

А.В. ООРЖАК, М.М. КУУЛАР, Б.Б. НАМЗАЛОВ, Н.Г. ДУБРОВСКИЙ

ЗАЛЕЖНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТУВЫ

(ФЛОРА, ФИТОЦЕНОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ)



Кызыл
2018

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ТУВИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А.В. Ооржак, М.М. Куулар, Б.Б. Намзалов, Н.Г. Дубровский

ЗАЛЕЖНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТУВЫ
(флора, фитоценология, структурно-функциональная организация)

Монография

*Ответственный редактор
Доктор биологических наук, профессор
Ондар С.О.*

КЫЗЫЛ
2018

УДК581 (252.7) (571.52):582+001.4
ББК 28.5г(2Рос.Тув)+28.58+28.59(2Рос.Тув)
О-59

Печатается по решению Научно-технического совета
Тувинского государственного университета

Ооржак А.В., Куулар М.М., Намзалов Б.Б., Дубровский Н.Г.

О-59 Залежная растительность Тувы (флора, фитоценология, структурно-функциональная организация): монография / А.В. Ооржак, М.М. Куулар, Б.Б. Намзалов, Н.Г. Дубровский; отв. ред. С.О. Ондар. – Кызыл: Изд-во ТувГУ, 2018. – 92 с.

ISBN 978-5-91178-152-1

В монографии приводятся материалы о современном состоянии залежных фитосистем Тувы. Впервые для Центральной Тувы проведено комплексное изучение залежной растительности: состава, структуры, анатомо-физиологических особенностей, а также даны представления о процессах демутации на залежах по фону каштановых, темно-каштановых и черноземных почв сравнительно гумидных по экологическим условиям экосистемах в межгорных депрессиях Тувы. Изучена динамика продуктивности фитоценозов, а также численности микроорганизмов, участвующих в деструкции опада. Определен вклад различных физиологических групп бактерий в аэробную и анаэробную деструкцию органического вещества растительных остатков. Даны количественные показатели о скорости разложения опада, изучены абиотические факторы (температура, влажность) на темпы микробиологической деструкции. На примере 4 модельных видов растений (*Artemisia glauca* Pall.ExWilld., *Elytrigia repens* (L) Nevski, *Scabiosa ochroleuca* L., *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr.) залежных фитоценозов обоснованы основные стадии демутации и происходящие при этом изменения экологических условий. Анатомическое строение листьев и физиологические показатели (водный режим и пигментный состав) эдификаторов залежной растительности являются чуткими индикаторами изменений экологических условий.

Книга рассчитана на широкий круг читателей – научных сотрудников, преподавателей, аспирантов и студентов, занимающихся вопросами ботаники, экологии, микробиологии и физиологии растений, краеведов.

Рецензенты

Н.К. Бадмаева, к.б.н., ст. науч. сотрудник лаборатории флористики и геоботаники института общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ)

А.М. Самдан, к.б.н., ст. научн. сотрудник Убсунурского международного центра биосферных исследований РТ (г. Кызыл)

ISBN 978-5-91178-152-1

© А.В. Ооржак, М.М. Куулар,
Б.Б. Намзалов, Н.Г. Дубровский, 2018
© Тувинский государственный университет, 2018

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
ГЛАВА I. Природно-климатические условия района исследования	6
1.1. Рельеф.....	6
1.2. Климат	7
1.3. Почвы	11
1.4. Гидрография	12
ГЛАВА II. Залежная растительность и процессы их зацелинения	13
2.1. Материалы и методы исследования	20
ГЛАВА III. Флора залежной растительности	21
3.1. Характеристика систематического разнообразия ценофлоры	21
3.2. Биоморфологическая структура залежной ценофлоры	22
3.3. Экологическая структура ценофлоры	23
3.4. Ареалогический анализ ценофлоры	26
ГЛАВА IV. Фитоценотическое разнообразие залежной растительности	27
4.1. Классификация залежной растительности.....	27
4.2. Характеристика выделенных синтаксонов (формации, ассоциации).....	32
Флороценотип А - Бурьянистые залежи	32
Флороценотип Б - Корневищные залежи.....	38
Флороценотип В - Рыхлокустовые залежи	42
Флороценотип Г - Плотнокустовые залежи.....	43
4.3. Особенности демуляции залежной растительности, важнейшие стадии зацелинения	47
ГЛАВА V. Залежная сукцессия и микробиологическая деструкция опада в сообществах	51
5.1. Структура залежных фитоценозов и динамика надземной продуктивности залежей.....	51
5.2. Микроорганизмы-деструкторы и микробиологическая деструкция растительного опада, а также модельных субстратов: белка и целлюлозы и влияние на нее температуры и влажности	53
ГЛАВА VI. Анатомо-физиологические особенности эдификаторов на различных стадиях демуляции	59
6.1. Анатомическая структура листа залежных растений	59
6.2. Водный режим и содержание хлорофилла в листьях растений.....	67
Заключение.....	73
Литература	74
Приложение	83

ВВЕДЕНИЕ

Проблема залежных земель, исследования процессов восстановления естественной растительности, пахотных угодий относится к классическим в отечественном естествознании, и нашло отражение еще в трудах В.В. Докучаева и его системе «залежно-парового» земледелия. Демутация или залежная сукцессия - сложный процесс восстановления не только исходной растительности, но и почвенного плодородия после определенного периода ее освоения под посевы культурных растений изучены в различных частях Евразии (Голубинцева, 1930; Глумов, 1953; Быков и др., 2003).

Многими исследователями подчеркивается не только наличие общих черт в динамике восстановления залежей, но и проявление региональных особенностей. Это является следствием длительного этапа филогенеза растительности в результате антропогенного воздействия, но и природно-климатических условий современности. В результате, демутация имеет региональные черты в специфике временных стадий и их продолжительности, а также видового состава растений в сообществах. Нередко отдельные стадии в демутациях бывают достаточно продолжительными или могут усложняться за счет развития самобытных фитоценозов промежуточных стадий.

В условиях аридного и крайне континентального климата Тувы развитие богарного земледелия (без орошения) себя не оправдало. В настоящее время площадь пашни, подвергшейся стихийной консервации в Республике Тува по официальным данным составляет 59 тыс. га. Однако, сложный рисунок рельефа межгорных котловин, контрастный климатический режим обеспечивает парадоксальную неоднородность и мозаичность почвенно-растительных комбинаций, особенно в предгорьях. Этому способствует некоторые улучшения гидротермических факторов в периферических частях котловин (эффект предгорной гумидности), показанные многими исследователями (Воейков, 1952, Носин, 1963). Поэтому неудивительна некоторая стабильность урожайности в посевах Тандинского, Каа-Хемского, отчасти Пии-Хемского кожуунов, где сосредоточены около 70% пашен республики (Ершова, 1985). Значительные распахки в засушливых районах западной и центральной частях Тувинской котловины не дали положительных результатов. Так, в Дзун-Хемчикском и Улуг-Хемском кожуунах были трансформированы под пашни 12,7 и 13,3% от общих площадей сельскохозяйственных угодий, соответственно. В настоящее время эти земли находятся на различных стадиях залежной демутации.

Среди региональных особенностей процессов залежной сукцессии было отмечено развитие особой мелкобурьянистой стадии на залежах по фону каштановых почв Хакасии и Тувы (Голубинцева, 1930; Куминова, 1985; Ооржак, 2007). С другой стороны, на своеобразные процессы на залежах Забайкалья по фону каштановых почв сообщает И.П.Быков и др.(2003), где отмечены факты выпадения бурьянистой стадии. Однако, многие вопросы сложного и многофакторного процесса демутации в тувинских степях все еще слабо исследованы, особенно это касается растительности залежей, развивающихся по фону темнокаштановых и черноземных почв.

В связи с этим возникла необходимость в специальном изучении особенностей восстановления залежной растительности, стадий зацеplинения и их длительности, возможности восстановления плодородия почвы при зарастании залежей в Центрально-Тувинской котловине Республики Тува.

Кроме этого, познание структуры и динамики растительного покрова степей, продуктивности и многообразного влияния антропогенных факторов на степные пастбища при преимущественном овцеводческом направлении хозяйства Тувы представляет также и большой практический интерес.

В монографии впервые на основе оригинальных данных и обобщения литературных сведений изучена динамика численности микроорганизмов, которые участвуют в деструкции опада. Проведенные исследования дали представление о структуре и деятельности микробных сообществ растительного опада залежных систем Тувы. Определен вклад различных физиологических групп бактерий в аэробную и анаэробную деструкцию органического вещества растительных остатков. Впервые даны количественные показатели о скорости разложения растительного опада в залежных фитоценозах и изучено влияние абиотических факторов (температуры и влажности) на темпы микробиологической деструкции. Продуктивность надземной фитомассы исследуемых растительных сообществ определяли методом укусов, в пяти повторностях (Родин, 1968). По общему запасу фитомассы все изученные залежи согласно десятибалльной шкале Н.И. Базилевича и Л.Е. Родина (1964), охарактеризовали как очень малопродуктивные (2 балла – общее количество биомассы от 25-50 ц/га) и малопродуктивные (3 балла – 51-125 и 4 балла 126-250 ц/га соответственно).

Рассмотрены анатомо-физиологические особенности эдификаторов ценозов как индикаторов процесса восстановления залежей. Данные по содержанию и соотношению хлорофиллов «а» и «b» и морфо-анатомической структуры листа залежных растений на различных стадиях восстановления

показывают адаптивный потенциал изученных видов к криоаридным условиям обитания в условиях сухих котловин Центральной Тувы, а по водному режиму растений – непосредственный интерес при введении кормовых пастбищных растений в культуру.

Анализ результатов исследований залежных экосистем Тувы позволит обосновать экологически-адаптивную новую концепцию земледелия для аридных и континентальных районов Внутренней Азии. Изменение показателей почвенного плодородия при выведении пашни в залежь выявили перспективность данного приема для его восстановления.

В основу данной работы легли полевые и экспериментальные исследования с 2004-2010 гг. Собран гербарный материал, включающий более 3000 гербарных листов, сделаны более 320 полных геоботанических описаний. Для изучения видового состава растений использовали, «Определитель растений Республики Тыва» (2007), «Конспект флоры Сибири» (2005), «Флора Сибири» (1988, 1990, 1991, 1995, 1996) и другие источники.

Сбор материала производился с использованием общепринятых методов геоботанических флористических исследований. Названия видов сосудистых растений приведены по флористической сводке С.К. Черепанова (1995). Географические группы выделены по В.М. Ханминчуну (1980). Жизненные формы выявлены по классификации И.Г. Серебрякова (1962), экологические группы – по А.В. Куминовой (1960).

При классификации залежной растительности использован доминантно-детерминантный подход, сочетающий критерии флористической и эколого-фитоценотической концепции П.Н. Овчинникова (1947), Р.Н. Камелина (1979), Б.Б. Намзалова (1994). При систематизации фитоценозов применены компьютерные программы классификации растительности “TURBO (VEG)” и Excel для обработки геоботанических описаний.

