

УДК 581.524.3

СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ТУВЫ

Самбуу А.Д.

*Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, Кызыл,
e-mail: sambuu@mail.ru*

В настоящее время растительный покров Земли представляет собой различные сукцессионные серии. Существует различное понимание сукцессии. Клементс – автор теории сукцессии – считал, что сукцессия включает все смены растительного покрова, начиная с заселения оголенной территории или территории с нарушенной растительностью и кончая тем временем, когда фитоценоз придет в относительное соответствие с климатическими условиями. Заключительное сообщество, находящееся в относительном соответствии с условиями существования, называют климаксом. Среди природных зон Тувы степь и лесостепь подверглись наиболее сильной антропогенной трансформации в основном из-за выпаса, распашки, влияния огня, водохранилища и добычи полезных ископаемых открытым способом. В данной статье проведен анализ вторичных сукцессий, возникающих в степях Тувы под влиянием внешних воздействий, к которым относятся: выпас и смена его интенсивности, формирование залежей, влияние палов или пожаров.

Ключевые слова: пастбище, залежь, сукцессия, степи, фитомасса, фитоценоз, экосистема

VEGETATION SUCCESSION IN GRASSLANDS OF TUVA

Sambuu A.D.

Tuvian Institute for the exploration of natural resources SB RAS, Kyzyl, e-mail: sambuu@mail.ru

The vegetation of the Earth is a different successional series. There are different understandings of succession. Clements is the author of the theory of succession considered that the succession includes all land cover change, starting with the settlements of the newly exposed area or territory with a disturbed vegetation, to the time when plant community will come in relative alignment with climatic conditions. The final community located in relative terms, is called climax. Among the natural zones of steppe and forest-steppe of Tuva, suffered the most severe anthropogenic transformation mainly due to grazing, to ploughing, the influence of fire, water and mining. In this article the analysis of secondary succession in the steppes of Tuva due to external influences, which include grazing and changing its intensity, the formation of deposits, the impact of fires, or fires.

Keywords: pasture, long-alow land, succession, phytomass, phytocenose, ecosystems

За последние 30 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-Шушенской ГЭС с 1989 г. в озеровидном расширении водохранилища на территории Улуг-Хемской котловины Тувы происходит трансформа-

ция растительности, вызванная затоплением и подтоплением некоторых степных, луговых и лугово-болотных экосистем и замещением степных экосистем луговыми, луговыми – заболоченными участками. Стихийные лесные, лесостепные пожары и систематические степные палы также приводят к разной степени изменению растительного покрова. Очевидно, уже с реализацией строительства железной дороги, связывающей Туву 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.

Целью данной работы было выявление особенностей вторичных сукцессий, возникающих при выпасе, под влиянием огня, при зарастании залежей в травяных экосистемах Тувы.

Материалы и методы исследования

Тува занимает центральную часть Азии между 50–54° с.ш. и 89–99° в.д. Границы Тувы на западе, севере и востоке проходят в основном по водораздельным горным хребтам высотой 2000–3000 м над ур. м, на юге – по приподнятым равнинам и предгорьям на

высоте 800–1000 м. Протяженность Тувы с запада на восток более 700 км, с севера на юг – от 100 до 450 км, общая площадь – 170,5 тыс. км² [5].

Климат Тувы резко континентальный, обусловленный главным образом удалением от морей и океанов. Зимой территория находится почти в центре Азиатского антициклона. Среднегодовая температура составляет минус 3,7°C, средняя января – минус 28–35°C, июля – 15–20°C. Наибольшие амплитуды температур (100–120°C) характерны для межгорных котловин. Распределение осадков по территории и по сезонам неравномерное. Среднегодовые осадки в котловинах составляют 200–300 мм, в горах – 700 мм. Большая часть осадков (80%) выпадает в июле и августе, преимущественно в виде ливневых дождей. Вегетационный период составляет в среднем 125 дней. Мощность снежного покрова в котловинах – 10–20 см, в горах – 50–70 см [1, 3].

Повышенная континентальность климата Тувы создает большое разнообразие фитоценозов, принадлежащих к высокогорно-тундровому, лесному, степному, луговому и болотному типам растительности. Леса занимают 49% территории республики и приурочены к горным поднятиям. Степи в Туве являются широко распространенным типом растительности, занимают 17% территории и расположены в основном в котловинах [4].

