i>ANP</i>	-	72	140	71	±70	310	212	171	231	±71
	<i>BNP</i>	-	250	1585	612	±852	2424	1528	714	1555	±855
Ямаалыг, сукцессии от деградированного пастбища к недовыпасом	<i>ANP</i>	153	145	124	141	±15	128	188	199	172	±38
	<i>BNP</i>	2014	492	451	986	±891	1887	2448	2272	2202	±521
Чоогей, сукцессия от деградированного к пастбищу с оптимальной нагрузкой	<i>ANP</i>	74	115	92	94	±21	113	308	151	191	±103
	<i>BNP</i>	488	1183	1140	937	±389	1846	1908	630	1461	±721
Ончалаан* стабильное пастбище с зимней нагрузкой	<i>ANP</i>	216	284	192	231	±87	185	366	169	240	±109
	<i>BNP</i>	1336	1412	1414	1387	±81	1800	1505	717	1341	±560

Изменяясь по годам от 41 до 77 г/м² • год надземная продукция за периоды равна и очень мала – 58 г/м² • год (табл. 61). Такая низкая величина *ANP* связана с постоянным отчуждением травы пасущимися животными. Подземная продукция (*BNP*) на участке Эрзин держится из года в год почти постоянной и составляет 600 и 646 г/м² • год для 1-го и 2-го периода. Напом-

ним, что между периодами наблюдений прошло 10 лет. Все показатели биологического круговорота свидетельствуют об устойчивом функционировании пастбища с высокой нагрузкой, сообщества которого по видовому составу относятся к III стадии пастбищной дигрессии.

Менее вариабельной величиной на участке Эрзин, как показали наши исследования, являются величины *ANP* и *BNP* (табл. 80).

На постоянную нагрузку пастбищное сообщество отвечает неизменностью запасов живой и мертвой фитомассы и постоянной величиной чистой первичной продукции.

Участок Морен. До 1999 год нагрузка была очень высокой, на 2000 год – резко снизилась. Ответ сообщества виден сразу же. G_{max} поднимается с 36 до 72 г/м², а $D+L$ с 43 до 107 г/м² (табл. 59). Модель ответа подземной живой фитомассы подобен: запас живых корней при сильной нагрузке составил всего 218 г/м² (минимальна величина среди зарегистрированных) (табл. 60).

После 10 лет отдыха на участке меняется состав доминантов. Во 2-й период G_{max} варьирует около 110 г/м², а запас $D+L$ непрерывно увеличивается. За 3 года он повысился от 178 до 220 г/м².

Запас живых подземных органов за 10 лет возрос от 480 г/м² (2000 г.) до 1758 г/м² (2008 г.) и постепенно начал снижаться во 2-м периоде.

Надземная продукция за один год восстановления увеличилась с 72 до 140 г/м² • год, продолжала увеличиваться с 2000 г. до 2008 г., достигнув максимальной величины – 310 г/м² • год, а затем непрерывно снижалась до 171 г/м² • год (табл. 61). Точно такая же тенденция отмечается и для подземной продукции: быстрый рост корней в первый же год после удаления выпаса, увеличение *BNP* за 10 лет до 2424 г/м² • год и снижение в последующие годы. Тенденция изменения запасов фитомассы и величин продукции отражает два процесса – удаление пастбищной нагрузки и перестройку структуры доминирования.

Низкая величина BNP в 2010 г. связана с флюктуациями гидротермических условий. На всех участках, кроме участка Эрзин, 2010 г. отличается резким снижением запасов живых подземных органов и подземной продукции.

Таким образом, сообщество на участке Морен в ответ на удаление пастбищной нагрузки демонстрирует быстрое восстановление запасов живой надземной и подземной фитомассы, последовательное возрастание запасов $D+L$, установление запасов V на уровне 1330–1711 г/м². На фоне восстановительной сукцессии происходит и флюктуационное снижение запаса B и величины BNP .

Участок Ямаалыг восстанавливался после резкой смены интенсивного выпаса на легкий. Травостой практически не поедался: G_{max} быстро установился на уровне 85 г/м², а надземная мертвая фитомасса ($D+L$) непрерывно увеличивалась, как и на участке Морен, где выпас был полностью прекращен (табл. 59, 60). Запас живых подземных органов увеличивался и достиг максимальной среди всех изученных участков величины 1521 г/м² (за последнее трехлетие). Величины ANP на Ямаалыге варьируют незначительно, колебание величины BNP очень широкое: минимальная продукция намного отличается от максимальной (табл. 61). Сообщество на участке Ямаалыг полностью восстановилось и в структуре его фитомассы пока не видно влияния недовыпаса и резкой смены доминантных видов.

Сообщество на участке Чоогей восстанавливался по модели, близкой к участку Ямаалыг. Однако умеренный выпас (в отличие от очень легкого на Ямаалыге) внес свои положительные коррективы. В сообществе участка запасы ветоши и подстилки достигли своих предельных значений фактически уже в 1-й период (табл. 59, 60). Средний запас G_{max} на Чоогее выше, чем на Ямаалыге. Выше на Чоогее и ANP (во 2-м периоде). Подземная продукция на этих участках почти одинакова (табл. 61).

Умеренный выпас улучшает кормовую базу и сохраняет состав доминантов, характерный для сухих степей. На стабильном пастбище Ончалаан структура фитомассы, не смотря на флюктуации, отличается постоянством.

Зеленая фитомасса во 2-м периоде несколько выше, чем в 1-м, а запас $D+L$, колеблется, в среднем показатели надземной фитомассы близки в 1-м и 2-м периодах наблюдений (табл. 59). Следует отметить значительную разницу в запасе живых и мертвых подземных органов в 1-м и 2-м периодах. Высокие запасы B и V , имеющие почти одинаковую погодичную динамику, характерны для всех 3-х участков на подгорных равнинах (табл. 60).

Запасы B и V в 2008 г. значительно выше, чем их средние величины для сухих степей, в 2009 г. они были близки к средним значениям и в 2010 г. – ниже средних величин. Одновременно с ростом B идет отмирание подземных органов и запас V во все годы несколько превышает средние значения мертвой подземной фитомассы в сухих степях.

Не имея подробных климатических данных, характеризующих погодные условия 2008–2010 гг., мы не можем указать причины интенсивного прироста корней в 2008 г. Однако из опыта исследователей подземных органов в травяных экосистемах (Титлянова, Тесаржова, 1991; Титлянова и др., 1996а; Титлянова, 2002) нам известно, что на прирост подземной фитомассы влияют как осенние погодные условия предыдущего года, так и динамика температуры почвы и выпадение осадков данного года. Довольно часто наблюдаются 2-х или 3-х летние циклы усиленного роста и отмирания корней в травяных экосистемах большого региона.

Флюктуируя из года в год, структура фитомассы не показывает никакого сукцессионного тренда, в связи с постоянной пастбищной нагрузкой. Необходимо отметить, что на участке Ончалаан зарегистрирована самая высокая надземная продукция – $240 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$. Она в 4 раза выше, чем на участке Эрзин, в 1,3 и в 1,4 раза больше, чем на участках Ямаалыг и Чоогей. Максимальная надземная продукция на стабильном пастбище связана с несколькими причинами: выпас осуществляется только зимой и летом, когда вся трава стоит на корню. Благодаря зимнему выпасу ветошь поедается и не препятствует росту травы весной, стабильный состав доминантов поддерживает бесперебойное вегетирование травостоя.

Проведенный анализ показывает, что структура фитомассы, как и структура видового состава и доминантов, отвечает в степях на все изменения и особенности пастбищной нагрузки.

Заключение к разделу «Типы пастбищных сукцессий»

В сообществах пастбищных участков выявлено 92 вида цветковых растений, относящихся к 59 родам, 24 семействам. Наиболее богаты видами семейства Poaceae (20 %), Asteraceae (14 %), Chenopodiaceae (14 %). Широко распространены виды Центральноазиатской группы (28,5 % от общего списка видов), Азиатской (25 %) и Евразийской (24,1 %). Из эколого-фитоценологических групп преобладают степные виды (72 %), значительна доля сорных (18 %); из экологических групп растений господствуют ксерофиты – 71 %; из жизненных форм растений – травянистые многолетники (61 %), кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички составляют 18 %.

Изучение пастбищной сукцессии показало, что существует прямая связь между сменой пастбищного воздействия и ответом сообществ.

Участок Эрзин характеризуется постоянной высокой пастбищной нагрузкой. За годы исследования из видового состава сообществ выпало 11 % видов, появилось – 17 % и постоянно существовало в сообществе – 44 %. Неизменно высокая пастбищная нагрузка и не меняющийся режим выпаса приводят к постоянству определенного состава сообщества.

Участок Морен находился на VI стадии дигрессии (менее 0,2 га на овцу). В 2006 г. пастбище было полностью оставлено и его фитоценозы начали постепенно восстанавливаться. Демутация характеризовалась большим отличием в количестве выпавших (4 %) и появившихся (44 %) видов.

Участок Ямаалыг в течение более 30 лет был под сильной нагрузкой (1 овца на 0,3 га). С 1993 г. степь используется как зимнее пастбище. Со сменой режима выпаса соответственно быстро шла и демутация сообщества. Выпало и появилось 41 % от общего числа видов. С 2011 г. при усилении выпаса видовой состав сообщества вновь изменился. Быстрая и коренная смена режи-

мов выпаса привела сначала к демутации сообщества, а в последние годы (2011–2012 гг.) – к пастбищной дигрессии.

Участок Чоогей в течение 30 лет находился под сильным выпасом. С 1995 г. выпас резко сменился на легкий, который с 2011 г. вновь усилился и сохраняется до сих пор. Ответом на смену сильной пастбищной нагрузки (1 овца на 0,25 га) на легкую (1 овца на 3,3 га) явилась демутационная сукцессия, характерной особенностью которой была быстрая смена видов. Сумма появившихся и выпавших* видов до 2010 г. достигла 35 %.

На стабильном участке Ончалаан с умеренной зимней нагрузкой в течение 16 лет сохраняется набор видов. Вне зависимости от погодных условий не появилось ни одного нового вида и не выпало также ни одного вида.

Следующий используемый нами показатель – структура доминирования.

На участке под постоянной сильной нагрузкой Эрзин за годы исследования отмечены небольшие изменения.

Смена режима выпаса с тяжелого на нулевой на участке Морен привела к коренному изменению структуры доминантов. *Artemisia frigida*, *Carex duriuscula* выпали из травостоя, взамен появились *Achnatherum splendens*, *Agropyron cristatum*, *Festuca valesiaca*.

На участке Ямаалыге выявлены резкие изменения в смене доминантов: выпадение *Artemisia frigida*, появление новых доминантов – *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*. Недовыпас проявляется по многим признакам и, прежде всего в начавшейся закустаренности сообщества *Caragana pugnata*. Усиление нагрузки с 2011 г. вновь привело к изменению состава доминантов на *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis*.

На восстанавливаемом участке Чоогей происходит увеличение доли дерновинных злаков до 76 % в 1998 г. и выпадение из числа доминантов непоедаемого вида *Potentilla acaulis* в 2008–2010 гг. Новое усиление нагрузки привело *Potentilla acaulis* и *Artemisia frigida* в главные доминанты и снизило вклад *Stipa krylovii* в фитомассу в три раза.

* За 100 % считаются все виды, отмеченные в сообществе за период 16 лет.

На стабильном пастбищном участке Ончалаан изменения структуры доминирования не произошло.

В результате пастбищной сукцессии происходит незначительное изменение в структуре экологических групп растений с некоторой ксерофитизацией растительности на участках подгорных равнин.

Запасы фитомассы варьируют на всех пастбищных участках, отражая смену видового и доминантного состава.

Участок деградирующей степи Эрзин, находящийся на III стадии дигрессии, характеризовался флюктуацией запасов без их устойчивого сдвига к снижению или увеличению.

На самом выбитом в начале исследования участке Морен за 15 лет отдыха запас G_{max} увеличился в 3 раза, $D+L$ – в 4 раза и B – в 6 раз. В то же время мертвая подземная фитомасса разлагалась медленно и повысилась в среднем на 15 %.

На участке Ямаалыг, в связи с резким понижением нагрузки, запас $D+L$ увеличился почти в 2 раза, в то время как масса G_{max} колебалась без заметных изменений. Также флюктуировал и запас живых корней, в то время как подземная мортмасса увеличивалась. Подобная же динамика при смене тяжелой нагрузки на легкую наблюдалась и на Чоогее.

В надземной сфере стабильного участка Ончалаан отмечались лишь флюктуации запасов, в то время как запасы живых и мертвых подземных органов были максимальны в 2008 г. и постепенно снизились к 2010 г.

Проведенный анализ по таким показателям как изменение видового состава сообществ, структуры доминирования и запасов фитомассы показывает тесную связь всех показателей фитоценоза с пастбищной нагрузкой. На любое изменение режима выпаса фитоценоз отвечает закономерными изменениями его видового и доминантного состава, и интенсивности продукционного процесса.

4.3.1.8. «Черные земли»

Обычно чабанские стоянки приурочены к лучшим степным участкам, к водопоям и безветренным южным склонам. На местах старых стоянок – участков вокруг поселков, кошар, водопоев, прогонов, возникли и возникают «черные земли», которые лишены растительности или покрыты однолетниками с единичным участием отдельных многолетников.

Неравномерное распределение растений в сообществах участка, передвижение стада овец медленно и кучками, отчуждение растений на высоте 3–5 см от поверхности почвы – все эти факторы быстро доводят участки пастбища до состояния крайней выбитости и появления голых пятен почвы. На таких участках практически пропадает почва, она замещается неким «почвенным субстратом» – слоем из экскрементов и полуразложившихся растительных остатков. В связи с изменением почвы и отсутствием поблизости источников семян растений, «черные земли» зарастают очень медленно.

Еще сильней воздействие животных проявляется вблизи кошар, где на стоянке размером 50 х 50 м содержится более 1000 голов м.р.с. Согласно А.А. Горшковой, В.М. Сахаровскому (1983), на таких участках за две недели растительность внутри кошары уничтожается полностью. С течением времени почва на глубину до 10 см измельчается копытами до пылевидного состояния и смешивается с экскрементами животных. Поверх этой смеси идет наслаивание экскрементной массы. Рыхлый слой глубиной 20 см начинает затруднять движение животных, вследствие чего через 5–6 лет использования, кошары или стоянки переносят на новое место.

Около кошары также изменяется и экологическая обстановка, формируется определенный микроклимат. Моча животных увеличивает щелочность, вызывая «выгорание» растений, что препятствует их восстановлению (Раменский, 1971). Такое экологическое разрушение с исчезновением исходных сообществ оказывает влияние на ход восстановительной сукцессии.

Нами с 2001 г. по 2010 г. изучались «черные земли» на участке **Усть-Элегест**, который расположен на мелкосопочной равнине вдали от открытого

источника воды. До 1996 г. участок использовался как осеннее пастбище и находился в хорошем состоянии. С 1996 г. выпас стал круглогодичным и с каждым годом усиливался.

Описание почвенного разреза сухой степи (контроль).

A_0 – 0–3 см. Коричневый. Сильно задернованный. Густо переплетен тонкими корнями. Серовато-бурый, бесструктурный, супесчаный рыхлый, уплотненный. Сухой.

A_1 – 3–18 см. Светло-коричневый. Неяснопороховатая структура по общему сложению, супесчаный. Сильноздернованный. Уплотнен. Много корней растений. Переход ясный по цвету. Сухой. Вскипание с глубины 18 см.

B – 17–28 см. Окрашен ярче предыдущего, светло-белесый. Уплотненный, бесструктурный или слегка комковатый. Супесчаный. Свежий. Нижняя граница ясная по цвету и началу выделения карбонатов.

B_{Ca} – 28–52 см. Однородный белесо-серый от наличия мучнистого карбоната. Свежий. Вскипание от HCl бурное.

C_{CaCO_3} – 52–109. Белесо-серый горизонт. Карбонатный с дресвой и тонким песком. Уплотнен. Свежий. Внизу крупноплитчатый плотный песчаник.

Почва: каштановая маломощная супесчаная.

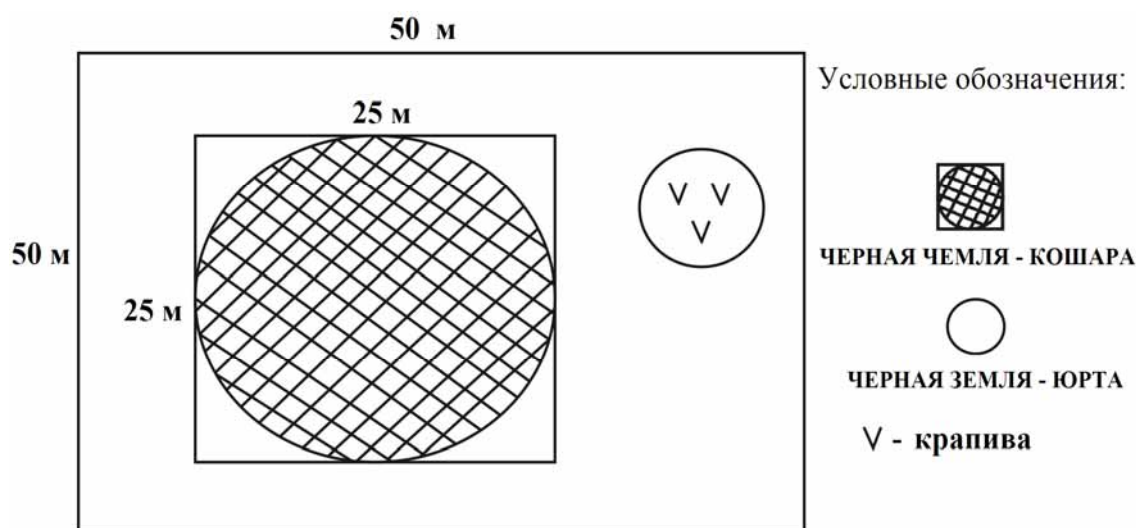


Рис. 41. Заращение бывшей стоянки.

Участок «черной земли» включал старую стоянку, в пределах которой выделялось пятно от бывшей кошары, и окружающую коренную степь. На рисунках 41 и 42 изображено место стоянки, в центре которой находилась кошара. Площадь стоянки – 2500 м², четверть (625 м²) ее занимает кошара, недалеко от кошары стоит юрта, площадью 12–15 м².

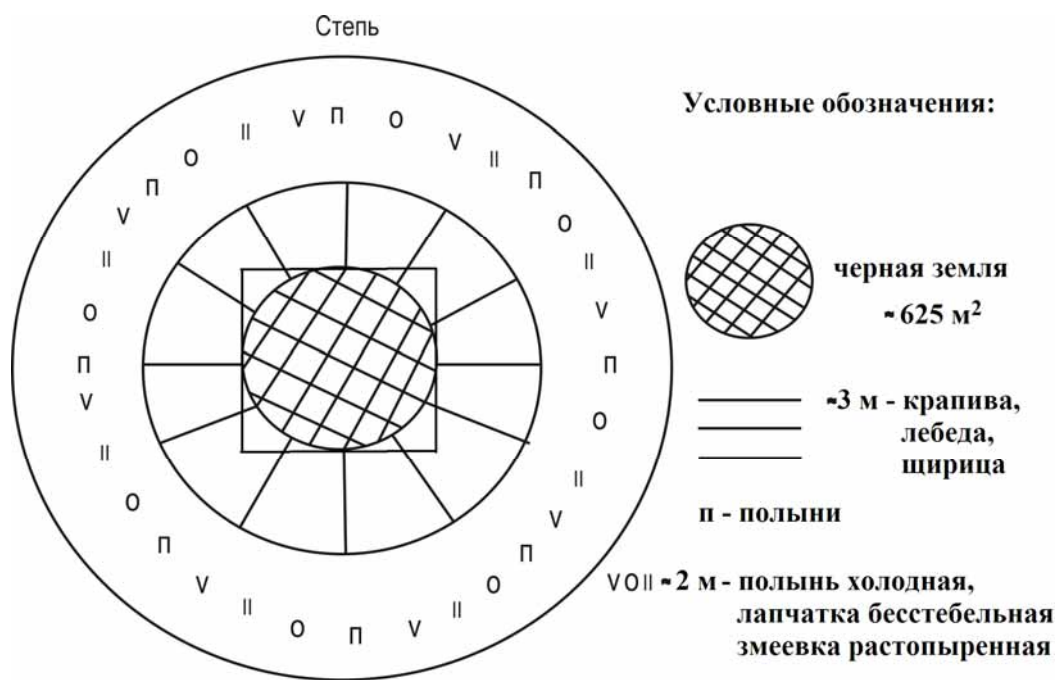


Рис. 42. Вид местности сразу после снятия стоянки.

Примечание. Площадь «черной земли» уменьшена.

Покинутая стоянка представляет собой удручающее зрелище. На месте кошары образовался сплошной участок «черной земли» размером < 625 м².

Вокруг бывшей кошары («черной земли») сформировалось два кольца растительности: 1-е кольцо шириной ≈ 3 м и 2-е – шириной ≈ 2 м. Постепенное заселение идет в течение 10 лет (рис. 42).

В первый год наблюдения, в 2001 г. участок «черной земли» представляла собой открытую без какой-либо растительности пустырь. На 2–4-й год зарастания на втором кольце появляется случайный набор видов. Проективное покрытие на кольце изменяется от 5 до 15 % (табл. 62).

Встречаемость видов на участке «черные земли»

№	Вид	Годы наблюдений									Эколого- фитоценот. тип
		2001–2004			2005–2007			2008–2010			
		Возраст сукцессии, лет									
		1–4-й			5–7-й			8–9-й			
		ч.з.	1 к.	2 к.	ч.з.	1 к.	2 к.	ч.з.	1 к.	2 к.	
1.	<i>Atriplex laevis</i>	-	-	+	-	+	+	+	+	+	с
2.	<i>Amaranthus retro- flexus</i>	-	-	+	-	+	+	+	+	+	с
3.	<i>Urtica cannabina</i>	-	-	+	-	+	+	-	-	-	с
4.	<i>Carduus crispus</i>	-	-	+	-	+	-	+	+	+	с
5.	<i>Chenopodium album</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	+	с
6.	<i>Elytrigia repens</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	+	с
7.	<i>Lappula consanguinea</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	+	с
8.	<i>Lepidium densiflorum</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	+	с
9.	<i>Atrémisia glauca</i>	-	-	+	-	-	+	-	+	+	ст
10.	<i>A. obtusiloba</i>	-	-	+	-	-	+	-	+	+	ст
11.	<i>A. frigida</i>	-	-	-		-	-	-	+	+	ст
12.	<i>Plantago media</i>	-	-	+	-	-	+	-	+	+	л
13.	<i>Taraxacum officinale</i>	-	-	+	-	-	+	-	+	+	с
14.	<i>Potentilla bifurca</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	+	ст
15.	<i>P. acaulis</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	ст
16.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	ст
Проективное покрытие, %			10-15			15-40				60	

Примечание: «+» означает присутствие вида, «-» – отсутствие вида. Ч.з. – «черные земли», 1 к. – первое кольцо, 2 к. – второе кольцо. В список входят все виды, зарегистрированные в июле. Эколого-фитоценотический тип: ст – степной, с – сорный, л – луговой.

На 5–7 год сукцессии от второго кольца к первому продвигаются *Urtica cannabina*, *Atriplex laevis*, а также единично *Elytrigia repens*, *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Lappula consanguinea*, *Lepidium densiflorum*, *Carduus crispus*. Проективное покрытие повышается, по-прежнему не отмечено ни одного растения на «черной земле». На втором кольце новых видов не об-

наружено, число одно–двулетников составляет 8 из 12. Они сильно разрастаются, в особенности *Urtica cannabina*, которая образует чистые группировки. Несколько увеличилось обилие степных видов *Atremisia glauca*, *A. obtusiloba*, *Potentilla bifurca*. Проективное покрытие меняется от 15 до 40 %.

В течение 3-го периода (8–9-й год) на «черные земли» внедряются сорные виды. На первом кольце устойчиво присутствуют ранее внедрившие виды, единично поселяется типично степной вид *Atremisia frigida*, проективное покрытие повышается до 60 %. Выпадения видов не отмечается.

Через 20 лет (наши наблюдения на других местах) сорные виды на «черных землях» представлены единичными экземплярами. На первом и втором кольцах слагается единый фитоценоз, где наряду со степными видами (*Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Agropyron cristatum* и др.), по-прежнему встречаются сорные, среди которых обилие *Amaranthus retroflexus*.

Таким образом, на местах старых стоянок, где растительный покров уничтожается практически полностью, происходит коренная смена сообщества. Сукцессия восстановления длительное время направлена в сторону формирования группировок из сорных видов, отсутствующих в естественном покрове.

За 30 лет зарастания «черные земли» еще не восстанавливаются полностью. Вероятно, период их восстановления до терминальной стадии превышает 50 лет.

Исключительно тревожным является то обстоятельство, что площадь «черных земель» в Туве непрерывно растет. Сравнение карт 1997 г. и 2010 г. показывают, что их площадь увеличилась в несколько раз (рис. 43, 44).

Систематические наблюдения за «черными землями», начатые с 1990-х годов и продолжающиеся до сих пор, позволяют нам высказать большое опасение по поводу современного характера использования пастбищ Тувы.

Для предотвращения возникновения новых «черных земель» необходимо вернуться к пастбищеобороту и изучить приемы традиционного скотоводства, при котором не допускалось появление «черных земель».

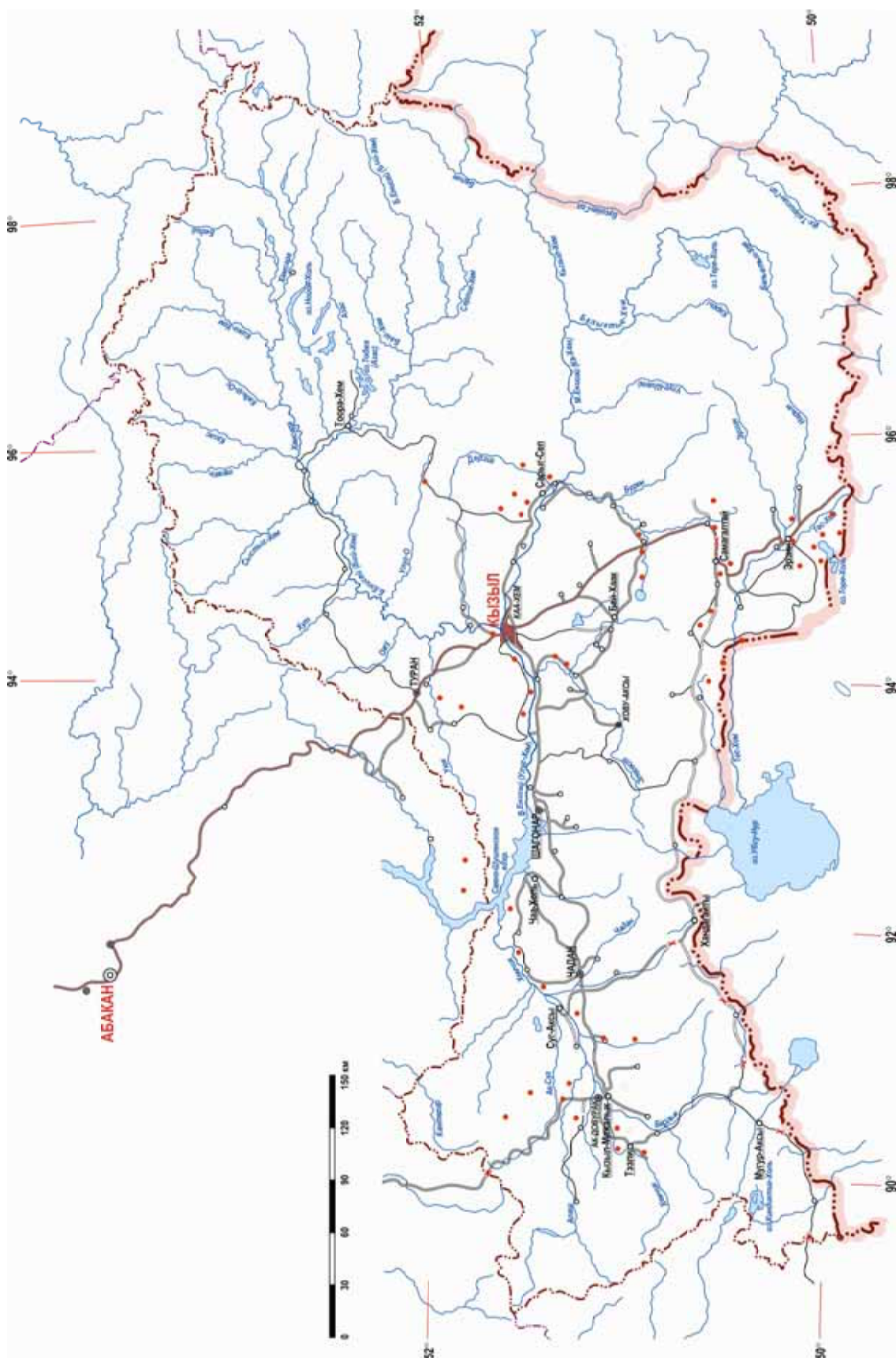


Рис. 43. Картохема расположения пастбищ в Туве на 1997 г. (ТувИКОПР СО РАН).

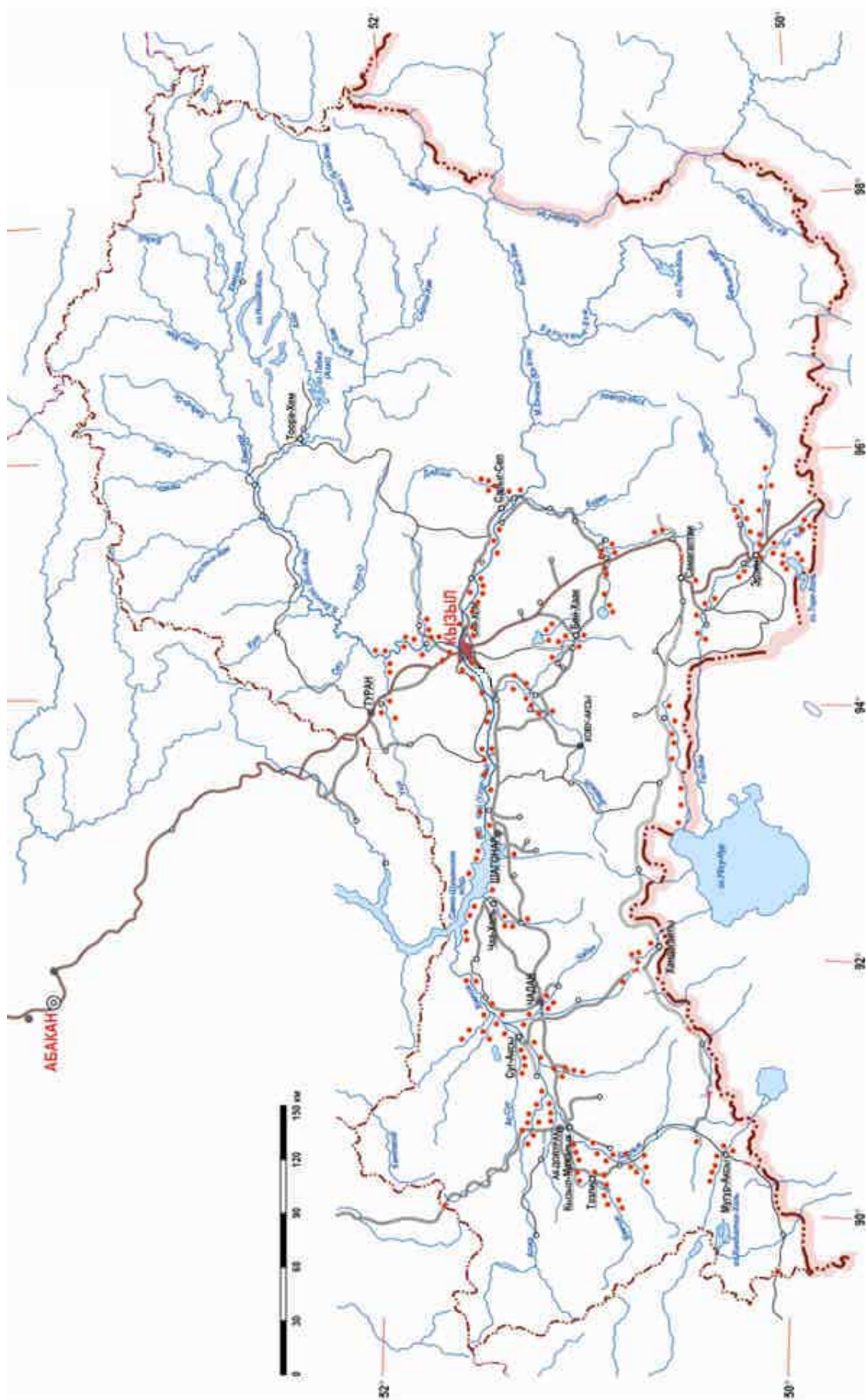


Рис. 44. Картохема расположения пастбищ в Туве на 2010 г. (ТУВИКОПР СО РАН).

4.3.2. Пирогенная сукцессия

Известно, что выжигание и выгорание растительности в степях вызывает разнообразные изменения в последующем развитии растительного покрова. Степные экосистемы восстанавливаются сравнительно быстро, увеличивая видовое разнообразие и усложняя структуру травостоя. Результаты степного пожара определяются различно в зависимости от выгорающей ассоциации, времени пожара, последующей погоды, характера и степени использования травостоя (Буйволов и др., 2012).

Еще раз отметим, что пожары в природе в настоящее время возникают от естественных и антропогенных причин, а пал – прием, заимствованный доисторическим человеком у природы (Работнов, 1978). Намеренное и регулируемое выжигание степной растительности освобождает травостой от ветоши и подстилki, что улучшает кормовую ценность пастбища.

Описание ключевых участков. Объектами исследования являются растительные сообщества трех пирогенных экосистем, расположенных в Турано-Уюкской и Центрально-Тувинской котловинах (рис. 45, табл. 63).

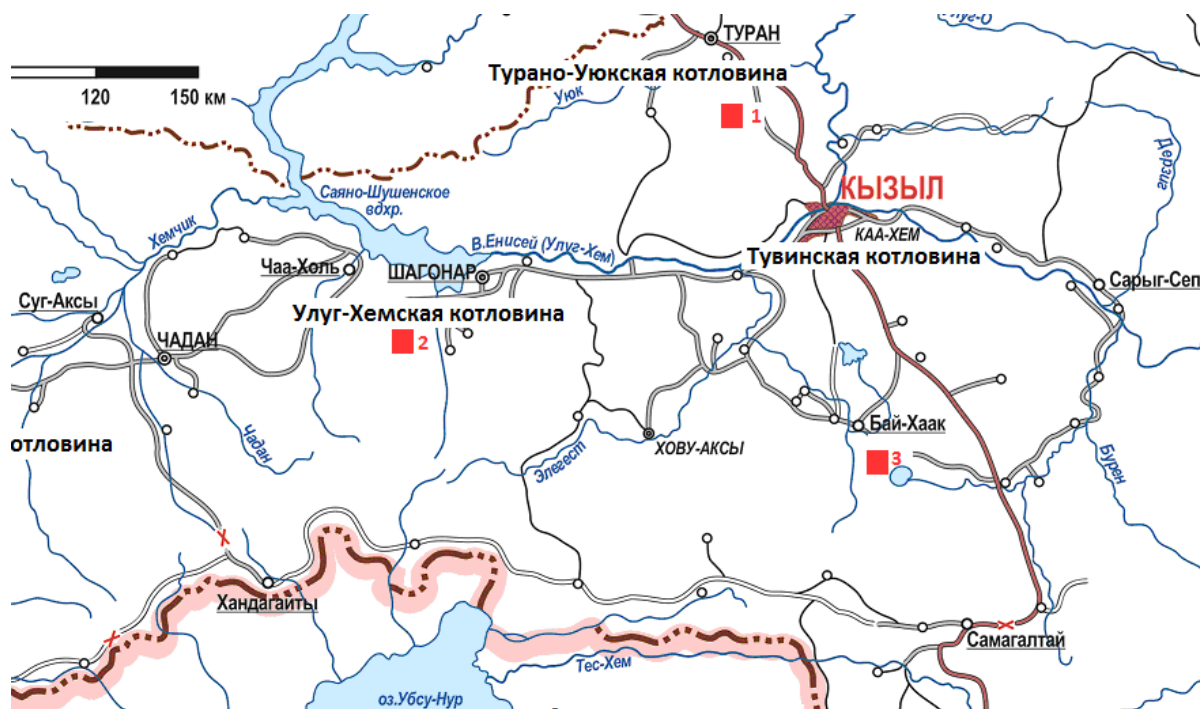


Рис. 45. Картограмма расположения ключевых пирогенных участков.