Авторы выражают глубокую признательность преподавателям кафедры биологии и экологии Тувинского государственного университета, кафедры ботаники Бурятского государственного университета, сотрудникам лаборатории микробиологии д.б.н. [Б.Б. Намсараеву], к.б.н. В.Б. Дамбаеву, лаборатории флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии СО РАН к.б.н. Н.К. Бадмаевой (г. Улан-Удэ), а также сотрудникам УМЦ СО РАН и Республики Тыва кандидатам биологических наук [К.В. Кыргыс], А.М. Самдан и А.М. Монгуш, оказывавшим всемерную помощь в обработке и анализе материалов, а также разделивших трудности экспедиционной жизни.

ГЛАВА I. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1. Рельеф

Рельеф межгорных котловин Тувы изучался в разные годы в составе единой геоморфологической единицы на северо-востоке Монголии (Лебедева, 1938; Кушев, 1957; Лиханов, 1958; Воскресенский, 1962; Зяткова, 1977, Чичагов, 1998, 1999).

В центральной части Тувы располагается обширная Центрально-Тувинская депрессия. Она занимает тектоническое понижение между двумя системами горных хребтов, образующих две крупные выгнутые к северу дуги широтного простирания. Северная дуга образована сложной системой хребтов и нагорий, известных в совокупности под названием Западного и Восточного Саяна. Южную, меньшую дугу составляют хребет Танну-Ола и нагорье Сангилен. На крайнем юго-западе депрессия замыкается Шапшальским хребтом, а на востоке – Большим Саяном и краевыми хребтами Прихубсугульской горной группы (Носин, 1957).

Центрально-Тувинская депрессия разделяется на несколько котловин. В центральной части расположена Улуг-Хемская котловина, на западе республики Хемчикская и Турано-Уюкская на северо-востоке. Все эти котловины в литературе обычно объединяются под общим названием Центрально-Тувинской или Тувинской котловиной (рис. 1). В центральную Туву входят Пий-Хемский, Улуг-Хемский, Каа-Хемский, Чеди-Хольский, Чаа-Хольский, Тандинский, Кызыльский районы, которые лежат в пределах Центрально-Тувинской и Турано-Уюкской котловин (Конгар, 1960).

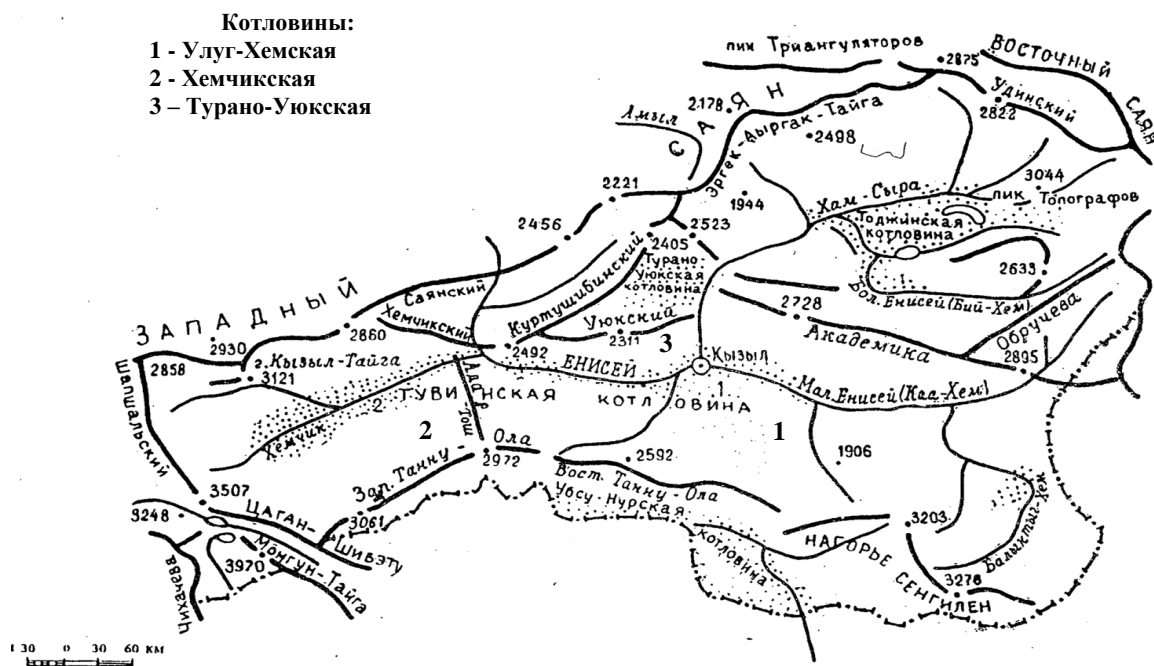


Рис. 1. Орография Тувы

Большую ее часть занимает Улуг-Хемская котловина, длина которой составляет около 100 км, при средней ширине 25-30 км. Внутренние части котловины характеризуются увалисто-равнинным рельефом, развившемся на юрской континентальной осадочной толще. На водоразделах притоков р. Улуг-Хем имеются столовые возвышенности, достигающие высоты 900-1100 м. Окраины слагаются среднепалеозойскими осадочными толщами, а восточной части – гранитами.

В связи с проявлениями новейшей тектоники и с существованием денудационной поверхности выравнивания, формировавшейся в дочетвертичное время, на данной территории выделяются две возрастные группы рельефа: дочетвертичная, к которой относятся среднегорный и низкогорный рельеф с пологими склонами, и четвертичная, включающая низкогорный и мелкосопочный глубоко расчлененный рельеф. В низкогорном и мелкосопочном рельефе возрастает роль аридного выветривания, эоловой деятельности, делювиально-пролювиального сноса при определенной роли и эрозионных процессов. В результате взаимодействия эндогенных и экзогенных процессов здесь выделяются денудационные скульптурные и аккумулятивные типы рельефа.

Внутренние части котловины характеризуются увалисто-равнинным рельефом, развивающимся по полого залегающей юрской континентальной осадочной толще. На водоразделах боковых притоков наблюдаются плоские поверхности столовых возвышенностей, достигающих 900-1100 м абсолютной высоты. Крайние части котловины слагаются среднепалеозойскими, более дислоцированными осадочными толщами, а восточной части – гранитами. В области распространения этих пород рельеф грядово-равнинный с отдельными сопками и возвышенностями.

В области распространения этих пород рельеф грядово-равнинный с отдельными сопками и возвышенностями. Полоса предгорных шлейфов, лежащих вдоль хребта Танну-Ола на уровне 1000-1200 м, имеет переходный характер. Для этой полосы характерен пологий слабоволнистый рельеф, связанный с распространением рыхлых лессовидных покровных суглинков, на которых развиты южные и обыкновенные черноземы.

В северной и западной частях котловины наблюдается низкогорный, сильно расчлененный рельеф отдельных возвышенностей с высотами 1200-1500 м и мелкосопочник правого и левого берега р. Улуг-Хема. За пределами долины р. Улуг-Хема, в области распространения увалисто-грядово-равнинного рельефа, наблюдаются древние сухие долины и небольшие бессточные котловины с соленоватыми и солеными озерами. На некоторых водораздельных увалах и в древних долинах встречаются крупные песчаные массивы (Кушев, 1957).

Турано-Уюкская котловина расположена между передовыми хребтами Западного Саяна – Куртушубинским и хребтом Буура, крутой лесистый склон, который ограничивает котловину с юга. Ее площадь 130,2 тыс.га. Уюкский хребет наиболее выдвинут на юг в системе Западного Саяна и отделяет Турано-Уюкскую впадину от Центральной. На западе он граничит с Куртушубинским хребтом, восточные склоны обрываются в долину р. Бий-Хем.

Рельеф Турано-Уюкской котловины горно-долинный, с развитой системой пойменных и надпойменных террас в сочетании с холмисто-увалистыми предгорьями хребтов. В центральной части котловины имеется система низких островных гор. Краевые части впадины образованы пологими шлейфами с одиночными останцовыми холмами.

В котловине широко представлены долинные луговые и лугово-степные солонцеватые почвы в низинах. На более высоких элементах рельефа и на древних террасах, а также на полого-наклонных шлейфах коренных склонов по периферии котловины преобладают темно-каштановые маломощные почвы. На крутых склонах низкогорных гряд распространены горно-каштановые каменистые почвы и малоразвитые горные черноземы (Куминова, 1985).

1.2. Климат

Расположение котловины в центре Азии определяет экстремальный режим среды, связанный с недостаточным увлажнением и крайней континентальностью климата. Общее количество осадков в северной части (г. Кызыл) колеблется в пределах 180-230 мм, в южной (с. Сосновка) – 250-350 мм. Весна и начало лета очень засушливые. Дожди выпадают в июле-августе и часто носят ливневый характер. Среднегодовая температура очень низкая (-5,7°C), абсолютный максимум приходится на июль 36-39°C, а зимой в отдельные дни температура может опускаться до -55...-60 °C. Безморозный период колеблется от 100 до 120 дней. Высота снежного покрова незначительна, в районе Кызыла не превышает 24 см. Почва промерзает до 140 см постепенно - со второй декады ноября до начала марта, оттаивает – с конца апреля до середины июля.

Удаленность от океанов и барьерная роль горных цепей определяет первую из основных особенностей климата Тувы – резкую континентальность, печать которой в той или иной мере проявляется на всех частях территории республики.

Данные таблицы (табл. 1.) наглядно характеризуют континентальность климата. По сравнению с климатическими показателями ряда пунктов, расположенных примерно на одной и той же широте, данные Кызыла достаточно резко выделяются как в отношении температуры воздуха, так и осадков. Город Кызыл самый холодный из городов мира, расположенных на одной с ним широте. Большая часть года в Туве температура воздуха держится ниже нуля (Бахтин, 1968).

Таким образом, климатические условия в Туве определяются тремя главными факторами: 1) географическим положением в центре азиатского материка, на громадном удалении от океанов; 2) обрамлением почти со всех сторон крупными горными сооружениями – Алтаем, Западным и Восточным Саянами, хребтами Хангайской группы (северная Монголия); 3) сложным рельефом территории, состоящим из ряда высоких нагорий, горных цепей и лежащих между ними депрессий разного размера, расположения, относительной глубины, разных степеней замкнутости и равнинности.

Таблица 1

Сравнительные климатические данные (по Галахову, 1961)

Пункты	Координаты			Температура воздуха			Осадки (в мм)		
	широта	долгота	высота	I	VII	Средняя годовая амплитуда	I	VII	Средне-годовая сумма
Саратов	51° 35'	46° 01'	131	-10,8°	21,1°	31,9°	18	53	385
Оренбург	51° 45'	55° 06'	114	-15,4°	22°	37,4°	20	31	385
Кызыл	51° 42'	94° 24'	640	-32,2°	19,6°	51,8°	8	41	198
Улан-Удэ	51° 49'	107° 35'	542	-26,7°	19,2°	45,9°	4	63	202

В зимнее время Тува находится в сфере обширного и устойчивого центральноазиатского антициклона, создаваемого сильно охлажденными малоподвижными воздушными массами. Температура воздуха в больших котловинах Тувы в это время может падать ниже минус 50°С (табл. 2). В теплый период Тува попадает под влияние, главным образом, циклонических течений, идущих с северо-запада, и лишь отчасти под влияние сильно нагретых и сухих воздушных масс, формирующихся над недалекоими пустынными пространствами Центральной Азии.