Объектами исследований являются растительность травяных экосистем и изменение ее продуктивности в течение сукцессии в степной и лесостепной зонах межгорных котловин Тувы. Ключевые участки травяных экосистем разных типов сукцессий расположены в Турано-Уюкской, Центрально-Тувинской и Убсунурской котловинах. Гидротермические показатели и координаты котловин приведены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика районов исследования

Местность	Координаты	Высота над уровнем моря, м	Годовое количество осадков, мм	Среднеголетняя температура, °C		
				года	января	июля
Турано-Уюкская котловина	52°077' с.ш. 94°173' в.д.	800–1000	350–400	–3,7	–30,0	18,0
Центрально-Тувинская котловина	51°20'–51°33' с.ш. 90°22'–94°25' в.д.	500–1100	250–350	–4,5	–33,7	19,6
Убсунурская котловина	49°50'–50°05' с.ш. 95°03' в.д.	900–1250	180–290	–5,7	–31,5	17,7

Наши исследования по изучению сукцессий степной растительности проводились с 1996 по 2012 г. в степной и лесостепной зонах Тувы.

В каждой местности были выбраны ключевые участки (размером от 1 до 10 га), представляющие определенную стадию изучаемой сукцессии. Описывался видовой состав растительности этих участков и исходной экосистемы, а также почва и тип воздействия. При изучении сукцессий мы использовали изменение трех основных показателей:

1. Изменение видового состава сообществ [2, 9].
2. Изменение структуры доминантов [8].
3. Изменение запасов фитомассы и ее структуры [7].

Результаты исследования и их обсуждение

Пастбищная сукцессия

Изучение пастбищ показало, что существует прямая связь между сменой пастбищного воздействия и ответом пастбища.

Устойчивое пастбище Эрзин с постоянной сильной нагрузкой характеризуется постоянной высокой пастбищной нагрузкой. За годы исследования из травостоя выпало 11% видов, появилось 17% видов и 44% постоянно существовали в сообществе. Неизменно высокая пастбищная нагрузка и неменяющийся режим выпаса приводят к постоянству определенного состава травостоя.

Пастбище Морен находилось на VI стадии дигрессии (менее 0,2 га на овцу).

В 2006 г. пастбище было полностью оставлено и его растительность начала постепенно восстанавливаться. Демутация характеризовалась большим отличием в количестве выпавших (4%) и появившихся (44%) видов.

Пастбище Ямаалыг в течение более 30 лет было 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 травостоя. Выпало и появилось 41% в сумме от количества видов, составивших общий список.

С 2011 г. при усилении выпаса видовой состав вновь изменился. Быстрая и коренная смена режимов выпаса привела сначала к демутации степи, а в последние годы (2011–2012 гг.) – к пастбищной дигрессии.

На стабильном пастбище 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 пастбище под постоянной сильной нагрузкой Эрзин за годы исследования отмечены небольшие изменения.

Смена режима выпаса с тяжелого на нулевой на пастбище Морен привела к коренному изменению структуры доминантов. *Artemisia frigida*, *Carex duriuscula* выпали из травостоя, взамен появились *Achnatherum splendens*, *Agropyron cristatum*, *Festuca valesiaca*.

На Ямаалыге установлены 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 степи *Caragana pygmaea*. Усиление нагрузки с 2011 г. вновь привело к изменению состава доминантов на *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis*.

На стабильном пастбище 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.

Проведенный анализ по таким показателям, как изменение видового состава, структуры доминирования видов доказывает тесную связь всех показателей фитоценоза с пастбищной нагрузкой. На любое изменение режима выпаса фитоценоз отвечает закономерными изменениями его видового состава, структуры доминирования и интенсивности продукционного процесса.

Пирогенная сукцессия

Пожар или пал воздействует на степную растительность по-разному в зависимости от силы и частоты горения травостоя или интенсивности выпаса [10, 11]. Когда не горевшее ранее сообщество подвергается пожару, возникает пик видов, который затем уменьшается.

В нашем случае пожар (или пал) был однократным, и мы наблюдали быстрое восстановление травостоя. В луговой степи количество видов за 6 лет повысилось в 2,6 раза, в настоящей степи – в 1,8, в сухой – в 2,3. Такое увеличение числа видов – результат их регенерации из почек или семян. Авторы, указанные выше, наблюдали увеличение роли клональных растений после пожара и предположили регенерацию видов из подземных органов.

При сохранении узлов кушения быстро восстанавливаются *Bromopsis inermis*, *Stipa krylovii*, *S. capillata*, *Carex pediformis*, *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca* и *Pulsatilla patens*.

На горевших участках 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 кушения, которые значительно повреждаются огнем.

Послепожарная сукцессия влияет на структуру экологических групп. В качестве индикатора изменения мы выделили долю ксерофитов (%) от общего числа видов (табл. 2).

Таблица 2

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

В луговой степи структура экологических групп не меняется, в настоящей степи доля ксерофитов незначительно уменьшается. В сухой степи травостой двух первых лет сукцессии состоял из одних ксерофитов. За последние четыре года в фитоценозе появились ксеромезофиты, мезоксерофиты и один мезофит.