Характеристика пирогенных ключевых участков

№	Ключевые участки	Мезорельеф	Почва	Экосистемы, год их выжигания и обследования	Режим	Доминанты сообщества на 5–6-й год сукцессии
1.	Сушь	северо-восточный склон Уюкского хребта	чернозем обыкновенный	луговая степь 2004 г. 2005–2010 гг.	легкий зимний выпас	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>S. sibirica</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Phlomis tuberosa</i>
2.	Окрестность оз. Чагытай	северо-восточный склон хр. Восточный Танну-Ола	чернозем южный	настоящая степь 2004 г. 2005–2010 гг.	легкий зимний выпас	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>S. krylovii</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Phlomis tuberosa</i>
3.	Элегест	Мелкосопочная равнина. Улуг-Хемская котловина	каштановая средне-мощная супесчаная	сухая степь 2004 г. 2010 г.	легкий осенний выпас	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Agropyron cristatum</i> <i>Koeleria cristata</i> , <i>Leymus chinensis</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla acaulis</i>

В период наблюдения мы проводили сопоставление серий пробных площадей, подвергшихся огню и негоревших.

Исследования проводились в июле 2005–2010 гг. после весеннего пожара или пала. Все ключевые участки до и после пожара или пала находились под легкой зимней или летней пастбищной нагрузкой.

4.3.2.1. Флористический состав

Анализ сукцессий проводился по нескольким показателям: изменение видового состава сообществ, структуры доминирования, соотношение жизненных форм растений и проективное покрытие.

За годы наблюдений в общем систематическом списке флоры зарегистрировано 83 вида высших растений из 46 родов, 20 семейств. Наибольшим количеством видов представлены семейства: Poaceae (27 %), Fabaceae (16,3 %), Rosaceae (10 %) (табл. 64).

Таблица 64

Флористическая характеристика пирогенных участков

№	Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
1.	Poaceae	11	22	27,0
2.	Fabaceae	4	13	16,3
3.	Rosaceae	5	8	10,0
4.	Asteraceae	4	5	6,0
5.	Caryophyllaceae	3	3	4,0
6.	Lamiaceae	3	3	4,0
7.	Chenopodiaceae	2	2	2,0
8.	Ranunculaceae	2	3	4,0
9.	Cyperaceae	1	5	6,0
10.	Scrophulariaceae	1	2	2,0
11.	Alliaceae	1	6	7,0
12.	Iridaceae	1	2	2,0
13.	Plantaginaceae	1	1	1,1
14.	Apiceae	1	1	1,1
15.	Ephedraceae	1	1	1,1
16.	Limoniaceae	1	1	1,1
17.	Rubiaceae	1	1	2,0
18.	Geraniaceae	1	1	1,1
19.	Dipsacaceae	1	1	1,1
20.	Santalaceae	1	1	1,1
	Всего:	46	83	100

Установленные соотношения географических элементов флоры отражают сильное воздействие на формирование флоры Тувы аридных центров. Наряду с Евразийскими (23 %), Голарктическими (18 %), Палеарктическими (12 %) видами значительное место занимают виды с Азиатскими (25 %) и Центральноазиатскими ареалами (15 %) (табл. 65).

Таблица 65

Соотношение различных географических групп во флоре

№	Группа видов	Число видов	%, от общего числа видов
1.	Азиатская	21	25
2.	Евразийская	19	23
3.	Голарктическая	15	18
4.	Центральноазиатская	12	15
5.	Палеарктическая	10	12
6.	Виды гор юга Сибири, Монголии и Восточного Казахстана	5	6
7.	Космополиты	1	1
Всего:		83	100

Во флоре пирогенных участков из эколого-ценотических групп преобладают: степная – 51 %, лугово-степная – 23 %, луговая – 11 % и др. Незначительна доля сорных видов 4 % от общего списка видов (табл. 66).

Таблица 66

Эколого-фитоценотическая характеристика флоры

№	Вид	Эколого-фитоценот.тип	Жизненная форма	Тип корневой системы	Эколог. группа
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	гор ст	многолет.травян	крупнодерн	К
2.	<i>Allium splendens</i>	ст	»	кор.стерж	К
3.	<i>A. bidentatum</i>	ст	»	кор.к-щ	К
4.	<i>A. senescens</i>	гор ст	»	мелкодерн	МК
5.	<i>A. strictum</i>	ст	»	»	МК
6.	<i>Achillea asiatica</i>	лст	»	кистекорнев	МК

7.	<i>A. millefolium</i>	лес л	»	дл.к-щ	М
8.	<i>Aster alpinus</i>	лст	»	»	МК
9.	<i>Astragalus melilotoides</i>	ст л	»	дл.стержнев	КМ
10.	<i>A. follicularis</i>	ст	»	»	КМ
11.	<i>A. dasyglottis</i>	ст	»	»	КМ
12.	<i>A. danicus</i>	ст	»	»	КМ
13.	<i>Artemisia frigida</i>	ст	полукустарничек	дл.к-щ	К
14.	<i>A. glauca</i>	ст	многолет.травян	»	К
15.	<i>Bromopsis inermis</i>	лл ст	»	дл.к-щ	М
16.	<i>Carex pediformis</i>	лл	»	кор.к-щ	М
17.	<i>C. conspissata</i>	ст л	»	»	КМ
18.	<i>C. korshinskyi</i>	ст	»	»	К
19.	<i>C. obtusata</i>	ст л	»	»	КМ
20.	<i>C. duriuscula</i>	ст	»	»	К
21.	<i>Caragana bungei</i>	ст	кустарник	дл.к-щ	К
22.	<i>C. pygmaea</i>	гор ст	»	»	К
23.	<i>C. spinosa</i>	ст	»	»	К
24.	<i>Carum carvi</i>	л	многолет.травян	стерж.корнев	МК
25.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	гор ст	»	мелкодерн	К
26.	<i>Coluria geoides</i>	ст	полукустарничек	стерж.корнев	К
27.	<i>Dianthus versicolor</i>	ст л	многолет.травян	кор.стерж.	КМ
28.	<i>Koeleria cristata</i>	ст	»	мелкодерн	К
29.	<i>Kochia prostrata</i>	ст	полукустарничек	дл.стерж	К
30.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	пуст ст	»	дл.к-щ	К
31.	<i>Elytrigia repens</i>	ст л з	многолет.травян	»	МК
32.	<i>Ephedra monosperma</i>	ст	кустарничек	»	К
33.	<i>Galium boreale</i>	л лес	многолет.травян.	»	МК
34.	<i>G. verum</i>	л	»	»	КМ
35.	<i>Geranium pratense</i>	л	»	стерж.корнев	М
36.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	ст	»	крупнодерн	К
37.	<i>Heteropappus altaicus</i>	гор лст	»	дл.к-щ	К
38.	<i>Festuca pseudosulcata</i>	ст	»	мелкодерн	К
39.	<i>F. valesiaca</i>	ст	»	»	К
40.	<i>Fragaria viridis</i>	ст л	»	стерж.корнев	КМ
41.	<i>Leymus chinensis</i>	ст	»	крупнодерн	К
42.	<i>L. ramosus</i>	ст	»	»	К
43.	<i>Limonium flexuosum</i>	ст	»	стерж.корнев	К
44.	<i>Nepeta sibirica</i>	лст	»	дл.к-щ	М
45.	<i>Iris ruthenica</i>	л	»	кор.к-щ	М

46.	<i>I. humilis</i>	гор ст	»	»	КП
47.	<i>Oxytropis campanulata</i>	л	»	кистеко́рнев	М
48.	<i>O. pilosa</i>	ст	»	»	К
49.	<i>Phleum phleoides</i>	лст	»	мелкодерн	КМ
50.	<i>Phlomis tuberosa</i>	лст	»	клубнеко́рнев	КМ
51.	<i>Plantago media</i>	лл з	»	сте́рж.ко́рнев	М
52.	<i>Poa angustifolia</i>	ст	»	мелкодерн	К
53.	<i>P. argunensis</i>	ст	»	»	К
54.	<i>P. attenuata</i>	гор ст	»	»	К
55.	<i>P. pratensis</i>	ст	»	»	К
56.	<i>P. stepposa</i>	ст	»	»	К
57.	<i>P. sibirica</i>	лес л	»	ко́р.к-щ	М
58.	<i>Potentilla acaulis</i>	ст	полукустарничек	дл.к-щ	К
59.	<i>P. longifolia</i>	ст л	многолет.травян	»	КМ
60.	<i>P. paradoxa</i>	л с	1–2-лет	»	МК
61.	<i>P. tergemina</i>	ст л	многолет.травян	»	КМ
62.	<i>Pulsatilla patens</i>	лст	»	сте́рж.ко́рнев	К
63.	<i>Sanguisorba officinalis</i>	ст	»	»	КМ
64.	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	ст л	2-лет или многолет	»	КМ
65.	<i>Scutellaria scordiifolia</i>	ст з с	2-лет	»	МК
66.	<i>Silene repens</i>	ст	многолет.травян.	дл.к-щ	К
67.	<i>Spiraea media</i>	л лес ст	кустарничек	»	КМ
68.	<i>Stipa capillata</i>	ст	многолет.травян	крупнодерн	К
69.	<i>S. krylovii</i>	гор ст	»	»	К
70.	<i>S. zalesskii</i>	ст	»	»	К
71.	<i>S. pennata</i>	ст	»	»	К
72.	<i>Stellaria bungeana</i>	л	»	дл.к-щ	М
73.	<i>S. cherleriae</i>	ст	»	мелкодерн	К
74.	<i>Taraxacum collinum</i>	л ст	»	ко́р.к-щ	МК
75.	<i>Thesium refractum</i>	ст	»	»	К
76.	<i>Thalictrum foetidum</i>	л	»	»	МК
77.	<i>Th. petaloideum</i>	л	»	»	МК
78.	<i>Trifolium lupinaster</i>	лл	»	кистеко́рнев	КМ
79.	<i>T. repens</i>	л з	»	»	М
80.	<i>Veronica krylovii</i>	лст	»	дл.к-щ	МК
81.	<i>V. incana</i>	лст	»	»	МК
82.	<i>Vicia cracca</i>	л лес	»	сте́рж.ко́рнев	М
83.	<i>V. amoena</i>	л лес	»	ко́р.к-щ	М

Эколого-фитоценотический тип: лл – лесолуговой, лст – лугово-степной, ст – степной, гор ст – горно-степной, пуст ст – пустынно-степной, сол.ст – солонцевато-степной. л – луговой, лес – лесной, с – сорный, з – залежный.

Тип корневой системы: 1-лет – однолетний, 2-лет – двулетник, 1–2-лет – одно-двулетний, кор.к-щ – короткокорневищный, дл.к-щ – длиннокорневищный, кор.стерж – коротко-стержневой, стерж.корнев – стержнекорневой, крупнодерн – крупнодерновинный, мелкодернов – мелкодерновинный, корнеотпрыс – корнеотпрысковый, кистекокорнев – кистекокорневой.

Экологическая группа: М – мезофит, К – ксерофит, МК – мезоксерофит, КМ – ксеромезофит, Г – галофит, КП – ксеропетрофит, Пс – псаммофит.

Анализ жизненных форм флоры показывает преобладание травянистых многолетников (84 % от всей флоры). Во флоре пирогенных сообществ доля кустарников, кустарничков, кустарничков и полукустарничков составляет 12 %. Доля одно-двулетних видов не значительна – всего 4 %.

Наиболее распространенными экологическими группами являются ксерофиты – 47 %, ксеромезофиты и мезоксерофиты – 40 %. Наименее распространенными являются мезофиты – 13 % от общей флоры.

В послепожарной сукцессии в качестве индикатора изменения мы выделили долю ксерофитов (%) от общего числа видов (табл. 67). На участке луговой степи в ходе сукцессии структура экологических групп не меняется; настоящей степи – доля ксерофитов в сообществе незначительно уменьшается; сухой степи – сообщества двух первых лет сукцессии состояли из одних ксерофитов. За последние четыре года в фитоценозе появились ксеромезофиты, мезоксерофиты и один мезофит.

Таблица 67

Доля ксерофитов от общего числа видов в сукцессионных сериях, %

Ключевые участки	Годы восстановления				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5–6-й
Луговая степь (Сушь)	29	24	25	31	28
Настоящая степь (Чагытай)	40	32	33	35	36
Сухая степь (Элегест)	100	100	80	80	78

4.3.2.2. Динамика видового состава сообществ

Пожар или пал воздействует на степную растительность по-разному в зависимости от силы и частоты горения травостоя, интенсивности выпаса (Mitchell, 2005; Savadogo et al., 2008; Spasojevic et al., 2010). Когда не горевшее ранее сообщество подвергается пожару, возникает пик видов, который затем уменьшается (Hobbs, Atkins, 1990; Whelan, 1995; Bond, Keeley, 2005).

Участок Сушь расположен на пологонаклонной подгорной равнине северо-восточной части Уюкского хребта в Турано-Уюкской котловине. На не горевшем участке луговой степи (контроль) преобладают злаково-разнотравные сообщества с господством *Bromopsis inermis*, *Stipa capillata*, *S. krylovii*, *Carex pediformis*, *Festuca valesiaca* и др. (рис. 46). В качестве содоминантов участвуют *Fragaria viridis*, *Potentilla longifolia*, *Pulsatilla patens*, *Phlomis tuberosa*. За 6 лет наблюдений на участке 500 м² отмечено 66 видов. Проективное покрытие составляет 90–95 %.



Рис. 46. Участок луговой степи Сушь после пожара на 3-й год сукцессии.

Согласно описаниям Е.А. Ершовой (1982), луговые степи в Турано-Уюкской котловине занимают пологонаклонные местообитания с черноземными мало- и среднemosными слабокаменистыми почвами. Травостой развит хорошо, средняя высота составляет 30 см, проективное покрытие 90–95 %, выражено три яруса. Первый ярус разреженный, высотой до 70 см, образован генеративными побегами *Phleum phleoides*, *Calamagrostis epigeios*, *Helictotrichon desertorum* и некоторыми видами разнотравья. Второй ярус густой, в нем сосредоточена основная масса травостоя с преобладанием *Pulsatilla patens*, *Iris ruthenica*, *Carex pediformis*, *Gallium boreale*, *Schizonepeta multifida*, *Phlomis tiberosa*. Высота его 35 см. Третий ярус также густой, высотой 15 см, сформирован низкотравьем и вегетативными побегами *Heteropappus altaicus*, *Carex pediformis*, *Fragaria viridis*, *Plantago media*, *Veronica incana* и др. На участке 100 м² было зарегистрировано 50 видов высших растений. Основу травостоя составляет прострел раскрытый, в качестве содоминанта выступают осока стоповидная, о. Кириллова или группа злаков.

Описание почвенного разреза контрольного участка Сушь не тронутого пожаром в 2005 г.

А – 0–15 см. Буровато-сери-черный однородной окраски. Уплотненный, сильно задернованный корнями растений. Структура неясно комковатая. Песчанисто-пылеватый легкий суглинок с включением крупного щебня. Сухой. Переход заметный по цвету.

В₁ – 16–27 см. Серовато-темно-коричневый, книзу светлеет до буро-серого. Слабоуплотненный. Структура пороховато-слабокомковатая. Много тонких корней трав. Легкий суглинок со щебнем. Нижняя граница ясная по цвету. Сухой. Сильное вскипание с 27 см.

В_{2к} – 27–44 см. Желтовато-серый, с неясными серо-бурыми гумусовыми потеками. Уплотненный, бесструктурный, произвесткованный легкий суглинок с дресвой и щебнем. Сухой.

ВСК – 44–58 см. Белесо-желтовато-серый. Слабоуплотненный, бесструктурный. Сильно произвесткованный мучнисто-пылеватый легкий суглинок с редкой щебенкой и дресвой. Свежий.

С – 58–145 см. Светло-бурый, слабопятнистый. Слабоуплотненный, щебнисто-супесчаный. На щебне грязно-белые карбонатные корочки. Свежий.

Почва: чернозем обыкновенный маломощный легкосуглинистый на щебнисто-супесчаном элюво-делювии.

На участке в апреле 2004 г. в начале вегетации возник весенний пожар из-за неосторожного обращения с огнем, где выгорело ≈ 5 га луговой степи. Май был сухим и жарким. После пожара степь имела черный аспект, на фоне которого сохранились омертвевшие остатки листьев *Aster alpinus*, *Phlomis tuberosa*, *Pulsatilla patens* и *Limonium flexuosum*. Выделялись подгоревшие по краям куртины *Caragana spinosa* и *C. pygmaea*. Ветошь и подстилка были полностью уничтожены огнем.

Через год после пожара (июль 2005 г.) на горевшем участке сообщество имело ярко зеленый аспект, которые создавали *Bromopsis inermis*, *Carex pediformis*, *Stipa krylovii*, *Phlomis tuberosa* и двудольные *Galium boreale*, *G. verum* и др. (табл. 68). На поверхности почвы образовались морозобойные трещины, ветоши и подстилки не было.

Наиболее сильно пострадали от огня плотно- и рыхлокустовые злаки. Так, мятлики (*Poa pratensis*, *P. sibirica* и др.) после пала не встречаются в сообществе, *Koeleria cristata* и *Stipa capillata* находятся в угнетенном состоянии. В фитоценозе отмечен корневищный степной злак *Leymus ramosus*, который, как и другие корневищные злаки и осоки, почти не страдает от пожара, так как их корневища располагаются в почве на значительной глубине. Восстановление сообщества шло за счет несгоревших дерновин и сохранившихся в почве корневищ. В первый период на участке 500 м² выявлено 24 вида, проективное покрытие составило 50–60 %.

**Изменение долевого участия видов (% от зеленой фитомассы)
на участке луговой степи Сушь после пожара**

№	Вид	Год восстановления, лет				
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-6-й
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	+	+	+	+
2.	<i>Allium splendens</i>	-	+	+	+	+
3.	<i>A. senescens</i>	-	+	+	+	+
4.	<i>A. strictum</i>	-	+	+	+	+
5.	<i>Achillea asiatica</i>	-	+	+	+	+
6.	<i>Astragalus melilotoides</i>	+	+	+	+	+
7.	<i>A. dasyglottis</i>	+	+	+	+	+
8.	<i>A. danicus</i>	+	+	+	+	+
9.	<i>Artemisia glauca</i>	-	-	-	+	+
10.	<i>Aster alpinus</i>	+	+	+	+	+
11.	<i>Bromopsis inermis</i>	24	28	22	20	21
12.	<i>Carex pediformis</i>	15	13	15	13	12
13.	<i>C. conspissata</i>	-	+	+	+	+
14.	<i>C. obtusata</i>	-	+	+	+	+
15.	<i>Caragana pygmaea</i>	+	+	+	+	+
16.	<i>C. spinosa</i>	+	+	+	+	+
17.	<i>Carum carvi</i>	-	+	+	+	+
18.	<i>Dianthus versicolor</i>	-	-	-	-	+
19.	<i>Koeleria cristata</i>	-	+	+	+	+
20.	<i>Elytrigia repens</i>	+	+	+	+	+
21.	<i>Galium boreale</i>	11	+	+	+	+
22.	<i>G. verum</i>	10	+	+	+	+
23.	<i>Geranium pratense</i>	-	+	+	+	+
24.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	-	+
25.	<i>Festuca valesiaca</i>	+	15	10	15	13
26.	<i>F. pseudosulcata</i>	-	+	+	+	+
27.	<i>Fragaria viridis</i>	-	+	10	11	10
28.	<i>Limonium flexuosum</i>	+	+	+	+	+
29.	<i>Leymus ramosus</i>	+	+	+	+	+

30.	<i>Nepeta sibirica</i>	-	+	+	+	+
31.	<i>Iris ruthenica</i>	-	+	+	+	+
32.	<i>I. humilis</i>	-	-	+	+	+
33.	<i>Oxytropis pilosa</i>	+	+	+	+	+
34.	<i>O. campanulata</i>	+	+	+	+	+
35.	<i>Phleum phleoides</i>	-	+	+	+	+
36.	<i>Poa argunensis</i>	-	-	-	+	+
37.	<i>P. attenuata</i>	-	-	-	+	+
38.	<i>P. pratensis</i>	-	-	-	+	+
39.	<i>P. sibirica</i>	-	-	-	+	+
40.	<i>Pulsatilla patens</i>	+	10	10	10	10
41.	<i>Potentilla longifolia</i>	-	+	+	+	+
42.	<i>P. paradoxa</i>	+	+	+	+	+
43.	<i>P. tergemina</i>	-	+	+	+	+
44.	<i>Phlomis tuberosa</i>	10	+	+	+	10
45.	<i>Plantago media</i>	-	+	+	+	+
46.	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	+	+	+	+	+
47.	<i>Scutellaria scordiifolia</i>	-	+	+	+	+
48.	<i>Silene repens</i>	+	+	+	+	+
49.	<i>Spiraea media</i>	-	+	+	+	+
50.	<i>Stellaria bungeana</i>	-	-	+	+	+
51.	<i>Stipa capillata</i>	+	12	18	13	10
52.	<i>S. krylovii</i>	10	10	10	10	10
53.	<i>S. zalesskii</i>	-	+	+	+	+
54.	<i>S. pennata</i>	-	-	-	+	+
55.	<i>Taraxacum collinum</i>	-	+	+	+	+
56.	<i>Thesium refractum</i>	-	+	+	+	+
57.	<i>Thalictrum foetidum</i>	-	+	+	+	+
58.	<i>Th. petaloideum</i>	-	+	+	+	+
59.	<i>Trifolium lupinaster</i>	-	+	+	+	+
60.	<i>T. repens</i>	-	+	+	+	+
61.	<i>Veronica krylovii</i>	-	+	+	+	+
62.	<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	+	+
63.	<i>V. amoena</i>	-	+	+	+	+
	Бцero:	24	53	56	61	63

На 2-й год после пожара не горевшая степь выглядела серой, а восстанавливающийся участок имел ярко зеленый фон. В сообществе доминировали корневищные *Bromopsis inermis*, *Pulsatilla patens*, *Carex pediformis*, и дерновинные злаки *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata* и *S. krylovii*. Отмечено много разнотравья, в составе которого преобладали корневищные виды. Единично встречались – *Allium splendens*, *A. senescens*, *A. strictum*, *Koeleria cristata*, *Plantago media*, *Iris ruthenica* и др. На участке 500 м² отмечено 53 вида, проективное покрытие – 60–70 %.

На 3-й год восстановления фитоценоза границы между горевшим и не горевшим участками уже не было видно. В видовом составе сообщества существенных изменений не отмечено. Единичное участие в сложении сообщества принимают *Elytrigia repens*, *Achillea millefolium*, *Oxytropis pilosa* и *O. campanulata*, *Geranium pratense*, *Iris ruthenica*, *I. humilis*, *Carum carvi*, *Trifolium lupinaster* и др. На участке 500 м² выявлено 56 видов, проективное покрытие – 80 %.

На 4-й год сукцессии в фитоценозе единично появляются мятлики (*Poa pratensis*, *P. sibirica*, *P. attenuata*, *P. argunensis*) и *Stipa pennata*. На участке 500 м² выявлено 61 вида, проективное покрытие – 80–90 %.

На 5–6-й год восстановления видовой состав сообщества почти не изменился. Отмечено появление видов коренных степей *Dianthus versicolor*, *Helictotrichon altaicum* и др. На участке 500 м² выявлено 63 вида, проективное покрытие – 90–95 %.

Число доминантов в первый год восстановления сообщества после пожара достигает 6, среди них дерновинный злак *Stipa krylovii*, корневищный – *Bromopsis inermis*, из осок *Carex pediformis* и три вида разнотравья.

На 2-й год число преобладающих видов остается равным 6, из числа доминантов выпадают *Galium boreale*, *G. verum*, остаются – *Bromopsis inermis*, *Carex pediformis* и *Stipa krylovii*, появляется три новых доминанта – *Festuca valesiaca*, *Pulsatilla patens* и *Stipa capillata*.

На 3-й год число доминантов увеличивается до 7, на 4-й год весь состав доминантов сохраняется, близким остается и их вклад в фитомассу.

На 5–6-й год к числу доминантов добавляется *Phlomis tuberosa*, который господствовал сразу после пала, но на 2-й год снизил свое обилие.

В целом структура доминирования восстанавливается быстрее, чем видовой состав сообщества.

Таким образом, в первый год после пожара число видов на выгоревшем участке уменьшается. При отсутствии ветоши и подстилки травостой кажется разреженным, но жизненное состояние большинства видов лучше на горевшем участке, т.к. здесь много цветущих и плодоносящих растений. Уже на второй год после пожара происходит увеличение количества видов почти в 2 раза, растения развиваются значительно лучше, чем на не горевшей степи. На пятый–шестой год число видов в сообществе и проективное покрытие почти полностью восстанавливаются. Необходимо отметить, что в сообществе даже на 6-й год сукцессии не встречаются сорняки. Кроме того, напочвенные лишайники (*Parmelia vagans*) и мхи полностью уничтожаются огнем. Восстановление их идет очень медленно, годами.

Участок Чагытай расположен в подгорной равнине северно-восточной части хр. Восточный Танну-Ола Центрально-Тувинской котловины (рис. 47).

Согласно В.М. Ханминчуну (1980), в сообществе участка настоящей разнотравно-злаковой степи преобладают *Koeleria cristata*, *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa capillata*, иногда встречается *Poa stepposa* и наблюдается постоянная примесь *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Cargana pugnata*. С появлением *Festuca valesiaca* и при господстве его в злаковой группе более отчетливо выявляется горный характер степи. Вместе с типчаком в фитоценозе постоянно присутствует *Carex pediformis*. При сильной щебнистости почв уменьшается участие злаков, среди которых господство переходит к типчаку и овсецу китайскому. В группе разнотравья, кроме полыни и лапчатки, значительное распространение получает *Orostachys*

spinosa. Постоянны в сообществе *Coluria geoides*, *Tulipa uniflora*, *Thymus asiatica* и некоторые кустарники: *Berberis sibirica*, *Grossularia sibirica*, *Spiraea crenata*, *S. hypericifolia*, *Cotoneaster melanocarpa*. Настоящие степи эти богаты по видовому составу, так на участке 100 м² здесь встречается более 40 видов. Средняя высота травостоя составляет 30 см, проективное покрытие до 90 %, задернованность 10–12 %, четко выражены три яруса.



Рис. 47. Участок настоящей степи Чайгытай после пала на 3-й год сукцессии.

Описание почвенного разреза на контрольном участке Чагытай не тронутого палом.

А – 0–14 см. Буровато темно-серый, задернованный. Бесструктурный. Пылевато-тонкопесчаный легкий суглинок. Влажный.

В₁ – 14–30 см. Серовато-темнобурый, постепенно книзу светлеет. Уплотненный, неясно комковатый легкий или средний суглинок, с единичной мелкой щебенкой. Свежий.

В₂ – 30–37 см. Темно серо бурый, неясно пятнистый по общей окраске. Немного плотнее предыдущего, за счет большого количества щебенки. Бес-

структурный легкий суглинок. Свежий. Нижняя граница резкая, слегка извилистая.

ВСК – 37–75 см. Серовато белесо палевый, местами почти белый, сильно обызвесткованный. Бесструктурный, почти не связный дресвянистый легкий суглинок. Свежий.

С – 75–140 см. Светлый палево-бурый уплотненный. Сильно обызвесткованный пылевато-песчаный суглинок. Свежий.

D CaSO₄ – 140–180 см. Светлый палево-бурый. Дресвяно-щебнистый. Сухой.

Почва: чернозем южный маломощный легкосуглинистый на аллювиально-пролювиальном наносе.

В злаково-разнотравном сообществе коренной степи не тронутым палом с *Caragana pugnata* доминируют *Helictotrichon altaicum*, *Bromopsis inermis*, *Stipa krylovii*, содоминируют *Carex pediformis*, *Stipa capillata*, *Phleum phleoides*. В зависимости от погодных условий число видов варьирует по годам (от 38 до 56 видов). В 2005 г. в фитоценозе участка 500 м² было выявлено 56 видов. Проективное покрытие составляет 80–90 %.

Участок Чагытай в 2004 г. подвергался весеннему палу. В первый год после пала степь выглядит ярко зеленой, так как *Bromopsis inermis* и дерновинные злаки – ковыли, типчак, тонконог – отрастали довольно быстро (табл. 69).

Elytrigia repens, *Heteropappus altaicus*, *Phleum phleoides*, *Pulsatilla patens* были повреждены огнем слабо и разрастались быстро. *Poa pratensis*, *Scabiosa ochroleuca*, *Vicia cracca* более чувствительны к огню и в первый год после пожара были низкорослыми с малым количеством листьев. Значительная часть многолетних мезофитов, такие как *Silene repens*, *Plantago media*, *Achillea millefolium*, *Trifolium lupinaster*, *Thalictrum foetidum*, *Th. petaloideum* выглядели угнетенными, низкорослыми и в течение всего лета не цвели. Число видов на участке 500 м² составило 30, что меньше, чем в естественном сообществе. Проективное покрытие уменьшилось с 90–95 до 50–60 %.

**Изменение долевого участия видов (% от зеленой фитомассы)
в сообществе участка настоящей степи Чагытай после пала**

№	Вид	Год восстановления, лет				
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-6-й
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	+	+	+
2.	<i>Allium bidentatum</i>	-	-	+	+	+
3.	<i>A. senescens</i>	-	-	+	+	+
4.	<i>Achillea asiatica</i>	-	+	+	+	+
5.	<i>Astragalus melilotoides</i>	+	+	+	+	+
6.	<i>A. follicularis</i>	-	+	+	+	+
7.	<i>Artemisia frigida</i>	+	+	+	+	+
8.	<i>Bromopsis inermis</i>	23	18	20	20	17
9.	<i>Carex pediformis</i>	+	10	10	12	10
10.	<i>C. korshinskyi</i>	+	+	+	+	+
11.	<i>C. obtusata</i>	+	+	+	+	+
12.	<i>Caragana pygmaea</i>	+	+	+	+	+
13.	<i>C. spinosa</i>	+	+	+	+	+
14.	<i>Carum carvi</i>	-	+	+	+	+
15.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	+	+	+	+
16.	<i>Coluria geoides</i>	+	+	+	+	+
17.	<i>Dianthus versicolor</i>	-	-	-	-	+
18.	<i>Koeleria cristata</i>	10	10	11	10	10
19.	<i>Elytrigia repens</i>	+	+	+	+	+
20.	<i>Galium boreale</i>	+	+	+	+	+
21.	<i>G. verum</i>	+	+	+	+	+
22.	<i>Geranium pratense</i>	-	+	+	+	+
23.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	-	+
24.	<i>Heteropappus altaicus</i>	+	+	+	+	+
25.	<i>Festuca valesiaca</i>	12	10	13	12	15
26.	<i>Fragaria viridis</i>	+	+	+	+	+
27.	<i>Leymus chinensis</i>	+	+	+	+	+
28.	<i>Nepeta sibirica</i>	-	+	+	+	+
29.	<i>Iris ruthenica</i>	-	-	+	+	+
30.	<i>Oxytropis pilosa</i>	-	-	+	+	+
31.	<i>Phleum phleoides</i>	+	10	11	12	10
32.	<i>Poa pratensis</i>	+	+	+	+	+
33.	<i>P. angustifolia</i>	-	-	-	+	+
34.	<i>P. attenuata</i>	-	-	-	+	+
35.	<i>P. stepposa</i>	-	-	+	+	+

36.	<i>Pulsatilla patens</i>	+	+	+	+	+
37.	<i>Potentilla acaulis</i>	+	+	+	+	+
38.	<i>P. paradoxa</i>	+	+	+	+	+
39.	<i>P. tergemina</i>	+	+	+	+	+
40.	<i>Phlomis tuberosa</i>	+	10	12	11	10
41.	<i>Plantago media</i>	-	+	+	+	+
42.	<i>Sanguisorba officinalis</i>	+	+	+	+	+
43.	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	+	+	+	+	+
44.	<i>Silene repens</i>	-	+	+	+	+
45.	<i>Stipa capillata</i>	10	12	10	10	11
46.	<i>S. krylovii</i>	12	15	10	10	12
47.	<i>S. pennata</i>	-	-	-	+	+
48.	<i>Stellaria bungeana</i>	-	-	+	+	+
49.	<i>Spiraea media</i>	-	+	+	+	+
50.	<i>Thesium refractum</i>	-	+	+	+	+
51.	<i>Thalictrum foetidum</i>	-	+	+	+	+
52.	<i>Th. petaloideum</i>	-	+	+	+	+
53.	<i>Trifolium repens</i>	-	+	+	+	+
54.	<i>Veronica krylovii</i>	-	+	+	+	+
55.	<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	+	+
	Всего:	30	43	51	53	55

Уже на 2-й год после пала сообщество восстанавливается и развивается лучше, чем на не горевшей степи. Единично в сообществе встречаются *Achillea millefolium*, *Geranium pratense*, *Nepeta sibirica* и др. На участке 500 м² зарегистрировано 43 вида. Проективное покрытие составляет 80 %. На 3-й год после пала сообщество на участке приобретает типично степную структуру. В видовом составе фитоценоза добавилось 7 видов, ранее не отмечавшихся на участке. Лишь на 4-й год восстанавливаются рыхлокустовые мятлики, на 5–6-й год – *Dianthus versicolor* и *Helictotrichon altaicum*. Число видов от 51 до 55 на 500 м². Проективное покрытие составляет 75–90 %.

Доминантами сообщества первого года после пала были злаки *Bromopsis inermis*, *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata* и *S. krylovii*, на 2-й год добавляются *Carex pediformis*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, с 3-го по 5–6-й годы восстановления остаются те же виды, но с изменением их долевого участия.

Итак, в первый год после пала на горевшем участке настоящей степи, где полностью сгорели ветошь и подстилка, количество видов меньше, чем на целинном участке степи. На второй год наблюдается увеличение видов почти в 1,5 раза. На третий и четвертый годы продолжается рост числа видов. Видовой состав сообщества и проективное покрытие восстанавливаются. Отмечено, как и в луговом сообществе, отсутствие сорных видов и яруса низших растений.

Участок Элегест. Согласно данным Л.П. Паршутинной (1982), типичными в Улуг-Хемской котловине являются злаковые мелкодерновинные сухие степи на каштановых почвах. В составе сообществ преобладают *Stipa krylovii*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Helictotrichon desertorum*, с ними содоминируют *Cleistogenes squarrosa* и *Agropyron cristatum* (табл. 70).

Таблица 70

**Изменение долевого участия видов (% от зеленой фитомассы)
в сообществе участка сухой степи Элегест после пала**

№	Виды	Год восстановления, лет				
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-6-й
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	17	20	18	15	18
2.	<i>Allium senescens</i>	-	-	+	+	+
3.	<i>Artemisia frigida</i>	+	+	+	+	10
4.	<i>Carex duriuscula</i>	+	+	+	+	+
5.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	+	+	+	+
6.	<i>Caragana pygmaea</i>	+	+	+	+	+
7.	<i>C. bugei</i>	+	+	+	+	+
8.	<i>Dianthus versicolor</i>	-	-	-	-	+
9.	<i>Ephedra monosperma</i>	-	-	-	+	+
10.	<i>Koeleria cristata</i>	10	13	11	10	12
11.	<i>Kochia prostrata</i>	-	-	+	+	+
12.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	-	-	-	+	+
13.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	-	+
14.	<i>Heteropappus altaicus</i>	-	+	+	+	+
15.	<i>Festuca valesiaca</i>	+	12	10	10	+
16.	<i>Leymus chinensis</i>	12	15	13	10	10

17.	<i>Poa angustifolia</i>	-	-	-	+	+
18.	<i>P. stepposa</i>	-	-	-	+	+
19.	<i>Potentilla acaulis</i>	-	+	+	+	10
20.	<i>Stipa krylovii</i>	35	37	33	32	35
21.	<i>S. pennata</i>	-	-	-	+	+
22.	<i>Stellaria cherleriae</i>	-	-	+	+	+
23.	<i>Veronica incana</i>	-	+	+	+	+
	Всего:	10	13	16	21	23

Значительную роль в сложении фитоценоза играет *Caragana pugnata*. Единично встречаются *Carex duriuscula* и *C. pediformis*. Из группы разнотравья наиболее характерны *Artemisia frigida*, *Veronica incana*, *Alyssum obovatum*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla acaulis* и *P. bifurca*. Видовая насыщенность составляет 20–22 вида на 100 м². Проективное покрытие – 50–60 %. Высота основной массы травостоя не превышает 10–15 см.