Обрамление Тувы с запада и севера высокими горами обуславливает вторую важнейшую общую особенность климата – малое, а в иных частях очень малое, количество атмосферных осадков. Основные влагоносные воздушные течения – северо-западные циклоны – приходят в Туву сильно обедненными влагой, большая часть которой остается на наветренных склонах Алтай и Саян.

Так, в Минусинской впадине выпадает в год 300-500 мм осадков, на обращенных к ней северных склонах Западного Саяна – 600-1000 мм более, тогда как на южной стороне Западного Саяна около 500 мм, в Турано-Уюкской котловине (г. Туран) – 303 мм (табл. 3) А в центральной части Улуг-Хемской впадины (г. Кызыл) – всего 214 мм (Самбуу, 2000). Абсолютная высота местности, амплитуда относительных превышений или понижений, положение горных хребтов по отношению к главным направлениям воздушных течений, экспозиция и крутизна склонов, степень орографической замкнутости котловин и детали рельефа внутри последних – все это во взаимной связи создает многообразие и поразительную контрастность местных (локальных) климатических режимов.

Таблица 2

Температура воздуха в котловинах Тувы (2000 г.)

Пункты 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

Климат котловины выделяется наибольшей степенью континентальности, большими тепловыми ресурсами вегетационного периода, меньшим количеством осадков сравнительно с окружающими горами и, следовательно, наивысшей «экологической сухостью».

Структурные закономерности сезонов года в котловине (наступление сезонов года и выделение в них отдельных, характерных периодов или фаз) достаточно полно описаны Н.Н. Галаховым

(1961) и Н.П. Бахтиным (1968). Внутри каждого сезона выделяются по три фазы. Так, зимний сезон наступает с начала ноября до конца марта. Для зимнего периода характерна морозная, тихая, с частыми туманами и очень слабыми снегопадами погода. По данным Тувинской метеостанции в среднем за зиму отмечается от 3-11 до 16-36 дней с понижением температуры воздуха до -40° , иногда бывает до $50-54^{\circ}\text{C}$ мороза, летом до $32-36^{\circ}\text{C}$ тепла (Гос. доклад ... 2007).

Таким образом, амплитуда крайних значений температуры воздуха за год составляет $82-90^{\circ}\text{C}$. Уже в ноябре средняя температура понижается до $16-18^{\circ}\text{C}$; в январе она падает до $28-35^{\circ}\text{C}$. Сильные морозы удерживаются без оттепелей в течение, по крайней мере, трех месяцев (декабрь-февраль), а нередко захватывает и первую половину марта.

В Центрально-Тувинской котловине, как показывает табл. 4. достаточно резко меняется температура воздуха с высотой. Характерными чертами зимы в котловинах и низкогорьях являются штиль или слабые ветры ($0,5-1$ м/сек), наличие легкой пелены тонких облаков в высоком ярусе, морозные туманы, очень слабые снегопады.

Высота снежного покрова в котловинах к концу зимы достигает всего $10-20$ см, редко более. Вследствие безветрия осени и зимы снег обычно лежит довольно равномерным слоем, однако к концу зимы воз можно частичное перевевание, особенно сдувание снега со склонов низкогорий и мелко-сопочника. Малоснежье зим является фактором глубокого зимнего промерзания почвы и не способствует созданию достаточного запаса почвенной влаги к началу вегетации растений.

Начало установления зимней инверсии отмечается в конце ноября, полное исчезновение наступает в первых числах апреля, однако уже и в марте бывают дни с нормальным изменением (похолоданием) температуры воздуха с высотой.

В результате инверсии зима в среднегорном поясе в среднем на $6 - 8^{\circ}\text{C}$ теплее, чем в котловинах; минимальная температура обычно не опускается ниже $-40-45^{\circ}\text{C}$, а максимальная может быть положительной, причем отмечались оттепели с дневными температурами до $+5^{\circ}\text{C}$ (Ефимцев, 1957).

Таблица 3

Количество атмосферных осадков (в мм) в котловинах Тувы (2000 г.)

Пункт наблюдения	Сред. сумма за период XI-III	Среднее количество по месяцам							Сумма за год			Сред. сумма за период V-VIII
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	средняя	миним-ая	максимая	
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

Таблица 4

Изменение температуры воздуха с высотой в Центрально-Тувинской котловине (по Носину, 1963)

Месяц	Температура воздуха на высоте, $^{\circ}\text{C}$					Средняя высота верхней границы инверсии, м	Приrost температуры на высоте 2000м
	У поверхности земли	1000м	1500м	2000м	3000м		
Декабрь	-25,8	-22,4	-18,4	-17	-19	1910	8,8
Январь	-31,8	-27,2	-21,5	-20	-22	2070	11,8
Февраль	-31,5	-26,6	-20,6	-20	-21,2	2030	11,5

Весенний сезон продолжается менее двух месяцев – с первой декады апреля до середины последней декады мая. Характеризуется очень быстрым нарастанием тепла. Заметное потепление чувствуется уже в марте, но резкое повышение температуры происходит в апреле. Этот месяц наибольших контрастов – в начале может быть -27°C , а в конце $+25^{\circ}\text{C}$.

Наибольшие суточные колебания температуры наблюдаются в долинах и небольших котловинах среднегорного пояса. Переход среднесуточной температуры через 0°C отмечается в нижней части среднегорного пояса обычно в последних числах апреля - начале мая, а на более высоких уровнях – ближе к середине мая. Переход к температурам выше 10°C происходит через месяц и более после даты перехода через 0°C . В отдельные дни мая температура может понижаться до 20°C , в начале июля до $6-8^{\circ}\text{C}$ ниже нуля.

Переход положительных среднесуточных температур через 5°C происходит обычно в третьей декаде апреля, переход через 10°C – во второй-третьей декаде мая. После средней даты перехода температур через 10°C в мае возможны довольно длительные возвраты холодов со снижением температуры до -4°C, -6°C. Поэтому фактические даты устойчивого перехода среднесуточной температуры через 10°C весной могут колебаться в интервале до 20 дней.

В первой декаде этого месяца обычно сходит снеговой покров, во второй – отмечается переход к положительным среднесуточным температурам. Май отличается более равномерным увеличением тепла. Среднемесячная температура воздуха +6 - +10°C. Во второй – третьей декадах наблюдается переход среднесуточной температуры через +10°C. Теплая майская погода способствует бурному развитию растительности, однако возможны длительные возвраты холодов. Осадки в апреле-мае выпадают в ограниченном количестве - 7-13% годового уровня. Нередки дни с влажностью воздуха менее 30%. Весной усиливаются ветры северных, северо-западных и западных направлений. Скорость ветра максимальная в году – до 20-24 м/сек.

Летний сезон длится с конца мая до конца августа. Лето жаркое. Среднемесячная температура в июне и августе +14-16°C, в июле +17-19°C. В июне и августе возможны заморозки до -1-3 (Филимонов, 1969).

Развитие циклонической деятельности над Тувой в летние месяцы обуславливает максимум осадков – 70-80% годовой нормы. Характерной особенностью является крайняя неравномерность их выпадения, как по месяцам, так и по отдельным годам. Минимум в 15-25 мм не редкость, максимум достигал 120-140 мм, превышая среднемесячные показатели в 2 раза. В связи с неравномерным выпадением осадков выделяются влажные и засушливые годы.

Поздние весенние, даже летние (начало июня) заморозки – одна из характерных особенностей климата котловин.

Тепловой режим лета определяется как интенсивной инсоляцией, так и циркуляционными явлениями в атмосфере. Несмотря на довольно высокий гипсометрический уровень котловин (600-1200 м.абс. высоты), лето в них жаркое. Среднемесячная температура самого теплого месяца – июля достигает в степных котловинах 17-20°C, июня и августа 14-18°C, Максимальные температуры в любой летний месяц могут превышать 30°C, абсолютные максимумы за лето достигают округленно 32-37°C.

Период активной вегетации с суточными температурами не ниже 10°C в степных котловинах продолжается в среднем от 107 до 128 дней.

Для Центрально-Тувинской депрессии можно проследить основные черты влияния частных топографических условий на количество осадков и на другие элементы гидротермического режима. Периферические приподнятые (бортовые) части депрессии, расположенные в предгорной полосе (метеостанция Сарыг-Сеп), получают значительно больше осадков и характеризуются большей степенью увлажнения климата, чем равнинные пространства центральной части котловины (метеостанция Кызыл). Эта закономерность подтверждается соответствующими изменениями ландшафта, и в общем наблюдается во всех других степных котловинах Тувы.

Осенний сезон начинается с начала сентября до конца октября. Наблюдается осенний максимум сухих дней, заканчивается листопад древесных растительности. В конце сезона наблюдаются дни с выпадением снега.

В конце августа наблюдается уже заметное снижение температуры воздуха по ночам, возможны предутренние заморозки. Но днем обычно еще очень тепло. В начале – середине сентября в больших котловинах начинает формироваться осенний антициклональный режим, устанавливается сухая и ясная погода с большими суточными колебаниями температуры, очень вероятными ночными заморозками и довольно быстрым общим понижением температуры. В этот период в степных котловинах отмечается осенний переход среднесуточной температуры через 10°C. В конце сентября – начале октября, наступает переход через 5°C, а с 10-15 октября среднесуточная температура понижается до отрицательных значений.

Осенью в котловинах устанавливается сухая и ясная погода с большими суточными колебаниями температур и быстрым их понижением. В сентябре количество осадков заметно снижается, но составляет в среднем еще 10% годовой нормы. Уменьшение осадков до зимнего минимума наблюдается в октябре. В целом, осенний сезон характеризуется иссушением воздуха и почвы (Носин, 1963).

Осенью в горах резко сокращается облачность, число ясных дней в сентябре увеличивается вдвое, а в октябре – второе по сравнению с августом. Таким образом, осень отличается обилием солнечного света, сухостью и большими колебаниями температуры в течение суток в связи с интенсивной инсоляцией днем и радиационным охлаждением земной поверхности ночью.

Яркой чертой климата Тувы является резкая континентальность, которая обусловлена, главным образом, удаленностью от морей и океанов, чем и определяется характер воздушных течений над ней. В холодную часть года область находится почти в центре обширного Азиатского антициклона, в котором происходит формирование холодного зимнего континентального воздуха с преобладанием тихой и ясной погоды. В теплую половину года, напротив, для области характерно пониженное давление. В этот период господствуют западные и северо-западные ветры. С этим направлением воздушных течений связано и основное количество осадков.

Климат котловины от окружающих территорий в целом отличается наибольшими тепловыми ресурсами, наименьшим количеством осадков и высокой контрастностью. Амплитуда крайних значений температуры воздуха за год составляет 82 – 90°С.

Тонкий снежный покров в котловинах, сухая весна, нерегулярность и недостаточность летних осадков при довольно высокой температуре приводят к отрицательному балансу влаги, что и обуславливает природный облик котловин – господство сухостепных и степных ландшафтов.

1.3. Почвы

Сложный рельеф и контрастный климатический режим территории определяют большое разнообразие и пространственную неоднородность почвенного покрова Тувы.

В связи с равнинным рельефом почвенный покров Центрально-Тувинской котловины представлен преимущественно каштановыми и маломощно-горнокаштановыми горными каштановыми и слаборазвитыми почвами, а Турано-Уюкской – южными черноземами.