В целом в послепожарной сукцессии в первое десятилетие отмечается некоторая мезофитизация растительности. Характерной особенностью пирогенной сукцессии является отсутствие в травостое сорных видов и низших растений. Лишь на участке сухой степи Элегест отмечено появление *Parmelia vagans* на 5–6-й год сукцессии сухой степи.

Необходимо отметить, что все наши данные относятся к влиянию однократного сжигания растительности. Если же выжигание производится регулярно, то в травостое может произойти смена одних доминирующих видов другими.

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, терется, в связи с чем видовой состав и структура растительного вещества фитоценозов степей полностью восстанавливаются.

Залежная сукцессия

Нами при изучении залежной сукцессии определялись жизненные формы

доминирующих видов по И.Г. Серебрякову [6]. Принималось во внимание около 70% общей фитомассы. Если доля определенной жизненной формы была более 15%, то она входила в название соответствующей стадии.

Анализ, учитывающий доминирование тех или иных жизненных форм растений, показал резкие различия в ходе сукцессии.

Корневищные злаки доминируют наравне со стержнекорневыми или дерновинными в луговой степи на всех стадиях сукцессии. В настоящей степи с 7-го по 11-й год сукцессии преобладают корневищные виды. В сухих степях дерновинные растения составляют основу травостоя в 11–17-й год (II–III стадии). Во вторично опустыненной степи на 7-й год восстановления в фитоценозе превалируют корневищные и дер-

новинные растения, к 17-му году сообщество представлено типичной дерновинной степью.

С изменением видового состава и состава доминантов в ходе залежной сукцессии происходит изменение соотношения экологических групп растений. На начальной стадии сукцессии на участке луговой степи значительную долю в травостое составляют мезофиты (28%), на участке вторично опустыненной степи – ксерофиты (22%) (табл. 3). 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 травостоях сухих степей. На залежах 11 и 17 лет в 2–3 раза увеличивается обилие ксерофитов.

Таблица 3

Число видов растений определенной экологической группы

Экологическая группа	Луговая степь				Настоящая степь				Сухая степь			
	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
	Унегети											
Ксерофиты (К)	4	15	21	25								
Мезофиты (М)	1	1	1	1								
Ксеромезофиты и мезоксерофиты	2	7	4	3								
К/М	4	15	21	25								

Таким образом, в ходе залежной сукцессии на участках наблюдается усиление ксерофитизации от ранних стадий восстановления к более поздним. Так, степень ксерофитизации, т.е. отношение числа ксерофитов к мезофитам (К/М), на участках постепенно возрастает как от I стадии сукцессии к IV, так и от луговой степи к сухим степям. Если степень ксерофитности в IV стадии на участках луговой и настоящей степей составляет 1,2–1,7, то в сухой степи она повышается до 23. На участке вторично опустыненной степи показатель К/М также поднимается до 25. Высокая степень ксерофитности характерна для вторично опустыненной степи Унегети. На этих участках отмечена максимальная скорость ксерофитизации. Общая ксерофитизация растительного покрова в ходе сукцессии определяется уплотнением и иссушением почвы.

Показатель сходства видового состава сообществ в период 4–7 лет на всех участ-

ках был низким и мало изменился к 11-му году. В период 7–17 лет сукцессионный процесс идет активно с максимальным количеством выпавших видов. К 11-му году сложились фитоценозы, близкие по составу к фитоценозам 17 года. Показатель сходства для этих лет менялся от 0,6 на участке сухой степи до 0,75 на участке вторично опустыненной степи. Наиболее близки по видовому составу фитоценозы 17-летних залежей и исходных коренных степей.

Выводы

При *пастбищной дигрессии* происходит упрощение структуры и обеднение видового состава травостоя. Выпас и состояние пастбища находятся в тесной взаимосвязи: на каждое изменение характера выпаса экосистема отвечает сменой составов видов и доминантов. При неизменности воздействия фитоценоз сохраняет постоянный видовой состав, который меняется

под влиянием погодных условий. При резком снижении нагрузки восстановительные процессы идут очень быстро. Из семенного фонда, содержащегося в почве, появляются виды разной экологии и различных местобитаний. В начальной стадии демуляции одновременно происходят вспышка видового обилия и постепенное выпадение видов. Два этих процесса со временем приводят к установлению довольно стабильного видового состава. При новом изменении режима выпаса в сторону увеличения нагрузки вновь начинается деградация травостоя.

При однократном пале в ходе *пирогенной сукцессии* в начале происходит падение числа видов, а затем идет их быстрое восстановление. По нашим наблюдениям, за шесть лет в луговой степи число видов повысилось в 2,6 раза, в настоящей степи – в 1,8, в сухой – в 2,3. На горевших участках зарегистрированы виды, устойчивые и неустойчивые к сгоранию. Последние сильно повреждаются огнем, т.к. имеют тонкие, сухие и быстро сгорающие листья или рыхлые и сухие узлы кушения. Характерной особенностью пирогенной сукцессии является отсутствие в травостое сорных видов и низших растений.