Описание почвенного разреза не тронутого палом участка Элегест.

A₀ – 0–4 см. Коричневый, задернованный. Бесструктурный супесчаный. Уплотнен. Влажный.

A₁ – 4–18 см. Коричневый. Супесчаный рыхлый. Слабо уплотнен. Много тонких корней трав. Свежий. Переход в следующий горизонт ясный.

B – 18–31 см. Светло-коричневый, светлее предыдущего горизонта. Бесструктурный супесчаный. Слабоуплотненный. Нижняя граница ясная по цвету и по мучнистому карбонату. Свежий. Вскипание с глубины 15–25 см.

B_{Ca} – 31–57 см. Однородно белесо-серый. Местами белесые пятна от массы карбонатов. Ниже видны известковистые корочки. Свежий. Вскипание от HCl бурное.

C_{CaCO₃} – 57–120. Белесо-серый. Карбонатный с дресвой и тонким песком. Уплотнен. Внизу супесь, дресва. Свежий.

Почва: каштановая среднemosная супесчаная.

Весной 2004 г. участок Элегест подвергся палу (рис. 48). На не горевшем сообществе коренной сухой степи с *Caragana pugnata* доминировали *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*, Ar-

temisia frigida, *Potentilla acaulis*. Отмечены отдельные куртины *Stipa pennata*. На участке 500 м² выявлено 25 видов, проективное покрытие – 60–70 %.

В первый год после пала участок сухой степи имел ярко зеленый аспект из-за господства дерновинных злаков *Stipa krylovii* (35 %), *Agropyron cristatum* (17 %) *Leymus chinensis* (12 %) и *Koeleria cristata* (10 %), которые росли довольно быстро. Ветошь и подстилка сгорели полностью. На участке 500 м² число видов составило 10, проективное покрытие – 35–45 %.



Рис. 48. Участок сухой степи Элегест после пала на 3-й год сукцессии.

На 2-й год восстановления сообщества происходит дальнейшее увеличение числа доминантов, добавляется *Festuca valesiaca*. Участок имеет ярко зеленый аспект. Отдельными экземплярами отмечены *Heteropappus altaicus*, *Potentilla acaulis* и *Veronica incana*. Количество видов на 500 м² достигает 13. Проективное покрытие составляет 40–55 %.

На 3-й год сукцессии число доминантов и их доля в фитомассе остаются прежними. Появляются новые виды *Allium senescens*, *Kochia prostrata* и *Stel-*

laria cherleriae. Зеленый аспект участка в июле сохраняется. Число видов на 500 м² увеличивается до 16. Проективное покрытие – 45–50 %.

На 4-й и 5–6-й годы восстановления фон горевшего участка и не горевшей степи практически одинаков. На 4-й год появляются полукустарнички *Ephedra monosperma* и *Krascheninnikovia ceratoides*. На 5–6-й год *Festuca valesiaca* выпадает из числа доминантов, его замещают *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis*. Единично появляется *Parmelia vagans*. Число видов на участке 500 м² – 23. Проективное покрытие составляет 60–70 %.

В структуре доминирования происходят незначительные изменения, где на первый год после пала господствуют дерновинные злаки. На 2-й год восстановления сообществ происходит увеличение числа доминантов, на 3-й год – число доминантов и их доля в фитомассе остаются прежними, на 4–6-й годы на горевших и не горевших степных участках доминанты практически одинаковы.

4.3.2.3. Динамика запасов растительного вещества

Пал в первую очередь воздействует на запасы растительного вещества.

Участок Сушь. Запас зеленой фитомассы (*G*) в первый год после пожара (2005 г.) составил 175 г/м², в 2006 г. с новыми доминантами происходит увеличение массы *G* до 187 г/м², с 2007 г. отмечено постепенное снижение ее величины до 156 г/м² (табл. 71).

Огонь полностью уничтожает ветошь и подстилку, которые препятствуют развитию отдельных видов растений.

Начиная с 2006 г. запасы ветоши и подстилки (*D+L*) начинают повышаться. Живые корни (*B*) в слое почвы 0–20 см в год после пожара отмирали и пополнили запас подземной мортмассы (*V*), которая за два года (2006–2007) увеличилась на 550 г/м² и далее колебалась в пределах 1800–2100 г/м². Масса живых подземных органов непрерывно возрастала с 2006. по 2010 г.

Динамика растительного вещества на участках после пала

Фракции растительного вещества	Годы исследований						
Сушь	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009–2010 гг.	X	S.E.
<i>G</i>	175	187	174	165	156	171	±12
<i>D</i>	0	28	53	60	63	41	±27
<i>L</i>	0	46	72	156	185	92	±77
<i>B</i>	1157	1265	1392	1873	2187	1575	±438
<i>V</i>	1950	2275	2311	2295	2372	2241	±166
Чагытай	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009–2010 гг.	X	S.E.
<i>G</i>	135	151	135	118	117	131	±14
<i>D</i>	0	35	48	47	45	35	±20
<i>L</i>	0	38	107	142	157	89	±68
<i>B</i>	856	1065	1157	1264	1524	1173	±247
<i>V</i>	1425	1647	1966	1825	2117	1796	±270
Элегест	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009–2010 гг.	X	S.E.
<i>G</i>	100	124	115	108	87	107	±14
<i>D</i>	0	24	43	33	26	25	±16
<i>L</i>	0	35	92	118	103	70	±50
<i>B</i>	815	1095	1035	1317	1826	1218	±384
<i>V</i>	746	1388	1656	2478	2605	1775	±776

Участок Чагытай. Максимальный запас *G* в сообществе был отмечен на второй год после пала (151 г/м²), затем идет постепенное снижение зеленой массы, которая к 5–6 году сукцессии достигает величин типичных для настоящих степей Тувы.

Ветошь и подстилка (*D+L*) в травостое сообщества отсутствовала в первый год после пала. Со 2-го года сукцессии ее запасы постепенно восстанавливаются. Масса живых подземных органов (*B*) непрерывно возрастала со 2-го года сукцессии. Часть *B* при этом отмирала, увеличивая запас *V*. Разложение подземной мортмассы (*V*) наблюдалось лишь на 4-м году сукцессии. В целом в подземной сфере процессы не были еще полностью сбалансированы.

Прирост корней превышал их отмирание, а отмирание было выше разложения подземной мортмассы. Таким образом, пожар стимулировал усиленный прирост подземных органов.

На участке Элегест запасы надземной фитомассы (G , D , L) были минимальными среди ключевых участков.

В фитоценозе участка сухой степи пал способствовал росту зеленой фитомассы в первые годы сукцессии (2006–2007 гг.), после чего прирост ее замедлился. Запасы D и L к 2009 г. полностью восстановились. Пал стимулировал также процессы в подземной сфере. Живые подземные органы быстро росли и также быстро отмирали. Разложение подземной мортмассы было замедленным, в результате чего запас $B+V$ повысился с 2006 г. по 2010 г. в 1,8 раз (с 2483 по 4431 г/м² в слое почвы 0–20 см).

Заключение к разделу «Пирогенная сукцессия»

Результаты исследования показали, что флора сосудистых растений включает 83 видов, 46 родов и 20 семейств, из которых преобладают *Рoасеае* (27 %), *Chenopodiaceae* (16,3%), *Rosaceae* (10 %). Анализ эколого-фитоценологических групп показал, что главнейшее значение в степных участках имеют степные виды (51 %) и лугово-степные (23 %); из экологических групп растений – ксерофиты 47 %, ксеромезофиты и мезоксерофиты – 40 %; по биоморфологической структуре – травянистые поликарпики (84). Флора представлена различными географическими элементами, из них наиболее значительна группа видов с Азиатскими (25 %), Евразийскими (23 %), Голарктическими (18 %) и Центральноазиатскими ареалами (15 %).

В нашем случае пожар (или пал) был однократным, и мы наблюдали восстановление сообществ. На участке луговой степи количество видов в сообществе за 6 лет повысилось в 2,6 раза, настоящей – в 1,8, сухой – в 2,3. Такое увеличение числа видов – результат их регенерации из почек или семян. Некоторые исследователи после пожара наблюдали увеличение роли клональных растений, и предположили регенерацию видов из подземных органов.

При сохранении узлов кущения первыми после пала восстанавливаются такие виды как *Bromopsis inermis*, *Stipa krylovii*, *S. capillata*, *Carex pediformis*, *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca* и *Pulsatilla patens*.

В сообществах горевших участков выделились виды устойчивые к сгоранию: *Bromopsis inermis*, *Stipa krylovii*, *S. capillata*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla patens* и неустойчивые виды – рода *Poa*, *Dianthus versicolor* и *Helictotrichon altaicum*. Последние сильно повреждаются огнем, т.к. *Dianthus versicolor* имеет тонкие, сухие и быстро сгорающие листья, а *Helictotrichon altaicum* отличается рыхлыми и сухими узлами кущения.

Послепожарная сукцессия влияет на структуру экологических групп. В качестве индикатора изменения мы выделили долю ксерофитов (%) от общего числа видов.

В целом в послепожарной сукцессии в первое десятилетие отмечается некоторая мезофитизация в растительности. Характерной особенностью пирогенной сукцессии является отсутствие в сообществах сорных и низших растений. Лишь в сообществе участка сухой степи Элегест отмечено появление *Parmelia vagans* на 5–6-й год сукцессии.

Необходимо отметить, что все наши данные относятся к влиянию однократного сжигания растительности. Если же выжигание производится регулярно, то в сообществе может произойти смена одних доминирующих видов другими (Beitner et al., 2003; Kahmen, Poschlod, 2008; Suding, Hobbs, 2009; Spasojevic et al., 2010). Согласно Т.А. Работнову (1978) неоднократное на протяжении многих лет выгорание растительности степей и саванн приводит к исчезновению многих видов и в настоящее время они имеют приспособления, предохраняющие их от гибели при пожарах или позволяющие им быстро восстанавливаться.

Изменение структуры растительного вещества выражается в увеличении зеленой фитомассы (*G*) сообществ в первые годы после пожара (или пала), в последующие годы происходит постепенное ее снижение. Выявлено посто-

янное нарастание величин ветоши и подстилки ($D+L$). Через 5–6 лет в фитоценозах выгоревших участков надземная мортмасса ($D+L$) вновь начинает превышать зеленую фитомассу (G). За шесть лет восстановления сообществ запасы живых и мертвых подземных органов ($B+V$) увеличиваются. Масса живых подземных органов в сообществах ключевых участков возросла приблизительно в 2 раза. Подземная мортмасса увеличилась в 1,2–1,5 раза в фитоценозах луговой и настоящей степей, в 3,5 раза – сухой степи.

Увеличение массы живых и мертвых подземных органов свидетельствует об ускорении образования и одновременно отмирания новых корней, корневищ и луковиц, в связи со стимуляцией продукционного процесса в сообществе после пала. В то же время разложение подземной мортмассы замедлилось, что может быть связано с изменением структуры почвенных деструкторов во время пожара.

Однократный пожар или пал приводит к последствию, которое выражается в определенном изменении видового состава сообществ и структуры растительного вещества. В целом одиночный пожар стимулирует продукционный процесс в фитоценозе, что особенно ярко проявилось в подземной сфере и наиболее интенсивно в сухой степи.

Основываясь на шестилетнем наблюдении, мы предполагаем, что последствие пожара или пала длится около 10 лет, после чего экосистема возвращается в терминальное состояние. За десятилетие эффект выжигания, по видимому, теряется, в связи с чем видовой состав фитоценозов и структура растительного вещества полностью восстанавливаются.

4.3.3. Залежная сукцессия

В связи с небольшой длительностью земледельческого использования территории Тувы, брошенные пахотные земли находятся в процессе залежной сукцессии.

Залежные сукцессии были изучены на шести участках ранее распаханых степей различных подтипов – от луговой на черноземе до опустыненной на светло-каштановой почве, расположенных в Турано-Уюкской, Центрально-Тувинской и Убсунурской котловинах (рис. 49, табл. 72).

Исследования проводились в 1997–2010 гг., на 4-й, 7-й, 11-й и 17-й год, после прекращения посевов пшеницы.

4.3.3.1. Флористический состав

На ключевых участках видовое разнообразие сообществ достаточно велико. За годы наблюдений выявлено 153 вида высших сосудистых растений (Приложение II), принадлежащих к 94 родам, 29 семействам (табл. 73). Наиболее многовидовыми семейства являются Poaceae, Asteraceae и Fabaceae.

Таблица 73

Флористическая характеристика ключевых залежных участков

№	Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
1.	Poaceae	14	26	17,0
2.	Asteraceae	13	24	15,0
3.	Fabaceae	8	18	12,0
4.	Chenopodiaceae	7	10	6,5
5.	Brassicaceae	7	9	6,0
6.	Rosaceae	5	9	6,0
7.	Caryophyllaceae	6	7	4,5
8.	Lamiaceae	6	6	4,5
9.	Ranunculaceae	2	5	3,2
10.	Cyperaceae	1	4	2,6
11.	Scrophulariaceae	3	4	3,0
12.	Boraginaceae	3	3	2,0

13.	Amaranthaceae	1	3	2,0
14.	Polygonaceae	3	3	2,0
15.	Rubiaceae	1	3	2,0
16.	Alliaceae	1	2	1,3
17.	Convolvulaceae	1	2	1,2
18.	Iridaceae	1	2	1,3
19.	Plantaginaceae	1	2	1,3
20.	Urticaceae	1	2	1,2
21.	Apiceae	1	1	0,6
22.	Cannabaceae	1	1	0,6
23.	Ephedraceae	1	1	0,6
24.	Fumariceae	1	1	0,6
25.	Geraniceae	1	1	0,6
26.	Нупесоасеae	1	1	0,6
27.	Limoniaceae	1	1	0,6
28.	Piaceae	1	1	0,6
29.	Solanaceae	1	1	0,6
	Всего:	94	153	100

Во флоре залежных участков преобладают виды Евразийской (35,2 %), Азиатской (20,3 %), Голарктической (13,7 %), Центральноазиатской (10,5 %) и Палеарктической (9,2 %) групп ареалов (табл. 74).

Таблица 74

Соотношение различных географических групп в залежной флоре

№	Группа видов	Число видов	%, от общего числа видов
1.	Евразийская	54	35,2
2.	Азиатская	31	20,3
3.	Голарктическая	21	13,7
4.	Центральноазиатская	16	10,5
5.	Палеарктическая	14	9,2
6.	Виды гор юга Сибири, Монголии и Восточного Казахстана	11	7,2
7.	Космополиты	5	3,3
8.	Азиатско-американские	1	0,6
	Всего:	153	100

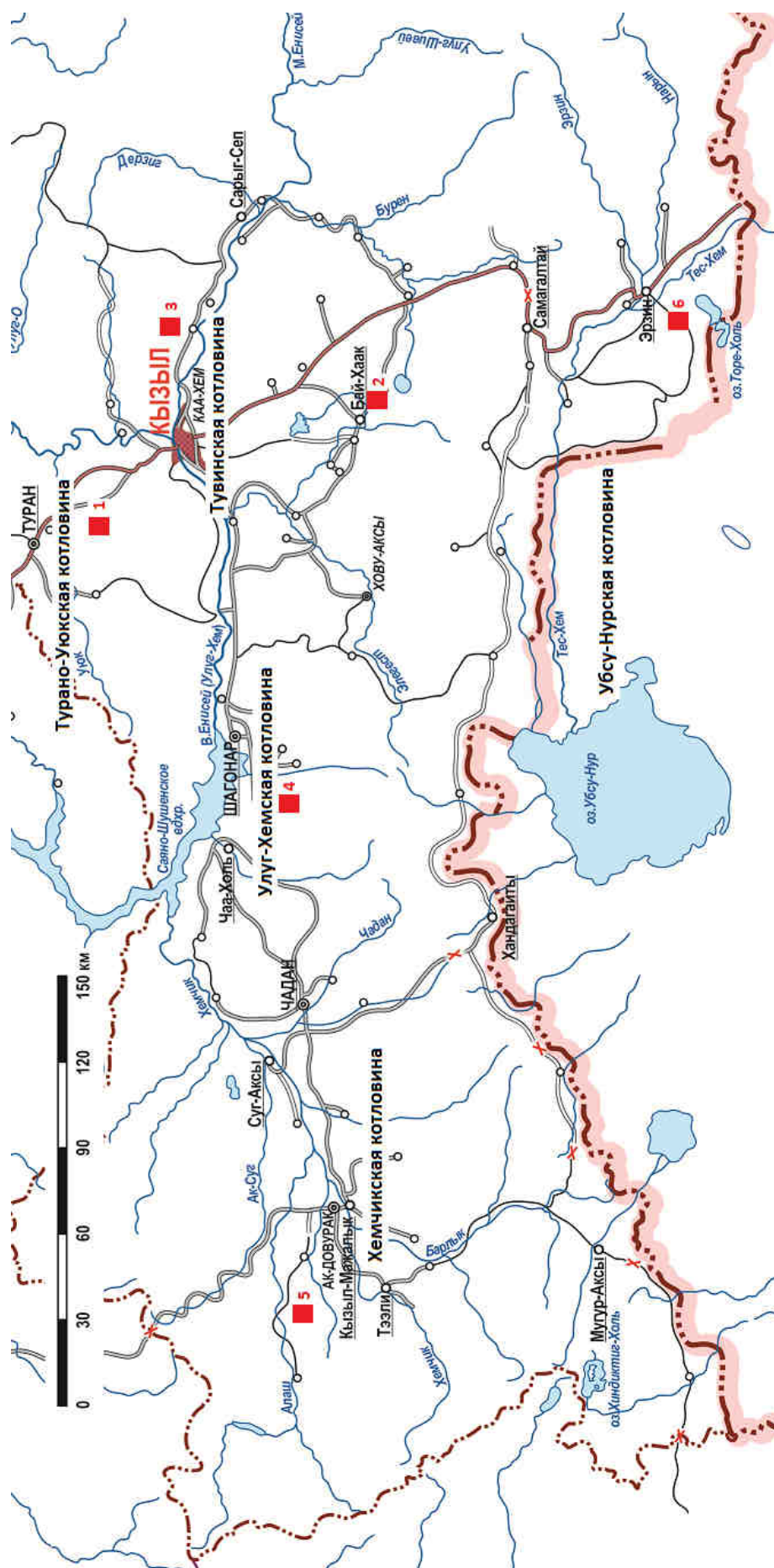


Рис. 49. Картограмма расположения ключевых участков залежей.

Характеристика залежных ключевых участков

№	Ключевые участки	Местоположение	Почва	Режим использования	Возраст сукцессии лет	Доминанты коренных степей	Доминанты начальной стадии сукцессии (4 г.)
1.	Сушь	Северо-восточный склон Уюкского хребта	чернозем обыкновенный	легкий зимний выпас	17 лет	Луговая степь. <i>Helictotrichon altaicum</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Galium verum</i>	<i>Artemisia sieversiana</i> , <i>A. annua</i> , <i>A. commutata</i> , <i>A. glauca</i> , <i>Atriplex fera</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Cirsium setosum</i>
2.	Сосновка	Северо-восточный склон хр. Восточный Танну-Ола	чернозем южный	легкий летний выпас	17 лет	Настоящая степь. <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Stipa krylovii</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Helictotrichon altaicum</i>	<i>Artemisia anethifolia</i> , <i>A. annua</i> , <i>A. commutata</i> , <i>A. sieversiana</i> , <i>Atriplex fera</i> , <i>Chenopodium album</i>
3.	Суг-Аксы	Тувинская котловина. Коренная терраса р. Малый Енисей	каштановая среднемошная легкосуглинистая	то же	17 лет	Сухая степь. <i>Stipa orientalis</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Artemisia frigida</i>	<i>Artemisia annua</i> , <i>A. anethifolia</i> , <i>A. glauca</i> , <i>A. commutata</i> , <i>A. sieversiana</i>
4.	Шагонар	Улуг-Хемская котловина. Мелкосопочник. Долина	каштановая среднемошная легкосуглинистая	то же	17 лет	Сухая степь. <i>Koeleria cristata</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Stipa orientalis</i>	<i>Artemisia annua</i> , <i>A. anethifolia</i> , <i>A. commutata</i> , <i>A. sieversiana</i> , <i>A. scoparia</i> , <i>Cannabis sativa</i>
5.	Эрги-Барлык	Хемчикская котловина. Мелкосопочник	каштановая маломощная щебнистая	то же	17 лет	Сухая степь. <i>Stipa krylovii</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Potentilla acaulis</i>	<i>Artemisia anethifolia</i> , <i>A. annua</i> , <i>A. dolosa</i>
6.	Унегети	Убсунурская котловина. Мелкосопочник	светло-каштановая маломощная супесчаная	то же	17 лет	Опустыненная степь. <i>Stipa krylovii</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Koeleria cristata</i>	<i>Artemisia annua</i> , <i>A. anethifolia</i> , <i>A. commutata</i> , <i>A. glauca</i> , <i>Cannabis sativa</i>

Все господствующие виды на залежных участках по своему фитоцено- тическому типу являются степными. Степные же виды преобладают во фло- ристическом составе залежных участков – 46 %. Заметно число лугово- степных (22 %) и луговых (15 %) видов. Высока доля сорных – 31 % от обще- го списка видов (Приложение II).

Из экологических групп растений широкое распространение имеют: ксерофиты – 42 %, ксеромезофиты и мезоксерофиты – 31, мезофиты – 16.

Анализ жизненных форм флоры показал преобладание травянистых многолетников (59 % от всей флоры). Кустарники, кустарнички, полукустар- ники и полукустарнички составляют 14 %. Значительное участие во флоре принимают одно–двулетние виды (27 %).

4.3.3.2. Динамика видового состава сообществ

Участок Сушь. В сообществе контрольного участка в луговой степи (це- лина) господствуют как дерновинные (*Helictotrichon altaicum*, *Stipa capillata*), так и корневищные ксеромезофитные виды (*Carex pediformis*, *Galium verum*, *Bromopsis inermis*). Постоянными видами в сообществе являются *Phleum phleoides*, *Pulsatilla patens*, мятлики и др. Основу экологического спектра со- общества составляет группа мезоксерофитов (41–47 %). Фитоцено- тический спектр представлен злаковой, ирисовой и простреловой формациями. Проек- тивное покрытие достигает 80–95 %. На участке 100 м² зарегистрировано бо- лее 60 видов высших растений (Куминова и др., 1985).

В связи с тем, что пирогенные и залежные участки находятся рядом, то на контрольном участке исходно луговой степи был сделан один почвенный разрез (см. Главу 4.3.2).

В ходе сукцессии в фитоценозе залежного участка происходит посте- пенное увеличение и числа видов и проективного покрытия (табл. 75). На на- чальной стадии сукцессии наибольшую долю в общем списке составляют сорные виды, количество которых резко уменьшается к 11 году. Их замеща- ют степные виды, доля которых достигает 26 %, что близко к их встречаемо-

сти в коренной степи. Общая высокая доля лугово-степных и степных видов на 17-летней залежи свидетельствует о лугово-степной направленности развития растительных сообществ.

Таблица 75

Характеристика стадий сукцессии на участке Сушь

Показатели	Возраст сукцессии, лет				
	4	7	11	17	Целина
Проективное покрытие, %	20–30	50–60	60–70	70	80–95
Общее число видов на 500 м ²	18	45	48	58	69
Из них в %:					
рудеральных	56	44	21	12	9
луговых	28	24	26	24	23
лугово-степных	11	24	27	33	38
степных	5	8	26	27	26
Всего, %	100	100	100	96	96
Петрофиты, ксерогигрофиты, %	-	-	-	4	4

Через 4 года (I стадия) после начала сукцессии залежное сообщество состоит в основном из одно–двулетних полыней *Artemisia annua*, *A. sieversiana*, а также многолетних *Artemisia commutata*, *A. glauca*, и из маревых – *Atriplex fera*, *Chenopodium album* (табл. 76).

Таблица 76

Изменение долевого участия видов (% от зеленой фитомассы) в сообществе участка луговой степи Сушь

№	Вид	Возраст сукцессии, лет				
		4	7	11	17	Коренная степь
	Число видов	18	45	48	58	69
1.	<i>Artemisia annua</i>	10	+	-	-	-
2.	<i>A. anethifolia</i>	+	+	+	-	-
3.	<i>A. commutata</i>	10	+	-	-	-
4.	<i>A. glauca</i>	10	+	+	+	+

5.	<i>A. scoparia</i>	-	+	+	+	-
6.	<i>A. sieversiana</i>	22	8	+	+	-
7.	<i>A. vulgaris</i>	+	+	+	+	-
8.	<i>Achillea asiatica</i>	-	-	+	+	+
9.	<i>A. millefolium</i>	-	+	+	+	+
10.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	5	7	+
11.	<i>Allium anisopodium</i>	-	-	+	+	+
12.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	-	+	-	-	-
13.	<i>Aster alpinus</i>	-	-	-	-	+
14.	<i>Astragalus dasyglottis</i>	-	-	-	-	+
15.	<i>A. danicus</i>	-	+	-	-	+
16.	<i>A. melilotoides</i>	-	-	-	+	+
17.	<i>Atriplex fera</i>	11	10	+	+	+
18.	<i>Axyris amaranthoides</i>	-	+	-	-	-
19.	<i>Bromopsis inermis</i>	-	+	36	24	25
20.	<i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	-	-	+	+	+
21.	<i>Camelina microcarpa</i>	-	+	-	-	-
22.	<i>Caragana pygmaea</i>	-	-	-	+	+
23.	<i>Carex pediformis</i>	-	-	+	18	22
24.	<i>C. kirilowii</i>	-	-	-	-	+
25.	<i>C. obtusata</i>	-	-	-	-	+
26.	<i>Carduus crispus</i>	-	+	-	-	-
27.	<i>Carum carvi</i>	-	-	-	+	+
28.	<i>Cerastium arvense</i>	-	+	+	+	+
29.	<i>C. holosteoides</i>	-	+	-	-	-
30.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	-	+	-	-	-
31.	<i>Chenopodium album</i>	10	-	-	-	-
32.	<i>Ch. aristatum</i>	+	+	-	-	-
33.	<i>Cirsium setosum</i>	12	+	+	-	-
34.	<i>Convolvulus bicuspidatus</i>	-	10	-	-	-
35.	<i>Corydalis capnoides</i>	-	+	-	-	-
36.	<i>Crepis tectorum</i>	-	+	+	-	-
37.	<i>Dianthus versicolor</i>	-	-	-	+	+
38.	<i>Elytrigia repens</i>	-	35	23	+	-
39.	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	-	+	-	-	-
40.	<i>Fallopia convolvulus</i>	+	-	-	-	-

41.	<i>Festuca pseudosulcata</i>	-	-	-	+	+
42.	<i>F. valesiaca</i>	-	-	+	12	+
43.	<i>Galium verum</i>	-	-	+	+	10
44.	<i>G. boreale</i>	-	-	-	-	+
45.	<i>G. ruthenicum</i>	-	+	-	-	+
46.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	+	10
47.	<i>H. schellianum</i>	-	-	-	-	+
48.	<i>Heteropappus altaicus</i>	-	12	+	+	+
49.	<i>Iris humilis</i>	-	-	-	-	+
50.	<i>I. ruthenica</i>	-	-	-	-	+
51.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	+	+	+
52.	<i>Leymus chinensis</i>	-	-	10	10	+
53.	<i>L. ramosus</i>	-	+	-	-	+
54.	<i>Lepidium densiflorum</i>	-	+	-	-	-
55.	<i>L. apetalum</i>	-	+	+	-	-
56.	<i>Lappula microcarpa</i>	-	+	-	-	-
57.	<i>Leontopodium ochroleucum</i>	-	-	+	+	+
58.	<i>Lepidothea suaveolens</i>	-	-	+	-	+
59.	<i>Linaria acutiloba</i>	-	-	-	+	+
60.	<i>L. vulgaris</i>	-	-	-	+	+
61.	<i>Medicago sativa</i>	+	-	-	-	-
62.	<i>M. falcata</i>	+	-	-	-	-
63.	<i>M. lupulina</i>	+	-	-	-	-
64.	<i>Melilotus albus</i>	-	+	-	-	-
65.	<i>M. officinalis</i>	-	+	-	-	-
66.	<i>Myosotis imitata</i>	-	+	-	-	-
67.	<i>Melandrium album</i>	-	+	-	-	-
68.	<i>Nepeta sibirica</i>	-	+	+	+	+
69.	<i>Nonea rossica</i>	-	10	+	+	+
70.	<i>Oberna behen</i>	+	-	-	-	-
71.	<i>Oxytropis pilosa</i>	-	-	+	+	+
72.	<i>O. ampullata</i>	+	+	-	-	+
73.	<i>Phleum phleoides</i>	-	-	+	+	+
74.	<i>Phlomis tuberosa</i>	-	-	+	+	+
75.	<i>Plantago media</i>	-	+	+	+	+
76.	<i>P. major</i>	-	-	+	-	-

77.	<i>Poa argunensis</i>	-	-	-	+	+
78.	<i>P. attenuata</i>	-	-	-	+	+
79.	<i>P. botryoides</i>	-	-	-	+	+
80.	<i>P. pratensis</i>	-	-	-	+	+
81.	<i>P. sibirica</i>	-	-	-	+	+
82.	<i>Polygonum aviculare</i>	+	-	-	-	-
83.	<i>Potentilla bifurca</i>	-	-	-	+	+
84.	<i>P. paradoxa</i>	-	+	+	+	+
85.	<i>Pulsatilla patens</i>	-	-	+	17	15
86.	<i>P. turczaninonii</i>	-	-	-	-	+
87.	<i>Rumex acetosella</i>	+	+	-	-	-
88.	<i>Stipa capillata</i>	-	-	5	10	10
89.	<i>S. krylovii</i>	-	-	+	+	+
90.	<i>S. zaleskii</i>	-	-	+	+	+
91.	<i>Silene repens</i>	-	-	+	+	+
92.	<i>Sinapis arvensis</i>	-	+	+	+	+
93.	<i>Scutellaria scordiifolia</i>	-	-	+	+	+
94.	<i>Setaria viridis</i>	-	10	+	-	-
95.	<i>Spiraea media</i>	-	-	+	+	+
96.	<i>Stellaria amblyosepala</i>	-	-	+	+	+
97.	<i>S. media</i>	-	+	-	-	-
98.	<i>Thermopsis mongolica</i>	-	-	-	+	+
99.	<i>Thalictrum foetidum</i>	-	+	+	+	+
100.	<i>Th. petaloideum</i>	-	-	+	+	+
101.	<i>Tragopogon orientalis</i>	-	-	+	+	+
102.	<i>Trifolium lupinaster</i>	-	-	-	+	+
103.	<i>T. repens</i>	-	-	+	+	+
104.	<i>Veronica incana</i>	-	-	-	+	+
105.	<i>V. pinnata</i>	-	-	+	-	+
106.	<i>Vicia cracca</i>	-	-	-	+	+

Травостой сильно разрежен, отмечаются пятна с отсутствием растений или с единичными их экземплярами, ярусность выражена слабо. Проективное покрытие составляет 20–30 %, количество видов на 500 м² – 18.

Бурьянистая стадия представлена в основном сорными видами. За три года число видов повышается в 3,5 раза. Из травостоя выпадают бурьянистые полыни. *Artemisia vulgaris* уменьшает свое обилие и в качестве минорного вида закрепляется в сообществе, и в дальнейшем постоянно присутствует.

На 7-й год восстановления залежного сообщества (II стадия) происходит ослабление фитоценотической роли бурьянистых растений. Доминирующая роль переходит к корневищному злаку *Elytrigia repens* (35 % надземной фитомассы), остальную массу составляют *Atriplex fera* (10 %), *Convolvulus bicuspidatus* (10 %), *Heteropappus altaicus* (12 %), *Nonea rossica* (10 %), *Setaria viridis* (10 %). В сообществе уже, хотя и в единичных экземплярах, появляется *Bromopsis inermis*. Проективное покрытие увеличивается до 50–60 %, ярусность выражена слабо. Количество видов на 500 м² достигает 45.

Через 11 лет сукцессии (III стадия) количество видов в сообществе увеличивается незначительно с 45 до 48, но состав травостоя резко изменяется. Обилие *Elytrigia repens* понижается (до 23 %), вследствие конкуренции с другим корневищным злаком – *Bromopsis inermis* (36 %). Появляются новые виды будущего терминального сообщества – *Carex pediformis*, *Leymus chinensis* и др. Доминант луговой степи *Stipa capillata* уже входит в число субдоминантов и вместе с *Agropyron cristatum* они составляют 10 % фитомассы. Ярусность до сих пор выражена слабо. Проективное покрытие увеличивается до 60–70 %. Через 11 лет сукцессии 56 % зеленой фитомассы уже сложено видами луговой степи.

В 17-летнем сообществе (IV стадия) превалируют виды луговой степи *Bromopsis inermis*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla patens* и степные злаки *Festuca valesiaca*, *Leymus chinensis* и *Stipa capillata*, составляющие вместе 91 % фитомассы травостоя. В сообществе появляются типично степные злаки *Helictotrichon altaicum*, *Poa attenuata*, *P. argunensis*, *P. botrioides* и др. Разнотравье состоит также в основном из степных видов *Galium verum*, *Dianthus versicolor*, *Potentilla bifurca*, *Veronica incana*, *Vicia crassa* и др. Проективное покрытие

достигает 70 %. Следует отметить четко выраженную ярусность травостоя. Количество видов на 500 м² увеличивается до 58 (рис. 50).



Рис. 50. Залежь на участке Сушь на 17-й год сукцессии.

По общему видовому составу сообщество участка исходно луговой степи уже близок к терминальной стадии. Проективное покрытие ниже, чем в целинной луговой степи. Однако это еще не типичное лугово-степное сообщество, т.к. в ней присутствует достаточное количество одно–двулетников *Artemisia scoparia*, *A. sieversiana*, *A. vulgaris* и др.

Отметим, что смена видов в сообществе происходит быстро. Лишь сорный вид – лебеда и залежный – пырей присутствуют в сообществе в качестве доминантов 5–7 лет. Доминирование некоторых видов, типичных для луговой степи, начинается на ранних стадиях сукцессии – уже через 7–10 лет (*Bromopsis inermis*, *Heteropappus altaicus*). Появление злаково-разнотравного сообщества с включением кустарника *Caragana pygmaea* (17-й год) указывает на восстановление степи.

Существование луговой степи вблизи от залежи ускоряет процесс восстановления, и сукцессия идет плавно.

На участке Сосновка ранее была настоящая степь на черноземе южном. В сообществе контрольного участка в настоящей степи (целина) в качестве ценнообразователей выступают ковыли, овсец пустынный, осока стоповидная и др. Доминантами травостоя являются *Bromopsis inermis*, *Stipa krylovii*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, а также *Helictotrichon altaicum*. Характерным содоминантом выступает *Carex pediformis*, создающий почти однородный покров в приземном слое. С увеличением щебнистости осока занимает господствующее положение, овсец изреживается. В составе сообщества постоянно встречаются *Artemisia frigida*, *Potentilla bifurca*, *Galium verum*, *Phlomis tuberosa*. Единично и небольшими группами растут кусты *Caragana pygmaea*, *C. spinosa*. Видовой состав фитоценоза довольно разнообразный, в нем на 500 м² насчитывается более 40 видов. Проективное покрытие достигает до 90 %.

Описание почвенного разреза на участке Сосновка (целина).

А – 0–20 см. Буровато-темно-серый. Связный, сильно задернованный, ниже рыхлый. Бесструктурный или местами неясно комковатый. Пылеватый средний суглинок. Слабовлажный. Нижняя граница ясная, слабоизвилистая.

В₁ – 20–52 см. Темно-бурый с неясным серовато-темно-коричневыми «карманами». Слабоуплотненный. Бесструктурный пылеватый средний суглинок с редкой мелкой щебенкой. Переход в следующий горизонт постепенный. Слабовлажный. Вскипание с 18–20 см.