В Центрально-Тувинской котловине основной фон образуют каштановые почвы, маломощные на покатых склонах, более мощные в седловинах и на ровных местах. Преобладают разновидности супесчаного механического состава, среди них довольно широко распространены щебнистые варианты. Основными материнскими породами каштановых почв служат светлые элювиально-делювиальные или же древнеаллювиальные супеси, часто переходящие в тонкие пески, а также маломощные легкие суглинки (Ливеровский, 1974).

В количественном соотношении наибольшим и почти равным распространением пользуются подтипы каштановых и светло-каштановых почв с содержанием гумуса 1-3 % в зависимости от механического состава. Для каштановых почв Тувы характерно отсутствие гипсового горизонта, что объясняется высокой водопроницаемостью почвы и подстилающих пород и незначительной способностью капиллярного поднятия влаги. В связи преобладанием пород легкого механического состава они характеризуются невысокой обменно-поглощительной способностью. В верхних горизонтах (А+В) реакция близка к нейтральной, в карбонатных – устойчиво слабощелочная (Носин, 1957).

Почвенный покров речных долин, естественно, отличается рядом особенностей, связанных в первую очередь с фазами развития долин, с характером отложений и особенностями современного гидрологического режима.

Современные русла рек сопровождаются самыми молодыми пойменными террасами, которые находятся еще в стадии формирования и всецело зависят от режима рек. Пойменные террасы образованы преимущественно валунно-галечниковыми накоплениями, прикрытыми более или менее мелкоземистыми (от суглинистых до песчаных) наносами различной, но чаще небольшой мощности (около 1 м). Почвенный покров в поймах очень неоднороден и представлен большим числом видов и вариантов, относящихся к трем типам: аллювиальных слоистых, аллювиальных дерновых и аллювиальных заболоченных почв. Аллювиальные слоистые, большей частью сильно завалуненные почвы, в степных районах заняты редкостойными тополевыми лесами или зарослями колючей караганы, ивы, облепихи, а в лесной зоне покрыты густыми лесами разных типов. Аллювиальные дерновые почвы отличаются большим содержанием гумуса и нередко весьма мощным горизонтом А (до 1 м), который чаще всего является скрытослоистым, наносным. Морфологическое строение профиля таких почв не отличается определенностью - в них часто наблюдается 2-3-кратное перекрытие ранее сформировавшихся горизонтов наносами, отсутствие генетической сопряженности между горизонтами и др. Можно лишь отметить как одно из почти постоянных свойств - карбонатность всей почвенной толщи без четкого формирования карбонатного горизонта (Носин, 1957).

В пойме Улуг-Хема и его притоков широко распространены аллювиальные луговые и лесные почвы, слоистые, дерновые и заболоченные (Носин, 1957). Небольшими массивами встречаются маломощные и средномощные черноземы. На окраинах Улуг-Хемской котловины, особенно в ее восточной части, развиты горно-лесные, серые почвы, приуроченные к подтаежной зоне. В основном они встречаются по р. Каа-Хем в ее нижнем течении (Коропачинский, 1966).

В Хемчикской котловине весьма распространены аллювиальные луговые почвы, приуроченные к долине р. Хемчик и ее наиболее крупным притокам. На террасах и ровных возвышенных участках котловины развиты каштановые почвы различной мощности, а на предгорных окраинах и по водоразделам рек обычны горные каштановые маломощные и слаборазвитые почвы. В верхних поясах гор господство переходит к горно-таежным подзолистым и кислым неоподзоленным почвам. Выше лесного предела развиты горно-тундровые примитивные почвы, обнажения пород и каменные россыпи. Крупными массивами встречаются типичные горно-луговые почвы. Южные склоны покрыты маломощными и слаборазвитыми черноземами, а наиболее сухие местообитания – маломощными и слаборазвитыми горными каштановыми почвами (Коропачинский, 1966).

Значительные площади, особенно в южной части Кызылского района, заняты песками. В ряде мест на них сформированы каштановые почвы с развитым гумусовым горизонтом, но есть массивы бугристых песков, слабо закрепленных растительностью или оголенных, находящихся в активной стадии дефляции. По депрессиям рельефа – долинам рек, приозерным понижениям – на небольших площадях распространены луговые, лугово-болотные, болотные, торфяно-перегнойные почвы, солонцы и солончаки (Носин, 1957, 1963).

В почвенном покрове Турано-Уюкской котловины господствуют горные каштановые маломощные, слаборазвитые (южная часть) и горно-таежные дерново-перегнойные, слабо подзолистые, а местами карбонатные почвы (северная и центральная часть). Более пестрый почвенный покров характерен для северо-восточной части, где развиты южные и обыкновенные маломощные черноземы, каштановые, луговые и лугово-болотные почвы и солонцы (Коропачинский, 1966).

Почвы черноземного типа имеют довольно большое распространение на степных пространствах Тувы, однако, ни в одном районе они не являются преобладающими в почвенном покрове, как это свойственно почвам каштанового типа. Широкая полоса чернозема тянется вдоль северного подножия Восточного Танну-Ола. Материнскими породами черноземов могут быть самые различные поверхностные образования – от грубого, щебнистого элювия плотных пород до мелкозернистых рыхлых делювиальных и аллювиальных отложений. Преимущественно же черноземы развиты на лессовидных суглинках, на легких хрящевато-песчанистых суглинках и на тонких супесях, подстилаемых щебнистым элювием. Наиболее распространены обыкновенные черноземы с содержанием гумуса 7-8% маломощные и средней мощности. На повышенных бортовых частях котловины расположены черноземы с близким залеганием галечника, местами глееватые (Носин, 1963).

По современным представлениям для Тувы, как и для большинства районов Северо-Восточной и Центральной Азии характерны специфические черты степного почвообразования. Они обусловлены непромывным водным режимом почв, глубоким и длительным промерзанием почвенного профиля и определяет своеобразный биохимический состав и свойства гумуса. При учете всего этого сухостепные почвы холодных аридных регионов рассматриваются на положении самостоятельного генетического типа – степные криоаридные почвы (Волковинцер, 1978).

1.4. Гидрография

Гидрографическая сеть Центрально-Тувинской котловины представлена в основном р. Улуг-Хем, или верховьем р. Енисей, которая образовалась от слияния двух горных рек Малого и Большого Енисея (Каа-Хем и Бий-Хем). Площадь водосбора верхнего Енисея составляет 16521 км² (Клопова, 1957).

Резкая континентальность климата и горный характер территории Тувы являются основными естественными факторами, которыми обусловлен режим рек бассейна Верхнего Енисея. Сток их формируется за счет весеннего снеготаяния и летнего высокогорного ледникового питания. Основным источником питания рек является снежный покров.

Енисей (Улуг-Хем) – основная водная артерия Тувы. Берега в основном низкие, многолетний средний расход воды в средней части течения – 1200 м³/сек. Уклоны русла более или менее однообразны. Общее падение реки равно 113 м. Она имеет несколько притоков: Эжим, Барык, Сенек, Чааты, ширина притоков 1-3 метров, глубина от 0,3 до 2 метров, скорость течения от 1 до 4 м/сек. Воды притоков пресные, в засушливые годы пересыхают. Пойма реки представлена узкой полосой тополевого леса.

Грунтовые воды приурочены преимущественно к аллювиальным и озерным отложениям, вне ледниковых областей глубина залегания 6-10 м, иногда более 20 метров. Грунтовые воды в основном пресные, иногда минерализация достигает до 1 г/л. Химический состав гидрокарбонатно-кальциевый, реже – гидрокарбонатно-магниевый.

В конце декабря река покрывается льдом, который устойчив до конца апреля. Кроме весенне-летнего половодья, на Енисее бывает несколько летних паводков, вызываемых дождями, совпадающими с прохождением циклонов.

Река Уюк – правый приток Бий - Хема. Зарождается в озерной системе, в которую впадают реки, истоки которых расположены в предгорьях Куртушибинского и Уюкского хребтов. Река горно-таежного типа, имеются большие участки, где она течет по равнине. Широкая с пологими склонами долина реки имеет степной характер. Дно долины во многих местах заболочено, а река, характеризующаяся небольшими уклонами, образует меандры. Почти на всем протяжении ширина реки незначительна 7-9 м. Имеет хорошо выработанную пойму. В равнинной части образует большие территории водно-болотных угодий.

На юго-запад от г. Туран в 12 км находится озеро Белое карбонатного типа. Заполняет пониженную часть Уюкской котловины, соединяясь с р.Уюк небольшим протоком. Берега пологие, в большинстве заболоченные, с густыми зарослями камыша. В восточной части Улуг-Хемской котловины в 40 км южнее г. Кызыла небольшие котловины заключают соленые или грязевые озера с самостоятельными замкнутыми водосборами. Солевой состав и минерализация воды в озерах различны, что во многом объясняется неодинаковыми условиями подземного и поверхностного стока, а также величиной испарения (Богородицкий, Валединский, 1957).

Одним из крупных озер является пресное озеро Чагытай. Оно расположено на абсолютной высоте 1005 м над у.м в южной части Центрально-Тувинской котловины на границе остепненных, всхолмленных предгорий хребта Танну-Ола, и одной из передовых лесистых гряд этого хребта, имеющей северо-западное простирание. Общая площадь 2850 га, преобладающая глубина 17,3 м. озерная котловина заполнена илами и лишь в прибрежной зоне, на восточном и северном берегах на несколько километров тянется узкая полоса песчаного и галечного грунта. Озеро сточное, из его юго-восточной части вытекает р. Мажалык. Источником питания озера служат родниковые воды и атмосферные осадки. Озеро мезотрофного типа.

Берега озера низкие, каменистые или песчанно-глинистые, кроме северного, довольно крутого, обрывающегося в озеро двумя скалами, обнажениями гранитов высотой 30-60 м и протяженностью около 500 м.

Вдоль юго-восточного берега тянется волноприбойная трасса высотой до 3 м. и шириной 15-20 м, сразу за ней расположена цепь мелких озер, заросшим по берегам тростником и кустарниками.

Из соленых водоемов в центральной части – о. Хадын. Непосредственно, близи его расположены хлоридные озера Дус-Холь (Сватиково) и Каьк-Холь. В питании озер участвуют подземные воды, дающие многочисленные источники по их берегам, а также р. Хадын, впадающая в одноименное озеро. Наибольший приток воды наблюдается в оз. Хадын, и его минерализация относительно невысока и оно меньше подвержено высыханию (Аракчаа, 1998).

Разнообразие озер Тувы связано с влиянием климата, ландшафного окружения, глубиной и прозрачностью вод, которые формируют те или иные свойства озер как экологических систем (Аракчаа, Курбатская, 2015).

ГЛАВА II. ЗАЛЕЖНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ПРОЦЕССЫ ИХ ЗАЦЕЛИНЕНИЯ

В настоящее время проблемой человечества наряду с другими является сохранение и восстановление почвенного плодородия агрофитоценозов в связи с его деградацией, которая обусловлена развитием эрозии приводящей к уменьшению содержания гумуса в почве. По И.М. Крашенинникову (1946) и Г.А. Глумову (1953) демутация – это сложный процесс восстановления естественной растительности и почвенного плодородия после определенного периода ее освоения под посевами культурными растениями. Одним из приемов восстановления почвенного плодородия является перевод пашни в залежь, или «естественное залужение». В результате зацелинения образуется растительный покров, приближающийся по своей структуре к естественным растительным сообществам.