Последствие весеннего пала или пожара длится около 10 лет, после чего экосистема возвращается в терминальное состояние.

В ходе *залежной сукцессии*, которая изучалась нами в течение 17 лет, на различных стадиях закономерно менялись жизненные формы доминирующих видов. Корневищные злаки доминируют наравне со стержнекорневыми или дерновинными на залежах в луговой и настоящей степях на всех стадиях сукцессии. На залежах в сухих степях дерновинные виды составляют основу травостоя уже на 11-й год сукцессии. Во вторично опустыненной степи фитоценоз залежи на 7-й год был представлен корневищно-дерновинными видами, к 17-му году на месте залежи сформировалась типично дерновинная степь.

Период 7–11 лет – наиболее активная фаза залежной сукцессии. В этот период одновременно происходит появление и выпадение значительного количества различных видов. Через 17 лет фитоценоз приближается по своему видовому составу к терминальному состоянию. Залежная сукцессия идет закономерно в сторону восстановления исходного степного фитоценоза и процесс этот характеризуется довольно высокой скоростью.

Список литературы

1. Бахтин Н.П. Климатические особенности и агроклиматические ресурсы Тувинской АССР // Сборник работ Красноярской гидрометеорологической обсерватории. № 1. – Красноярск, 1968. – С. 26–68.
2. Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высш. шк., 1973. – 385 с.

3. Ефимцев Н.А. Климатический очерк / Природные условия Тувинской автономной области. – М.: Наука, 1957. – С. 46–65.

4. Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР / В.А. Кумина, В.П. Седельников, Ю.М. Маскаев и др. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. – 254 с.

5. Кушев С.Н. Рельеф / Природные условия Тувинской Автономной Области. Тр. компл. эксп. Вып. 3. – М.: АН СССР, 1957. – С. 11–14.

6. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 375 с.

7. Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеноценозах. – Новосибирск: Наука, 1977. – 219 с.

8. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. Подземные органы растений в травяных экосистемах. – Новосибирск: Наука, 1996. – 128 с.

9. Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. – 447 с.

10. Savadogo P.D., Tiveau L., Savadogo J., Tigabu M. 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. – 2008. – Vol. 10. – P. 179–195.

11. 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. – 2010. – Vol. 91(6). – P. 1651–1659.

References

1. Baxtin N.P. Klimaticheskie osobennosti i agroklimaticheskie resursy Tuvinsoj ASSR // Sbornik rabot Krasnojarskoj gidrometeorologicheskoy observatorii. № 1. Krasnojarsk, 1968. pp. 26–68.

2. Voronov A.G. Geobotanika. M.: Vyssh. shk., 1973. 385 p.

3. Efimcev N.A. Klimaticheskij ocherk / Prirodnye usloviya Tuvinsoj avtonomnoj oblasti. M.: Nauka, 1957. pp. 46–65.

4. Kuminova V.A., Sedel'nikov V.P., Maskaev Yu.M. i dr. Rastitel'nyj pokrov i estestvennye kormovye ugod'ya Tuvinsoj ASSR. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1985. 254 p.

5. Kushev S.N. Rel'ef / Prirodnye usloviya Tuvinsoj Avtonomnoj Oblasti. Tr. kompl. e'ksp. Vyp. 3. M.: AN SSSR, 1957. pp. 11–14.

6. Cerebryakov I.G. E'kologicheskaya morfologiya rastenij. Zhiznennye formy pokrytosemennyx i xvojnyx. M.: Vysshaya shkola, 1962. 375 p.

7. Titlyanova A.A. Biologicheskij krugovorot ugleroda v travjanyx biogecenozach. Novosibirsk: Nauka. 1977. 219 p.

8. Titlyanova A.A., Kosyx N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P. Podzemnye organy rastenij v travjanyx e'kositemax. Novosibirsk: Nauka, 1996. 128 p.

9. Shennikov A.P. Vvedenie v geobotaniku. L.: Izd-vo LGU, 1964. 447 p.

10. Savadogo P.D., Tiveau L., Savadogo J., Tigabu M. 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. 2008. Vol. 10. pp. 179–195.

11. 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. 2010. Vol. 91(6). pp. 1651–1659.

Рецензенты:

Ондар С.О., д.б.н., профессор Тувинского государственного университета, г. Кызыл;
Дубровский Н.Г., д.б.н., профессор Тувинского государственного университета, г. Кызыл.

Работа поступила в редакцию 18.09.2013.