ВСк – 52–110 см. Буровато-палевый, по высыхании белесый. Слабо уплотненный, мучнисто-известковистый пылеватый средний суглинок. Влажный.

С – 110–150 см. Однородный красновато-бурый средний суглинок с дресвой и редким щебнем. Тонкопористый, бесструктурный. Содержит немного гальки и хряща. Влажный. Нижняя граница ясная.

Почва: чернозем южный среднесуглинистый на лессовидном суглинке.

В течение сукцессии в сообществе происходит постепенное увеличение как числа видов, так и проективного покрытия (табл. 77). В первые 4 года восстановления сообщества максимальна доля сорных видов, которые с течением времени падают. Резкое увеличение доли лугово-степных и степных видов в фитоценозе наблюдается с 11-го года сукцессии. На 17-й сукцессии доля петрофитов (как и в целинной степи) составляет 60 %. Доля лугово-степных видов в сообществе такое же, как и на целине, в то время как участие степных видов ниже, чем в настоящей степи.

Таблица 77

Характеристика стадий сукцессии на участке Сосновка

Показатели	Возраст сукцессии, лет				
	4	7	11	17	Целина
Проективное покрытие, %	20–30	40–50	50–60	70–75	до 90 %
Общее число видов на 500 м ²	15	37	44	54	49
Из них в %:					
рудеральных	66	43	14	9	4
луговых	7	23	27	24	21
лугово-степных	20	17	29	28	29
степных	7	17	30	33	40
Всего, %	100	100	100	94	94
Петрофиты, %	-	-	-	6	6

На начальной стадии развития залежи (4-й год) – сформировалось бурьянистое сообщество, где доминировали *Artemisia annua*, *A. anethifolia*, *A. commutata*, *A. sieversiana*, а также *Atriplex fera* и *Chenopodium album* (табл. 78). Отмечалась сильная разреженность травостоя, ярусность выражена слабо, проективное покрытие составляло 20–30 %, число видов на 500 м² – 15.

**Изменение долевого участия видов (% от зеленой фитомассы)
в сообществе участка настоящей степи Сосновка**

№	Вид	Возраст сукцессии, лет				
		4	7	11	17	Коренная степь
	Число видов	15	37	44	54	49
1.	<i>Artemisia annua</i>	11	-	-	-	-
2.	<i>A. anethifolia</i>	12	-	-	-	-
3.	<i>A. commutata</i>	25	-	-	-	-
4.	<i>A. glauca</i>	+	10	+	+	+
5.	<i>A. frigida</i>	-	-	-	+	+
6.	<i>A. scoparia</i>	-	10	+	+	-
7.	<i>A. sieversiana</i>	27	+	+	+	-
8.	<i>A. vulgaris</i>	-	10	+	+	-
9.	<i>Achillea asiatica</i>	-	-	-	+	+
10.	<i>A. millefolium</i>	-	-	-	+	-
11.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	+	+	+
12.	<i>Allium anisopodium</i>	-	-	+	+	+
13.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	-	+	-	-	-
14.	<i>A. albus</i>	-	+	-	-	-
15.	<i>Astragalus melilotoides</i>	-	-	11	+	+
16.	<i>Atriplex fera</i>	10	+	7	7	-
17.	<i>Axyris amaranthoides</i>	-	+	-	-	-
18.	<i>Bromopsis inermis</i>	+	27	27	32	35
19.	<i>Bupleurum scorzonierifolium</i>	-	-	+	+	+
20.	<i>Camelina microcarpa</i>	+	+	-	-	-
21.	<i>Caragana pygmaea</i>	-	-	-	+	+
22.	<i>C. spinosa</i>	-	-	-	+	+
23.	<i>Carex pediformis</i>	-	-	+	+	15
24.	<i>Carum carvi</i>	-	-	+	+	+
25.	<i>Chenopodium album</i>	10	-	-	-	-
26.	<i>Ch. aristatum</i>	+	+	-	-	-
27.	<i>Cirsium setosum</i>	+	+	-	-	-
28.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	-	-	+	+	+
29.	<i>Dianthus versicolor</i>	-	-	+	+	+
30.	<i>Elytrigia repens</i>	+	25	28	6	+
31.	<i>Festuca valesiaca</i>	-	+	+	10	10

32.	<i>Galium verum</i>	-	+	+	+	+
33.	<i>Geranium sibiricum</i>	-	+	+	+	+
34.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	+	12
35.	<i>Heteropappus altaicus</i>	-	+	+	+	+
36.	<i>Iris ruthenica</i>	-	-	+	+	+
37.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	+	+	+
38.	<i>Lappula microcarpa</i>	-	+	+	+	-
39.	<i>Leontopodium ochroleucum</i>	-	-	+	+	+
40.	<i>Lepidium apetalum</i>	+	+	-	-	-
41.	<i>Leptopyrum fumaroides</i>	-	+	-	-	-
42.	<i>Leymus chinensis</i>	-	-	+	+	+
43.	<i>L. ovatus</i>	-	+	-	-	-
44.	<i>L. ramosus</i>	-	+	-	-	-
45.	<i>Linaria acutiloba</i>	-	-	-	+	+
46.	<i>L. vulgaris</i>	-	-	-	+	+
47.	<i>Medicago lupulina</i>	-	+	-	-	-
48.	<i>M. falcata</i>	+	+	-	-	-
49.	<i>M. sativa</i>	+	+	-	-	-
50.	<i>Nepeta sibirica</i>	-	+	+	+	+
51.	<i>Oxytropis pilosa</i>	-	-	+	+	+
52.	<i>Poa angustifolia</i>	-	-	-	+	+
53.	<i>P. argunensis</i>	-	-	-	+	+
54.	<i>P. attenuata</i>	-	-	-	+	+
55.	<i>P. stepposa</i>	-	-	-	+	+
56.	<i>Phleum phleoides</i>	-	-	+	+	+
57.	<i>Phlomis tuberosa</i>	-	-	+	+	+
58.	<i>Plantago media</i>	-	+	-	-	-
59.	<i>Potentilla acaulis</i>	-	-	+	+	+
60.	<i>P. bifurca</i>	-	+	15	+	+
61.	<i>P. paradoxa</i>	-	-	+	-	+
62.	<i>Pulsatilla patens</i>	-	-	+	+	+
63.	<i>Scutellaria scordiifolia</i>	-	-	+	+	+
64.	<i>Setaria viridis</i>	-	+	+	-	-
65.	<i>Silene repens</i>	-	+	+	+	+
66.	<i>Sinapis arvensis</i>	-	+	-	-	-
67.	<i>Sisymbrium polymorphum</i>	-	+	+	+	+
68.	<i>Spiraea media</i>	-	-	-	+	+
69.	<i>Stellaria amblyosepala</i>	-	+	+	+	+
70.	<i>S. media</i>	-	+	+	-	-

71.	<i>Stipa capillata</i>	-	-	-	+	+
72.	<i>S. krylovii</i>	-	-	+	15	10
73.	<i>Thalictrum foetidum</i>	-	+	+	+	+
74.	<i>Urtica cannabina</i>	-	+	+	-	-
75.	<i>U. dioica</i>	-	+	-	-	-
76.	<i>Veronica pinnata</i>	-	-	+	+	+
77.	<i>Vicia cracca</i>	-	-	+	+	+
78.	<i>Trifolium lupinaster</i>	-	-	+	+	+

На 7-й год восстановления в сообществе господствуют корневищные злаки *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*. В видовом составе фитоценоза высока доля полыней *Artemisia glauca*, *A. scoparia* и *A. vulgaris* и других сорных видов: *Amaranthus retroflexus*, *A. albus*, *Atriplex fera*, *Axyris amaranthoides*, *Leptopyrum fumaroides* и *Camelina microcarpa*. Единично появляются такие степные виды как *Galium verum*, *Leymus ovatus*, *L. ramosus*, *Potentilla bifurca* и др. В фитоценозе присутствуют также типичные виды луговой степи: *Geranium sibiricum*, *Heteropappus altaicus*, *Medicago lupulina*, *Nepeta sibirica* и др. На 7-й год сукцессии сообщество является сочетанием видов настоящих и луговых степей, сорные до сих пор представлены обильно. Ярусность выражена слабо, проективное покрытие достигает 40–50 %, число видов на 500 м² – 37.

На 11-й год сукцессии в сложившемся пырейно-кострецовом сообществе превалируют *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Astragalus melilotoides*, *Potentilla bifurca*. Зарегистрированы дерновинные злаки *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides*, *Leymus chinensis*, *Stipa krylovii*. Из постоянных видов настоящих степей присутствуют *Carex pediformis*, *Dianthus versicolor*, *Potentilla supina*, которые составляют более 10 % от общего списка видов. Постоянными представителями являются также: *Allium anisopodium*, *Potentilla acaulis*, *Phlomis tuberosa*, *Pulsatila patens*, *Oxytropis pilosa*, *Vicia cracca* и др. Полыни – *Artemisia glauca*, *A. scoparia*, *A. sieversiana* и *A. vulgaris* – встречаются единично, в то время как *Atriplex fera* вносит 7 % в фитомассу. На данной стадии развития залежи ярусность выра-

жена слабо. Проективное покрытие составляет 50–60 %, число видов на 500 м² несколько увеличивается (44).

На 17-й год развития залежи в разнотравно-злаковом сообществе наравне с *Bromopsis inermis* господствуют дерновинные злаки *Stipa krylovii*, *Festuca valesiaca*. Высока встречаемость видов настоящих (*Helictotrichon altaicum*, виды рода *Poa*) и сухих (*Cleistoganes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*) степей. Сумма этих видов составляет уже 57 % от общей зеленой фитомассы (рис. 51).



Рис. 51. Залежь на участке Сосновка 17-й год сукцессии.

Четвертая стадия сукцессии характеризуется сочетанием в сообществе видов луговых, настоящих и сухих степей: *Bromopsis inermis*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *S. krylovii*, *Potentilla supina*, *Pulsatilla patens*, *Leymus chinensis*, *Allium anisopodium*, *Dianthus versicolor*, *Potentilla bifurca*, *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Poa stepposa* и др. Проективное покрытие – 70–75 %, ярусность выражена четко, количество видов на 500 м² – 54.

Итак, характерной особенностью залежной сукцессии на исходно настоящей степи является ранее доминирование (7-й год) лугово-степного злака костреца и увеличение доли его участия с 7-го по 17-й год зацелинения. Общий видовой состав 17-летнего залежного сообщества уже близок к видовому составу настоящей степи, хотя на участке еще довольно много сорных видов. Проективное покрытие не достигло 80–90 %, характерного для терминального уровня.

На участке Суг-Аксы (Центрально-Тувинская котловина) до распашки была сухая степь на каштановой почве. В межгорных котловинах на выровненных местообитаниях коренные сухие степи занимают большие площади, формируя устойчивые зональные сообщества. В роли ценообразователей сообществ на контрольном участке сухой степи (целина) выступают *Stipa orientalis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida*, содоминантами *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca* и *Carex duriuscula*. По видовому составу сообщество характеризуется незначительным разнообразием – 12–25 видов, проективным покрытием – 40–60 % (Куминова и др., 1985).

Описание почвенного разреза на участке Суг-Аксы (целина).

А – 0–18 см. Буро-коричневый. Рыхлый, бесструктурный тонко супесчаный с гранитной дресвой. Влажный после дождя.

В – 18–25 см. Рыжевато-светло-бурый, интенсивный по окраске. Пылеватая супесь со щебнем гранита и отдельными розовыми осколками полевого шпата. Свежий. Вскипание с глубины 18–20 см до низа разреза.

ВСК – 25–40 см. Серовато-белесо-бурый пятнистый. Пятнистость от серо-бурых гумусированных участков и белесых карбонатных выцветов в мелкозем и на поверхностях щебня. Свежий. Супесь со щебнем и дресвой гранита.

СК – 40–63 см. Серовато-белесо-бурый. Щебень гранита с небольшим количеством мучнистого мелкозема и белыми корочками СаСО₃ на щебенке. Свежий. Ниже гранитная плита.

Почва: каштановая среднесиловая супесчаная на щебнистом элювии гранита.

В ходе сукцессии в залежном сообществе происходит постепенное увеличение числа видов и проективного покрытия (табл. 79). Так на 4-й год сукцессии в фитоценозе выявлена максимальная доля сорных видов (67 % от общего числа видов). К 7-му году сукцессии они вдвое снижают свое участие в сообществе, к 11-му году их доля снижается до 12 %. Сорные виды заменяют степные, доля которых к 17-му году максимальна (74 %). На 17-летнем залежном сообществе, как и в коренной степи петрофиты составляют 4 % от общего списка.

Таблица 79

Характеристика стадий сукцессии на участке Суг-Аксы

Показатели	Возраст сукцессии, лет				
	4	7	11	17	Целина
Проективное покрытие, %	20–30	30–45	35–45	50–60	до 70%
Общее число видов на 500 м ²	12	35	27	29	25
Из них в %:					
рудеральных	67	31	12	3	-
луговых	-	3	4	3	4
лугово-степных	8	20	19	16	16
степных	25	46	65	74	80
	100	100	100	96	96
Петрофиты, %	-	-	-	4	4

На 4-й год сукцессии на участке сформировалось мелкобурьянистое залежное сообщество (табл. 80). В фитоценозе 84 % фитомассы составляют полыни, среди которых преобладали *Artemisia annua*, *A. commutata*, *A. glauca* и др. Проективное покрытие – 20–30 %. На участке 500 м² выявлено 12 видов.

**Изменение долевого участия видов (% от зеленой фитомассы)
в сообществе участка сухой степи Суг-Аксы**

№	Вид	Возраст сукцессии, лет				
		4	7	11	17	Коренная степь
	Число видов	12	35	27	29	25
1.	<i>Artemisia anethifolia</i>	25	+	-	-	-
2.	<i>A. annua</i>	20	+	-	-	-
3.	<i>A. commutata</i>	14	+	-	-	-
4.	<i>A. glauca</i>	11	+	+	+	+
5.	<i>A. sieversiana</i>	15	+	-	-	-
6.	<i>A. frigida</i>	-	-	+	12	20
7.	<i>A. obtusiloba</i>	-	+	+	+	-
8.	<i>Atriplex fera</i>	+	10	+	+	-
9.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	-	+	+
10.	<i>Allium senescens</i>	-	+	+	+	+
11.	<i>Alyssum obovatum</i>	-	+	+	+	+
12.	<i>Amaranthus blitoides</i>	+	+	-	-	-
13.	<i>Astragalus melilotoides</i>	-	+	+	+	+
14.	<i>Axyris sphaerosperma</i>	+	+	-	-	-
15.	<i>Cannabis sativa</i>	+	-	-	-	-
16.	<i>Caragana pygmaea</i>	-	-	-	+	+
17.	<i>Carex duriuscula</i>	-	-	-	+	+
18.	<i>C. pediformis</i>	-	+	+	+	+
19.	<i>Chenopodium aristatum</i>	-	+	+	-	-
20.	<i>Ch. karoï</i>	-	+	+	-	-
21.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	-	+	+	+	25
22.	<i>Coluria geoides</i>	-	+	+	+	+
23.	<i>Convolvulus bicuspidatus</i>	-	10	10	-	-
24.	<i>Dianthus versicolor</i>	-	-	-	+	+
25.	<i>Elymus confusus</i>	-	+	-	-	-
26.	<i>Elytrigia repens</i>	-	28	+	-	-
27.	<i>Ephedra monosperma</i>	-	+	+	+	+
28.	<i>Erysimum hieracifolium</i>	+	+	-	-	-
29.	<i>Festuca valesiaca</i>	-	-	-	12	+
30.	<i>Goniolimon speciosum</i>	-	+	-	-	-
31.	<i>Gypsophila patrinii</i>	-	+	+	+	+

32.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	+	+
33.	<i>Heteropappus altaicus</i>	+	12	13	+	+
34.	<i>Kochia prostrata</i>	-	+	+	+	+
35.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	18	16	+
36.	<i>Lappula microcarpa</i>	-	+	+	-	-
37.	<i>Leymus chinensis</i>	+	7	+	+	+
38.	<i>L. ramosus</i>	-	+	+	+	-
39.	<i>Poa stepposa</i>	-	+	-	+	+
40.	<i>Potentilla acaulis</i>	-	-	12	13	+
41.	<i>P. bifurca</i>	-	14	-	-	+
42.	<i>Stevenia incarnata</i>	-	+	+	+	+
43.	<i>Stipa krylovii</i>	-	-	20	32	40
44.	<i>Urtica cannabina</i>	-	+	-	-	-
45.	<i>Veronica incana</i>	-	+	+	+	-
46.	<i>V. pinnata</i>	-	+	+	+	-

На 7-й год восстановления основу травостоя составляют *Elytrigia repens*, а также виды разнотравья *Atriplex fera*, *Convolvulus bicuspidatus*, *Heteropappus altaicus* и *Potentilla bifurca*. В сложении фитоценоза принимают участие *Carex pediformis*, *Leymus ramosus*, *Poa stepposa*, *Veronica incana*, *V. pinnata* и др. Проективное покрытие составляет 30–45 %, ярусность выражена слабо, количество видов на 500 м² максимальное за все годы (35).

На следующей стадии развития (11-й год) типичные виды сухих степей *Stipa krylovii*, *Koeleria cristata*, *Potentilla acaulis* появляются в сообществе на данной стадии и уже составляют 50 % фитомассы. В сообществе все еще высоко обилие сорных, которые сохраняются и на следующей стадии сукцессии. На площадке 500 м² зафиксировано 27 видов. Ярусность еще слабо выражена. Проективное покрытие увеличивается до 35–45 %.

Через 17 лет восстановления в фитоценозе господствуют виды сухих степей, формирующие 72 % видового состава. Сообщество приблизилось к терминальной стадии и является одним из вариантов засоренной сухой степи. Ярусность выражена четко, проективное покрытие – 50–60 %, видовое разнообразие на 500 м² – 29 видов (рис. 52).



Рис. 52. Залежь на участке Суг-Аксы на 17-й год сукцессии.

Отметим, что сукцессия фитоценозов на этом участке идет быстрее к терминальному состоянию, чем сообщества залежей, предшественниками которых (до распашки) были более гумидные варианты степей – луговые и настоящие.

Участок Шагонар до распашки представлял собой сухую степь в долине между сопками. Отличается от других участков влиянием водохранилища. В связи с присутствием рядом большого зеркала воды, в данном районе стали чаще выпадать дожди. Преобладающие северо-западные ветра, дующие со стороны водохранилища, приносят на залежь дополнительную влагу, а также семена растений, произрастающих по берегам водохранилища.

В сообществе контрольного участка сухой степи (целина) преобладают *Stipa orientalis*, *S. krylovii*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, содоминируют *Cleistogenes squarrosa*, *Helictotrichon altaicum* и *Agropyron cristatum*. Значительную роль в сложении фитоценоза играют виды разнотравья: *Artemisia frigida*, *Veronica incana*, *Alyssum obovatum*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla acau-*

lis и *P. bifurca*. Единично встречаются *Carex duriuscula* и *C. pediformis*. Видовая насыщенность сообществ составляет 20–27 видов на 500 м². Ярусность четко выражена. Проективное покрытие – 60–70 %.

Описание почвенного разреза сухой степи (Шагонар, контроль).

A₀ – 0–4 см. Коричневый. Сильно задернованный. Много тонких корней растений. Бесструктурный, супесчаный. Уплотненный. Сухой.

A₁ – 4–20 см. Серовато-бурый. Супесчаный. Задернованный. Уплотнен. Пронизан корнями растений. Переход ясный по цвету. Сухой. Вскипание с глубины 15 см.

B – 20–31 см. Светло-белесый. Бесструктурный или слегка комковатый. Супесчаный слабоуплотненный. Свежий. Переход ясный по цвету и карбонатам.

B_{Ca} – 31–50 см. Белесо-серый от мучнистого карбоната, однородный. Свежий. Вскипание от HCl бурное.

C_{CaCO₃} – 50–100. Белесо-серый. Уплотнен. Карбонатный с дресвой и тонким песком. Свежий. Внизу карбонатный светло-серый суглинок.

Почва: каштановая среднemocная супесчаная.

Залежная сукцессия отвечает на создавшиеся условия изменением сукцессионных стадий.

В течение сукцессии в сообществе происходит постепенное увеличение числа видов и проективного покрытия (табл. 81). На начальной стадии сукцессии здесь максимальна доля сорных видов (77 % от общего списка видов), которые сохраняются до более поздней стадии сукцессии. Снижение их доли в сообществе к 11-му году сопровождается увеличением числа степных видов. Доля луговых и лугово-степных видов в течение сукцессии колеблется, их вклад в фитоценоз 17-летней залежи такой же, как и в коренной степи. К 17-му году сукцессии участие степных видов в сообществе максимально, но вдвое ниже, чем в исходном сообществе степи. В отличие от других залежных участков здесь на залежных сообществах 7–17 лет произрастает много

галофитов, гигрофитов и петрофитов. Галофиты и петрофиты характерны для степного фитоценоза.

Таблица 81

Характеристика стадий сукцессии на участке Шагонар

Показатели	Возраст сукцессии, лет				
	4	7	11	17	Целина
Проективное покрытие, %	20–30	30–40	30–40	40–50	до 70%
Общее число видов на 500 м ²	13	36	33	39	27
Из них в %:					
рудеральных	77	39	21	18	3
луговых	-	8	3	3	4
лугово-степных	8	6	6	10	11
степных	15	14	27	31	60
Всего, %	100	67	57	62	78
Галофиты, гигрофиты, петрофиты, %		33	43	38	22 галофиты, петрофиты

На 4-й год восстановления сообщества из 13 видов, складывающих бурьянистую стадию, 5 видов представлены полынями, которые создают 85 % фитомассы. Занесенный с берегов водохранилища *Cannabis sativa* добавляет еще 10 % фитомассы, остальные 5 видов из 7 относятся также к сорным (табл. 82). Ярусность выражена слабо. Проективное покрытие составляет 20–30 %, видовое разнообразие на 500 м² – 13.

В 2000 г. на 7-й год сукцессии количество полыней и их фитомасса в сообществе резко снизились, а также фитомасса конопли. Доминирующие позиции занял *Elytrigia repens*. Изменился облик фитоценоза: не было высоких полыней и злаков, и голых пятен на поверхности почвы. По мнению многих авторов (Ревердатто, 1926; Ревердатто, Шенников, 1964; Куминова и др., 1976; Каплин, 2001) быстрое распространение пырея в подземном ярусе приводит к усилению конкурентных взаимоотношений между видами, поэтому

главной тенденцией изменения сообщества корневищной залежи должно быть вытеснение пырея степными дерновинными злаками и полынями.

Таблица 82

**Изменение долевого участия видов (% от зеленой фитомассы)
в сообществе участка сухой степи Шагонар**

№	Вид	Возраст сукцессии, лет				
		4	7	11	17	Коренная степь
	Число видов	13	36	33	39	27
1.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	+	+	+
2.	<i>Artemisia annua</i>	13	-	-	-	-
3.	<i>A. anethifolia</i>	15	+	-	-	-
4.	<i>A. glauca</i>	-	+	10	10	+
5.	<i>A. frigida</i>	-	-	-	-	+
6.	<i>A. commutata</i>	20	+	10	-	-
7.	<i>A. obtusiloba</i>	-	+	10	10	-
8.	<i>A. sieversiana</i>	25	+	+	12	-
9.	<i>A. scoparia</i>	12	+	+	10	-
10.	<i>A. vulgaris</i>	-	+	10	+	-
11.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	+	+	-	-	-
12.	<i>Atriplex fera</i>	+	+	+	+	-
13.	<i>Axyris sphaerosperma</i>	+	+	-	-	-
14.	<i>Cannabis sativa</i>	10	+	25	25	+
15.	<i>Convolvulus bicuspidatus</i>	-	12	+	+	-
16.	<i>Carex duriuscula</i>	-	-	-	+	+
17.	<i>C. pediformis</i>	-	-	-	-	+
18.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	-	-	+	+	+
19.	<i>Caragana pygmaea</i>	-	-	-	+	+
20.	<i>C. spinosa</i>	-	-	-	+	+
21.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	-	-	-	+	-
22.	<i>Cirsium setosum</i>	+	+	-	-	-
23.	<i>Cerastium arvense</i>	-	+	-	-	-
24.	<i>Corydalis capnoides</i>	+	+	-	-	-
25.	<i>Crepis tectorum</i>	-	+	-	-	-
26.	<i>Dianthus versicolor</i>	-	-	-	+	+
27.	<i>Elymus confusus</i>	-	-	+	+	+

28.	<i>Elytrigia repens</i>	-	37	+	+	+
29.	<i>Fallopia convolvulus</i>	-	+	+	-	-
30.	<i>Festuca valesiaca</i>	-	-	+	+	23
31.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	+	+
32.	<i>Heteropappus altaicus</i>	+	25	10	+	+
33.	<i>Hyoscyamus niger</i>	-	+	-	-	-
34.	<i>Hypecoum erectum</i>	-	+	-	-	-
35.	<i>Iris humilis</i>	-	-	-	+	+
36.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	10	12	25
37.	<i>Leymus chinensis</i>	-	-	-	+	+
38.	<i>L. paboanus</i>	-	-	+	+	+
39.	<i>L. ramosus</i>	-	+	+	+	+
40.	<i>Lappula microcarpa</i>	-	+	+	+	+
41.	<i>Lepidium apetalum</i>	+	+	-	-	-
42.	<i>Leptopyrum fumarioides</i>	-	+	-	-	-
43.	<i>Medicago falcata</i>	-	-	+	+	-
44.	<i>M. lupulina</i>	-	+	-	-	-
45.	<i>Oberna behen</i>	-	+	-	-	-
46.	<i>Oxytropis ampullata</i>	-	-	-	+	-
47.	<i>Poa attenuata</i>	-	-	-	+	+
48.	<i>P. stepposa</i>	-	-	-	+	+
49.	<i>Polygonum aviculare</i>	-	+	+	-	-
50.	<i>Plantago media</i>	-	+	+	-	-
51.	<i>Potentilla bifurca</i>	-	-	+	+	+
52.	<i>Scutellaria scordiifolia</i>	-	-	+	+	-
53.	<i>Silene repens</i>	-	+	-	-	-
54.	<i>Sinapis arvensis</i>	-	+	-	-	-
55.	<i>Sisymbrium polymorphum</i>	-	-	+	+	-
56.	<i>Sonchus arvensis</i>	-	+	-	-	-
57.	<i>Stachys annua</i>	-	+	-	-	-
58.	<i>Stellaria media</i>	-	+	+	-	-
59.	<i>Stipa krylovii</i>	-	-	+	13	42
60.	<i>Urtica cannabina</i>	-	+	10	+	-
61.	<i>U. dioica</i>	-	+	+	+	-
62.	<i>Veronica incana</i>	-	-	+	+	+
63.	<i>Vicia crassa</i>	-	-	+	+	+
64.	<i>Trifolium repens</i>	-	-	+	+	-

Однако на 11-й год сукцессии произошла риверсия травостоя: вернулись полыни с фитомассой 40 % от общего запаса. *Cannabis sativa* вновь заняла доминирующую позицию. В то же время доля степных видов (*Stipa krylovii*, *Festuca valesiaca*, *Leymus paboanus*) в сообществе увеличилась, что знаменует наступление новой стадии восстановления – дерновинной. Несмотря на присутствие степных злаков, фитоценоз выглядел, как сообщество бурьянистой луговой степи. Проективное покрытие осталось прежним. Ярусность была слабо выражена. Видовое разнообразие на 500 м² – 33 вида.



Рис. 53. Залежь на участке Шагонар на 17-й год сукцессии.

Дальнейшее развитие (17-й год) и появление новых видов не изменило сообщество. Вновь полыни создают 40 % фитомассы. По-прежнему доминирует конопля с вкладом в фитомассу 25 % и лишь появление доминантов коренных степей *Koeleria cristata*, *Stipa krylovii*, присутствие *Agropyron cristatum*, *Carex duriuscula*, *Cleistogenes squarrosa*, *Festuca valesiaca*, *Poa stepposa* и видов рода *Leymus* свидетельствуют о дальнейшей сукцессии в сторо-

ну сухой степи. Проективное покрытие составляет 40–50 %. Ярусность выражена. Количество видов на 500 м² – 39 (рис. 53).

Итак, причиной залежной сукцессии на данном участке явилась близость берега водохранилища, повышение увлажнения воздуха и почвы и перенос семян конопли, покрывающей сплошь берега водохранилища. Даже после 17 лет сукцессии наблюдается сильная засоренность участка, видовой состав сообществ и состав доминантов еще далеки от зональных сухих степей.

Участок Эрги-Барлык. В сообществе контрольного участка сухой степи на каштановой щебнистой почве (целина) помимо преобладающих видов *Stipa krylovii*, *Koeleria cristata*, *Agropyron cristatum*, *Potentilla acaulis* обильно растут *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Carex duriuscula* и *Leymus chinensis*. Отдельными куртинами и экземплярами отмечены *Allium anisopodium*, *Ephedra monosperma*, *Veronica incana*. Травостой довольно густой, ярусность четко выражена, проективное покрытие составляет 50–60 %. На 500 м² зарегистрировано более 20 видов.

Описание почвенного разреза сухой степи (Эрги-Барлык, контроль).

На поверхности почвы много мелкого щебня.

А – 0–11 см. Бурый, местами коричневатый. Рыхлый, слабо пороховатой структуры. Немного мелких корней, редкие более крупные стержневые корни. Пылеватый легкий суглинок с хрящом и щебнем. Сухой. Нижняя граница ясная по цвету.

В₁ – 11–20 см. Светло-серовато-бурый. Уплотненный, слежавшийся. Образует слабые мелкие комки. Немного стержневых корней. Пылеватый средний или легкий суглинок с хрящом. Сухой. Вскипание с глубины 15 см.

В_{Ск} – 20–41 см. Желтовато-палевый с неясными рыжевато-бурыми выцветами. Книзу все более светлый, белесый от выделения СаСО₃. Щебнистый пылеватый легкий суглинок, рыхлый. Сухой.

Ск – 41–73 см. Пестрый по окраске, сильнощебнистый. Щебень серый, розовый, лиловатый, мелкозем палево-белесый, мучнистый, известкованный. Свежий. Внизу каменистых элементов белые пленки выделения CaCO_3 .

С – 73–102 см и глубже. Светло-палевый. Щебень с хрящом и небольшим количеством грубого пылеватого и супесчаного мелкозема. Свежий. На щебне корочки карбонатные. Гипса нет.

Почва: каштановая маломощная на суглинисто-щебнистом делювии.

В ходе сукцессии на залежном сообществе происходит постепенное увеличение числа видов и проективного покрытия (табл. 83). На 4-й год сукцессии отмечается наибольшее участие в сложении травостоя сорных видов (80 % от общего списка), которые сохраняются и на 17-летней залежи. С уменьшением их доли в травостое с 11-го года увеличивается роль степных видов. Участие луговых и лугово-степных видов незначительно колеблется, их показатели на 17-летней залежи такие же, как и в исходной степи. К 17-му году сукцессии доля степных видов максимально, но они еще не достигли показателя коренной степи. И на 17-летней залежи и на участке коренной степи, которые расположены на щебнистой каштановой почве, выявлено равное количество петрофитов.

Таблица 83

Характеристика стадий сукцессии на участке Эрги-Барлык

Показатели	Возраст сукцессии, лет				
	4	7	11	17	Целина
Проективное покрытие, %	15–25	35–45	30–40	40–50	до 70%
Общее число видов на 500 м ²	10	22	23	24	23
Из них в %:					
рудеральных	80	59	30	17	4
луговых	-	9	4	4	4
лугово-степных	-	9	9	8	9
степных	20	23	52	63	75
Всего, %	100	100	95	92	92
Галофиты, петрофиты, %			5	8	8

После 4 лет восстановления образовалась мелкобурьянистое сообщество с преобладанием 1–2-летних полыней *Artemisia anethifolia*, *A. annua*, *A. dolosa*, создающих 72 % фитомассы. На участке отмечены и другие сорные виды: *Amaranthus retroflexus*, *Atriplex fera*, *Axyris sphaerosperma*, *Lepidium apetalum*, *Medicago sativa*, *Sinapis arvensis* (табл. 84). Проективное покрытие – 15–25 %, ярусность не выражена, число видов на 500 м² – 10.

Таблица 84

**Изменение долевого участия видов (% от зеленой фитомассы)
в сообществе участка сухой степи Эрги-Барлык**

№	Вид	Возраст сукцессии, лет				
		4	7	11	17	Коренная степь
	Число видов	10	22	23	24	23
1.	<i>Artemisia anethifolia</i>	26	5	+	+	-
2.	<i>A. annua</i>	21	5	-	-	-
3.	<i>A. dolosa</i>	25	5	12	+	-
4.	<i>A. frigida</i>	-	-	10	10	+
5.	<i>A. glauca</i>	-	-	12	10	+
6.	<i>A. obtusiloba</i>	-	-	10	10	+
7.	<i>Achnatherum splendens</i>	-	-	+	+	+
8.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	+	10	25
9.	<i>Allium anisopodium</i>	-	-	-	-	+
10.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	+	+	-	-	-
11.	<i>Astragalus davuricus</i>	-	+	+	+	+
12.	<i>Atriplex fera</i>	+	+	+	+	-
13.	<i>Axyris sphaerosperma</i>	+	+	-	-	-
14.	<i>Caragana pygmaea</i>	-	-	-	+	+
15.	<i>Carex duriuscula</i>	-	-	-	+	+
16.	<i>C. pediformis</i>	-	-	-	-	+
17.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	-	+	+	+	-
18.	<i>Chenopodium aristatum</i>	-	+	+	-	-
19.	<i>Ch. karoï</i>	-	+	+	-	-

20.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	-	-	25	13	+
21.	<i>Convolvulus bicuspidatus</i>	-	+	+	+	+
22.	<i>Elymus confusus</i>	-	-	-	+	+
23.	<i>Elytrigia repens</i>	-	52	+	+	-
24.	<i>Ephedra monosperma</i>	-	-	-	-	+
25.	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	-	+	-	-	-
26.	<i>Festuca valesiaca</i>	-	-	-	+	+
27.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	+	+
28.	<i>Heteropappus altaicus</i>	+	+	+	+	+
29.	<i>Hypocoum erectum</i>	-	+	-	-	-
30.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	12	17	10
31.	<i>Lappula microcarpa</i>	-	+	+	-	-
32.	<i>Leonurus deminutus</i>	-	+	+	-	-
33.	<i>Lepidium apetalum</i>	+	-	-	-	-
34.	<i>Leymus chinensis</i>	-	-	+	+	+
35.	<i>L. ramosus</i>	-	+	-	-	-
36.	<i>Medicago sativa</i>	+	-	-	-	-
37.	<i>Plantago media</i>	-	+	-	-	-
38.	<i>Potentilla acaulis</i>	-	-	+	+	10
39.	<i>P. bifurca</i>	-	-	+	+	+
40.	<i>Sinapis arvensis</i>	+	+	-	-	-
41.	<i>Stellaria dichotoma</i>	-	+	-	-	-
42.	<i>Stipa krylovii</i>	-	-	+	20	30
43.	<i>Urtica cannabina</i>	-	+	-	-	-
44.	<i>Veronica incana</i>	-	-	-	-	+

На 7-й год восстановления на участке господствует пырейное сообщество, отражающая корневищную стадию. Вклад полыней незначителен (не более 15 %). Для данной стадии характерна низкая величина фитомассы. Проективное покрытие на II стадии увеличивается до 35–45 %, ярусность еще не выражена, видовое разнообразие увеличивается до 22 видов на 500 м².

Через 11 лет сукцессии в видовом составе сообщества доминируют типичные для сухих степей Тувы полыни *Artemisia frigida*, *A. glauca*, *A. obtusi-*

loba, *A. dolosa*, доля которых в зеленой фитомассе достигает 44 %. Сухостепные доминанты *Cleistogenes squarrosa* и *Koeleria cristata* создают 37 % фитомассы. В травостое много степных видов *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Achnatherum splendens*, *Leymus chinensis*, *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*. Ярусность слабо выражена. Проективное покрытие травостоя составляет 30–45 %. Количество видов на 500 м² достигает 23.

На 17-й год сукцессии 60 % видов в сообществе относятся к дерновинным. Степные полыни *Artemisia glauca*, *A. frigida* слагают 20 % сообщества. Резко увеличилась доля ковыля Крылова. Подавляющее число видов в фитоценозе – степные. Проективное покрытие составляет 40–55 %, ярусность выражена, видовой состав достигает 24 вида на 500 м² (рис. 54).