Залежь благодаря биоразнообразию растительности, и включению в биологический круговорот агросистемы органического вещества и энергии выполняет важную функцию по ликвидации почвоутомления, и следовательно восстановлению плодородия почвы с использованием восстанавливаемых природных ресурсов.

До 1945 года в Туве распашка земель была выборочной, а распаханность незначительной. На этих участках в течение ряда лет возделывали сельскохозяйственные культуры, чаще пшеницу. Затем, в связи со снижением урожаев распаханые земли после 3-4 летнего использования переводились в залежь, которая использовалась в качестве сенокосов и пастбищ, практиковалось орошаемое земледелие.

В Туве 50-60 годы прошлого века были периоды массового освоения целинных земель, интенсивно распахивались в (в 1955-1963 гг. было распаханно около 380 тыс. га целины). В начале 1990-х годов площади земель, обрабатываемых для возделывания сельхозкультур, стали сокращаться. Однако, сложный рисунок рельефа межгорных котловин, контрастный климатический режим обеспечивают парадоксальную неоднородность и мозаичность почвенно-растительных комбинаций особенно в предгорьях. Этому способствует некоторое улучшение гидротермических факторов в периферических частях котловин (эффект предгорной гумидности) показанные многими исследователями (Воейков, 1952; Носин, 1963; Рачковская, 1993). Вследствие появления больших площадей с залежной растительностью в Туве назрел вопрос об ее изучении.

Специальное изучение флоры и растительности залежных земель Тувы не проводилось. Нами начаты изучение особенностей заброшенной пашни, видового состава растительности, стадий зацеplинения и их длительности, возможности восстановления плодородия почвы при зарастании залежей и перспективы их использования в качестве кормовых угодий. Одной из наиболее актуальных проблем в Туве и других регионах является сохранение и восстановление степных сообществ и составляющих их видов. Изучение растительности залежей и динамики процессов зацеplинения имеет значение для дальнейшего совершенствования травопольной системы земледелия.

Проблема залежных земель, исследования процессов восстановления естественной растительности имеет достаточно длинную историю. Первые описания залежной растительности появились в середине XIX века, когда на юге Европейской России большие площади перепашанных степей превратились в бурьянистые или пырейные заросли (Лавренко, 1940; Костычев, 1951; Глузов, 1953; Семенова-Тян-Шанская, 1953 и др.). И нашло отражение еще в трудах В.В. Докучаева в его системе «залежно-парового» земледелия.

Сведения о залежах для лесостепной и степной части Зауралья и Западной Сибири дал А. Я. Гордягин (1901) и устанавливает основные стадии зацеplинения залежей:

1. Бурьянную (высокорослые бурьяны);
2. Корневищную (степные формы с пыреем или *Bromopsis inermis*);
3. Плотнокустовую (ковыльные);

И.М Крашенинников (1928) описывает растительный покров некоторых типов залежей Троицкого округа. М.И. Рожанец и С.Е. Рожанец-Кучерковская (1928) для Оренбургской губернии приводят подробные сведения о залежах и дают сводку по типам растительности разновозрастных залежей.

Вопросами восстановления растительности на залежах занимались так же В.Р. Вильямс (1892-1919 гг., изд. 1949; 1927-1938 гг., изд. 1951) и П.А. Косычев (1951). Они связывали динамику растительного покрова на заброшенных пашнях с процессами восстановления плодородия и структуры почвы. В результате изучения процессов, протекающих при зарастании перелогов и залежей, В.Р. Вильямс (Собрание сочинений. Т.3, 1949, С.411) разработал основы травопольной системы земледелия. Он писал, что «...отрицательная сторона переложной системы – чрезвычайная длительность самого процесса восстановления плодородия почвы; для достижения полного эффекта требуется не менее 15-20 лет..., а культура многолетних кормовых трав (полевое травосеяние) представляет собою наиболее культурный вид залежи с отсутствием подготовительного периода...» т.е. бурьянистого перелога, который он считал экономически невыгодным и предлагал по возможности исключать. А.М. Гродзинский (1988) указывает, что в этой системе нашли отражение биологические основы ведения хозяйства, но, к сожалению, она не была полностью осуществлена (Давыдова, 2006).

К.М. Залесский разработал общую схему зацеplинения залежей для степной зоны Европейской части СССР. В 1923 году подытоживает свои наблюдения Г.Н. Высоцкий. Процесс постепенного изменения растительности залежи и восстановления в ней прежнего (верхнее близкого к прежнему) видового состава растений он назвал «зацеplинением» или демутацией залежи (*demutatio squaloris*).

Классиками степеведения Высоцким Г.Н. (1918), Залесским К.М. (1918), Лавренко Е.М. (1940), Семенова-Тян-Шанской А.М. (1953) независимо друг от друга выходят работы, где даются обобщающие схемы зацеplинения степных залежей:

1. Бурьянистая стадия (стадия полевых сорняков);
2. Корневищная стадия;

3. Стадия рыхлокустовых злаков;
4. Стадия плотнокустовых злаков (вторичная целина);

Для Европейской части России первая сводка сведений о растительности залежей была сделана Г.И. Танфильевым в 1898 году.

Смены синузий на степных залежах Азиатской и Европейской части СССР аналогичны. Все предложенные схемы зацеplинения залежей для лесостепной и степной части Советского Союза сходны только в самых общих чертах, а в деталях резко отличны. Последнее объясняется несовпадением прохождения стадий во времени, различным ботаническим составом на отдельных циклах и стадиях, выпадением отдельных стадий. Указанные различия вызываются рядом причин, в числе которых Е.М. Лавренко (1940) выделяет следующее: степень мощности гумусового горизонта, продолжительность культуры, характер обработки почвы, последняя культура, характер использования залежи, наличие очагов инспермации.

По мнению Г.А. Глумова (1953), Г.А. Глумова, П.Н. Красовского (1961), для полноты картины факторов, обуславливающих направление смен стадий зацеplинения залежей, к имеющимся необходимо добавить еще два:

1. Тип почвы, который имеет огромное значение для условий Западной Сибири и Зауралья, т.к. пахотнoспособными почвами здесь могут быть различные варианты черноземов, вплоть до солонцеватых, глубокостолбчатые и реже среднестолбчатые солонцы и в различной степени осолодевающие почвы.

2. Степень засоренности почвы самого залежного участка диаспорами сорных и залежных растений.

Сведения о залежах для лесостепной и степной части Зауралья и Западной Сибири мы находим во многих работах. Так, А.Я. Гордягин (1901) для степей Западной Сибири устанавливает основные стадии зацеplинения залежей: бурьянную (высокорослые бурьяны), корневищную («степные формы с пыреем или *Bromopsis inermis*»), плотнокустовую («ковыльные»). Растительный покров некоторых типов залежей Троицкого округа описывает И.М. Крашенинников (1928).

Для Центральной Сибири (Абаканские степи) В.П. Голубинцева (1930) указывает основные стадии демутации залежей. Она выделяет:

1. Мелкобурьянную растительность (1-2 года);
2. Господство крупного бурьяна (3-4 год);
3. Господство залежных (корневищных) злаков (5-6 год);
4. Господство степных злаков (11-12-й год).

На основании Медведевского зерносовхоза П.Н. Красовский (1931) дает описание растительности основных типов залежей и приводит схему Е.П. Егорова, П.П. Жудова и Н.П. Никонова в своем отчете о результатах обследования территории одного из совхозов, расположенного в Варненском районе Троицкого округа, приводят данные о залежах различных стадий и использовании их в качестве сенокосных угодий. В настоящее время изучением видового состава, структуры и динамики урожайности залежных экосистем разного возраста в республике Хакасия занимаются Н.А. Меркулова (2004), Б.П. Ковалева (2003).

На территории Южного Зауралья по Г.А. Глумову (1953) выделяют 3 ряда зацеplинения залежей:

1. На плакорных и пологовосклоновых местообитаниях с черноземными почвами;
2. С тырсовой *Stipa capillata* в условиях повышенных равнин с черноземными почвами;
3. В условиях пологовосклоновых местообитаний и пониженных равнин на засоленных почвах.

Ряд зацеplинения залежей на плакорных и пологово-склоновых местообитаниях с черноземными почвами, является типичным «нормальным» рядом (рис. 2). Авторы в условиях лесостепи и степи Зауралья выделяют некоторые особенности этого ряда, обусловленные всей суммой физико-географических факторов, в значительной степени естественным растительным покровом, а также характером хозяйственной деятельности человека: отсутствие тырсы как постоянного и преобладающего компонента в начальных и средних циклах и стадиях; наличие корневищного цикла, переход залежей через типчаковую и разнотравно-типчаковую стадии в разнотравно-типчаково-ковыльную, которая к фитоценозам целинных степей. На рисунке можно видеть, что «нормальный» ряд зацеplинения имеет два варианта, причем второй является результатом изменений «основного» под влиянием сенокосения (Давыдова, 2006).

Сенокосение приводит к удлинению некоторых стадий во времени, в результате чего «основной» и «измененный» варианты не совпадают по абсолютному возрасту. Тырсовый ряд зацеplине-

ния характеризуется бурьянным, рыхлокустовым и плотнокустовым циклами. Здесь выпадает корневищный цикл, свойственный нормальному ряду. Оба ряда зацелинения (нормальный и тырсовый) заканчиваются образованием разнотравно-ковыльных фитоценозов, приближающихся к целинным.

Г.А. Глумов (1953), Г.А. Глумов, П.И. Красовский (1961) отмечают, что в условиях Южного Зауралья для распашки и посева зерновых используются различные варианты солонцеватых черноземов и глубокостолбчатых солонцов. Реже используются среднестолбчатые солонцы (рис. 3) При изучении зацелинения залежей на этих почвах авторы сделали следующие выводы:

1. В условиях засоленных почв (на столбчатых солонцах) направление процесса зацелинения зависит от степени засоленности этих почв. Он идет быстрее на корковостолбчатых солонцах, значительно медленнее на среднестолбчатых и глубокостолбчатых.

2. В связи с быстрым ходом зацелинения корковостолбчатых солонцов бурьянистая стадия на них очень коротка. Корневищная и рыхлокустовая стадии здесь не выражены и заменяются стадией со смешанной растительностью, после которой формируются фитоценозы близкие к целинным. Процесс зацелинения на этих почвах заканчивается через 15-17 лет.

3. На средне- и глубокостолбчатых солонцах, помимо бурьянной, хорошо выражены корневищная и рыхлокустовая стадии, которые, однако, непродолжительны, особенно на среднестолбчатых солонцах.

4. В условиях средне и глубокостолбчатых солонцов на полянах вблизи колков, отмечается формирование стадией зацелинения с преобладанием вейника. Последний, разрастаясь на залежах почти сплошь, далее сменяется разнотравно-вейниковыми и, наконец, разнотравно-ковыльно-вейниковыми группировками.