Рис. 54. Залежь на участке Эрги-Барлык на 17-й год сукцессии.

По структуре видового состава и по проективному покрытию сообщество еще не достигло показателей коренной сухой степи.

Участок Унегети. В сообществе на контрольном участке опустыненной степи на светло-каштановой супесчаной почве (целина) господствуют *Stipa krylovii*, *S. orientalis*, *Artemisia frigida*, *Koeleria cristata* при значительном участии *Cleistogenes squarrosa* и *Kochia prostrata*. Из других видов наиболее обильны *Potentilla bifurca*, *Carex duriuscula*, *Festuca valesiaca*, *Heteropappus altaicus*. Степь закустарена *Caragana pygmaea*. Проективное покрытие составляет 60–70 %. Распределение видов в травостое довольно равномерное, средняя видовая насыщенность составляет 22–28 видов на 500 м².

Описание почвенного разреза (Унегети, целина).

А – 0–12 см. Буровато-серый. Рыхлый бесструктурный пылеватый легкий или средний суглинок, слегка хрящеватый. Сухой. Слабое вскипание с поверхности почвы.

В – 12–23 см. Буровато-палевый. Несколько уплотненный, бесструктурный, но с некоторой наклонностью к вертикальной отдельности, пылеватый суглинок с редким хрящом. Свежий. Переход в нижележащий горизонт постепенный, по изменению окраски. Вскипание с глубины 12 см.

Вск – 23–37 см. Желтовато-палевый, с тонкими коричневатыми нисходящими прожилками по корневым ходам. Слабоуплотненный, бесструктурный – при выкопке мучнисто-рассыпчатый, сплошь произвесткованный, пылеватый легкий суглинок (лёсс). Свежий. Бурное вскипание.

Ос – 37–112 см. Палево-светло-серый, рыхлый. Произвесткованный крупнопористый легкий суглинок (лёсс), с небольшим количеством мелкого щебня. Свежий.

С – 112–150 см. Того же цвета, песчанистый легкий суглинок со щебнем (щебня около 20% по объему). Свежий.

Почва: светло-каштановая маломощная супесчаная на щебнистом элювии гранита.

В течение сукцессии на залежном сообществе происходит постепенное увеличение количества видов и проективного покрытия (табл. 85).

Характеристика стадий сукцессии на участке Унегети

Показатели	Возраст сукцессии, лет				
	4	7	11	17	Целина
Проективное покрытие, %	10–25	25–40	30–50	35–55	до 70%
Общее число видов на 500 м ²	9	26	22	28	24
Из них в %:					
рудеральных	67	31	18	13	-
луговых	-	8	-	-	-
лугово-степных	11	19	18	10	8
степных	22	27	57	70	85
Всего, %	100	85	93	96	93
Псаммофиты, петрофиты, %		15	7	7	7

На начальной стадии сукцессии выявлена максимальная доля сорных видов (67 % от общего списка видов), которые сохраняются до более поздней стадии сукцессии. С уменьшением их доли в сообществе увеличивается роль степных видов. Луговые виды к 17-му году сукцессии выпадают из травостоя, лугово-степные – постепенно снижают свое участие, их доля незначительно отличается от доли коренной степи. На 17-летней залежи число степных видов максимально, однако оно ниже, чем в исходной степи. На 11–17-летних залежах и на участке коренной степи выявлено равное число псаммофитов и петрофитов.

После 4-х лет сукцессии бурьянистая залежь характеризуется незначительным видовым разнообразием. Полыни *Artemisia A. anethifolia*, *A. annua*, *A. commutata*, а также *Cannabis sativa* составляют 78 % общей фитомассы (табл. 86). Отдельные виды как *Amaranthus retroflexus*, *Atriplex fera*, *Axyris sphaerosperma*, *Heteropappus altaicus* представлены единичными особями. Проективное покрытие составляет 10–25 %. Встречаются участки обнаженной поверхности. На 500 м² зарегистрировано 9 видов.

**Изменение долевого участия видов (% от зеленой фитомассы)
в сообществе участка опустыненной степи Унегети**

№	Вид	Возраст сукцессии, лет				
		4	7	11	17	Коренная степь
	Число видов	9	26	22	28	24
1.	<i>Artemisia anethifolia</i>	13	-	-	-	-
2.	<i>A. annua</i>	15	-	-	-	-
3.	<i>A. commutata</i>	18	-	-	-	-
4.	<i>A. campestris</i>	-	+	-	-	-
5.	<i>A. frigida</i>	-	-	9	+	20
6.	<i>A. glauca</i>	15	+	+	+	+
7.	<i>A. obtusiloba</i>	-	+	+	+	-
8.	<i>A. scoparia</i>	-	+	-	-	-
9.	<i>Agropyron cristatum</i>	-	-	+	15	+
10.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	+	+	-	-	-
11.	<i>Astragalus davuricus</i>	-	+	-	-	-
12.	<i>Atriplex fera</i>	+	+	+	+	-
13.	<i>Axyris sphaerosperma</i>	+	+	-	-	-
14.	<i>Cannabis sativa</i>	17	+	-	-	-
15.	<i>Caragana pygmaea</i>	-	-	-	+	+
16.	<i>Carex duriuscula</i>	-	-	9	+	+
17.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	-	+	+	+	-
18.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	-	15	35	18	+
19.	<i>Chenopodium aristatum</i>	-	+	+	-	-
20.	<i>Convolvulus ammanii</i>	-	10	9	+	+
21.	<i>Dianthus versicolor</i>	-	-	-	+	+
22.	<i>Elytrigia repens</i>	-	35	+	+	-
23.	<i>Ephedra monosperma</i>	-	-	+	+	+
24.	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	-	+	-	-	-
25.	<i>Festuca valesiaca</i>	-	-	-	11	+
26.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	-	-	-	+	+
27.	<i>Heteropappus altaicus</i>	+	23	26	+	+
28.	<i>Kochia prostrata</i>	-	-	-	+	+
29.	<i>Koeleria cristata</i>	-	-	+	15	18
30.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	-	-	-	+	+
31.	<i>Hypocoum erectum</i>	-	+	-	-	-

32.	<i>Lappula microcarpa</i>	-	+	+	+	-
33.	<i>Lepidium apetalum</i>	-	+	-	-	-
34.	<i>Leymus chinensis</i>	-	-	-	+	+
35.	<i>Neopallasia pectinata</i>	-	+	+	+	+
36.	<i>Panzeria lanata</i>	-	-	-	-	+
37.	<i>Plantago media</i>	-	+	-	-	-
38.	<i>Potentilla acaulis</i>	-	-	-	+	+
39.	<i>P. bifurca</i>	-	-	+	+	+
40.	<i>Sinapis arvensis</i>	-	+	-	-	-
41.	<i>Stipa krylovii</i>	-	-	+	25	40
42.	<i>S. orientalis</i>	-	-	-	+	+
43.	<i>Salsola collina</i>	-	-	-	+	+
44.	<i>Silene repens</i>	-	+	+	-	-
45.	<i>Stellaria dichotoma</i>	-	+	+	-	-
46.	<i>Thymus mongolicus</i>	-	-	-	+	+
47.	<i>Urtica cannabina</i>	-	+	-	-	-

После 7 лет восстановления основным доминантом сообщества является *Elytrigia repens*, создающий 35 % фитомассы. Степные виды (*Heteropappus altaicus*, *Cleistogenes squarrosa*, *Convolvulus ammannii*) составляют 27 % от общего состава видов. Доля *Cannabis sativa* в травостое понижается. Прежние виды полыней замещаются *Artemisia vulgaris*, *A. scoparia*, *A. obtusiloba*. Ярность слабо выражена. Проективное покрытие – 25–40 %. Количество видов на 500 м² – 26.

На 11-й год сукцессии число видов в фитоценозе несколько уменьшается (22). Доминирующими видами являются степные виды *Cleistogenes squarrosa* и *Heteropappus altaicus*. В сообществе появляются *Convolvulus ammannii*, *Artemisia frigida*, *Carex duriuscula*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata* и *Stipa krylovii*. Ярность четко выражена. Проективное покрытие – 30–50 %.

На 17-й год зацелинения формируется разнотравно-злаковое сообщество, в котором степные виды змеевка, ковыль Крылова, к. восточный, тонконог, типчак и житняк составляют 71 % от общего списка. Появляется один из пустынных видов – *Thymus mongolicus*. Проективное покрытие составляет

35–55 %. Среди жизненных форм дерновинные растения составляют 84 %. Залежь приобретает облик опустыненной степи (рис. 55).



Рис. 55. Залежь на участке Унегети на 17-й год сукцессии.

Залежные сообщества всех ключевых участков на 4-й год зарастают в основном бурьянистыми одно–двулетними полынями (до 63 %) – *Artemisia annua*, *A. anethifolia*, *A. commutata*, *sieversiana*, *A. scoparia*, *A.* и др. В фитоценозах почти всех участков еще на ранней стадии сукцессии встречается степной вид *Artemisia glauca*. А.В. Куминовой (1985) для степей Тувы отмечено 7 видов полыней, доминирующих на залежах, естественных сенокосах и пастбищах: *Artemisia scoparia*, *A. glauca*, *A. siversiana*, *A. commutata*, *A. frigida*, *A. annua* и *A. jacutica*. Высокая доля полыней среди залежной растительности отмечается в разных регионах Евразии в пределах лесостепной и степной зон (Люри и др., 2010).

4.3.3.3. Изменение структуры доминирования

В сообществе на залежи участка Сушь к 7-му году сукцессии семь доминантов составляли 84 % от всей зеленой фитомассы. На залежи участка Сосновка – шесть доминантов с общей фитомассой 95 % от G_{max} . На каждой из двух залежей четыре доминанта принадлежали роду *Artemisia*, два доминанта были сорными (*Chenopodium album* и *Atriplex fera*) и один (на участке Сушь) также принадлежал к сорным видам (*Cirsium setosum*).

К 11-му году в фитоценозе участка Сушь все доминанты из рода *Artemisia* резко снизили свое участие в травостое и доминирование перешло к другим видам: сорным – *Setaria viridis*, *Convolvulus bicuspidatus* и виду степного травостоя – *Heteropappus altaicus*. Их общая фитомасса составила 42 % от G_{max} , но главным доминантом стал *Elytrigia repens* (35 %). Близкая картина наблюдалась и на участке Сосновка – исчезли или резко снизили обилие все доминанты I-й стадии сукцессии, их заместили три других вида полыней, которые отсутствовали на I-й стадии, а также два злака – *Elytrigia repens* и *Bromopsis inermis* (52 %). К 11-му и 17-му годам сукцессии в фитоценозе был лишь один доминант из разнотравья – *Pulsatilla patens*. Снизил свое участие, и к 17-му году выпал из травостоя *Elytrigia repens*, основным доминантом и на 11-й и на 17-й годы сукцессии был *Bromopsis inermis*. В число доминантов с 11-го года вошел *Leymus chinensis*. К 17-му году сукцессии доминировали еще два степных злака *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, и осока *Carex pediformis*.

На участке Сосновка к 11-му году сукцессии из разнотравья в сообществе появились два новых доминанта, вклад которых в G был всего 26 % и по-прежнему доминировали *Elytrigia repens* и *Bromopsis inermis* (55 % от G). К 17-му году сукцессии число доминантов снизилось до трех, выпали из числа доминирующих видов *Astragalus melilotoides*, *Potentilla bifurca* и *Elytrigia repens*. Появились новые доминанты – *Festuca valesiaca*, *Stipa krylovii*, составившие вместе с *Bromopsis inermis* 60 % фитомассы. Увеличилась доля субдоминантов и минорных видов.

В сообществе участка Су-Аксы (сухая степь) в первый период доминантами были пять видов полыней с общей зеленой фитомассой равной 85 % от G_{max} . К 7-му году их обилие резко снизилось. Доминировали четыре вида разнотравья, среди которых были сорные виды *Atriplex fera* и *Convolvulus bicuspidatus*, и залежный – *Elytrigia repens*. На 11-й год из видов разнотравья, доминировавших на II стадии, выпало два вида, одновременно появились новые доминанты – *Koeleria cristata* и *Stipa krylovii*, которые создавали ≈ 40 % надземной фитомассы. На 17-й год сукцессии доминировали в фитоценозе типично степные виды: *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* и *Stipa krylovii*. На долю последнего приходилось 32 % фитомассы. Травостой приобрел аспект, характерный для сухой степи.

Особняком по смене доминантов стоит участок Шагонар. К 4-му году восстановления сообщества здесь доминировали пять видов полыней и *Cannabis sativa*, составлявшие вместе 95 % от G . Через три года состав доминантов полностью сменился. В сообществе доминировали два вида из разнотравья и пырей. К 11-му году произошла риверсия травостоя, в котором основными доминантами вновь стали четыре вида полыней и конопля. *Elytrigia repens* выпадал из травостоя, появился новый степной доминант – злак *Koeleria cristata*, чья доля в G равнялась лишь 10 %. На 17-й год сукцессии значительных сдвигов не происходило, также доминировали четыре вида полыней, но *Artemisia commutata* и *A. vulgaris* заместились *Artemisia sieversiana* и *A. scoparia*. По-прежнему конопля составила 25 % фитомассы. И только появление в качестве доминанта *Stipa krylovii* указывало на продвижение сообщества в сторону сухой степи.

В сообществе на залежи Эрги-Барлык к четвертому году сукцессии три вида полыней создавали 71 % от G . К 7-му году развития участие полыней резко понизилось и единственным доминантом сообщества стал пырей. На 11-й год пырей выпал из травостоя, доминирование перешло к четырем видам полыней и степным злакам – *Cleistogenes squarrosa* и *Koeleria cristata*. На 17-й год сукцессии доминировали почти те же полыни (30 % фитомассы от

G_{max}) и к степным злакам добавились еще два – *Agropyron cristatum* и *Stipa krylovii*. Все доминанты вместе создавали 90 % фитомассы в сообществе.

Сообщество на залежи участка Унегети приобретает вид опустыненной степи. На 4-й год сукцессии здесь доминировали четыре вида полыней и конопля, создавшие вместе 78 % общей фитомассы. К данной стадии сукцессии все старые доминанты или выпадают из травостоя или резко снижают свое обилие. На 7-й год состав доминантов был смешанным: пустынный вид *Convolvulus ammannii*, степной – *Heteropappus altaicus*, луговой – *Elytrigia repens* и типичный степной злак – *Cleistogenes squarrosa* создавали 83 % всей фитомассы. К 11-му году добавилась *Artemisia frigida*, увеличилось обилие *Heteropappus altaicus* и появилась в качестве доминанта *Carex duriuscula*. На 17-й год сукцессии в сообществе доминировали только степные злаки, среди которых наибольшую фитомассу имел *Stipa krylovii*.

Как уже отмечалось, сукцессия в экосистеме проявляется в смене видового состава сообществ, замещении одних доминантов другими и в изменении запасов растительного вещества.

Быстрая смена доминантов на залежах в степной зоне подтверждает высокую скорость сукцессии в направлении: молодая залежь – терминальное сообщество.

4.3.3.4. Динамика запасов растительного вещества

Данные о запасах надземной и подземной фитомассы дают представление о количестве растительного вещества (РВ), участвующего в биологическом круговороте, а также раскрывают пути приспособления растений к факторам внешней среды (Голубев, 1963; Горшкова, 1978; Базилевич, 1993; Титлянова, 1994).

Структура запасов надземной и подземной фитомассы ключевых залежных участков показана в таблице 87.

Участок Сухь. Залежное сообщество на месте луговой степи отличается максимальными запасами зеленой фитомассы (G) на крупнобурьянистой

Таблица 87

Динамика запасов растительного вещества в залежной сукцессии на ключевых участках

Ключевые участки	Сушь					Сосновка					Суг-Аксы				
	4	7	11	17		4	7	11	17		4	7	11	17	
Возраст сукцессии, лет															
Фитоценоз	Разно- травно- полян- ный	Разно- травно- пырейный	Пырейно- костровый	Злаково- осоково- разнотравный		Марево- полюнный	Полынно- пырейно - костровый	Пырейно- разнотрав- ный	Разнотравно- злаковый		Полын- ный	Разно- травно- пырейный	Разно- травно- злаковый	Разнотравно- ковыльный	
<i>G</i>	568	452	316	402		353	247	210	388		223	187	211	195	
<i>D</i>	42	53	57	53		18	35	72	96		10	17	59	72	
<i>L</i>	485	367	308	278		482	376	257	269		136	137	102	131	
<i>D+L</i>	527	420	365	331		500	411	329	365		146	154	161	203	
<i>B</i> (0–20 см)	50	70	159	688		42	136	416	523		44	164	492	541	
<i>V</i> (0–20 см)	26	42	193	868		23	95	522	692		35	98	359	591	
<i>B+V</i> (0–20 см)	76	112	352	1556		65	231	938	1215		79	262	851	1132	
<i>G+D+L+B+V</i>	1171	984	1033	2289		918	889	1477	1968		448	603	1223	1530	
Ключевые участки	Шаганаар					Эрги-Барлык					Унэгети				
Фитоценоз	Полынно конопля- ный	Разно- травно- пырейный	Полынно- конопляный	Полынно- злаково- конопляный		Разнотрав- но- полян- ный	Пырейный	Злаково- полян- ный	Злаково- полян- ный		Полын- но- конопля- ный	Пырейно- гетеропап пусово- выюнковый	Гетеропап пусово- змеевковый	Разнотравно- злаковая	
Возраст сукцессии, лет															
<i>G</i>	4	7	11	17		4	7	11	17		4	7	11	17	
<i>D</i>	35	62	675	503		71	66	72	70		67	58	31	27	
<i>L</i>	20	18	103	122		–	23	37	26		–	18	25	36	
<i>D+L</i>	305	298	226	258		215	124	123	64		235	140	84	75	
<i>B</i> (0–20 см)	29	158	205	254		27	180	462	647		24	193	637	598	
<i>V</i> (0–20 см)	35	119	155	268		29	121	373	679		17	182	333	595	
<i>B+V</i> (0–20 см)	64	277	360	522		56	301	835	1326		41	375	970	1193	
<i>G+D+L+B+V</i>	424	655	1364	1405		342	514	1067	1486		343	591	1110	1331	

стадии. За счет выпадения крупных полыней к 11-му году восстановления сообщества зеленая фитомасса снижается на 44 %. На последней стадии сукцессии в фитоценозе господствуют типично лугово-степные виды, создающие 400 г/м^2 зеленой фитомассы, что намного выше характерного запаса для луговых степей (140 г/м^2). В течение всей сукцессии запас ветоши (D) держится на постоянно низком уровне $42\text{--}57 \text{ г/м}^2$. Ветошь переходит в подстилку, запасы которой уменьшаются от первой к последней стадии и составляют на 17-й год 278 г/м^2 .

Запас живых поземных органов (B) в слое почвы $0\text{--}20$ см медленно повышается вплоть до 11-го года сукцессии и быстро возрастает за период (11–17 лет). Запас мертвых подземных органов (V) в слое почвы $0\text{--}20$ см медленно нарастает в течение 11 лет сукцессии и резко повышается к 17-му году, однако не достигая запасов, характерных для луговой степи. Почти по всем параметрам фитомасса 17-летней залежи отличается от центральноазиатских луговых степей. Запас живых корней в степях колеблется около 800 г/м^2 , а мертвых подземных органов в пределах $1000\text{--}1500 \text{ г/м}^2$ в слое почвы $0\text{--}20$ см.

Подземные органы растут медленнее надземных и полный пул B и V на залежи еще не сформировался, но приближается к терминальному значению.

Участок Сосновка. Сообщество находится на месте исходной настоящей степи. Наибольшая величина G характерно для мелкобурьянистой марьево-полынной стадии. С 4-го до 11-й год восстановления запас G уменьшается на 40 %. К 11-му году складывается пырейно-полынное сообщество лугово-степного типа, с запасом зеленой фитомассы 210 г/м^2 , что несколько выше, чем G в настоящих степях.

От 11-го до 17-го года сукцессии запас G увеличивается и достигает 390 г/м^2 , что в 2 раза выше по сравнению с настоящей степью.

Запас ветоши (D) медленно повышается до 100 г/м^2 к 17-му году. Запас подстилки (L) вначале снижается в связи с быстрым разложением полынного бурьяна, затем устанавливается на уровне около $2,5 \text{ т/га}$, что близка к запасам

L в настоящих степях. В подземной сфере идут сложные процессы смены типа подземных органов в связи с изменением состава травостоя. Низки запасы живых корней (*B*) в слое почвы 0–20 см корневищных растений, которые медленно замещаются корнями дерновинных растений. Корни многих злаков растут 7–8 лет и запасы *B* накапливаются постепенно. За 17 лет восстановления запас *B* достиг 5 т/га, что в 2 раза меньше, чем в настоящих степях. Отмирание полыней произошло к 11-му году сукцессии, в связи с чем запас *V* увеличился до 5 т/га. В последующие годы шло медленное накопление мертвой корневой массы. Запас *V* к 17-му году возрос до 7 т/га, что ниже средней величины данной фракции в настоящих степях Центральной Азии (Титлянова и др., 2002а).

Итак, через 17 лет сукцессии видовой состав сообщества залежи приближается к травостой коренной степи, в то время как структура фитомассы, характерная для настоящей степи, еще не сложилась: надземная фитомасса выше, а подземная – несколько ниже, чем в настоящих степях.

Участок Суг-Аксы – сообщество на участке исходно сухой степи. Засушливость местообитания отражается в запасах надземной фитомассы, которая не превышает 2 т на любой стадии сукцессии (табл. 88). Запас *G* выше, чем в сухих степях Тувы, величина же *D+L* характерна для вариантов степей с легким выпасом. Что касается живых подземных органов (*B*), то их запас в 1,5–2 раза ниже, чем в сухих степях Тувы под различной пастбищной нагрузкой. Запас мертвых подземных органов (*V* – более 500 г/м²) почти в 3–4 раза ниже, чем в сухой степи.

Участок Шагонар – сообщество на исходно сухой степи. Отличительной особенностью залежи является присутствие в сообществе с первой до последней стадии *Cannabis sativa*. На 11-й год фитомасса конопли на залежи Шагонара превышает 6 т, запас ее снижается к 17-му году на 25 %.

Запасы ветоши довольно низкие, сухая конопля, обламываясь переходит на почву, образуя значительные запасы подстилки (около 3 т/га). Запас

Динамика запасов растительного вещества на участке сухой степи Суг-Аксы

Фракции растительного вещества	Залежь							Целина						
	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	X	S.E.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	X	S.E.
G	51	82	97	52	36	64	±25	97	145	201	189	195	165	±44
D+L	175	264	293	177	108	203	±75	178	268	295	176	203	224	±54
В слое почвы 0-20 см	B	520	473	511	539	517	±28	1527	1664	1557	1004	1052	1361	±309
	V	597	433	578	415	523	±91	1424	2114	2328	991	1997	1771	±549

живых подземных органов невелик (около 2 т/га) и увеличивается с возрастом залежи. Очень низкие запасы мертвых корней, что свидетельствует об их быстрой минерализации.

Участок Эрги-Барлык – сообщество на участке исходно сухой степи. Травостой этого участка скудный и изреженный, однако запасы надземной и подземной фитомассы близки к соответствующим запасам сухих степей. В зависимости от пастбищной нагрузки G в степях Тувы меняется от 100 до 45 г/м². Следовательно, по величине G сукцессия достигла продуктивности сухих степей. То же самое можно сказать и о мертвой надземной фитомассе ($D+L$), которая варьирует в сухих степях от 80 до 250 г/м². Запас живых подземных органов непрерывно рос и достиг к 17-му году сукцессии 647 г/м², что соответствует их массе в сухой степи при сильном выпасе. Точно также увеличивался со временем запас V в слое почвы 0–20 см и достиг на IV стадии сукцессии 680 г/м², что приблизительно в 2 раза ниже, чем в сухих степях Тувы.

В целом от 4 до 17 лет восстановления залежи запасы растительного вещества увеличиваются в 4,3 раза.

Участок Унегети. На 4–7-й годы сукцессии на мелкобурьянистой стадии запасы зеленой фитомассы, ветоши и подстилки были максимальными. С 8-го года сукцессии в сообществе происходит постепенное снижение надземной массы. Так как корни полыней маломощные, то их запасы на 4-й год были незначительными. На 7-й год со сменой доминантов происходит увеличение запаса живых корней. К 11–17-му году восстановления их запасы повышаются и приближаются к массе живых корней опустыненных степей. Масса мертвой подземной фитомассы также постоянно нарастает в ходе сукцессии и к 17-му году составляет около половины запаса мертвых подземных органов в слое почвы 0–20 см, характерных для опустыненных степей Тувы.

Таким образом, общий запас растительного вещества изменяется в фитоценозах различных залежей от 9 т/га (I стадия) до 15 т/га (IV стадия).

Основной запас фитомассы на первых стадиях залежи заключен в наземной фитомассе, а на IV-й стадии, как и в коренных степных экосистемах, депонирован в почве.

Заключение по разделу «Залежная сукцессия»

Использование залежных ключевых участков под посев пшеницы было не более 30 лет, что не вызвало существенных изменений в почве. После прекращения пахоты почва была довольно рыхлой и с течением времени постепенно уплотнялась. Все 6 участков были заброшены в 1994 г.

Исследование сукцессий началось в одно и то же время – в 1997 г., т.е. на 4-й год восстановления сообществ и продолжалось в течение 13 лет на 4, 7, 11, 17 год восстановления сообществ.

Результаты исследований показали, что на ключевых участках видовое разнообразие сообществ достаточно велико. За годы наблюдений выявлено 153 вида высших сосудистых растений, принадлежащих к 94 родам, 29 семействам. Наиболее многовидовыми семейства являются *Рoaceae* (17 %), *Asteraceae* (15 %) и *Fabaceae* (12 %). Из эколого-ценотических групп преобладают: степная – 46 %, лугово-степная – 22, луговая – 15 и др. Доля сорных видов составляет 31 % от общего списка видов. Из экологических групп растений широко распространены: ксерофиты – 42 %, ксеромезофиты и мезоксерофиты – 31 %, мезофиты – 16 %. По жизненным формам преобладают травянистые многолетники (59 % от всей флоры). Кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички составляют 14 % от общего списка. Высока доля одно–двулетних видов – 27 %.

Анализ сукцессий проводился по нескольким показателям: изменение видового состава сообществ, структуры доминирования, по соотношению меняющихся жизненных форм растений и экологических групп, по проективному покрытию. Проведенный анализ позволил прийти к следующим выводам.

Неизменность природных условий и типа почвы диктуют главную закономерность восстановительной сукцессии – возвращение фитоценоза к терминальному состоянию исходной экосистемы. Незаконномерное изменение гидротермического режима (участок Шагонар) меняет ход сукцессии и делает ее стадии непредсказуемыми. Вероятно, в этом случае фитоценоз будет находиться в непрерывной сукцессии с переменой основных доминантов.

Нами при изучении залежной сукцессии принималось во внимание около 70 % общей фитомассы. Если доля определенной жизненной формы была более 15 %, то она входила в название соответствующей стадии. Учитывались следующие жизненные формы: С – стержнекорневые, К – корневищные, Д – дерновинные (табл. 89).

Таблица 89

Стадии развития залежей на распаханых степях
(жизненные формы растений по И.Г. Серебрякову, 1964)

Годы залежи	Луговая степь (Сушь)	Настоящая степь (Сосновка)	Сухая степь (Суг-Аксы)	Сухая степь (Шагонар)	Сухая степь (Эрги-Барлык)	Опустыненная степь (Унегети)
4	С.К	С.К	К.С	С.К	СК	К.С
7	К.С	К	К	К	К	К.Д
11	К	К.С	Д.К	С.К	Д.К	К.Д
17	К.Д	К.Д	Д.К	С.К.Д	Д.К	Д

Примечание: С – стержнекорневые, К – корневищные, Д – дерновинные. При наличии двух форм первая буква обозначает преобладающую жизненную форму.

Анализ, учитывающий доминирование тех или иных жизненных форм растений, показал резкие различия в ходе сукцессии. Залежные сообщества на участках Сушь и Сосновка длительное время находятся в корневищной стадии и лишь на 17-й год сукцессии в них наряду с корневищными доминируют дерновинные злаки. На участке Суг-Аксы корневищные злаки также присутствуют в течение сукцессионного периода, но уже на 11-й год около

половины фитомассы сложены дерновинными видами. Залежь на участке Шагонар, в связи с влиянием водохранилища, испытывает риверсию и стержнекорневые виды, исчезнувшие на II стадии, вновь появляются на III стадии. На участке Эрги-Барлык уже на III стадии в сообществе доминируют дерновинные виды, а на залежи в опустыненной степи (Унегети) через 7 лет в фитоценозе превалируют как корневищные, так и дерновинные виды, к 17-му году сообщество представлено типичной дерновинной степью.

С изменением видового состава сообществ и состава доминантов в ходе залежной сукцессии происходит изменение соотношения экологических групп растений. На начальной стадии сукцессии на участке луговой степи Сушь значительную долю в сообществе составляют мезофиты (28 %), на участке опустыненной степи Унегети – ксерофиты (22 %) (табл. 90). Причем из степных растений встречаются как сорные, так и типичные степные виды. Количество мезофитов незначительно (до 8 %). Резко снижается доля галофитов и мезофитов во всех фитоценозах, кроме участка Шагонар. На залежах 11 и 17 лет в 2–3 раза увеличивается обилие ксерофитов.

Таблица 90

Число видов растений определенной экологической группы

Экологическая группа	Сушь				Сосновка				Суг-Аксы			
	Возраст сукцессии, лет											
	4	7	11	17	4	7	11	17	4	7	11	17
Ксерофиты (К)	3	13	17	19	4	16	15	22	6	20	20	23
Мезофиты (М)	8	15	14	16	3	10	13	13	1	2	1	1
Ксеромезофиты и Мезоксерофиты (КМ+МК)	28	15	15	20	5	10	15	15	3	8	5	5
К/М	0,4	0,9	1,2	1,2	1,3	1,6	1,2	1,7	6	10	20	23
	Шагонар				Эрги-Барлык				Унегети			
Ксерофиты (К)	5	14	14	21	6	13	17	18	4	15	21	25
Мезофиты (М)	3	8	6	5	1	3	1	1	1	1	1	1
Ксеромезофиты и мезоксерофиты	3	10	11	10	1	4	2	2	2	7	4	3
К/М	1,7	1,8	2,3	4,2	6	4,3	17	18	4	15	21	25

В ходе залежной сукцессии на участках наблюдается усиление ксерофитизации от ранних стадий восстановления к более поздним. Степень ксерофитности, т.е. отношение числа ксерофитов к мезофитам (К/М), в ходе сукцессии на участках постепенно возрастает от участка луговой степи к сухим.

Если степень ксерофитности на 17-летних залежах участков Сушь и Сосновка составляет 1,2–1,7, то на участке Суг-Аксы она повышается до 23. Максимальная степень ксерофитности характерна для опустыненной степи (Унегети), где показатель К/М поднимается до 25. Общая ксерофитизация растительности определяется уплотнением и иссушением почвы.

Мера сходства (коэффициент Жаккара) свидетельствует, что на отвалах разного возраста видовой состав фитоценозов для позиций Эль-Ак резко отличается – мера сходства не превышает 0,2, на позициях Транс-Ак составы сообществ близки – мера сходства достигает 0,53 для 40-летнего отвала и 0,63 степной катены (контроль) (табл. 91).

Таблица 91

Показатель сходства (коэффициент Жаккара) видového состава сообществ на разных стадиях залежной сукцессии

Залежь, название местности, тип экосистемы	Стадии сукцессии			
	4–7 лет	7–11 лет	11–17 лет	17 лет – коренная степь
Луговая степь Сушь	0,26	0,28	0,66	0,80
Настоящая степь Сосновка	0,30	0,33	0,63	0,89
Сухая степь Суг-Аксы	0,30	0,51	0,65	0,80
Сухая степь Шагонар	0,32	0,38	0,60	0,61
Сухая степь Эрги-Барлык	0,33	0,32	0,69	0,72
Опустыненная степь Унегети	0,21	0,38	0,75	0,79

Видовой состав сообществ на отвалах меняется по катене так, что мера сходства между отвалами разного возраста падает от позиции Эль к Ак, в то время как на этих же позициях 40-летнего отвала и степной катены мера

сходства нарастает. Наиболее близки фитоценозы 40-летнего отвала и степной катены, находящиеся на аккумулятивной позиции.

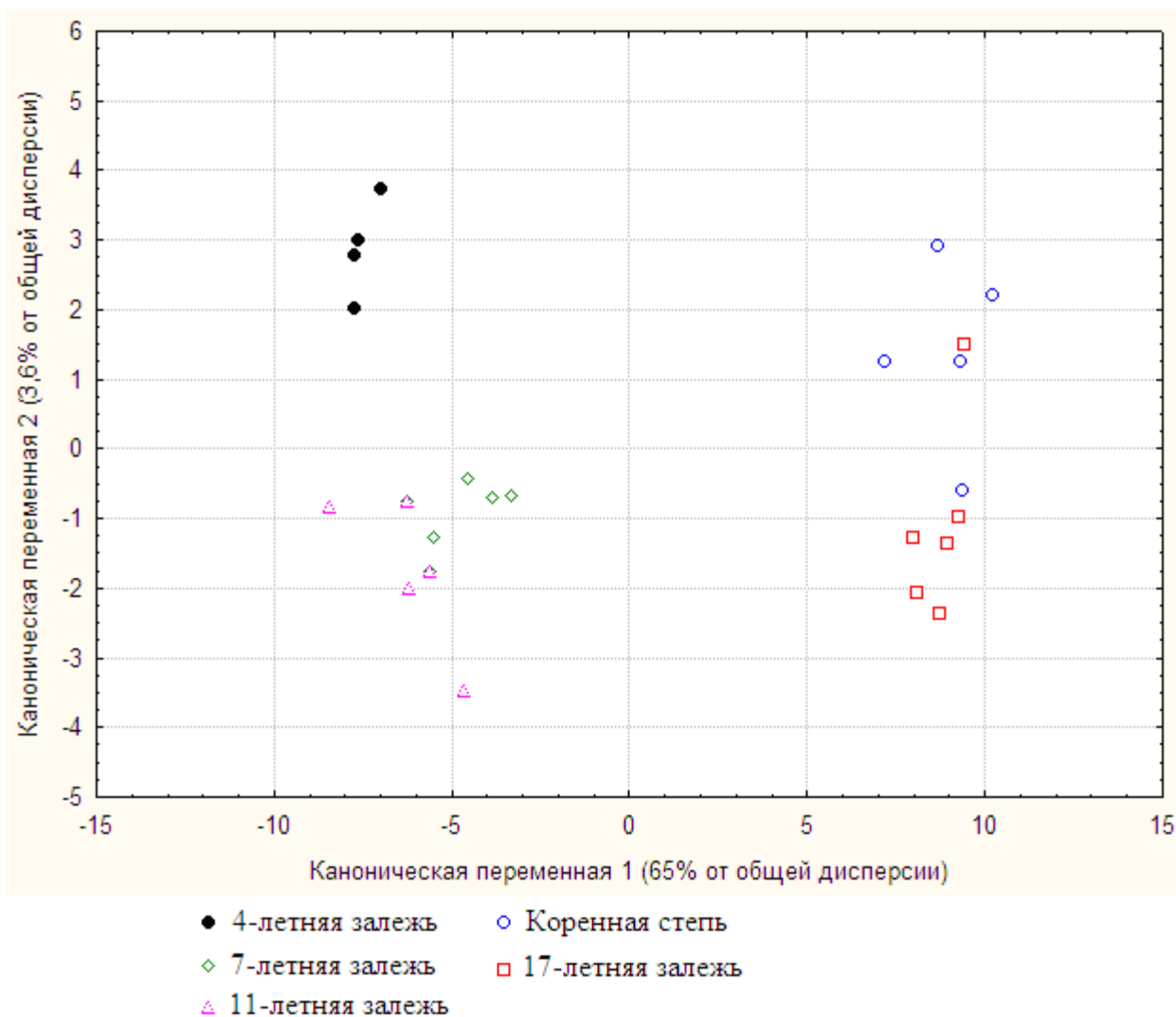


Рис. 56. Влияние длительности сукцессии на растительные сообщества.

Для определения степени сходства видового состава фитоценозов залежей был использован также метод главных компонент. На рисунке 56 представлено расположение залежных экосистем в плоскости первых двух канонических переменных: все изученные экосистемы четко разделяются на 3 группы: 1) начальная стадия сукцессии – 4-летняя залежь, 2) следующие стадии – залежи 11 и 17 лет, 3) 17-летняя залежь и ненарушенная экосистема – целина. Начальные стадии сукцессии четко отделяются от остальных по пер-

вой канонической переменной, а ненарушенные экосистемы – по второй, при этом проявляя удивительную схожесть с 17-летней залежью.

По величине модулей стандартизованных коэффициентов для переменных (т.е. видов растений), входящих в каноническую переменную, можно судить о вкладе соответствующего вида в различие сукцессионных стадий (табл. 92). Таким образом, отличие самых начальных стадий сукцессии связано, в основном, с такими видами, как **Axs**, **Av** и **Axa** (*Artemisia anethifolia*, *A. annua* и *A. commutata*), а отличие ненарушенной экосистемы – такими видами как **Asd** и **Ac** (*Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*).

Таблица 92

Стандартизованные коэффициенты для переменных, включенных в функцию дискриминации разных стадий залежной сукцессии

	Каноническая переменная 1	Каноническая переменная 2
Ag	-0,96	-0,03
At	-0,57	0,26
Aan	-0,52	0,75
Asd (<i>Stipa krylovii</i>)	0,01	0,89
Asm	-0,30	-0,34
Aob	-0,37	-1,73
Av (<i>Artemisia annua</i>)	-2,13	0,81
Axs (<i>Artemisia anethifolia</i>)	2,54	-0,27
Axa (<i>Artemisia commutata</i>)	2,01	-0,53
Asc	-1,40	-0,44
Ac (<i>Cleistogenes squarrosa</i>)	-0,30	-1,01
Ansp	0,16	-0,81
Achm	-0,66	-0,64

Динамика изменения видового состава фитоценозов подобна на разных залежах. В течение сукцессии виды появлялись, выпадали или закреплялись

в фитоценозе. Количество видов, появившихся за первые 4 года, на залежах было максимальным для наиболее влажных сообществ. Период 4–7 лет является временем максимального появления новых видов на всех участках (табл. 93). При этом число выпавших видов было невысоким. В результате в фитоценозах произошло увеличение числа видов. Период 7–11 лет – наиболее активная фаза сукцессионного процесса, поскольку в этот период происходит в значительном количестве появление и выпадение видов. В период 11–17 лет сукцессионные процессы затихают, но некоторое накопление видов продолжается. Фитоценозы приближаются по своему видовому составу к терминальной стадии.

Таблица 93

Изменение количества видов в сообществах ключевых участков

Изменение числа видов	Продолжение фазы сукцессии, лет					Остались на 17 год
	0—4	4—7	7—11	11—17	0—17	
Участок Сушь						
появились	18	34	28	16	96	58
выпали	-	7	23	8	38	
Участок Сосновка						
появились	15	26	21	13	75	51
выпали	-	4	16	4	24	
Участок Суг-Аксы						
появились	12	24	4	6	46	29
выпали	-	1	11	5	17	
Участок Шагонар						
появились	13	25	12	11	61	38
выпали	-	1	17	5	23	
Участок Эрги-Барлык						
появились	10	14	11	5	40	24
выпали	-	2	10	4	16	
Участок Унегети						
появились	9	19	7	11	46	29
выпали	-	3	11	3	17	

Общее количество видов, оставшихся на 17-й год сукцессии, уменьшается от сообществ исходно луговых к сухим степям от 58 до 24. Благодаря доминирующим дерновинным злакам исследуемые степи приобретают прежний облик. В целом сообщества исследуемых участков по числу и составу видов приближаются к коренным сообществам.

Структура растительного вещества восстанавливается значительно медленнее, чем видовой и доминантный состав залежей в ходе сукцессии. Общие запасы фитомассы на залежах к 17-му году сукцессии меньше фитомассы коренных экосистем, хотя эта разница не превышает в целом 20 % (табл. 94).

Таблица 94

Общий запас фитомассы на ключевых участках, г/м²

Тип экосистемы	Луговая степь	Настоящая степь	Сухая степь	Опустыненная степь
Коренная степь под различной пастбищной нагрузкой	2000–2600	1810–2740	2135–2159	2000–2250
17-летняя залежь под легкой пастбищной нагрузкой	2300	1968	1530	1500

Не отличаясь значительно по общим запасам фитомассы, сообщества залежей отличаются от исходных степей структурой фитомассы. Практически для всех типов степей запас зеленой фитомассы (G) залежей выше, чем в коренных степях в 2–3 раза. Несколько выше на залежах и запасы надземной мортмассы ($D+L$).

На IV стадии развития залежей запасы живых (B) и мертвых подземных (V) органов еще ниже по сравнению с коренными степями. Разница между запасами может быть 1,5–2 раза и зависит от пастбищной нагрузки.

Таким образом, из всех рассмотренных нами показателей позднее всего приближаются к терминальному уровню структура растительного вещества.

Каждая из залежей, на различных стадиях сукцессии, отличается своеобразием растительных сообществ, обусловленного изменяющимися усло-

виями местообитания. На IV стадии (17-й год) по количеству и составу видов в сообществе участки близки к естественным коренным сообществам, но по составу доминантов, проективному покрытию, соотношению жизненных форм они еще не достигли зонального уровня. Кроме того, восстанавливающиеся сообщества отличаются от целинных обилием сорных видов. Главное отличие залежных сообществ от сообществ исходных коренных степей кроется в структуре фитомассы: на залежах выше запасы надземной и ниже запасы подземной фитомассы.

В целом сукцессия идет закономерно в сторону восстановления исходного степного фитоценоза и процесс этот характеризуется довольно высокой скоростью.

В восстановлении одновозрастных залежных экосистем, но расположенных в трех разных котловинах прослеживается известная закономерность: количество видов возрастает с юга на север от Убсунурской засушливой к Турано-Уюкской более увлажненной котловине, т.е. от опустыненных степей к луговым.

ВЫВОДЫ

Характеристика сукцессий выражается многими показателями, среди которых нами выделены видовой состав сообществ, структура доминирования видов, запасы и структура фитомассы.

1. За годы исследований в общем систематическом списке флоры ключевых участков, расположенных в степном и лесостепном поясах межгорных котловин Тувы, зарегистрировано от 48 (на разновозрастных отвалах Каа-Хемского угольного разреза) до 166 (в зоне затопления Саяно-Шушенского водохранилища) видов. Таксономическая структура флоры в целом соответствует географическому положению территории. Ведущие семейства (преобладание *Poaceae*, *Asteraceae*) и роды характеризуют аридные черты флоры и типичны для гор Южной Сибири с выраженными центральноазиатскими (*Fabaceae*, *Allium*, *Artemisia*) и европейскими (обилие видов *Rosaceae*) чертами. Высокий удельный вес семейства *Poaceae* является показателем степной направленности восстановления растительности.

Флора представлена различными географическими элементами, из них наиболее значительна группа видов с евразийскими (23–35 % от всей флоры), азиатскими (19–25 %) и центральноазиатскими (10–28,5 %) ареалами. Доля видов с широкими ареалами (космополиты, голарктические, палеарктические) составляет 1–20 %. Выявлено два эндемичных вида Алтае-Саянской области и Северной Монголии.

Анализ эколого-фитоценологических групп показал, что главное значение в степях межгорных котловин Тувы имеют степные виды (37–72 %). Из экологических групп растений господствуют ксерофиты (42–71 %), ксеромезофиты и мезоксерофиты (10–40 %). Заметно участие галофитов (2–6 %). Состав жизненных форм растений довольно разнообразен: поликарпические травы (61–84 %), кустарники, полукустарники, кустарнички и полукустарнички (5–17 %). По мнению Г.А. Пешковой (1972), обилие их указывает на древность существования горно-степных ландшафтов, в которых они играли

значительную роль. Флора довольно богата монокарпическими одно-двулетниками (4–27 %). Согласно Е.М. Лавренко (1940, 1954), это типичные черты флор ксерических степных территорий.

2. Результаты исследования разновозрастных отвалов Каа-Хемского угольного разреза выявили особенности *первичной сукцессии* растительных сообществ. Скорость сукцессии зависит от возраста отвала и от позиции выбранного участка. Распределение видов на разновозрастных отвалах показывает, что в первые годы зарастания отвала (1–5 лет) заселение открытого субстрата происходит пионерными видами, сохраняющимися до более поздней стадии сукцессии. С возрастом от 5 до 40 лет на всех позициях наблюдается увеличение числа видов: на позиции Эль – от 3 до 13, Транс – от 4 до 26, Ак – от 10 до 33 на 500 м². Проективное покрытие на разновозрастных отвалах постепенно возрастает независимо от позиций. На 40-летнем формируется полынно-злаковое сообщество, на транзитной – не характерная для степной зоны кустарниковая заросль ив с травяным покровом и напочвенным ярусом из зеленого мха, на аккумулятивной – злаково-разнотравное сообщество с господством степных видов.

Анализ сходства (коэффициент Жаккара) показал, что независимо от возраста отвала самое низкое сходство видового состава сообществ наблюдается между позициями Эль-Ак, наиболее высокое – Транс-Ак. В целом, видовой состав сообществ на всех позициях далек от состава коренных сухих степей.

Формирование фитомассы на отвалах также зависит от положения сообщества в рельефе. На аккумулятивной позиции общие запасы фитомассы максимальны, однако подземная фитомасса еще не достигла величин, характерных для сухой степи.

Первичная сукцессия на отвалах Каа-Хемского угольного разреза отличается существенной задержкой пионерной стадии. Становление фитоценозов при первичной сукцессии в степной зоне Тувы идет медленно и не по степному, а по смешанному типу. Сообщество каждой позиции развивается по своему пути в зависимости от микроклимата, эдафических условий, поло-

жения сообщества в рельефе, привноса семян с окружающих экосистем. Сообщества отвалов находятся на одной из продвинутых стадий сукцессии, достаточно удаленной от терминального уровня.

3. Развитие *антропогенной сукцессии*, возникшей в прибрежных экосистемах озеровидного расширения Саяно-Шушенского водохранилища, шло специфично. Под влиянием водохранилища фитоценозы каждого ключевого участка подверглись своему типу обводнения, вследствие чего произошли изменения видового состава сообществ, структуры доминирования и запасов фитомассы.

Мезо- и микрорельеф участков, длительность затопления или подтопления, осушение ложа водохранилища определяют выпадение, появление и возвращение видов. Так, наибольшие потери видового разнообразия сообществ при частых и сильных затоплениях произошли в прирусловом понижении первого участка (лишь 39 % видов остались от прежнего состава). На втором участке, в центральной пойме Енисея, произошло максимальное изменение видового состава сообществ (60 % составляют новые виды). На четвертом участке доля новых видов в сообществе составляет 33 %.

Затопление и переувлажнение резко и незакономерно трансформируют сообщества травяных экосистем с резким уменьшением количества степных, увеличением луговых и лугово-болотных видов, что привело к сдвигу видового состава сообществ в сторону увеличения количества мезофитов, гигрофитов и уменьшения ксерофитов.

В ходе сукцессии количество видов, доминирующих в надземной фитомассе, меняется от 4 до 11, в подземной – от 5 до 7 на 500 м².

Антропогенная сукцессия характеризуется тремя основными процессами: изменением и обеднением видового разнообразия сообществ, олуговением складывающихся фитоценозов и внедрением сорных видов. Мощное засорение растительности связано не с увеличением числа сорных видов, а с увеличением их массы. Запасы фитомассы высоки за счет непоедаемых малопродуктивных растений.

Выявлены особенности антропогенной сукцессии при воздействии Саяно-Шушенского водохранилища: хаотичная смена растительных сообществ, пестрота их сложения, одновременное становление первых стадий сукцессий и восстановление по возвышенным элементам рельефа набора видов, характерных для коренных степных сообществ. При затоплении территории единая модель сукцессии отсутствует. На каждое изменение водного режима ответ фитоценозов специфичен и часто не предсказуем.

4. Выпас животных и состояние фитоценозов находятся в тесной взаимосвязи. *Восстановительная пастбищная сукцессия.* На самом выбитом в начале исследования пастбище Морен до 1999 г. круглогодичная нагрузка составляла 1 овцу/0,2 га, что привело к истощению степи. При смене пастбищной нагрузки с тяжелой на нулевую к 2010 г. число видов увеличилось от 10 до 25 на 500 м². Доминанты сбитого пастбища *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida* и *Cleistogenes squarrosa* к 2010 г. сменились на *Achnatherum splendens*, *Stipa krylovii* и *Agropyron cristatum*. Надземная продукция повысилась с 70 до 230 г/м² · год, подземная – с 250 до 1550 г/м² · год. Кардинальная смена режима выпаса привела к полному восстановлению пастбища.

Смена пастбищного режима. Степь на участке Ямаалыг до 1993 г. использовалась круглогодично с нагрузкой 1 овца/0,3 га. Через пять лет (в 1997 г.) при резком снижении нагрузки до 1 овцы/8 га пастбище восстановилось. Число видов увеличилось с 12 до 30 на 500 м², доминировали в сообществе *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum* и *Cleistogenes squarrosa*. При дальнейшем снижении нагрузки к 2010 г. до нагрузки 1 овца/10 га увеличилась роль дерновинных злаков. Величина надземной продукции повысилась с 124 г/м² · год в 2000 г. до 200 г/м² · год в 2010 г., подземной – с 451 до 2272 г/м² · год. Такая низкая нагрузка привела к начавшейся закустаренности степи с *Caragana pugnata* (40 % всей фитомассы). Резкие изменения произошли в сообществе при повышении пастбищной нагрузки до 1 овцы/0,8 га в 2012 г.: число видов снизилось до 14 на 500 м², доминантами стали типичные дигрессионные виды *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulus*. Каждое изменение пастбищной на-

грузки за 20 лет (от 1 овцы/0,3 га до 1 овцы/10 га) сопровождалось изменением числа видов, состава доминантов и интенсивности продукционного процесса.

При постоянном пастбищном режиме (нагрузка менее 1 овцы/0,5 га) с 1995 по 2012 г. число видов варьирует от 23 до 33 на 500 м², состав доминантов постоянен: *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulus* и *Cleistogenes squarrosa*, составляющие 70–80 % общей надземной фитомассы. Надземная продукция колеблется в пределах 50–75, подземная – 470–690 г/м² · год.

Стабильное зимнее пастбище с умеренной нагрузкой существует около 100 лет. В течение 16 лет видовой состав сообществ и доминанты постоянны. Надземная продукция составляет 210–370, подземная – 1300–1800 г/м² · год. Умеренный выпас улучшает кормовую базу и сохраняет состав доминантов, характерный для сухих степей. При постоянном режиме выпаса, несмотря на флуктуации, показатели продуктивности стабильно низкие.

Проведенный анализ показывает, что на любое изменение режима выпаса фитоценоз отвечает закономерными изменениями его видового и доминантного состава и интенсивности продукционного процесса.

5. В ходе *пирогенной сукцессии* при однократном весеннем пале в первые годы происходит уменьшение числа видов, затем идет их восстановление. За шесть лет восстановления сообществ после пала на участке луговой степи число видов повысилось в 2,6, настоящей – в 1,8, сухой – в 2,3 раза. На горевших участках зарегистрированы виды, устойчивые и неустойчивые к сгоранию. Структура доминирования восстанавливается быстрее, чем видовой состав сообществ. Характерной особенностью пирогенной сукцессии является отсутствие в фитоценозах сорных и низших растений.

Изменение структуры растительного вещества выражается в увеличении зеленой фитомассы в первые годы после пала, в последующие годы – постепенным ее снижением. Выявлено постоянное нарастание величин ветоши и подстилки, через шесть лет сукцессии их фитомасса вновь начинает превы-

шать зеленую фитомассу; масса живых подземных органов возросла приблизительно в 2 раза; подземная мортмасса – в 1,2–1,5 раза в фитоценозах луговой и настоящей степей, в 3,5 раза – в сухой. Последствие весеннего пала длится около 10 лет, после чего видовой состав сообществ, состав доминантов и структура растительного вещества полностью восстанавливаются, экосистема возвращается в терминальное состояние.

6. В ходе *залежной сукцессии* наибольшее количество появившихся видов за первые 4 года сукцессии было на участках исходно луговой и настоящей степей. Период 7–11 лет – наиболее активная фаза сукцессионного процесса, поскольку в этот период происходит в значительном количестве появление и выпадение видов. Через 17 лет фитоценозы по видовому составу приближаются к терминальной стадии. В восстановлении одновозрастных залежных сообществ, но расположенных в разных котловинах, прослеживается известная закономерность – число видов возрастает с юга на север от Убсунурской засушливой к Турано-Уюкской более увлажненной котловине, то есть от опустыненных степей к луговым.

Анализ, учитывающий доминирование видов по жизненным формам, выявил резкие различия в ходе сукцессии. Корневищные злаки доминируют наравне со стержнекорневыми или дерновинными на участке исходно луговой степи на всех стадиях сукцессии. На участке исходно настоящей степи с 7-го по 11-й год восстановления растительности преобладают корневищные виды. На участке исходно сухой степи дерновинные виды составляют основу сообщества в 11–17-й годы (II–III стадии). В фитоценозах 7-летней залежи исходно опустыненной степи превалируют корневищные и дерновинные виды, к 17-му году сообщество представлено типичной дерновинной степью.

Анализ сходства видового состава сообществ методом главных компонент показал, что к 11-му году сукцессии сложились фитоценозы, близкие по составу к фитоценозам 17-го года. Наиболее близки по видовому составу фитоценозы 17-летних залежей и коренных степей.

Структура растительного вещества восстанавливается значительно медленнее, чем видовой и доминантный состав сообществ залежей. Главное отличие залежных сообществ от сообществ коренных степей заключается в структуре фитомассы: на залежах выше запасы надземной и ниже запасы подземной фитомассы. Сукцессия идет закономерно в сторону восстановления исходного степного фитоценоза, и процесс этот характеризуется довольно высокой скоростью.

Таким образом, при первичной сукцессии на отвалах Каа-Хемского угольного разреза проявляется смешанный тип самозарастания, где наряду со степными видами участвуют луговые и лесные. Сообщества медленно, но направленно развиваются в сторону коренной степи. Антропогенная сукцессия, вызванная деятельностью Саяно-Шушенского водохранилища, непредсказуема и постоянно меняется во времени. Пастбищная сукцессия обладает высокой подвижностью, обратимостью и закономерно отвечает на изменение интенсивности выпаса. Пирогенные и залежные сукцессии детерминированы и направленно развиваются в сторону исходной экосистемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. Природа мира. 325 с.
2. Агроклиматические ресурсы Красноярского края и Тувинской АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 211 с.
3. Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 215 с.
4. Аврорин М.А. Растительность разновозрастных залежей Каменной степи // Тр. Ботанического института им. Комарова. Серия 3. Геоботаника. Вып. 1. 1934. С. 187–195.
5. Абдулина К.Х. Опыт изучения влияния палов на степную растительность в условиях Башкирского Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2008. 24 с.
6. Александрова В.Д. Динамика растительного покрова / Полевая геоботаника. Т. 3. М. –Л., 1964. С. 300–450.
7. Алехно А.Н., Бусько Е.Г., Воронов А.Г. и др. Структура и динамика растительного покрова // Эксперимент Убсу-Нур. Ч. 1. М.: Интеллект, 1995. С. 59–159.
8. Ареалы растений флоры СССР. Л.; М.: Изд-во АН СССР. 1965, 1969, 1976.
9. Афанасьев Н.А., Ротова Н.П. Влияние пастбищной нагрузки на степные экосистемы // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. С. 59–62.
10. Аюшинов Н.П., Атыгаев А.А., Дубровский Н.Г., Солдатова Н.Г., Соловьева В.М., Назын-оол О.А., Ховалыг Н.А., Порядина Е.А. Удобрения на дефлированных почвах и продуктивность яровой пшеницы // Земледелие. 2005. № 2. С. 11–12.
11. Бажа С.Н., Баясгалан Д., Гунин П.Д., Данжалова Е.В., Дробышева Ю.И., Казанцева Т.И., Прищепа А.В., Хадбаатар С. Особенности пастбищной дигрессии степных экосистем Центральной Монголии // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 5. С. 657–681.

12. Базилевич Н.И., Семенюк Н.В. Опыт количественной оценки природной и антропогенной составляющих функционирования пастбищ // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1983. № 6. С. 46–52.
13. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
14. Бакулин В.Т. Тополь лавролистный. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2004. С. 123.
15. Банникова И.А., Худяков О.Н. Почвенно-растительные подпояса лесного пояса Юго-Восточного Хангая / Структура и динамика основных экосистем МНР. Л.: Наука. Ленинград. отд-ние, 1976. С. 72–98.
16. Бахтин Н.П. Климатические особенности и агроклиматические ресурсы Тувинской АССР // Сборник работ Красноярской гидрометеорологической обсерватории. Красноярск, 1968. № 1. С. 26–68.
17. Бекаревич Н.Е. Основные результаты исследований по биологической рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью // Сб. науч. тр. Днепропетровск. с.-х. науки. 1984. Т. 49. С. 12–33.
18. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяция и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
19. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 211 с.
20. Бутанаев В.Я. Социально-экономическая история Хонгорая (Хакасии) в XIX – начале XX вв. Изд. 2-ое, доп. и исправ. Абакан: Хакаский ун-т им. Н.Ф. Катанова. 2002. 212 с.
21. Буйволов Ю.А., Быкова Е.П., Гавриленко В.С., Грибков А.В., Баженов Ю.А., Бородин А.П., Горошко О.А., Кирилюк В.Е., Корсун О.В., Крейндлин М.Л., Куксин Г.В., Рябинина З.Н. Анализ отечественного и зарубежного опыта управления пожарами в степях и связанных с ними экосистемах, в частности, в условиях ООПТ. 2012. <http://www.biodiversity.ru/programs/steppe/docs/pozhar/index>
22. Быков Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата, 1962. Т. 2. 435 с.

23. Быков И.П., Намзалов Б.Б. Залежь как фактор экологизации земледелия Бурятии // Проблемы экологического земледелия в Байкальском регионе. Улан-Удэ. 1999. С. 37.
24. Быков И.П. Исследовательские лабораторные работы по физиологии растений / Учеб. пособие. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2001. 166 с.
25. Быков И.П., Куликов Г.Г., Давыдова О.Ю. Влияние типа почв на биоразнообразие и продуктивность залежных фитоценозов // Проблемы интродукции растений в Байкальской Сибири: Матер. регион. науч.-практ. семинара. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2003. С. 72–75.
26. Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. I. М.: Прогресс, 1973. 425 с.
27. Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1975. Т. III. 426 с.
28. Вальтер Г. Общая геоботаника. Перевод и предисловие Еленевского А.Г. М.: Мир, 1982. 264 с.
29. Варварин Б.Г. Пастбища и сенокосы Тувинской автономной области / Тр. Тувинск. с.-х. опыт. станции. Кызыл, 1950. Вып. 2. С. 7–85.
30. Ввод в действие объектов жилищно-гражданского назначения и соцкультуры за 2003 г. Кызыл. Госкомитет Республика Тыва по статистике, 2004. 80 с.
31. Вендров С.Л., Дьяконов К.Н. Водохранилища и окружающая природная среда. М.: Знание, 1976. 135 с.
32. Власенко В.И. Индикация высотно-растительных поясов в Саяно-Шушенском биосферном заповеднике // Экологические проблемы Саянского территориально-производственного комплекса / Тез. докл. науч.-практ. конференции. Абакан. 1988. С. 78–81.
33. Власенко В.И. Закономерности распределения растительного покрова Саяно-Шушенского биосферного заповедника // География и природные ресурсы. № 1. Новосибирск. 1989. С. 40–45.
34. Власенко В.И. Растительный покров бассейна Саяно-Шушенского водохранилища. Шушенское. 1992. С. 24–29.
35. Вильямс В.Р. Собрание сочинений. Т. 3. Земледелие (1892–1919). М., 1949. С. 131–512.

36. Вильямс В.Р. Собрание сочинений. Т. 6. Земледелие с основами почвоведения (1927–1938). М., 1951. С. 320–350.
37. Воейков А.И. Климаты земного шара. СПб., 1884. 528 с.
38. Волкова Е.А., Кочуров Б.И., Хакимзянова Ф.И. Современное состояние степей Минусинской котловины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 90 с.
39. Волковинцер В.И. Степные криоаридные почвы. Новосибирск: Наука, СО РАН, 1978. 208 с.
40. Воскресенский С.С. Геоморфология Сибири. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. 348 с.
41. Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973. 385 с.
42. Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикл. бот. 1915. Т. 8, № 10–11. С. 1113–1443.
43. Высоцкий Г.Н. Степи Европейской России // Полная энциклопедия русского сельского хозяйства. СПб., 1905. С. 397–443.
44. Высоцкий Г.Н. Покрововедение. Минск–Л.: Тип. Гл. Бот. сада, 1925. 9 с.
45. Высоцкий Г.Н. Избранные труды. М.: Сельхозгиз, 1960. 435 с.
46. Габеев В.А. Физико-географический очерк. Отчет гидрогеологической партии по съемке листа М–46–III. Т. 1. Кызыл: ТГРЭ, 1992. С. 25.
47. Гаджиев И.М. Почвенный покров / Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 8–44.
48. Гаджиев И.М., Королюк А.Ю., Титлянова А.А. и др. / Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 229 с.
49. Генов А.П. Современное состояние естественных степных биогеоценозов Донецкого Приазовья и их использование // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон. М.: ИЭМ ЭЖ им. А.Н. Северцова, 1984. С. 84–88.
50. Геология Тувинской АССР (Объяснительная записка к “Геологической карте Тувинской АССР” масштаба 1 : 500 000). Л., 1990. 121 с.
51. Гижицкая С.А. Выделение биотопических комплексов растений при описании сукцессионных рядов степных фитоценозов Тувы // Сибирский экологический журнал. 1994. № 5. С. 483–487.

52. Гижицкая С.А. Особенности сложения пространственно-временных рядов степных фитоценозов Центрально-Тувинской и Убсунурской котловин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2000. 16 с.
53. Глазырина М.А. Особенности формирования флоры и растительности в условиях отвалов и карьеров открытых угольных разработок: на примере Челябинского бурогоугольного бассейна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2002. 26 с.
54. Глумов Г.А., Красовский П.И. Основные черты зацеplинения залежей Троицкого лесостепного заповедника // Изв. Естественно-науч. ин-та при Пермск. ун-те. 1948. Т. 12. Вып. 8. С. 327–350.
55. Голубев В.Н. К методике определения абсолютной продуктивности надземной части травяного покрова луговой степи // Ботанический журнал. 1963. Т. 48. 9. С. 1338–1345.
56. Голубева Е.И., Полянская А.В. Пастбищная дигрессия растительного покрова степей Убсунурской котловины // Информационные проблемы изучения биосферы. Эксперимент Убсу-Нур. Пушино, 1990. С. 184–200.
57. Голубинцева В.П. Сорная растительность орошаемых и неорошаемых полей и залежей южносибирских степей. М.–Л.: Сельхозгиз, 1930. 180 с.
58. Горшков В.В. Послепожарное восстановление мохово-лишайникового яруса в сосновых лесах Кольского полуострова // Экология. 1995. № 3. С. 179–183.
59. Горшкова А.А. Материалы к изучению степных пастбищ Ворошиловградской области в связи с их улучшением // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР, 1954. Сер. 3 (геобот.). С. 442–544.
60. Горшкова А.А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966. 271 с.
61. Горшкова А. А., Лобанова И. Н. Изменение экологии и структуры степных сообществ Забайкалья под влиянием пастбищного режима // Доклады Ин-та геогр. Сиб. и ДВ. 1972. Вып. 34. С. 38–43.
62. Горшкова А.А. Пастбища Забайкалья. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во. 1973. 160 с.
63. Горшкова А.А., Гринева Н.Ф. Изменение экологии и структуры степных со-

- обществ под влиянием пастбищного режима / Экология и пастбищная дегрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1977. С. 153–179.
64. Горшкова А.А., Гринева Н.Ф., Журавлева Н.А., Копытова Л.Д., Лукина И.А., Спивак А.И. Экология и пастбищная дегрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука. 1977. 192 с.
65. Горшкова А.А. Естественные кормовые ресурсы СССР. М.: Наука. 1978. С. 140–152.
66. Горшкова А. А., Шушуева Н.Г. Изменение структуры степных фитоценозов Тувы под влиянием антропогенных факторов // Охрана растительного мира Сибири. Новосибирск: Наука. 1981. С. 59–77.
67. Горшкова А.А., Зверева Г.К. Экология степных сообществ Центральной Тувы / Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука. 1982. С. 19–41.
68. Горшкова А.А., Сахаровский В.М. Восстановление сбитых степных пастбищ при кратковременной изоляции // Вестник с.-х. науки, 1983. № 3. С. 107–109.
69. Горшкова А.А. Особенности формирования продуктивности степных сообществ Центральной Тувы // Информационные проблемы изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. Пушино. 1990. С. 184–200.
70. Горчаковский П.Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 3–18.
71. Горчаковский П.Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург». 1999. 156 с.
72. Горчаковский П.Л., Рябинина З.Н. Степная растительность Урало-Илекского междуречья, ее антропогенная деградация и проблемы охраны // Экология. 1981. № 3. С. 9–23.
73. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Республики Тыва в 2002 году». Кызыл, 2003. 114 с.

74. Григорьевская А.Я. Антропогенная трансформация растительного покрова Среднерусской лесостепи: Автореф. дис. ... доктора географ. наук. Воронеж. 2003. 38 с.
75. Грубов В.И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики // Тр. Монг. комис. М.: Изд-во АН СССР. 1955. Вып. 67. 308 с.
76. Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 443 с.
77. Гунин П.Д., Панкова Е.И., Микляева И.М., Бажа С.Н., Слемнев Н.Н., Чердонова В.А. Особенности деградации и опустынивания растительных сообществ лесостепных и степных экосистем Южного Забайкалья // Аридные экосистемы. 2003. Т. 9. № 19–20. С. 7–21.
78. Гунин П.Д., Микляева И.М. Современные процессы деградации и опустынивания экосистем Восточно-Азиатского сектора степей и лесостепей // Современные глобальные изменения природной среды. М., 2006. Т. 2. С. 389–412.
79. Гунин П.Д., Панкова Е.И., Микляева И.М., Бажа С.Н. Опустынивание как глобальный процесс деградации аридных экосистем Евразии // Опустынивание земель борьба с ним / Материалы междунар. конф. по борьбе с опустыниванием. Абакан, 2007. С. 18–25.
80. Данилов С.И. Пал в Забайкальских степях и его влияние на растительность // Вестник Дальневост. фил. АН СССР. 1936. № 21. С. 63–81.
81. Дергачева М.И., Захарова Е.Г., Ондар Е.Э. Гумусовые профили горнокаштановых почв сложной катены (Центральная Тува) // Сибирский экологический журнал. 2010. С. 429–436.
82. Докучаев В.В. Наши степи прежде и теперь. М.: Сельхозгиз, 1953. 152 с.
83. Дружинина Н.П. Фитомасса степных сообществ Юго-Восточного Забайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1973. 150 с.
84. Дубровский Н.Г. Степные и залежные фитосистемы Тувы: структурно-функциональная организация и оптимизация природопользования: Автореф. дис. ... доктора. биол. наук. Улан-Удэ. 2007. 44 с.
85. Дубровский Н.Г., Намзалов Б.Б., Самбуу А.Д. Краткая история исследова-

- ния растительности степей и залежных земель Тувы // Биота в экосистемах гор Южной Сибири: состояние и проблемы. Улан-Удэ: Байкальский экологический вестник. 2007. Вып. № 4. С. 5–16.
86. Дымина Г.Д. Продуктивность степных сообществ Центральной Тувы / Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука. 1982. С. 86–94.
87. Дэвис В.М. Геоморфологические очерки. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 1962. 455 с.
88. Ершова Э.А. Антропогенная динамика растительности юга Средней Сибири. Препринт. Новосибирск. 1995. 53 с.
89. Ершова Э.А. К характеристике степной растительности гор Западной Тувы / Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1982. С. 109–121.
90. Ершова Э.А. Степи Уюкского хребта / Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука. 1982а. С. 94–108.
91. Ершова Э.А. К характеристике степной растительности гор Западной Тувы / Растительные сообщества Тувы Новосибирск: Наука. 1982б. С. 109–121.
92. Ершова Э.А., Намзалов Б.Б. Степи / Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука. 1985. С. 119–149.
93. Ершова Э.А., Лапшина Е.И. Трансформация степной растительности Сибири // Сибирский экологический журнал. 1994. № 5. С. 393–401.
94. Ефимцев Н.А. Климатический очерк / Природные условия Тувинской автономной области. М.: Наука. 1957. С. 46–65.
95. Жуков С.П. Антропогенная сукцессия растительности отвалов угольных шахт Донбасса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск. 1999. 20 с.
96. Залесский К.М. Залежная и пастбищная растительность Донской области. Ростов-на-Дону: Изд. Сенного отд. Дон. обл. прод. упр. 1918. С. 5–18.
97. Заславский М.Н. Эрозия почв. М.: Мысль. 1979. 245 с.
98. Зверева Г.К. Фитоценотическая структура и некоторые особенности сезонного развития степных сообществ Центральной Тувы. Новосибирск: Наука. 1982. С. 154–167.

99. Зверева Г.К., Боголюбова Е.В. Приемы улучшения естественных деградированных пастбищ Западной Сибири // Аграрные проблемы Горного Алтая. Сб. науч. тр. Новосибирск. 2006. Вып. 2. С. 150–156.
100. Зеленая книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1996. 396 с.
101. Зибзеев Е.Г. Высокогорная растительность южного макросклона хребта Академика Обручева (Восточно-Тувинское нагорье) // Растительность России. 2008. № 12. С. 3–20.
102. Зибзеев Е.Г., Седельников В.П. Структура экотона между лесными и высокогорными поясами гор Южной Сибири // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 2. С. 46–49.
103. Зятькова Л.К. Тува / Алтае-Саянская горная область. М.: Наука. 1969. С. 333–362.
104. Зятькова Л.К. Структурная геоморфология Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 213 с.
105. Иванов Н.Н. Ландшафтно-климатические зоны земного шара // Зап. Всесоюз. геогр. об-ва. Т. 1. Новая серия. М. –Л. 1948.
106. Иванов В.В. Новые данные к изучению роли степных пожаров // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1950. Т. 82, № 5. С. 541–545.
107. Иванов В.В. К вопросу о роли степных пожаров // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1952. Т. 57. № 1. С. 62–69.
108. Иванов В.В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их растительности // Зап. геогр. о-ва СССР. Нов. сер. 1958. Т. 17. 280 с.
109. Иванов А.Ф. Природные кормовые угодья степной и пустынной зон Внутренней Монголии и их использование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Волгоград. 1966. 48 с.
110. История Тувы. Т. 2. Отв. ред. С.К.Тока. – М.: Наука. 1964. – 456 с.
111. История Тувы. Т. 1. 2 изд-ние. Под общ. ред. С.И. Вайнштейна, М.Х. Маннай-оола. Новосибирск: Наука. 2001. 367 с.
112. Калинина А.В. Растительный покров и естественные кормовые ресурсы / Природные условия Тувинской автономной области. М.: Изд-во АН СССР. 1957. С. 162–190.