В республике Бурятия изучение по восстановлению залежных земель в последние годы усилилось, в связи с развитием идей эколого-адаптивного природопользования (Тулохонов, 1990; Помишин, 1993; Намзалов, Доржиев, 1999; Быков, Намзалов, 1999; Куликов, Быков, Давыдова, 2001; Быков, 2002; Быков, Куликов, Давыдова, 2003; Кандинский, Быков, 2003). Так, по данным И.П. Быкова и др. (2003) на залежах по фону каштановых почв Бурятии наблюдаются случаи выпадения бурьянистых группировок, при этом длиннокорневищные злаки (*Elytrigia repens*, *Leymus chinensis*) формируют почти монодоминантные сообщества с небольшим участием видов – монокарпиков первичной стадии. Г.Г. Куликов (1999) отмечает, что в результате сложного сочетания рельефа и других факторов, даже в одновозрастном залежном травостое вне зависимости от стадии зацелинения (бурьянистой, корневищной, рыхлокустовой) могут встречаться пятна полыней, тысячелистника, пырея ползучего, леймуса китайского и др. Поэтому, направление изменения растительности в сторону преобладания *Elytrigia repens* или *Medicago dendatus* и *Medicago albus* будет зависеть от действия комплекса микроусловий и в первую очередь от перераспределения влаги. Как одну из основных причин потерь гумуса при освоении целинных почв и возделывании на них сельскохозяйственных культур Г.Ч. Чимитдоржиева, Н.Е. Абашеева (1987) называют уменьшение количества растительных остатков, поступающих в почву при смене естественного биоценоза агроценозом.

По нашим наблюдениям, для растительности залежей Тувы характерно пятнисто-мозаичное сложение, в структуре сообществ которой трудно уловить их одновозрастность с позиций общепринятой концепции четырех стадийности в залежной демутиации. Так, например контур с бурьянистым фитоценозом пространственно на небольшом протяжении сочетаются с вьюнково-пырейными группировками или мятликовыми рыхлодерновинными сообществами. С позиций общей теории их следует трактовать как разновозрастные стадии зацелинения, что не соответствует действительности. Столь разнонаправленная векторность демутиационного процесса по-видимому является следствием не только микроклиматических контрастов и гидрологического режимов поверхностных горизонтов почв. Виды растений (семена в почве, внешний занос диаспор из окраин полей) различной экологии, обеспечивающие первичные стадии залежной сукцессии, оказываются в условиях достаточно неоднородных по эдафическому фону.

В середине и конце прошлого века свои работы публикуют Н.С. Камышев (1956); Б.Г. Шуровенков (1956) – для Северного Казахстана; В.В. Тугунаев (1976), В.В. Тугунаев, Т.А. Пестерева (1976) в Удмуртии и др.



Рис.2. Схема зацелинения залежей на черноземных почвах (по Г.А. Глумову, П.Н. Красовскому, 1961)
 а – нормальный ряд; б – нормальный ряд (под влиянием сенокосения); в – тырсовый ряд

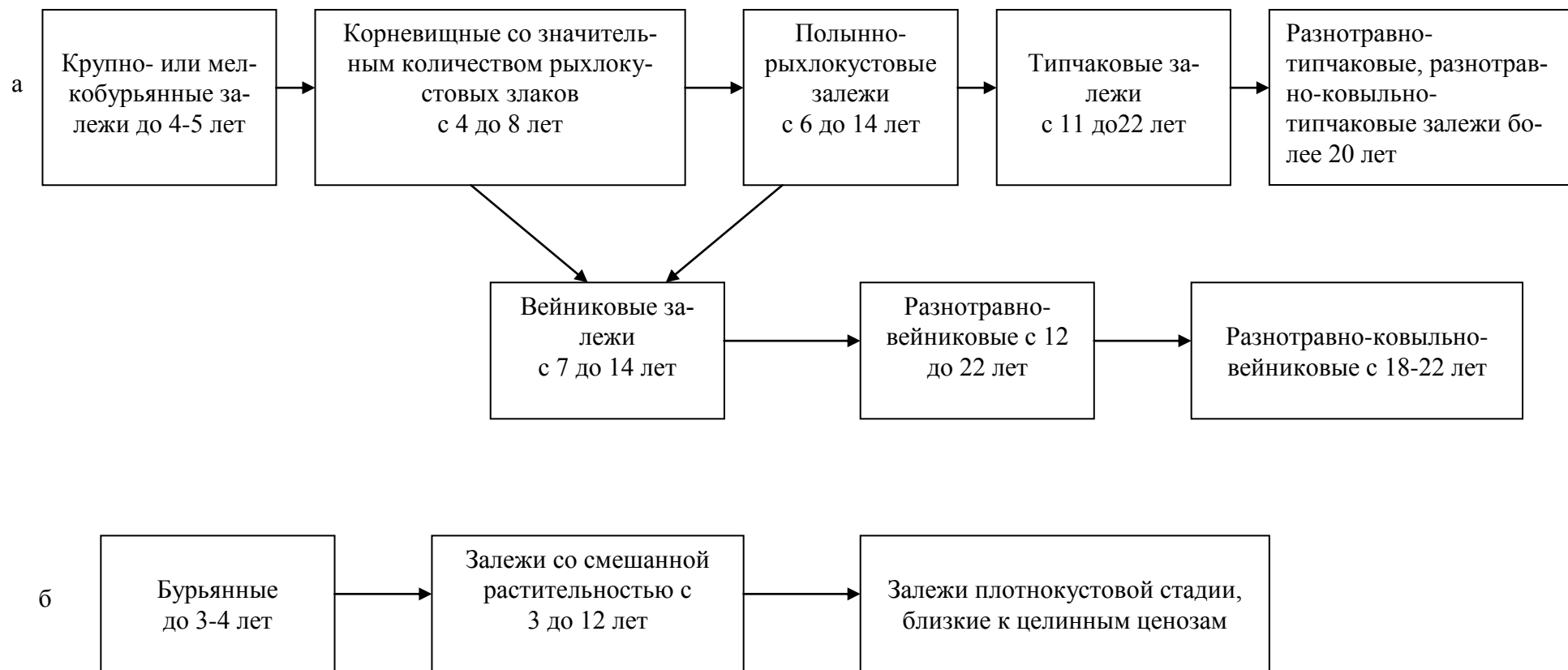


Рис. 3. Схема зацелинения залежей на столбчатых солонцах (по Г.А. Глумову, П.И. Красовскому, 1961)

а – ряд глубокостолбчатых и среднестолбчатых солонцов; б - ряд корковостолбчатых солонцов

Много работ было опубликовано за рубежом, особенно в США, значительная часть территории, которой занята степями (прериями): E. Quartermann (1957) – штат Теннесси; R. Daubenmire (1975) – Юго-Восточная часть штата Вашингтон и др. Авторы устанавливают для районов своих исследований почти аналогичные схемы зацеplенения залежей:

1. Бурьянистая или стадия полевых сорняков. В этой стадии преобладают однолетние и двулетние сорняки: *Chenopodium album*, *Brassica campestris*, *Thlaspi arvense*, *Setaria viridis*, *Lappula marginata* и др. Если же на одно- и двулетних залежах производится неумеренный выпас скота, то на них обильно развиваются колючие, неподаваемые сорняки из семейства сложноцветных *Carduus acanthoides*, *C. thoermeri*.

2. Корневищная стадия. В северных районах степи и лесостепи в этой стадии на залежах преобладают: *Poa angustifolia*, *Bromus inermis*, на юге лесостепи корневищную стадию образует *Elytrigia repens*, а на выпасаемых залежах может доминировать корнеотпрысковая полынь – полынок (*Artemisia austriaca*). Эта стадия считается в хозяйственном отношении самой ценной, так как все вышеперечисленные виды дают значительную зеленую массу и являются ценными кормовыми травами.

3. Рыхлокустовая или стадия дерновинных злаков. По мере увеличения возраста залежи и уплотнения почвы в большом количестве разрастаются такие дерновинные злаки, как *Koeleria gracilis*, *Festuca valesiaca*, *Agropyron cristatum*, *Helictotrichon desertorum* и тд. Виды почти полностью вытесняют корневищные злаки. По фону злаков начинают распространяться виды из семейства *Fabaceae* – *Medicago falcata*, виды из родов *Astragalus*, *Oxytropis*, *Thermopsis* и др. Почва имеет ясно выраженный дерновой слой, состоящий из переплетения живых и мертвых корневищ и побегов злаков.

4. Стадия плотнокустовых растений или вторичная целина. Со временем, при еще большем уплотнении почвы, корневищные злаки и даже *Koeleria gracilis* уступает место *Festuca ovina*, *F. sulcata*, *Stipa pennata*, *S. cappilata*, *S. lessingiana*.

Бурьянистая стадия может длиться от 1 года до 5 лет, от 5-го до 10-го года – пырейная, следующие 5-7 лет в травостое господствуют степные злаки, последний этап наступает после 15-20 и более лет залежного режима. В то же время В.Г. Волкова, (1983), И.М. Микляева, (1996), отмечают, что в чистом виде, как правило, можно наблюдать чаще всего крайние стадии – бурьянистую и плотнодерновинную или стадию «вторичной целины», а между основными стадиями существует целый ряд переходных.

О.В. Марынич, Е.И. Рачковская, Р.Е. Садвокасов, С.С. Темирбеков (2002) для Северного Казахстана ход обследованных залежей отличаются от классической схемы восстановления растительности залежных земель (по Е.М. Лавренко, 1940); Восстановление растительности на залежах в Северном Казахстане имеет следующую последовательность:

1. Стадия восстановления растительности на залежах (1-4 года) – бурьянистая (одно-, двулетниковая);
2. Полынная стадия (3-5 лет), которую можно подразделить на 2 подстадии: бурьянисто-полынная и злаково-полынная;
3. Разнотравно-злаковая (возраст залежей выше 15 лет);
4. Вторичная целинная степь, в процессе исследования не обнаружены.

Выведенные из оборота пахотные земли Северного Казахстана заросли сорной растительностью и в настоящее время находятся преимущественно на бурьянистой стадии залежеобразования, реже на стадии корневищных злаков.

Консервация земель широко применяется за рубежом, в частности в США и Канаде (Мамаева, 1996). В Канаде с 1984 г вступила в силу программа по созданию постоянного защитного растительного покрова (Permanent Cover Program – PCP), в соответствии с которой, из пашни ежегодно выводятся значительные площади малопродуктивных, преимущественно подверженных эрозии, земель. Фермеры могут частично использовать эти земли на сенокосения и нормированного выпаса скота, но распашка и возделывание однолетних культур запрещаются. В результате проведенной консервации в этих странах отмечено существенное ослабление эрозионных процессов, сокращение скорости потерь почвами органического углерода, рост продуктивности почв, стабилизация процессов опустынивания (Давыдова, 2006).

Для Тувы комплексное изучение экологии залежных земель, ее растительности имеет не только большое теоретическое значение, но и практическое. Залежи покажут естественный потенциал экосистем, что позволит создать новую и более детальную схему районирования почвенно-климатических зон республики. Данный подход может внести определенный вклад в обоснование

национальной стратегии экологического земледелия, проблему сохранения ее плодородия не только в Туве, но и континентальных горных регионах Южной Сибири.

2.1. Материалы и методы исследования

В ходе выполнения данной работы были проведены полевые исследования на экспериментальных площадках с 2004–2010 гг. Собран гербарный материал, включающий более 3000 гербарных листов, сделаны 320 полных геоботанических описаний растительности по общепринятой методике.

Сбор материала производился маршрутными и детально-маршрутными методами геоботанических исследований (Малышев, 1972; Юрцев, 1975). При классификации залежной растительности использован доминантно-детерминантный подход, сочетающий критерии флористической и эколого-фитоценотической концепции П.Н. Овчиникова (1947), Р.Н. Камелина (1979), Б.Б. Намзалова (1994). При систематизации фитоценозов применена компьютерная программа TURBO(VEG) для первичной обработки геоботанических описаний.

Для исследования по изучению микробиологической деструкции растительных остатков проводились с мая 2005 года по октябрь 2006 г. на пробных площадках (1 м²) на соответствующих стадиях зацеplения залежной растительности. Продуктивность наземной фитомассы исследуемых растительных сообществ определяли методом укосов, в пяти повторностях (Базилевич, Родин, 1968). Для изучения видового состава растений использовали: «Определитель растений Республики Тыва» (2007), «Флора Сибири» (1987–2003).

Исследование скорости разложения и абиотических факторов (температуры и влажности) в лабораторных условиях растительного опада проводили методом механической изоляции (Перель, Карпачевский, 1968). Общую биологическую активность растительного опада (протеазная и целлюлазная) изучали методом аппликации (Теппер и др., 1993).

Учет численности микроорганизмов проводили методом предельных разведений. Аэробные и анаэробные целлюлозоразрушающие бактерии (ЦРБ) выращивали в жидкой среде Гетчинсона (Романенко, Кузнецов, 1974) с добавлением фильтровальной бумаги. Учет численности аэробных и факультативно-анаэробных протеолитиков, амилолитиков и глюколитиков проводили в агаризованной среде Пфеннинга (Phenning, 1965) с добавлением 1,5% пептона, крахмала и глюкозы соответственно.

Исследование анатомии листа были проведены у модельных видов (*Artemisia glauca*, *Elytrigia repens*, *Scabiosa ochroleuca*, *Heteropappus altaicus*, которые встречаются на всех стадиях восстановления (сквозные), в сообществах различных стадий демутиации:

1. Бодяково-полынная залежь (бурьянистая стадия);
2. Вьюнково-гетеропаппусово-пырейная залежь (корневищная стадия);
3. Пырейно-ковыльно-змеевковая залежь (рыхлокустовая стадия).

Анатомическую структуру листа изучали общепринятым методом (Дженсен, 1965; Пронзина, 1960), на фиксированных образцах, собранных в период цветения. Для анализа брали листья, достигшие полного развития, и основное внимание уделяли строению мезофилла и эпидермиса как наиболее пластичным признакам. Поперечные срезы делали от руки бритвой – временные препараты. Просмотр срезов проводили методом световой микроскопии («Ampleval» Germany, DDR). Размеры и число устьиц определяли по методу Т.Н. Годнева и Г.А. Липской (1965) и выражали в мкм. Рисунки сделаны на микроскопе ТМ-1000 Tabletop Microscope (НИТАСН).

Содержание пигментов в листьях залежных растений определяли в фиксированных 96% этиловым спиртом образцах, в трех повторностях. Навеска колебалась от 0,9 до 1,0 г в зависимости от интенсивности окраски растений. Экстракцию пигментов проводили по методу Т.Н. Годнева (1963), Н.В. Бажановой и др. (1964) 96% этиловым спиртом. Концентрация пигментов в растворе определялась спектрофотометрически на СФ-46. Оптическая плотность D растворов измерена при длинах волн, соответствующих максимуму поглощения хлорофиллов «а» и «б» (Шлык, 1968). Расчет хлорофиллов проводили по формуле Witermans, deMots (Гавриленко, Ладыгина, Хандобина, 1975) на единицу сырой, сухой массы и площади листа.

Содержание воды в листьях модельных растений определяли методом высушивания в сушильном шкафу при температуре 100–105 °С (Гусев, 1960). Обработка исходных данных проводилась методами математической статистики (Зайцев, 1984). Достоверность различий между средними арифметическими оценивалась по критерию Стьюдента (t – критерий) при доверительном уровне P₁=95%. Зависимость вариаций признаков оценивалась по величине коэффициента корреляции.

ГЛАВА III. ФЛОРА ЗАЛЕЖНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Специальное изучение флоры и растительности залежных земель Тувы еще не проводились. Однако изучение степной флоры проводились К.А. Соболевской (1953). Флористические исследования автора, основанные на большом фактическом материале (1326 видов), позволили обосновать содержательные гипотезы по истории флоры и растительности региона (Соболевская, 1953, 1958). Итоги геоботанических исследований автора выражены в характеристике основных формаций растительности, выявлении закономерностей зонального и поясного ее распределения, что нашло отражение в схеме ботанико-географического районирования Тувы. Ею впервые в Сибири описаны высокогорные степи как особый тип (класс формаций) горностепной растительности.

Наибольший вклад внесла А.В. Калинина, которая работала в составе Тувинской комплексной экспедиции СОПС АН СССР. Помимо чисто прикладной направленности работа А.В. Калининой (1957) насыщена интересными фактами, наблюдениями, раскрывающими специфические особенности формирования растительности региона, высотного и пространственного ее размещения. Так, например, широкое распространение опустыненных степных сообществ в Хемчикской котловине она связывает не только с общеклиматической обстановкой региона, как попадающего в дождевую тень Западного Саяна, но и усилением дигрессии растительности, вызывающих вторичное опустынивание.

Современный период ботанических исследований в Туве, начинается с 1970-х годов. Они начинаются с больших флористических работ под руководством И.Ю. Коропачинского (1975) и И.М. Красноборова (1980). В эти годы изучением растительного покрова Тувы занималась лаборатория геоботаники ЦСБС СО АН СССР, под руководством А.В. Куминовой. Важные и содержательные данные в изучении сорной и залежной растительности Тувы внесла А.В. Куминова (1960, 1982, 1985). Исследования степной растительности Хемчикской котловины в Западной Туве ведет Б.Б. Намзалов (1978, 1979, 1982, 1985).

Помимо отмеченных выше геоботанических работ были развернуты детальные стационарные экологические исследования по выявлению адаптационных возможностей степных растений к экстремальным условиям среды в условиях жарких и сухих котловин Тувы под руководством А.А. Горшковой. Результаты этих исследований опубликованы (Горшкова, Зверева, 1982; Зверева, 1982; Горшкова, Зверева, 1988). Наряду с этими выделяются исследования М.Н. Ломоносовой (1977, 1978, 1986), А.С. Ревушкина (1987) и др. в которых авторы отразили преимущественно особенности флористического состава горностепной растительности Тувы.

После некоторого перерыва, начиная с 1995 года и особенно интенсивно с 2000 года возобновляются исследования растительности степных экосистем региона с приоритетом анализа трансформации степей в результате распашки и неумеренного выпаса, а также изучения структурно-функциональных их особенностей в частности продукционного процесса и деструкции. В постановке и реализации исследовательских программ степных экосистем велика роль Убсу-Нурского международного центра биосферных исследований под руководством профессора В.В. Бугровского и д.г.н., профессора С.С. Курбатской, а также естественнонаучных кафедр Тувинского государственного университета с участием и координацией д.б.н. С.О. Ондара, д.б.н., профессора Н.Г. Дубровского, д.б.н. Ч.Т. Сагды, к.б.н., профессора Л.К. Аракчаа, д.б.н., профессора Б.Б. Намзалова, д.б.н. А.Д. Самбуу, кандидатов биологических и географических наук А.М. Лайдып, Ч.С. Кыргыз, Е.Э. Ондар, С.К. Кузугет, Т.Н. Прудниковой, А.В. Ооржак, М.М. Куулар.

С небольшой длительностью земледельческого освоения флора залежной растительности Тувы находится на стадиях восстановления. Процесс демуляции идет медленным темпом по 3 стадиям восстановления: бурьянистая, корневищная, рыхлокустовая. Нами в ходе полевых исследований в составе эколого-геоботанической экспедиции Тувинского государственного университета начаты комплексные работы по залежным экосистемам. Изучение особенностей смены фитоценозов проводились на многолетних залежах (5-12 год) в Центрально-Тувинской котловине Тувы с 2004-2009 гг.

В связи с этим возникла необходимость, в специальном изучении особенностей зарастания заброшенной пашни, видового состава растительности, стадий зацеplинения и их длительности, возможности восстановления плодородия почвы при зарастании залежей и перспективы их использования в качестве кормовых угодий.

3.1 Характеристика систематического разнообразия ценофлоры

Список растений описанных и изученных нами залежных фитосистемах в Центрально-Тувинской котловине включает 126 видов сосудистых растений, относящихся к 28 семействам и 90

родам (приложение 1). Она составлена на основании гербарных сборов авторов и анализа публикаций отмеченных выше исследователей. Гербарий хранится в Тувинском государственном университете.

Семейства располагаются по системе А.Л. Тахтаджяна (1987). Роды в каждом семействе и виды внутри родов даны в алфавитном порядке. Все номенклатурные изменения учтены по последним источникам (Черепанов, 1995).

По количеству видов лидирующее положение занимают семейства Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Rosaceae (табл. 5). Видовое богатство семейств Asteraceae, Poaceae, Fabaceae и Chenopodiaceae характеризуют аридные черты флоры (Юрцев, 1988). В то же время в видовом богатстве Brassicaceae, Rosaceae, Caryophyllaceae проявляются черты гумидности климата.

Таблица 5

Ведущие семейства залежной флоры

№	Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
1	Asteraceae	13	23	25
2	Poaceae	18	23	25
3	Fabaceae	8	11	12
4	Brassicaceae	9	9	10
5	Rosaceae	3	8	8
6	Caryophyllaceae	4	6	6
7	Chenopodiaceae	5	6	6
8	Lamiaceae	4	4	4
9	Apiaceae	3	4	4
	<i>Всего:</i>	67	94	100

Семейство Asteraceae (25%), где имеются много адвентивных видов, преимущественно рудералов, что объясняет экологической пластичностью и разнообразием приспособлений к переносу семян в семействе (видоизмененные листочки обертки, паппус и др.), что способствовало в прошлом большой амплитуде распространения. Высокий удельный вес занимает семейство Poaceae (25%). Весьма устойчивые в посевах, но не являются широко распространенными сорными растениями. Это семейство, идет как показатель восстановления степной растительности. Согласно Н.Н. Цвелеву (1976) эта группа растений заняла ключевые позиции во многих флорах благодаря эколого-биологическим особенностям (мощная корневая система (дернина)), формирующая вегетативную среду обитания, вегетативная подвижность и др. Довольно высокое положение семейства Rosaceae обусловлено полиморфизмом крупнейшего рода этого семейства – *Potentilla*. Это показатель отчасти и умеренно голарктического характера нашей флоры.

Согласно концепции И.М. Крашенинникова, давший глубокий флорогенетический анализ рода *Artemisia* (1946), систематика этого рода отчетливо показывает большую роль процессов адаптации к условиям глубокой засушливости и холодности местообитаний, что выражается в ведущей роли для многих групп полыней образования ксероморфного типов структур (Банникова, 1986). В родовом спектре значительная доля относится *Potentilla* (5 видов), которые возникли в четвертичном периоде вторичного центра видообразования в горах Южной Сибири. Выраженное видовое разнообразие этих родов залежной флоры, объясняется тем что, положением азиатских лесостепей в области крупных автохтонных центров их развития, в которых данные роды достигают высокого видового разнообразия, проявляют наибольший полиморфизм и характеризуются изменчивостью и «нестойкостью» видов. Особое внимание следует уделять первым 5 ведущим семействам по числу видов, участие которых являются отражением комплекса почвенно-климатических факторов, истории формирования, современного состояния флоры, связи ее с влиянием человека. Общее число видов в 5 ведущих семействах составляет 80.