113. Калинина А.В. Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики. Л.: Наука. 1974. 186 с.
114. Кальная О.И. О современном состоянии береговой зоны Саяно-Шушенского водохранилища на территории Тувы // Материалы VIII междунар. Убсунурского симпозиума. Кызыл. 2004. С. 20–22.
115. Кандалова Г.Т. Степи Хакасии: трансформация, восстановление, перспективы использования. Новосибирск: Росс. академия с.-х. наук. Сиб. регион. отд-ние. 2009. 163 с.
116. Кандинский Д.Н., Быков И.П. Опыт и традиции этнического природопользования // Материалы Всеросс. науч.-прак. конфер. Улан-Удэ. 2003. С. 15–23.
117. Каплин В.Г. Биоиндикация состояния экосистем / Учеб. пособие. Самара: Самарская ГСХА. 2001. 143 с.
118. Каракулов А.В., Ламанова Т.Г. Структура и динамика естественных регенерационных фитоценозов на спланированных отвалах Кузнецкой котловины (юг Западной Сибири) // Бот. журн. 2001. Т. 86. С. 114–120.
119. Карамышева З.В. Основные черты высокогорной растительности Монгольской Народной Республики / Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. 1981. С. 121–127.
120. Карамышева З.В., Банзрагч Д. Растительность хр. Хан-Хухийн-Ула и южной части Убсунурской впадины / Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Л.: Наука. 1976. Т. 8. С. 99–124.
121. Карамышева З.В. Основные черты высокогорной растительности Монгольской Народной Республики // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. 1986. С. 121–127.
122. Келлер Б.А. К вопросу о классификации русских степей (по поводу работ Алехина А.А. и Крылова П.Н.) // Русское почвоведение. 1916. № 16–18. С. 5–18.
123. Кириллов М.В. Некоторые данные о микрофлоре почв Тувинской автономной области // Ученые записки Красноярск. пед. института. Красноярск: Красноярское книж. изд-во. 1953. Т. 2. С. 78–88.

124. Кириллов М.В. Почвенно-географический очерк Дзун-Хемчикского района Тувинской автономной области // Труды Томск. гос. унив. им. В.В. Куйбышева. Томск. 1954. Т. 130. С. 10–14.
125. Клопова А.С. Реки / Природные условия Тувинской Автономной Области. Тр. компл. эксп. Вып. 3. М.: АН СССР. 1957. С. 66–104.
126. Колесников Б.П. О научных основах биологической рекультивации техногенных ландшафтов // Проблемы рекультивации земель в СССР. Новосибирск, 1974. С. 1225.
127. Комаров Н.Ф. Распашка степей и демутиация травостоя и залежей. Смена растительности залежей, как эндодинамический процесс // Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М.: Гос. изд-во географической литературы. 1951. С. 256–275.
128. Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / сост. Л. И. Малышев и др. Новосибирск: Наука. 2005. 362 с.
129. Королюк А.Ю., Макунина Н.И. Луговые степи Алтае-Саянской горной области. Общая характеристика // Krylovia. Т. 2. № 1. Томск. 2000. С. 26–37.
130. Королюк А.Ю., Макунина Н.И. Настоящие степи Алтае-Саянской горной области (порядок *Stipetalia krylovii* Kononov, Gogoleva et Mironova) // Растительный мир Азиатской России. 2009. № 2. С. 43–53.
131. Королюк А.Ю. Растительность / Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2002. С. 45–94.
132. Коропачинский И.Ю., Онучин В.С. Лиственничные леса Тувинской автономной области / Лиственница и ее использование в народном хозяйстве СССР. М.: Гослесбумиздат. 1961.
133. Коропачинский И.Ю. Дендрофлора Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1975. 292 с.
134. Коропачинский И.Ю., Скворцова А.В. Деревья и кустарники Тувинской АССР. Новосибирск. 1966. 1983 с.
135. Коропачинский И.Ю., Федеровский В.Д. Леса Тувинской АССР // Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 321–349.
136. Костырина Т.В. Исследования периодичности сезонов высокой пожарной

- опасности в связи их с числами Вольфа // Лесоведение. 1980. С. 85.
137. Костычев П.А. Очерки залежного степного хозяйства // Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР. 1951. С. 407–450.
138. Косых Н.П. Изменение продуктивности и видового состава растительности под влиянием выпаса // Тр. V Убсунурского междунар. симп. Кызыл–Москва: Слово. 1997. С. 57–60.
139. Красноборов И.М. Новинки флоры Тувы // Бот. журн., 1975. Т. 60. № 3. С. 373–380.
140. Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1976. 378 с.
141. Кудрявцев Г.А. Геология СССР (Тувинская АССР). Т. 29. М., 1966. 300 с.
142. Курачев В.М., Кандрашин Е.Р., Рагим-Заде Ф.К. Сингенетичность растительности и почвы техногенных ландшафтов: экологические аспекты, классификация // Сибирский экологический журнал. 1994. Т. 1. № 3. С. 205–213.
143. Куликов Г.Г. Особенности сельскохозяйственного землепользования и возможные его перспективы в Забайкалье // Проблемы экологического земледелия в Байкальском регионе. Улан-Удэ: Изд-во БГУ. 1999. С. 55–59.
144. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд. Сиб. отд. АН СССР. 1960. 450 с.
145. Куминова А.В. Дробное геоботаническое районирование части Алтае-Саянской геоботанической области (правобережье Енисея) / Растительность правобережья Енисея. Новосибирск: Наука, 1971. С. 67–135.
146. Куминова А.В., Зверева Г.А., Ламанова Т.Г. Степи / Растительный покров Хакасии. Новосибирск: Наука. 1976. С. 95–152.
147. Куминова В.А. Растительный покров Улуг-Хемского района Тувинской АССР / Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 5–28.
148. Куминова В.А. Сорная, залежная и мусорная растительность / Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1985. С. 188–190.
149. Куминова В.А., Седельников В.П., Маскаев Ю.М. и др. Растительный по-

- кров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1985. 254 с.
150. Курбатская С.С. Почвенный покров и биогеохимия межгорных котловин Тувы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1990. 26 с.
151. Курбатская С.С. Динамика экосистем степей и полупустынь Убсунурской котловины // Глобальный мониторинг и Убсунурская котловина. М.: Интеллект. 1996. С. 15–18.
152. Курбатская С.С. Органическое вещество и гумусное состояние почв Тувы // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов // Тезисы докладов V междунар. конф. Томск: Изд-во ТГУ. 2001. С. 16–17.
153. Куприянов А.Н. Биологическая рекультивация отвалов в субаридной зоне. Алма-Ата. 1989. 104 с.
154. Куприянов А.Н., Манаков Ю.А., Л.П. Баранник. Восстановление экосистем на отвалах горнодобывающей промышленности Кузбасса. Новосибирск: Академ. изд-во «Гео». 2010. 160 с.
155. Куулар М.М. Залежная растительность Центральной Тывы: флора, фитоценология и анатомо-физиологические особенности эдификаторов: Автореф. дис. канд. ... биол. наук. Улан-Удэ. 2010. 22 с.
156. Кусковский В.С. Геоэкология береговых зон глубоководных водохранилищ Алтае-Саянской области (АСО) // Сибирский экологический журнал. 2000. № 2. С. 123–134.
157. Кушев С.Н. Рельеф / Природные условия Тувинской Автономной области. Тр. компл. эксп. М.: АН СССР. 1957. Вып. 3. С. 11–14.
158. Кыргыз Ч.С. Круговорот углерода в системе «растение-почва» в степях Убсунурской котловины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 2004. 24 с.
159. Кыргыз Ч.С. Продуктивность сухой степи, используемой как зимнее пастбище // Устойчивое развитие малых народов Центральной Азии и степные экосистемы. Кызыл–Москва: Слово. 1997. С. 80–83.
160. Лавренко Е.М. Степи СССР / Растительность СССР. М.–Л. 1940. Т. 2. С. 1–265.

161. Лавренко Е.М. Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь Пензенской области) // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 1. С. 77–78.
162. Лавренко Е.М. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история // Вопросы ботаники. 1954. Ч. 1. С. 155–191.
163. Лавренко Е.М., Волкова Е.А., Карамышева З.В. и др. Ботанико-географические и картографические исследования в Монгольской народной Республике // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пушино. 1988. С. 137–159.
164. Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.
165. Ламанова Т.Г. Структурно-функциональная организация агрофитоценозов на спланированных вскрышных отвалах Кузбасса: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 2005. 33 с.
166. Лайдып А.М. Конспект флоры Убсу-Нурской котловины. Кызыл: Изд-во ТывГУ. 2002. 116 с.
167. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк. 1973. 343 с.
168. Ларин И.В. Изучение динамики развития травянистых и полукустарничковых растительных сообществ по отдельным годам и изменение урожайности и отавности под влиянием различных способов использования / Краткое руководство для геоботанических исследований. М.: Изд-во АН СССР. 1952. С. 27–41.
169. Ларин И.В. Пастбищеоборот – система использования пастбищ, ухода за ними. М.: Сельхозгиз. 1960. С. 36–53.
170. Ларин И.В. Луговое хозяйство и пастбищное хозяйство. Л.: Колос. 1969. С. 35–48.
171. Лебедев Н.И. Угли Тувы: состояние и перспективы освоения сырьевой базы. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН. 2007. С. 91–102.
172. Леонтьев Л.Н. Краткий геологический очерк Тувы. М.: Изд-во АН СССР. 1956. С. 12–35.
173. Ломоносова М.Н. Растительность Уюкского хребта (Западный Саян) / Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск. Сиб. отд-ние. 1977. С. 164–189.

174. Лукьянец А.И. Эколого-географические закономерности естественного зарастания древесной растительностью промышленных отвалов Свердловской области // На встрече молодых географов. Иркутск. 1972. С. 32–35.
175. Люри Д.И., Горячин С.В., Краваева н,А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX в. и постагрогенное восстановление растительности и почв». М.: ГЕОС. 2010. 415 с.
176. Макунина Н.И., Мальцева Т.В., Паршутина Л.П. Горная лесостепь Тувы // Растительность России. СПб. 2007. № 10. С. 61–88.
177. Макунина Н.И. Структура растительности степного и лесостепного поясов межгорных котловин Хакасии и Тувы // Растительный мир Азиатской России. № 2. 2010а. С. 50–57.
178. Макунина Н.И. Основные типы растительных сообществ степного пояса южного макросклона хребтов Танну-Ола // Растительный мир Азиатской России. № 1. 2010б. С. 49–57.
179. Малышев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.–Л.: Наука. 1965. 367 с.
180. Малышев Л.И. Флористические спектры Советского Союза. Л.: Наука. Ленинград. отд-ние. 1972а. С. 153–216.
181. Малышев Л.И. Флора СССР. Л. –М.: Изд-во АН СССР. 1972б.
182. Мальцев А.И. Сорная растительность СССР. М. 1932. 296 с.
183. Мальцев А.И. Вред, причиняемый сорной растительностью // Сорная растительность СССР. Л.: Изд-во АН СССР. 1934. Т. 1. С. 15–100.
184. Мальцева Т.В. Растительность долины р. Улуг-Хем / Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука. 1982. С. 29–44.
185. Мальцева Т.В. Растительность района Новосибирского водохранилища и ее динамика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 1987. 16 с.
186. Манаков Ю.А., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н. Формирование растительного покрова в техногенных ландшафтах Кузбасса. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2011. 168 с.
187. Маскаев Ю.М. Подгольцовые леса Западного Саяна // Геоботанические исследования в Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 1978. С. 70–92.

188. Маскаев Ю.М. Леса / Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1985. С. 68–107.
189. Маскаев Ю.М., Б.Б., Б.Б. Намзалов, В.П. Седельников. Геоботаническое районирование / Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1985. С. 210–247.
190. Махонина Г.И., Чибрик Т.С. Начальные этапы почвообразования на отвалах Кемертаусского бурогоугольного разреза при естественном зарастании их растительностью // Растения и промышленная сред. Свердловск. 1974. С. 116–126.
191. Махонина Г.И., Чибрик Т.С. Естественное восстановление и вопросы рекультивации отвалов месторождений огнеупорных глин Южного Урала // Рекультивация земель. Тарту. 1975. С. 158–163.
192. Меньшиков Г.И. Динамика восстановления растительности техногенных территорий Урала // Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития (Тез. докл. респуб. науч. конф.). Донецк. 1990. С. 79–80.
193. Мерперт Н.Я. Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья. М.: Наука. 1974. 168 с.
194. Микляева И.М. Восстановление степной растительности на залежных землях Восточной Монголии // Вестник МГУ. 1996. Сер. 5. № 1. С. 75–81.
195. Минин А.А. и др. Влияние климата на продукцию степных сообществ // Серия географическая. 1993. С. 96–100.
196. Миркин Б.И., Розенберг Г.С. Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука. 1978. 211 с.
197. Миркин Б.И., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука. 1983. 133 с.
198. Миркин Б.М. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М.: ВИНТИ. 1984. Т. 5. С. 139–232.
199. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 137 с.
200. Миронова С.И. Техногенные сукцессионные системы растительности Якутии. Новосибирск: Наука. 2000. 150 с.

201. Миронова С.И. Сукцессии растительности на техногенных ландшафтах Якутии // Фундаментальные исследования. 2011. № 11 (часть 3). С. 602–605.
202. Миронычева-Токарева Н.П. Сукцессии растительности при затоплении и подтоплении степных экосистем в зоне Саяно-Шушенского водохранилища // Тр. V междунар. Убсунурского симпозиума. Москва–Кызыл: Слово. 1997. С. 17–19.
203. Миронычева-Токарева Н.П. Динамика растительности при зарастании отвалов (на примере КАТЭКа). Новосибирск: Наука, 1998. – 172 с.
204. Монгуш А.М. Растительность горной лесостепи хребта Танну-Ола (Южная Тыва): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 2011. 21 с.
205. Моторина Л.В., Ижевская Т.И. К динамике естественной растительности на отвалах угольных карьеров в Подмосковном бассейне // Научные основы охраны природы. М., 1973. Вып. 2. С. 119–139.
206. Моторина Л.В., Ижевская Т.И. Сравнительная характеристика растительного покрова на отвалах открытых разработок бурого угля и железной руды. // Растительность и промышленная среда. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та. 1980. С. 80–87.
207. Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. Степные катены. Новосибирск : Наука. 1985. 115 с.
208. Мурзаев Э.М. Монгольская Народная Республика. М.: Географгиз. изд. 1952. 471 с.
209. Мурзаев Э.М. Котловина Больших озер в Западной Монголии и происхождение ее ландшафтов // Труды 2-го Всесоюзн. географ. Съезда. М., 1948. Т. 1. С. 367–378.
210. Намзалов Б.Б. Пастбищная дигрессия карагановой полынно-злаковой опустыненной степи в Хемчикской котловине в Туве // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1982. Вып. 3. № 15. С. 24–34.
211. Намзалов Б.Б. Степи Южной Сибири. Новосибирск, Улан-Удэ. 1994. 309 с.
212. Намзалов Б.Б., Королук А.Ю. Классификация степной растительности Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск. 1991. 84 с.
213. Намзалов Б.Б., Дубровский Н.Г., Ооржак А.В. Особенности залежной сук-

- цессии в Туве // Вестник Бурятского университета. 2005. Сер. 2. Вып. № 7. С. 200–205.
214. Намзалов Б.Б., Доржиев Ц.З. О некоторых экологических аспектах традиционного природопользования этносами Южной Сибири // Проблемы традиционной культуры народов Байкальского региона. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 1999. С. 161–164.
215. Недолужко В.А., Гусаченко А.Ю. Ивовые агенты естественного зарастания открытых угольных разработок в Приморском крае // Растения и промышленная среда. Днепропетровск. 1990. С. 37.
216. Неуструев С.С. Генезис и география почв. М.: Наука. 1976. 74 с.
217. Никитина И.С. Информационный бюллетень о состоянии геологической среды на территории Республики Тыва за 2000 г. // Государственный мониторинг геологической среды. Кызыл: ТГРЭ. 2001. С. 11.
218. Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука. 1983. 454 с.
219. Носин В.А. Почвы Тувы. М.: Изд-во АН СССР. 1963. 342 с.
220. Огуреева Г.Н. Ботаническая география Алтая. М.: Наука. 1980. 186 с.
221. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир. 1975. 740 с.
222. Опарин М.Л., Опарина О.С. Влияние палов на динамику степной растительности. Поволжский экологический журнал. 2003. № 2. С. 158–171.
223. Определитель лишайников России. СПб: Наука. 1996. Вып. 6. 202 с.; 1998. Вып. 7. 165 с.
224. Определитель растений Тувинской АССР / М.Н. Ломоносова, И.М. Красноборов, Е.Ф. Пеньковская и др. Новосибирск: Наука. 1984. 335 с.
225. Определитель растений Республики Тыва / И.М. Красноборов и др., отв. ред. Д.Н. Шауло. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2007. 706 с.
226. Ооржак А.В., Дубровский Н.Г. К характеристике флористического комплекса залежной растительности Тывы // Вестник Бурятского госуниверситета. 2007. Вып. № 3. С. 169–172.
227. Ооржак А.В. Экология залежных фитосистем Центрально-Тувинской котловины (демутация растительности и микробиологическая деструкция растительного опада): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 2007. 24 с.

228. Осычнюк В.В. К вопросу о средообразующей роли органического опада фитоценозов разнотравно-типчаково-ковыльной степи // Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев: Наука Думка. 1970. Вып. 1. С. 151–158.
229. Отчет Ленинградгидропроект. Л., 1991. С. 15–37.
230. Павлова Г.Г. Суходольные луга Средней Сибири. Новосибирск: Наука. 1980. 216 с.
231. Павлова Г.Г., Мальцева Т.В., Паршутина Л.П. Луга / Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск. 1985. С. 154–179.
232. Паршутина Л.П. Растительность долины р. Элегест / Растительные сообщества Тувы. Новосибирск. 1982. С. 100–109.
233. Пачоский И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Херсон. 1917. Т. 2. С. 25–45.
234. Петров Б.Ф. К характеристике почвенного покрова Тувинской автономной области (Центральная и Западная Тува) // Тр. Южно-Енисейской эксп. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. 1952. 74 с.
235. Петров Б.Ф., Уфимцева К.А. К характеристике почв Западного Саяна // Проблемы сов. почвоведения. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1941. Сб. 12. С. 45–62.
236. Пешкова Г.А. Степная флора Байкальской Сибири. М., 1972. 206 с.
237. Пешкова Н.В. Сукцессионные изменения состава и структуры травяных сообществ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 1971. 18 с.
238. Полевая геоботаника. Под ред. Лавренко Е.М., Корчагина А.А. Т. 5. Л.: Наука. 1976. 319 с.
239. Помишин С.Б. Традиционное природопользование: проблемы и потенциал. Улан-Удэ: БИРП. 1993. 128 с.
240. Попович С.Ю. Экзогенные смены растительного покрова Полесского государственного заповедника и пути его оптимизации: Автореф. дис. ... канд. наук. Киев. 1983. 23 с.
241. Природные условия Тувинской автономной области / Тр. Тув. компл. экспед. Вып. 3. М.: Изд-во АН СССР. 1957. 77 с.

242. Продуктивность степей / Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2002. С. 95–165.
243. Работнов Т.А. Некоторые данные по экспериментальному изучению сингенеза на лугах. Бюлл. МОИП, отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 5–26.
244. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 1978. 384 с.
245. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
246. Работнов Т.А. Луговедение. М.: Изд-во МГУ. 1984. 319 с.
247. Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ. 1992. 350 с.
248. Работнов Т.А. История фитоценологии. М.: Изд-во МГУ. 1995. С. 53–75.
249. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология / Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ. 1998. 240 с.
250. Разумовский С.М. Закономерности динамики фитоценозов. М.: Наука. 1981. 213 с.
251. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. С. 25–48.
252. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижилов О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 1956. 472 с.
253. Раменский Л.Г. Избранные труды. Л.: Наука. 1971. 334 с.
254. Растения Центральной Азии / Ред. В.И. Грубов. М.; Л. 1963–1964, 1966–1968, 1970–1971, 1977, 1997. Вып. 1–8.
255. Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука. 1982. 203 с.
256. Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1984. 136 с.
257. Рахманов А.И. Разведение страусов. М.: Аквариум. 2003. 63 с.
258. Рева М.Л., Хархота А.И., Дмитриенко П.П. Растительность техногенных земель в Донбассе // Растения и промышленная среда. Свердловск. 1978. С. 33–43.
259. Ревердатто В.В. Приабаканские степи и орошаемые земли в системе р. Абакан (в пределах Минусинского и Хакасского округов Сибирского края) // Изв. Томск. ун-та. 1928. Т. 81. С. 159–277.

260. Ревердатто В.В. Очерк агроботанических исследований в южных частях Хакасского уезда и Енисейской губернии, произведенных летом 1924 г. // Изв. Томск. ун-та. 1926. Том 76. Вып. 1. С. 3–11.
261. Ревердатто В.В., Голубинцева В.П. Сорная растительность орошаемых и неорошаемых полей и залежей южносибирских степей. М.: Сельхозгиз. 1930. 78 с.
262. Ревердатто В.В. Растительность Сибири. Новосибирск. 1931. 174 с.
263. Ревушкин А.С. Конспект высокогорной флоры Шапшальского хребта // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1981. С. 140–170.
264. Ревякина Н.В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул. 1996. 310 с.
265. Реймерс Н.Ф. Природопользование. М.: Мысль, 1990. 195 с.
266. Рельеф Алтае-Саянской горной области. Тр. Института геологии и геофизики. СССР СО АН. 1988. Вып. 746. С. 11–28.
267. Решиков М.А. Дегрессия растительного покрова под влиянием выпаса скота на песчаных почвах / Эрозия почв Бурятской АССР. Улан-Удэ: Изд-во АН СССР. 1964. С. 254–259.
268. Родаева В.В. Восстановление растительности на ликвидируемых открытых угольных разрезах // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск. 2003. Вып. 7. С. 34–36.
269. Родаева В.В., Белов А.Н. Динамика самозаращения отвалов Ретиховского буроугольного месторождения // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск. 2004. Вып. 8. С. 29–38.
270. Родевич В.М. Очерки Урянхайского края (Монгольского бассейна р. Енисей). СПб., 1910. С. 25–46.
271. Родин Л.Е. Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полюнных пастбищ // Сов. ботаника. 1946. Т. 14. № 13. С. 147–162.
272. Родин Л.Е. Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Бот. журн. 1981. Т. 66. №. 12. С. 1673–1684.
273. Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. Методические указания к изуче-

- нию динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука. Ленинград. отд-ние. 1968. 143 с.
274. Романова И.П. Структура надземной и подземной фитомассы и ее связь с почвенным органическим веществом в степях Тувы (на примере Убсунурской котловины): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 2002. 23 с.
275. Савкин В.М. Водохранилища Сибири, водно-экологические и водно-хозяйственные последствия их создания // Сибирский экологический журнал. 2000. № 2. С. 109–121.
276. Самбыла Ч.Н. Запасы надземной фитомассы тундровых сообществ высокогорий Тувы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 2007. 16 с.
277. Самбуу А.Д. Социально-политические изменения и природопользование в тувинских степях // Степной бюллетень. Новосибирск: Манускрипт. 2000. С. 40–42.
278. Самбуу А.Д. Влияние выпаса на продуктивность сухих степей Убсунурской котловины Тувы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 2001. 23 с.
279. Самбуу А.Д. Восстановление и сохранение степных экосистем Тувы на примере Убсу-Нурской котловины // Степи Северной Евразии. Материалы III Междунар. Симп. Оренбург. 2003. С. 442–444.
280. Самбуу А.Д. Мониторинг структуры доминирования травяных экосистем под влиянием Саяно-Шушенского водохранилища // Теоретическая и прикладная экология. М.: Гриф. № 3. 2008. С. 22–27.
281. Самбуу А.Д., Миронычева-Токарева Н.П. Динамика луговых сообществ зоны затопления Саяно-Шушенского водохранилища (Улуг-Хемская котловина) // Материалы IX Убсунурского междунар. симп. Кызыл: Полиграф. 2008. С. 55–57.
282. Самбуу А.Д. Динамика степных и луговых угодий Улуг-Хемской котловины под влиянием Саяно-Шушенского водохранилища // Растительные ресурсы. 2010а. Т. 46. Вып. 3. С. 50–64.
283. Самбуу А.Д., Хомушку Н.Г. Динамика постпирогенной степной растительности Тувинской котловины // Актуальные проблемы исследования этно-

- экологических и этнокультурных традиций народов Саяно-Алтая. II-ая межрегион. науч.-прак. конферен. Кызыл. 2010. С. 130–131.
284. Самбуу А.Д., Миронычева-Токарева Н.П. Сукцессии растительности в районе Саяно-Шушенского водохранилища // Сибирский экологический журнал. 2010. Т. XVII. № 2. С. 263–270.
285. Самбуу А.Д., Дапылдай А.Б., Куулар А.Н., Хомушку Н.Г. Последствия аграрного освоения степей Тувы // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2010а. Вып. 7. С. 11–18.
286. Самбуу А.Д., Дапылдай А.Б., Куулар А.Н., Хомушку Н.Г. Особенности залежной сукцессии в Тувинской котловине // Проблемы экологии. Чтение памяти профессора М.М. Кожова. Материалы междунар. науч. конферен. Иркутск. 2010б. С. 166.
287. Самбуу А.Д., Дапылдай А.Б., Куулар А.Н., Хомушку Н.Г. Проблемы опустынивания земель Республики Тыва // Аридные экосистемы. Т. 18. № 4 (53). 2012а. С. 35–44.
288. Самбуу А.Д., Аюнова О.Д., Кальная О.И., Доможакова Е.А., Забелин В.И., Арчимаева Т.П. Экологический мониторинг Саяно-Шушенского водохранилища в степной зоне Тувы // Современные проблемы науки и образования. № 1. 2012б. С. 211–222.
289. Самбуу А.Д. Пастбищные дигрессии и восстановительные смены степной растительности в Туве // Современные проблемы науки и образования. 2013а. № 5. URL: www.science-education.ru/111-10136
290. Самбуу А.Д. Сукцессии растительности в травяных экосистемах Тувы // Фундаментальные исследования. 2013б. № 10. С. 1095–1099.
291. Самдан А.М. Флора Алашского плато: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 2007. 33 с.
292. Седельникова Н.В., Седельников В.П. Геоботаническая характеристика ерниковых тундр западной части нагорья Сангилен / Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука. 1982. С. 1983–194.
293. Седельников В.П. Высокогорная растительность нагорья Сангилен (Тувинская АССР) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 86–92.

294. Седельников В.П. Растительность высокогорий / Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск. 1985. С. 48–68.
295. Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1988. 222 с.
296. Семенова-Тян-Шанская А.М. Восстановление растительности на степных залежах в связи с вопросом о «прохождении» видов // Бот. журн. 1953. № 6. С. 862–873.
297. Семенюк Н.В., Базилевич Н.И., Тишков А.А. Травяные экосистемы русской равнины при хозяйственном использовании. Курская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение. 1988. С. 66–76.
298. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа. 1962. 375 с.
299. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших сосудистых растений и их изучение / Полевая геоботаника. М.–Л.: Наука. 1964. Т. 3. С. 147–205.
300. Смагин В.Н. Принципы и схема районирования горных территорий Южной Сибири / Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 1980. С. 5–25.
301. Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева Н.Ф., Чередникова Ю.С. / Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 1980. 334 с.
302. Соболевская К.А. Растительность Тувы. Новосибирск: Наука. 1950. 140 с.
303. Соболевская К.А. Конспект флоры Тувы. Новосибирск: Наука. 1953. 245 с.
304. Советская Тува в цифрах. Статист. сборник. Кызыл. 1984. 52 с.
305. Сонникова А.Е. Антропогенная динамика растительного покрова в долине Енисея. Шушенское. 1999. 230 с.
306. Сорные растения СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. 324 с.; Т. 2. 244 с., Т. 3. 447 с.; М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1935. Т. 4. 414 с.
307. Социально-экономическое положение регионов РФ Сибирского федерального округа. Бюллетень за 2000 г. // Федеральная служба государственной

- статистики. Территориальный орган Федеральной службы государственной статистики по Республике Тыва. Кызыл. 2001. 60 с.
308. Социально-экономическое положение регионов РФ Сибирского Федерального округа. Бюллетень за 2001 г. // Федеральная служба государственной статистики. Территориальный орган Федеральной службы гос. стат. по Республике Тыва. Кызыл. 2002. 70 с.
309. Социально-экономическое положение субъектов РФ Сибирского федерального округа. Бюллетень за 2008 г. // Территориальный орган фед. службы гос. стат. по Республике Тыва. Кызыл. 2009. 70 с.
310. Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1970. 190 с.
311. Справочник по сенокосам и пастбищам. Учеб. пособие. М., 2003. 325 с.
312. Стебаев И.В., Керженцев А.С. Экология каштановых почв и их зоологических компонентов в северо-восточной части Убсунурской котловины. Пущино: НЦБИ. 1986. 110 с.
313. Степи Центральной Азии / И.М. Гаджиев, А.Ю. Королюк, А.А. Титлянова и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2002. 229 с.
314. Стратегия сохранения степей России. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. 2006. 36 с.
315. Сукцессии и биологический круговорот / А.А. Титлянова, Н.А. Афнасьев, Н.Б. Наумова и др. Новосибирск: Наука. Сиб. издат. фирма. 1993. 157 с.
316. Сухие степи Монгольской Народной Республики. Ч. 1. Природные условия (Сомон Унджул). Л.: Наука. 1984. 166 с.
317. Сухие степи Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Стационарные исследования (Сомон Унджул). Л.: Наука. 1988. 240 с.
318. Танфильев В.Г. О влиянии выпаса на степные злаки // Советская ботаника, 1939. № 3. С. 100–105.
319. Танфильев В.Г. Ботанико-географические исследования в степной полосе. Труды Особой экспедиции Лесн. департ. Науч. отд. СПб., 1898. Т. 2. Вып. 2. С. 1–285.

320. Тереножкин И.И. О влиянии пожаров на растительность полупустыни // Природа. 1936. № 9. С. 45–59.
321. Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука. 1977. 219 с.
322. Титлянова А.А. Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука. 1979. 150 с.
323. Титлянова А.А., Френч Н.Р., Злотин Р.И., Шатохина Н.Г. Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны // Сообщение 1. Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1983. Вып. 2. № 10. С. 9–22.
324. Титлянова А.А., Н.И. Базилевич, Снытко В.А. и др. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1988. 134 с.
325. Титлянова А.А. Первичная продукция и запасы гумуса в экосистемах // Проблемы почвоведения в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1990. С. 47–53.
326. Титлянова А.А. и др. Отчет экологической лаборатории ИПА СО РАН. Новосибирск. ИПА СО РАН, 1990, 1991.
327. Титлянова А.А., Тесаржова М. Режимы биологического круговорота. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1991. 150 с.
328. Титлянова А.А., Афанасьев Н.А., Наумова Н.Б. и др. Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1993. С. 3–4.
329. Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в степях – временной аспект. Сибирский экологический журнал. 1994. № 5. С. 417–429.
330. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. Подземные органы растений в травяных экосистемах. Новосибирск: Наука. 1996а. 128 с.
331. Титлянова А.А., Романова И.П., Миронычева-Токарева Н.П. Структура растительного вещества степей Убсунурской котловины // Глобальный мониторинг и Убсунурская котловина. М.: Интеллект. 1996б. С. 15–18.
332. Титлянова А.А., Романова И.П. Причины устойчивости степных экосистем // Тр. V Убсунурского междунар. симп. Кызыл–Москва: Слово. 1997. С. 16–20.
333. Титлянова А.А., Самбуу А.Д., Кыргыз Ч.С. Влияние изменения режима вы-

- паса на продуктивность степей Убсунурской котловины // Тр. VI Убсунурского междунар. симп. Кызыл–Москва: Слово. 2000. С. 13–16.
334. Титлянова А.А. Сравнительный анализ продуктивности Центрально-азиатских и Причерноморско-Казахстанских степей // Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2002. С. 174–200.
335. Титлянова А.А., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П., Косых Н.П., Кыргыз Ч.С., Самбуу А.Д. Продуктивность степей // Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2002а. С. 95–173.
336. Титлянова А.А., Косых Н.П., Романова И.П. Структура доминирования в травяных экосистемах // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Матер. I-й междунар. науч.-практ. конферен. Барнаул. 2002б. С. 212–217.
337. Титлянова С.В., Шибарева С.В., Самбуу А.Д. Травяные и лесные подстилки в горной степи и лесостепи Тувы // Сибирский экологический журнал. 2004. № 3. С. 425–432.
338. Титлянова С.В., Самбуу А.Д., Шибарева С.В. Пастбищная сукцессия в Центральной Азии – фактор природных антропогенных процессов // Глобальные экологические процессы // Материалы Междунар. науч. конферен. Москва, 2012. С. 100–107.
339. Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Залежная сукцессия в Туве // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 5. URL: <http://www.science-education.ru/111-10438>
340. Тулухонов А.К. Историко-географические аспекты связи сельского хозяйства Байкальского региона с природной средой // Изв. АН. СССР. Сер. геогр. 1990. №1. С. 38.
341. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980. 327 с.
342. Ульянова Т.Н. Сорные растения во флоре России и сопредельных государств. Барнаул: Изд-во «Азбука», 2005. 297 с.
343. Ученые записки ТувНИИЯЛИ. Кызыл. Вып. XV, 1971. С. 15–32.
344. Филатова Т.Д., Золотухин Н.И., Золотухина И.Б., Собакинских В.Д. Сравнительное изучение растительности целинных степей и залежных участков Центрально-Черноземного заповедника // Изучение и охрана природы лесо-

- степи. Тула. Мин. прир. рес. РФ. 2002. С. 43–47.
345. Филатов Т.Д. Восстановительная динамика восточно-европейских луговых степей. Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 2005. 24 с.
346. Филимонов В.П. Агроклиматические особенности Тувинской АССР. Тр. Тувинской гос. с-х.оп. станции. Кызыл, 1969. С. 17–35.
347. Флора СССР / Под ред. В.Л. Комарова. Л.; М.: Изд-во Ботанический институт АН СССР. 1934–1964.
348. Флора Сибири. – Новосибирск: Наука. 1987. т. 4. 246 с.; 1988. т. 1 – 200 с.; 1990. т. 2. 360 с.; 1990. т. 3. 280 с.; 1992. т. 5. 280 с.; 1993. т. 6. 308 с.; 1994. т. 7. 310 с.; 1988. т. 8. 199 с.; 1994. т. 9. 277 с.; 1996. т. 10. 252 с.; 1997. т. 11. 294 с.; 1996. т. 12. 206 с.; 1997. т. 13. 470 с.; 2003. т. 14. 188 с.
349. Флора Центральной Сибири / Под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. Т. I–II. 1046 с.
350. Фридланд В.М. Структура почвенного покрова. М., 1972. 423 с.
351. Хакимзянова Ф.И. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988. С. 42–49.
352. Хаминчун В.М. Флора Восточного Танну-Ола (Южная Тува). Новосибирск: Наука, 1980. 120 с.
353. Цвелев Н.Н. Система злаков флоры СССР // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 3. С. 301–312.
354. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
355. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.
356. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
357. Черепнин Л.Н. Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1957–1967. Вып. 6. 440 с.
358. Чибрик Т.С. Флора и растительность техногенных ландшафтов Урала // Растительность и промышленная среда. Свердловск, 1992. С. 59.
359. Шалыт М.С., Калмыкова А.А. Степные пожары и их влияние на растительность // Бот. журн. 1935. Т. 20, № 1. С. 100–110.

360. Шалыт М.С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. 440 с.
361. Шауло Д.Н. Флора островных степей Западного Саяна / Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука, 1982. С. 117–121.
362. Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.
363. Шретер А.И. Состав и анализ флоры Центральной Тувы. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1953. 24 с.
364. Щетников А.И. Динамика и устойчивость степных геосистем юга Сибири // Аридные экосистемы, 2000. Т. 6. № 13. С. 66–75.
365. Шилова И.И. Естественное зарастание породных отвалов некоторых предприятий цветной металлургии Урала и Сибири // Проблемы рекультивации земель в СССР. Новосибирск: Наука, 1974. С. 157–197.
366. Шоба В.А. Лесостепи / Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985. С. 107–119.
367. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1972. 440 с.
368. Юнатов А.А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Труды Монгольск. Комиссии АН СССР. Вып. 39. М.–Л.: Наука, 1950. 223 с.
369. Юнатов А.А. Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. Л.: Наука, 1974. 132 с.
370. Alvarez H., Ludwig J.A., Harper K.T. Factors influencing plant colonization of mine dumps at Park City, Utah // Amer. Midland Naturalist. 1974. V. 92. P. 1–11.
371. Aidoud A., Aidoud-Lounis P. Evaluation et regression des ressources vegetales steppiques des hautes plaines algeriennes // Act. 4eme Congr. int. terres parcours. Montpellier. 2–26 avr. 1991. V. 1. P. 307–309.
372. Bazzaz F.A. The physiological ecology of plant succession. Ann. Rev. ecot. and systematic, 1979. Vol. 10. P. 351–371.

373. Beisner B.E., Haydon D.T., Cuddington K. 2003. Alternative stable state in Ecology and the Environment. P. 1:376–382.
374. Bond W.J., Keeley J.E. 2005. Fire as a global ecosystems // Trends in Ecology and Evolution. 20:387–394.
375. Brenner F.J. Restoration of natural ecosystems on surface coal mine lands in the United States // Miami Ins. Symp. Biosphere. Proc. Condenss Pep., Beach, FLA. 1984. P. 9–10.
376. Briggs J.M., Gibson D.J. Effects of fire on tree spatial patterns in a tallgrass prairie landscape // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1992. Vol. 119. P. 300–307.
377. Canfield R.H. Reproduction and life span of some perennial grasses of southern Arizona // Journal of range management. V. 10. № 5. 1957. P. 199–203.
378. Cingolani A.M., Noy-Meir I., Diaz S. 2005. Grazing effect on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. Ecological Applications. 15:757–773.
379. Clements F.E. Plant Succession. Washington: Pubs, 1916. 621 p.
380. Climate Change 2001. The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the IPCC. Summary for Policymakers and Technical Summary. WMO/ UNEP, 2001.
381. Colinvaux P.A. Introduction to ecology. N.Y. : Wiley, 1973. 621 p.
382. Collins S.L. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. Ecology. 1987. P. 68:1243–1250.
383. Collins S.L., Knapp A.K., Briggs J.M. and et al. Modulation of disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. Ecology. 1998. P. 76:486–492.
384. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanism of succession in natural community and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. V. 111, N 982. P. 1119–1144.
385. Coupland R.T. Conclusion / Grassland ecosystems of the World. Cambridge University Press. Cambridge, 1979. P. 400 p.
386. Daubenmire R. Plant succession on abandoned fields and fire influences in steppe

- area in Southeastern Washington // Northwest Sci. Vol. 49. № 1. 1975. P. 32–40.
387. Diaz S., Noy-Meir I.J., Cabido M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? // Journal of Applied Ecology. P. 38:497–508.
388. Drury W.H., Nisbet I.C.T. Succession // J. Arnold Arboretum. 1973. Vol. 54. P. 331–368.
389. Elliott D. Classic car conversion to propane shows horsepower is possible without pollution // Butane-Propane News. 1994. V. 26. № 4. P. 23–38.
390. Fensham R.J., Fairfax R.J., Dwyer J.M. Vegetation responses to the first 20 years of cattle grazing in an Australian desert / Ecology. 91 (3). 2010. P. 681–692.
391. Fire in North American tallgrass prairies / Eds. S.L. Collins, L.L. Wallace. Norman, Oklahoma: Oklahoma University Press, 1990. 238 p.
392. Floate M.J. Effects of grazing by large herbivores on nitrogen cycling in agricultural ecosystems. Ecol. Bull, 1981. V. 33. P. 585–603.
393. Franz Conen, Mikhail Yakutin, Anna Sambuu. Potential for detecting changes from climate change // Global change biology. № 9. 2003. P. 1515–1520.
394. Fuhlendor S.D., Engle D.M. 2004. Application of the fire-grazing interaction to restore a shifting mosaic on tallgrass prairie // Journal of Applied Ecology. P. 41:604–614.
395. Gibson D.J., Hulbert L.C. Effects of fire, topography and year-to-year climatic variation on species composition in tallgrass prairie // Vegetatio. 1987. Vol. 72. P. 175–185.
396. Cingolani A.M., Noy-Meir I., Diaz S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models // Ecological Applications. P. 15:757–773.
397. Gibson D.J., Hulbert L.C. Effects of fire, topography and year-to-year climatic variation on species composition in tallgrass prairie // Vegetatio. 1987. Vol. 72. P. 175–185.
398. Grime J.P. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester, UK John Wiley and Sons, 1979. P. 222.

399. Heitschmidt R.K., Walker J.W. Grazing management: technology for sustaining rangeland ecosystems // The rangeland journal. 1996. V. 18. № 2. P. 194–215.
400. Kahmen S., Poschlod P. 2008. Effects of grassland management on plant functional trait composition. Agriculture Ecosystems and Environment. P. 128:137–145.
401. Karamysheva Z.V., Khramtsov V.N. The steppe of Mongolia // Breun-Blanquetia. 1995. Vol. 17. 79 p.
402. Knapp A.K. Effect of fire in tallgrass prairie on seed production of *Vernonia baldwinii* Torr. (Compositae) // Southwestern Naturalist. 1984. Vol. 29. P. 242–243.
403. Knapp A.K., Hamerlynck E.P., Ham J.M., Owensby C.E. Responses in stomatal conductance to elevated CO₂ in 12 grassland species that differ in growth form // Vegetatio. 1996. Vol. 125. P. 31–41.
404. Margalef R. Perspectives in ecological theory. Chicago Univ. Chicago Press, 1968. 112 p.
405. Milchunas D.G., Sala O.E., Lauenroth W.K. 1988. A generalized model of the large herbivores on grassland community structure // American Naturalist. P. 132:87–106.
406. Mitchell T.D. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids / T.D. Mitchell, P.D. Jones // International journal of climatology. 2005. V. 25. P. 693–712.
407. Quartermann E. Early plant succession on abandoned cropland in the Central Basin of Tennessee // Ecology. Vol. 38. № 2. 1957. P. 82–87.
408. Pietsch W. Recolonization and development of vegetation on mine soils following brown coal in Lusatia // Wat., Air, Soil Pollut. 1996. V. 91. P. 1–15.
409. Savadogo P.D., Tiveau L., Savadogo J., Tigabu M. 2008. Herbaceous species responses to long-term effects of prescribed fire, grazing and selective tree cutting in the savanna-woodlands of west Africa // Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematic. P. 10:179–195.
410. Sims P.L., Singh J.S. The structure and function of the western North American grassland Journal of Ecology. 1978. Vol. 66.
411. Spasojevic M.J., Aicher R.J., Koch G.R and et al. Fire and grazing in a mesic

- tallgrass prairie impacts on plant species and functional traits // *Ecology*, 91(6), 2010. P. 1651–1659.
412. Stohlgren Y.J., Schell L.D., Heuvel B.V. 2005. How grazing and soil quality effect native and exotic plant diversity in Rocky Mountain grasslands // *Ecological Applications*. P. 9:45–46.
 413. Sudind K.N., Hobbs R.J. 2009. Threshhold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in Ecology and Evolution*. P. 24:271–279.
 414. Spasojevic M., Aicher R., Koch G. et al. Fire and grazing in a mesic tallgrass prairie: impacts on plant species and functional traits. 2010. *Ecology* 91(6). P. 1651–1659.
 415. Titlaynova A.A., Rush G., Van der Maarel E. Biomass structure of limestone grasslands on Öland in relation to grazing intensity // *Acta Phytogeogr. Suecica*. 1988. Vol. 76. P. 125–134.
 416. Tongway D.J., Sparrow A.D., Friedel M.H. 2003. Degradation and recovery processes in arid grazing land of central Australia // *Soil and land resources Journal of Arid Environments*. Part 1. P. 55:301–326.
 417. Towne E.G. Influence of fire frequency and burning date on the proportion of reproductive tillers in big bluestem and Indian grass // *Prairie Biodiversity: Proceedings of the Fourteenth North American Prairie Conference* / Ed. D.C. Harnett. Manhattan, Kansas: Kansas State University Press, 1995. P. 75–78.
 418. Towne E.G., Knapp A.K. Biomass and density responses in tallgrass prairie legumes to annual fire and topographic position // *American J. of Botany*. 1996. Vol. 83. P. 175–179.
 419. Towne E.G. Bison performance and productivity on tallgrass prairie. *South western Naturalist*. 1999. P. 44:361–366.
 420. Trager M.D., Wilson W.T., Harnett D.C. 2004. Concurrent effects of fire regime, grazing and bison wallowing on tallgrass prairie vegetation // *American Midland Naturalist*. P. 152: 237–247.
 421. Weaver J.E., Clements F.E. *Plant ecology*. 2-nd ed. New-York and London, 1938.

422. Weigel J.R., Carlton M.B., McPherson G.R. Trampling effects from short-duration grazing on tobosagrass range // Journal of range management. 1990. V. 43. № 2. P. 92–94.
423. Weixelman D.A., Zamudio D.C., Zamudio K.A., Tausch R.J. An analytical method for classifying ecological types was developed and tested for mountain meadows in central Nevada // Journal of range management. 1997. V. 50. №. 3. P. 316–322.
424. Whelan R.J. The ecology of fire // Cambridge University Press. Cambridge. UK. 1995. P. 18-27.
425. Whalley R.D.B., Robinson G.G., Taylor J.A. General effects of management and grazing by domestic livestock on the rangelands of the Northern Tablelands of New South Wales // Australian rangeland journal. 1978. № 1. P. 174–190.
426. Wilson A.D., MacLeod N.D. Overgrazing: present or absent? // Journal of range management. 1991. V. 44. № 5. P. 475–482.
427. Uys R.G., Bond W.J., Everson T.M. 2004. The effect of different fire regimes on plant diversity in southern African grassland // Biological Conservation. P. 118:489–499.

П Р И Л О Ж Е Н И Е

**Эколого-фитоценотическая характеристика видов участков
зоны затопления Саяно-Шушенского водохранилища**

№	Вид	Эколого- фитоценот. тип	Жизненная форма	Тип корневой системы	Эколог. группа
1.	<i>Achnatherum splendens</i>	сол.ст л	многолет.травян.	крупнoderн	Г
2.	<i>Achillea millefolium</i>	лес л	»	дл.к-щ	М
3.	<i>Agropyron cristatum</i>	гор ст	»	крупнoderн	К
4.	<i>Agrostis gigantea</i>	л лес	»	кистекорнев	М
5.	<i>A. clavata</i>	л лес	»	мелкодeрн	М
6.	<i>Agrimonia pilosa</i>	лес л	»	кор.к-щ	М
7.	<i>Allium anisopodium</i>	ст	»	кор.стерж.	К
8.	<i>Alopecurus arundinaceus</i>	л	»	дл.к-щ	М
9.	<i>A. pratensis</i>	л	»	кор.к-щ	М
10.	<i>Alyssum obovatum</i>	ст	полукустарничек	кор.стерж.	К
11.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	ст с з	»	»	К
12.	<i>Artemisia annua</i>	л с	1-лет	дл.к-щ	М
13.	<i>A. anethifolia</i>	ст с	1–2-лет	»	Г
14.	<i>A. frigida</i>	гор ст	полукустарничек	»	К
15.	<i>A. glauca</i>	ст	многолет.травян.	»	К
16.	<i>A. nitrosa</i>	сол.ст	»	»	Г
17.	<i>A. obtusiloba</i>	ст	»	кистекорнев	К
18.	<i>A. scoparia</i>	ст л	1–2-лет	кор.к-щ	КМ
19.	<i>A. sieversiana</i>	ст с з	2-лет	стерж.корнев	К
20.	<i>A. vulgaris</i>	л ст з	многолет.травян.	»	М
21.	<i>Astragalus adsurgens</i>	л ст	»	дл.стержнев	МК
22.	<i>A. danicus</i>	ст	»	»	КМ
23.	<i>A. brevifolius</i>	ст	»	»	К
24.	<i>A. laguroides</i>	ст	»	»	К
25.	<i>A. melilotoides</i>	ст л	»	»	КМ
26.	<i>A. norvegicus</i>	л	»	кистекорнев	М
27.	<i>A. stenoceras</i>	ст	полукустарничек	кор.к-щ	К

28.	<i>Arenaria leptoclados</i>	лес л	1-лет	кор.стерж.	М
29.	<i>Atriplex fera</i>	л сол.ст с	»	стерж.корнев	Г
30.	<i>A. laevis</i>	ст с	»	»	Г
31.	<i>Bassia dasyphylla</i>	ст с	»	»	К
32.	<i>Bistorta viviparia</i>	л с	многолет.травян.	»	М
33.	<i>Blysmus rufus</i>	л	»	дл.к-щ	Гиг
34.	<i>Bromopsis inermis</i>	л	».	»	М
35.	<i>Bupleurum multinerve</i>	лес л ст	»	стерж.корнев	МК
36.	<i>Cacalia hastata</i>	лес л	»	дл.к-щ	М
37.	<i>Calamagrostis epigeios</i>	ст л лес	»	»	МК
38.	<i>Cannabis sativa</i>	лст с з	1–2-лет	стерж.корнев	МК
39.	<i>Caragana pygmaea</i>	гор ст	многолет.травян.	дл.к-щ	К
40.	<i>C. spinosa</i>	ст л	»	»	К
41.	<i>Carex acuta</i>	л	»	кор.к-щ	Гиг
42.	<i>C. cespitosa</i>	л	»	»	Гиг
43.	<i>C. curaica</i>	л	»	»	Гиг
44.	<i>C. delicata</i>	л	»	»	Гиг
45.	<i>C. duriuscula</i>	ст	»	мелкодерн	К
46.	<i>C. enervis</i>	л	»	кор.к-щ	Гиг
47.	<i>C. leporina</i>	л	»	»	М
48.	<i>C. media</i>	л	»	»	Гиг
49.	<i>C. microglochin</i>	л	»	»	Гиг
50.	<i>C. nigra</i>	л	»	»	Гиг
51.	<i>C. juncella</i>	л	»	»	Гиг
52.	<i>C. orbiculiris</i>	л	»	»	Гиг
53.	<i>C. pamirensis</i>	л	»	»	Гиг
54.	<i>Carduus crispus</i>	л с з	1-лет	стерж.корнев	М
55.	<i>Carum carvi</i>	лст	многолет.травян.	»	МК
56.	<i>Cenolophium denudatum</i>	лес л	»	»	М
57.	<i>Chenopodium album</i>	л с з	1-лет	кор.стерж	М
58.	<i>Ch. aristatum</i>	ст с	»	»	К
59.	<i>Ch. hybridum</i>	ст	»	»	М
60.	<i>Ch. glaucum</i>	л с	»	»	Г
61.	<i>Ch. urbicum</i>	л с з	»	»	М
62.	<i>Ch. karoï</i>	гор ст с	»	»	МК

63.	<i>Clausia aprica</i>	ст	многолет.травян.	стерж.корнев	К
64.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	гор ст	»	мелкодерн	К
65.	<i>Cirsium setosum</i>	л с з	»	»	МК
66.	<i>Convolvulus ammanii</i>	ст	»	корнеотпрыс	К
67.	<i>Crepis sibirica</i>	лст с	»	кор.к-щ	К
68.	<i>Deschampsia cespitosa</i>	л	»	мелкодерн	Гиг
69.	<i>Dianthus versicolor</i>	гор ст л	»	кор.стерж.	КМ
70.	<i>Dracocephalum discolor</i>	кам ст	»	»	КП
71.	<i>Elymus mutabilis</i>	ст	»	крупнодерн	К
72.	<i>Elytrigia repens</i>	ст л з	»	дл.к-щ	МК
73.	<i>Equisetum pratense</i>	л лес	»	кор.к-щ	М
74.	<i>E. arvense</i>	л	»	»	М
75.	<i>Ephedra monosperma</i>	ст	кустарничек	дл.к-щ	К
76.	<i>Eragrostis minor</i>	ст	1-лет	стерж.корнев	К
77.	<i>Erysimum cheirantoides</i>	ст л	2-лет	кор.стерж.	КМ
78.	<i>E. flavum</i>	гор ст	многолет.травян.	»	К
79.	<i>Euphorbia tshuiensis</i>	ст	»	кор.к-щ	К
80.	<i>Koeleria cristata</i>	ст	»	мелкодерн	К
81.	<i>Kochia prostrata</i>	ст	полукустарничек	дл.стерж	К
82.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	пуст ст	»	»	К
83.	<i>Festuca lenensis</i>	ст л	многолет.травян.	мелкодерн	К
84.	<i>F. rubra</i>	л	»	»	Гиг
85.	<i>F. valesiaca</i>	гор ст л	»	»	К
86.	<i>Filipendula ulmaria</i>	л лес	»	кистекодерн	М
87.	<i>Galeopsis bifida</i>	л с з	»	стерж.корнев	М
88.	<i>Galium boreale</i>	л лес	»	дл.к-щ	МК
89.	<i>G. verum</i>	л	»	»	КМ
90.	<i>Geranium pratense</i>	л	»	стерж.корнев	М
91.	<i>G. sibiricum</i>	л лес	»	»	М
92.	<i>G. pseudosibiricum</i>	л лес	»	»	М
93.	<i>Glycyrrhiza grandiflora</i>	л	»	корнеотпрыс	М
94.	<i>Goniolimon speciosum</i>	гор ст	»	стерж.корнев	К
95.	<i>Heteropappus altaicus</i>	гор лст	»	дл.к-щ	К
96.	<i>Hierochloa glabra</i>	л лес	»	»	М

97.	<i>Inula britannica</i>	л	»	кор.к-щ	М
98.	<i>Iris humilis</i>	гор ст	»	»	КП
99.	<i>I. ruthenica</i>	л	»	»	М
100.	<i>Jacobaea ambracea</i>	л ст	2-лет	»	КМ
101.	<i>Juncus gerardii</i>	л	многолет.травян.	мелкодерн	Гиг
102.	<i>J. bufonius</i>	л с	1-лет	»	М
103.	<i>Lappula consanguinea</i>	ст с	»	стерж.корнев	К
104.	<i>Lathyrus pratensis</i>	л	многолет.травян.	дл.к-щ	М
105.	<i>Lepidium apetalum</i>	ст с	1–2-лет	стерж.корнев	КП
106.	<i>Leymus chinensis</i>	ст	многолет.травян.	крупнодерн	К
107.	<i>L. dasystachys</i>	ст	»	»	К
108.	<i>L. paboanus</i>	л сол.ст	»	»	Г
109.	<i>Ligularia sibirica</i>	л	»	дл.к-щ	Гиг
110.	<i>Lysimachia vulgaris</i>	л	»	»	М
111.	<i>Luzula pallescens</i>	л лес	»	кор.к-щ	М
112.	<i>Medicago falcata</i>	ст л	»	стерж.корнев	МК
113.	<i>Melilotoides platycarpus</i>	л лес	»	»	М
114.	<i>Oberna behen</i>	л ст з	многолет.травян.	»	М
115.	<i>Odontites vulgaris</i>	ст л	1-лет	»	КМ
116.	<i>Orostachys spinosa</i>	гор ст	многолет.травян.	кистеко́рнев	К
117.	<i>Oxytropis glabra</i>	лет	»	»	МК
118.	<i>Poa angustifolia</i>	ст	»	мелкодерн	К
119.	<i>P. pratensis</i>	ст	»	»	К
120.	<i>P. palustris</i>	л	»	»	Гиг
121.	<i>P. sibirica</i>	лес л	»	кор.к-щ	М
122.	<i>P. stepposa</i>	ст	»	»	К
123.	<i>P. tibetica</i>	л	»	»	М
124.	<i>P. urssulensis</i>	лес л	»	»	М
125.	<i>Plantago major</i>	л с	1-лет	стерж.корнев	М
126.	<i>P. maritima</i>	л	многолет.травян.	»	Г
127.	<i>P. media</i>	лл з	»	»	М
128.	<i>P. depressa</i>	л ст	2-лет	»	М
129.	<i>Polygala hybrida</i>	лес л гор ст	многолет.травян.	кор.к-щ	МК
130.	<i>Polygonum arenastrum</i>	ст с	1-лет	стерж.корнев	К
131.	<i>Potentilla acaulis</i>	гор ст	полукустарничек	дл.к-щ	К

132.	<i>P. anserina</i>	л	многолет.травян.	»	М
133.	<i>P. bifurca</i>	ст	полукустарничек	»	К
134.	<i>Puccinella distans</i>	л	многолет.травян.	мелкодерн	Г
135.	<i>P. tenuiflora</i>	л	»	»	Г
136.	<i>Pulsatilla patens</i>	лст	»	стерж.корнев	К
137.	<i>Ranunculus acris</i>	л лес	»	дл.к-щ	М
138.	<i>R. longicaulis</i>	л	»	»	М
139.	<i>R. polyanthemos</i>	л	»	»	М
140.	<i>R. propinquus</i>	лес л	»	»	Гиг
141.	<i>R. repens</i>	л	»	»	Гиг
142.	<i>Rhinanthus aestivalis</i>	л	»	»	М
143.	<i>Rumex thyrsiflorus</i>	л	»	стерж.корнев	М
144.	<i>Salsola collina</i>	ст с з	1-лет	кор.стерж.	К
145.	<i>Sanguisorba officinalis</i>	ст	»	стерж.корнев	КМ
146.	<i>Saussurea amara</i>	л	»	»	Г
147.	<i>Scutellaria galericulata</i>	л	»	»	Гиг
148.	<i>S. scordiifolia</i>	л лес	»	»	КМ
149.	<i>Silene repens</i>	ст	многолет.травян.	дл.к-щ	К
150.	<i>Sphallerocarpus gracilis</i>	лст с	2-лет	стерж.корнев	КМ
151.	<i>Stellaria dahurica</i>	лес л	многолет.травян.	мелкодерн	КМ
152.	<i>Stipa krylovii</i>	гор ст	»	крупнодерн	К
153.	<i>S. orientalis</i>	ст	»	»	К
154.	<i>Taraxacum officinale</i>	лст с	»	кор.к-щ	М
155.	<i>Thermopsis mongolica</i>	ст з	»	дл.к-щ	КМ
156.	<i>Thalictrum simplex</i>	л лес	»	кор.к-щ	М
157.	<i>Th. minus</i>	л лес	»	»	МК
158.	<i>Trifolium pratense</i>	л	»	кистеко́рнев	М
159.	<i>T. repens</i>	л з	»	»	М
160.	<i>Veronica longifolia</i>	л	»	»	М
161.	<i>Vicia amoena</i>	л	»	стерж.корнев	М
162.	<i>V. cracca</i>	л лес	»	»	М
163.	<i>V. megalotropis</i>	л	»	»	М
164.	<i>V. tenuifolia</i>	л	»	»	М
165.	<i>Viola rupestris</i>	лес л	»	»	М
166.	<i>Urtica cannabina</i>	ст с	1-лет	»	МК

Примечание: В список входят все виды, зарегистрированные весной, летом и осенью.

Приняты следующие обозначения:

Эколого-фитоценотический тип: лл – лесолуговой, лст – лугово-степной, ст – степной, сол.ст – солонцевато-степной, гор ст – горно-степной, пуст ст – пустынно-степной, л – луговой, лес – лесной, с – сорный, з – залежный.

Жизненная форма: многолет.травян. – многолетняя травянистая, кустарник, полукустарник, кустарничек, получкустарничек, 1-лет – однолетник, 2-лет – двулетник, 1–2-лет – одно- двулетник.

Тип корневой системы: кор.к-щ – короткокорневищный, дл.к-щ – длиннокорневищный, стерж.корнев – стержнекорневой, крупнодерн – крупнодерновинный, мелкодерн – мелкодерновинный, корнеотпрыс – корнеотпрысковый, кистеко́рнев – кистеко́рневой.

Экологическая группа: М – мезофит, К – ксерофит, МК – мезоксерофит, КМ – ксеромезофит, КП – ксеропетрофит, Г – галофит, Гиг – гигрофит.

Эколого-фитоценотическая характеристика видов залежных участков

№	Вид	Эколого-фитоценолич. тип	Жизненная форма	Тип корневой системы	Экологич. группа
1.	<i>Artemisia anethifolia</i>	ст с	1–2-лет	дл.к-щ	Г
2.	<i>A. annua</i>	с л	1-лет	стерж.корнев	М
3.	<i>A. campestris</i>	ст	многолет.травян.	кистекорнев	К
4.	<i>A. commutata</i>	ст з	»	стерж.корнев	К
5.	<i>A. dolosa</i>	ст	»	»	К
6.	<i>A. frigida</i>	гор ст	полукустарничек	дл.к-щ	КП
7.	<i>A. glauca</i>	ст	многолет.травян.	»	К
8.	<i>A. obtusiloba</i>	ст	»	кистекорнев	К
9.	<i>A. scoparia</i>	ст л	1–2-лет	кор.к-щ	КМ
10.	<i>A. sieversiana</i>	ст с з	2-лет	стерж.корнев	К
11.	<i>A. vulgaris</i>	л ст з	полукустарничек	»	М
12.	<i>Achillea asiatica</i>	лст	»	дл.к-щ	МК
13.	<i>A. millefolium</i>	лл	»	кистекорнев	М
14.	<i>Achnatherum splendens</i>	сол.ст	»	крупнoderн	Г
15.	<i>Agropyron cristatum</i>	гор ст	»	»	КП
16.	<i>Allium anisopodium</i>	ст	»	кор.стерж.	К
17.	<i>A. senescens</i>	ст	»	мелкодерн	МК
18.	<i>Alyssum obovatum</i>	ст	»	кор.стерж	К
19.	<i>Amaranthus albus</i>	ст с	1-лет	стерж.корнев	К
20.	<i>A. blitoides</i>	ст с	»	»	М
21.	<i>A. retroflexus</i>	ст с з	»	кор.стерж.	К
22.	<i>Aster alpinus</i>	лст	многолет.травян.	дл.к-щ	КМ
23.	<i>Astragalus dasyglottis</i>	ст л	»	кистекорнев	КМ
24.	<i>A. danicus</i>	ст	»	»	КМ
25.	<i>A. davuricus</i>	ст	»	»	К
26.	<i>A. melilotoides</i>	ст л	»	дл.стерж	КМ
27.	<i>Atriplex fera</i>	сол.ст л с	»	стерж.корнев	Г

28.	<i>Axyris amaranthoides</i>	ст с	»	»	К
29.	<i>A. sphaerosperma</i>	ст с	»	»	К
30.	<i>Bromopsis inermis</i>	лл ст	многолет.травян.	дл.к-щ	М
31.	<i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	ст	»	кор.стерж	К
32.	<i>Carex duriuscula</i>	ст	»	кор.к-щ	К
33.	<i>C. kirilowii</i>	ст	»	»	КМ
34.	<i>C. obtusata</i>	ст л	»	»	КМ
35.	<i>C. pediformis</i>	лл	»	»	М
36.	<i>Camelina microcarpa</i>	ст лст с	1–2-лет	стерж.корнев	КМ
37.	<i>Cannabis sativa</i>	ст с з	»	»	МК
38.	<i>Caragana pygmaea</i>	гор ст	кустарник	дл.к-щ	КП
39.	<i>C. spinosa</i>	ст л	»	»	К
40.	<i>Carduus crispus</i>	л з с	1-лет	стерж.корнев	М
41.	<i>Carum carvi</i>	л	многолет.травян.	»	МК
42.	<i>Cerastium arvense</i>	ст л з	»	кистеко́рнев	КМ
43.	<i>C. holosteoides</i>	лст	»	дл.к-щ	М
44.	<i>Ceratocarpus arenarius</i>	ст с	»	кор.стерж	К
45.	<i>Chenopodium album</i>	ст с з	1-лет	стерж.корнев	КМ
46.	<i>Ch. aristatum</i>	ст с	»	кор.стерж	К
47.	<i>Ch. karoii</i>	гор ст с	»	»	КП
48.	<i>Cirsium setosum</i>	ст л с з	»	»	МК
49.	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	гор ст	многолет.травян.	мелкодерн	К
50.	<i>Coluria geoides</i>	ст	полукустарничек	стерж.корнев	К
51.	<i>Convolvulus ammannii</i>	ст	многолет.травян.	корнеотпрыс	К
52.	<i>C. bicuspidatus</i>	ст с з	»	»	К
53.	<i>Corydalis capnoides</i>	лст	2-лет	стерж.корнев	М
54.	<i>Crepis tectorum</i>	ст лст с	1-лет	дл.стерж	КМ
55.	<i>Dianthus versicolor</i>	гор ст л	многолет.травян.	кор.стерж	КМ
56.	<i>Elymus confusus</i>	ст	»	крупнодерн	К
57.	<i>Elytrigia repens</i>	ст л з	»	дл.к-щ	МК
58.	<i>Ephedra monosperma</i>	ст	кустарничек	»	К
59.	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	ст л с	2-лет	кистеко́рнев	КМ

60.	<i>E. hieracifolium</i>	ст л	»	»	КМ
61.	<i>Festuca pseudosulcata</i>	ст	многолет.травян.	мелкодерн	К
62.	<i>F. valesiaca</i>	гор ст л	»	»	К
63.	<i>Fallopia convolvulus</i>	л лст с	1-лет	стерж.корнев	КМ
64.	<i>Galium verum</i>	л	многолет.травян.	дл.к-щ	КМ
65.	<i>G. boreale</i>	л лес	»	»	МК
66.	<i>G. ruthenicum</i>	л ст	»	»	КМ
67.	<i>Geranium sibiricum</i>	л лес ст с	2-лет	стерж.корнев	МК
68.	<i>Goniolimon speciosum</i>	гор ст	многолет.травян.	дл.к-щ	КП
69.	<i>Gypsophila patrinii</i>	ст	»	дл.к-щ	К
70.	<i>Helictotrichon altaicum</i>	гор лст	»	крупнодерн	К
71.	<i>H. schellianum</i>	лст	»	»	КМ
72.	<i>Heteropappus altaicus</i>	гор лст	многолет.травян.	дл.к-щ	К
73.	<i>Hyoscyamus niger</i>	ст с з	2-лет	стерж.корнев	М
74.	<i>Hypocoum erectum</i>	ст	»	»	К
75.	<i>Iris humilis</i>	гор ст	многолет.травян.	кор.к-щ	КП
76.	<i>I. ruthenica</i>	л	»	»	М
77.	<i>Kochia prostrata</i>	ст	полукустарничек	дл.стерж	К
78.	<i>Koeleria cristata</i>	ст	многолет.травян.	мелкодерн	К
79.	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	пуст ст	полукустарничек	дл.к-щ	К
80.	<i>Leymus chinensis</i>	ст	многолет.травян.	крупнодерн	МК
81.	<i>L. ovatus</i>	ст	»	»	К
82.	<i>L. ramosus</i>	ст	»	»	К
83.	<i>Lappula microcarpa</i>	лст	1-2-лет	стерж.корнев	КМ
84.	<i>Leontopodium ochroleucum</i>	лст	многолет.травян.	кистеко́рнев	КМ
85.	<i>Leonurus deminutus</i>	ст	2-лет или многолет.травян.	стерж.корнев	К
86.	<i>L. tataricus</i>	ст	1–2-лет	»	КП
87.	<i>Lepidium apetalum</i>	ст с	»	»	К
88.	<i>L. densiflorum</i>	ст с	»	»	К
89.	<i>Lepidothea suaveolens</i>	л с	1-лет	»	М

90.	<i>Leptopyrum fumarioides</i>	ст с з	многолет.травян.	кор.к-щ	К
91.	<i>Linaria acutiloba</i>	лес ст с	»	корнеотпрыс	МК
92.	<i>L. vulgaris</i>	лес	»	»	М
93.	<i>Medicago falcata</i>	ст л	»	стерж.корнев	МК
94.	<i>M. lupulina</i>	л пес с	»	»	МК
95.	<i>M. sativa</i>	л с	»	»	МК
96.	<i>Melandrium album</i>	л ст	2-лет	»	МК
97.	<i>Melilotus albus</i>	ст з	1–2-лет	»	КМ
98.	<i>M. officinalis</i>	ст з	2-лет	»	КМ
99.	<i>Myosotis imitata</i>	л ст	многолет.травян.	кор.к-щ	МК
100.	<i>Neopallasia pectinata</i>	ст сол	1-лет	дл.стерж	К
101.	<i>Nepeta sibirica</i>	лст	многолет.травян.	дл.к-щ	М
102.	<i>Nonea rossica</i>	ст с з	»	стерж.корнев	КМ
103.	<i>Oberna behen</i>	с	»	»	М
104.	<i>Oxytropis pilosa</i>	ст	»	кистекопнев	К
105.	<i>O. ampullata</i>	ст	»	»	КП
106.	<i>Panzeria lanata</i>	ст з	»	стерж.корнев	К
107.	<i>Poa angustifolia</i>	ст	»	дл.к-щ	К
108.	<i>P. attenuata</i>	лст	»	мелкодерн	К
109.	<i>P. botryoides</i>	ст л	»	дл.к-щ	МК
110.	<i>P. argunensis</i>	ст	»	мелкодерн	КП
111.	<i>P. pratensis</i>	лл з	»	кор.к-щ	М
112.	<i>P. sibirica</i>	лес л	»	»	М
113.	<i>P. stepposa</i>	ст	»	мелкодерн	К
114.	<i>Phleum phleoides</i>	лст	»	»	МК
115.	<i>Phlomis tuberosa</i>	лст	»	клубнекорнев	КМ
116.	<i>Plantago media</i>	лл з	»	стерж.корнев	М
117.	<i>P. major</i>	л с	1-лет	»	М
118.	<i>Polygonum aviculare</i>	ст с	»	»	КМ
119.	<i>Potentilla acaulis</i>	гор ст	полукустарничек	дл.к-щ	КП
120.	<i>P. bifurca</i>	ст	»	»	К
121.	<i>P. paradoxa</i>	л с	1–2-лет	»	МК
122.	<i>Pulsatilla patens</i>	лст	многолет.травян.	стерж.корнев	К

123.	<i>P. turczaninovii</i>	лст	»	дл.стерж	КМ
124.	<i>Rumex acetosella</i>	лл с	»	»	М
125.	<i>Salsola collina</i>	ст с з	1-лет	кор.стерж	К
126.	<i>Stipa krylovii</i>	гор ст	многолет.травян.	крупнодерн	КП
127.	<i>S. capillata</i>	ст	»	»	К
128.	<i>S. orientalis</i>	ст	»	»	К
129.	<i>S. zalesskii</i>	ст	»	»	К
130.	<i>Scutellaria scordiifolia</i>	ст с з	2-лет	стерж.корнев	МК
131.	<i>Setaria viridis</i>	л с з	1-лет	кистеко́рнев	М
132.	<i>Silene repens</i>	ст	многолет.травян.	дл.к-щ	К
133.	<i>Sinapis arvensis</i>	ст с з	1-лет	кистеко́рнев	К
134.	<i>Sisymbrium polymorphum</i>	ст з	»	стерж.корнев	К
135.	<i>Sonchus arvensis</i>	л с з	многолет.травян.	»	КМ
136.	<i>Spiraea media</i>	л лес ст	кустарничек	»	КМ
137.	<i>Stachys annua</i>	ст с з	1-лет	стерж.корнев	К
138.	<i>Stellaria amblyosepala</i>	ст	многолет.травян.	мелкодерн	К
139.	<i>S. dichotoma</i>	ст	»	»	КМ
140.	<i>S. media</i>	лес с	1-лет	»	М
141.	<i>Stevenia incarnata</i>	ст	многолет.травян.	»	К
142.	<i>Thalictrum foetidum</i>	л	»	кор.стерж.	КМ
143.	<i>Th. petaloideum</i>	л	»	»	МК
144.	<i>Thermopsis mongolica</i>	ст л з	»	дл.к-щ	КМ
145.	<i>Thymus mongolicus</i>	ст	полукустарничек	»	КП
146.	<i>Tragopogon orientalis</i>	л	»	стерж.корнев	М
147.	<i>Trifolium lupinaster</i>	лл	»	кистеко́рнев	КМ
148.	<i>T. repens</i>	л з	»	»	М
149.	<i>Urtica cannabina</i>	ст с	1-лет	стерж.корнев	К
150.	<i>U. dioica</i>	лес л	многолет.травян.	кор.к-щ	М
151.	<i>Veronica incana</i>	лст	»	дл.к-щ	КМ
152.	<i>V. pinnata</i>	ст	»	кор.к-щ	К
153.	<i>Vicia cracca</i>	л лес	»	стерж.корнев	М

Примечание. Приняты следующие обозначения:

Эколого-фитоценотический тип: лл – лесолуговой, лст – лугово-степной, ст – степной, сол.ст – солонцевато-степной, пуст ст – пустынно-степной, гор ст – горно-степной, л – луговой, лес – лесной, с – сорный, з – залежный.

Тип корневой системы: 1-лет – однолетний, 2-лет – двулетник, 1–2-лет – одно-двулетний, кор.к-щ – короткокорневищный, дл.к-щ – длиннокорневищный, кор.к-щ – короткокорневищный, стерж.корнев – стержнекорневой, крупнодерн – крупнодерновинный, мелкодерн – мелкодерновинный, корнеотпрыс – корнеотпрысковый, кистекорнев – кистекорневой.

Экологическая группа: М – мезофит, К – ксерофит, МК – мезоксерофит, КМ – ксеромезофит, Г – галофит, КП – ксеропетрофит.