Обилие видов семействах Asteraceae, Poaceae, Fabaceae и Chenopodiaceae указывает на аридный характер флоры, а видовое богатство семейств Brassicaceae, Rosaceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae, Apiaceae подчеркивает гумидные черты. Таким образом, флора носит смешанный, бореально-степной характер.

3.2. Биоморфологическая структура залежной ценофлоры

Жизненными формами и биоморфами, обычно называют основные структурные типы растений, отображающий в структуре вегетативных органов приспособленность к определенным условиям среды (Лавренко, 1968; Никитин, 1983). Жизненные формы растений имеют не только глубокое экологическое содержание, но и являются, как правило, вехами эволюции высших растений от вечнозеленого дерева к многолетним и однолетним травам. У растений они являются исторически обусловленным отражением всей совокупности экологических условий региона (Седельников, 1979).

Климат – наиболее мощный формообразующий фактор в становлении той или иной жизненной формы. Из факторов, воздействующих на становление жизненных форм у культурных и сорных растений, исключительная роль принадлежит человеку (Никитин, 1983).

Вопросу классификации жизненных форм и биологических типов сорных растений посвятили свои исследования Г.Н. Высоцкий (1915), В.В. Никитин (1957) и др. Классификации жизненных форм, предложенные вышеупомянутыми авторами, разработаны на основе изучения сорных растений преимущественно европейской части СССР.

По И.Г. Серебрякову (1962), под жизненной формой следует понимать своеобразный облик (габитус) определенной группы растений (включая их наземные и подземные органы), сложившийся в определенных условиях среды.

Анализ жизненных форм залежной флоры Центрально-Тувинской котловины позволяет нам заключить следующее: численно преобладают травянистые многолетние (поликарпы) растения (62%) (табл. 6).

Таблица 6

Биологический спектр залежной флоры Центрально-Тувинской котловины

№	Жизненные формы	Число видов	в%
1	Травянистые многолетники (поликарпы)	78	62
2	Однолетники (монокарпы)	27	21
3	Двулетники	9	7
4	Одно-, двулетники	7	6
5	Кустарники	3	2
6	Полукустарнички	2	2
Всего:		126	100

Второй группой по количеству видов жизненных форм являются однолетники (монокарпы) (21%). Сюда же примыкают двулетники (7%) и 1-2 летние (6%) травянистые растения. Залежная флора мало представлена полукустарничками (*Kochia prostrata*, *Artemisia frigida*) (2%) и кустарниками (*Spiraea media*, *Caragana pugnata*, *C. bungei*) (2%). Они уступают место травянистым растениям, так как среди сорнополевых растений кустарничков и полукустарничков очень ограниченное количество видов и их роль в засорении полей небольшая.

В залежной флоре Центрально – Тувинской котловины мы отмечаем значительное разнообразие жизненных форм и преобладание многолетников и однолетников. В связи со значительным дефицитом влаги в летний период приспособительная эволюция видов залежных сообществ привела к значительному числу довольно разнообразных жизненных форм с подземными органами, служащими для переживания этого неблагоприятного периода времени, в том числе и приспособленными для вегетативного размножения. Таких форм особенно много среди однолетников. Меньшее количество кустарников и полукустарничков указывает на адаптацию растений к неблагоприятным условиям.

Широко распространены виды растений стержнекорневой (56/44%), короткокорневищной (30/24%), длиннокорневищной (17/14%), кистекокорневой (14/11%), корнеотпрысковой (6/5%), луковичной (3/2%) растений, что является результатом приспособления к резким колебаниям температур и недостатку влаги. Ощутимое количество одно-, двулетних растений определяется максимумом осадков в поздне-летнее время, а также антропогенным воздействием. Каждый год на почве остается их генетический фонд – семена. Здесь монокарпы переживают неблагоприятные периоды. Среди залежных безрозеточных растений (49/38,9%), где в основном представлены стержнекорневые из семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*; розеточных (46/36,5%) из семейства *Poaceae*, *Cyperaceae*, а также полурозеточных (31/24,6%).

3.3. Экологическая структура ценофлоры

Экологическая структура залежной флоры отражает особенности региональных флор с позиций соответствия ее состава современным климатическим и орографическим условиям и вместе с тем выявляет черты, свидетельствующие об этапах эволюции флоры (Холбоева, Намзалов, 2000).

Адаптация растений к различным условиям среды формировалась на протяжении миллионов лет. Экологическая обстановка способствовало развитию приспособительных черт ксероморфизма почти во всех биологических группах растений: уменьшение листовой пластинки и их свернутость, развитие войлочного и железистого опушения, сильное развитие механических тканей. Тепло является ведущим экологическим фактором, обуславливающим зональность растительного покрова. При классификации сорных растений по отношению к теплу следует учитывать происхождение, т.е. фло-

рогенетические связи. По этому признаку в сорной флоре различают 2 элемента: бореальный и тропический. Виды бореального генезиса по требованию к теплу – нежароустойчивые растения, часто криофильные начинают вегетировать при сравнительно низких температурах, ниже 10°C, температуры выше 30°C их угнетают.

Вода в растения в основном поступает из почвы. Влажность почвы подвержена резким колебаниям в течение вегетационного периода. Культурные и сорные растения произрастают на почвах с различной степенью влажности. Сравнительно немногие обладают повышенной засухоустойчивостью.

Выделение этих экологических групп основано на отношении растений к влаге, температуре и механическому составу почвы. Во флоре исследуемого района были выделены следующие экологические группы: ксерофиты, мезоксерофиты, ксеропетрофиты, мезофиты, галофиты (табл.7).

Таблица 7

Экологический состав флоры залежных фитоценозов

№	Экологические группы	Число видов	% участия
1	Ксерофиты	55	44
2	Мезоксерофиты	39	31
3	Мезофиты	19	15
4	Ксеропетрофиты	9	7
5	Галофиты	4	3
Всего:		126	100

Анализ экологического спектра показал господствующие позиции ксерофитов (55/44%), мезоксерофитов (39/31%), ксеропетрофитов (9/7%). Преобладание этих видов говорит о резкоконтинентальном климате Тувы, отличающийся крайне низкой влажностью воздуха и почвы, большими суточными и сезонными перепадами температур. Мезофиты (19/15%), растения более умеренно влажных почв представлены средне. Участие галофитов (4/3%) в растительном покрове связано с засолением почвы и накоплением солей в отрицательных формах рельефа почвы. Распределение видов по экологическим группам показано на рис. 4.

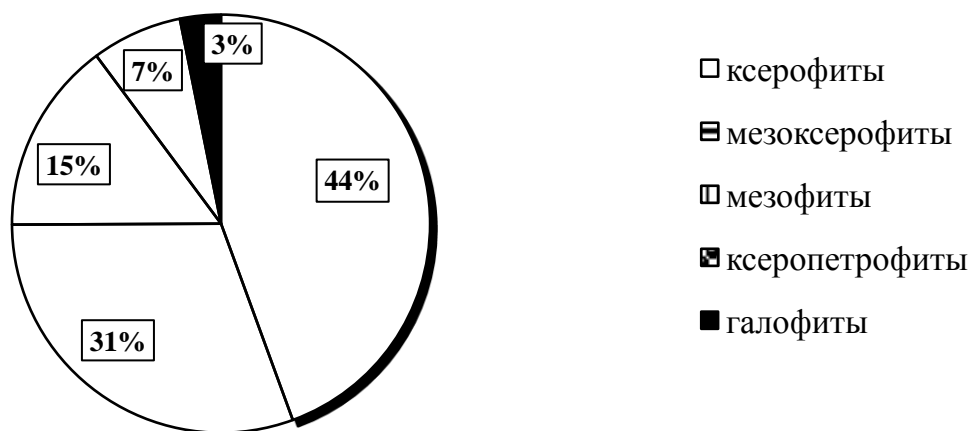


Рис. 4. Распределение видов по экологическим группам

Нами предложена систематизация флористического комплекса залежей (ФКЗ) на три группы с учетом их встречаемости и экологических особенностей видов растений. Встречаемость видов в изучаемой территории строго залежных (53/42%), переходных (40/32%), случайно залежных (33/26%) (рис. 5). К типично залежным растениям можно отнести *Setaria viridis*, *Artemisia scoparia*, *Nonea pulla*, *Lappula microcarpa*, *Cannabis sativa*, *Neopallasia pectinata* и др. А переходным растениям, которые одинаково встречающихся как степных, так и залежных сообществах относят: *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida*, *Cleistogenes squarrosa*, *Potentilla bifurca* и др. Растения, которые внедрились случайно, не свойственные к залежам *Stipa capillata*, *Carex pediformis*, *Dianthus versicolor*, *Astragalus adsurgens*, *Oxytro pispilosa*, *Aster alpinus*, *Scabiosa ochroleuca* и др. Выявленные группы видов относятся к четким индикаторам состояния залежных фитоценозов, по их соотношению можно прогнозировать в определенной степени возраст залежей, а также стадии их развития в демулационной динамике.

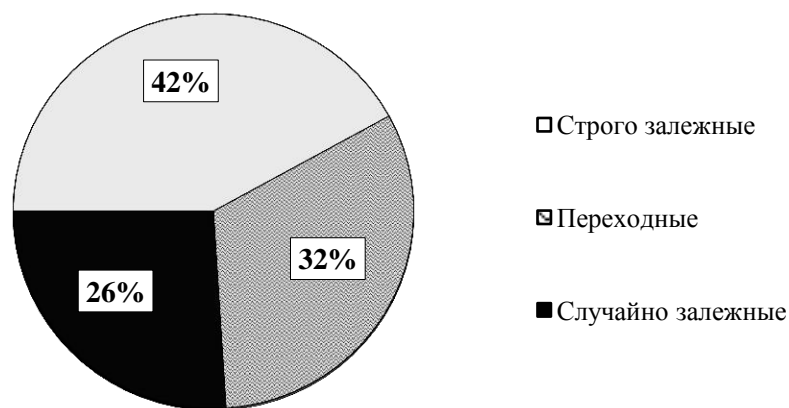


Рис. 5. Встречаемость видов по системе флористического комплекса залежей (ФЗК)

Для статистической характеристики флоры использована система поясно-зональных и хронологических групп Г.А. Пешкова (2001).

Нами выделено 4 поясно-зональные группы растений: собственно-степная, лесостепная, горно-степная, пустынно-степная (рис. 6).



Рис. 6. Распределение видов залежной флоры по эколого-фитоценотическим группам

Собственно-степная группа (СС) объединяет все виды, обычные в настоящих степях, развивающихся на равнинных и слабохолмистых элементах рельефа с каштановыми почвами (*Artemisia frigida*, *Stipa capillata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Convolvulus arvensis*).

Лугово-степная группа (ЛС) включает виды, обитающие в сообществах суходольных луговых степей, лесных и опушечных полей на черноземах и каштановых почвах (*Urtica cannabina*, *Oberna behen*, *Draba nemorosa*, *Achillea asiatica*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium setosum*).

Горно-степная группа (ГС) приурочена к крутым южным склонам с каменисто-щебнистой поверхностью маломощных и малоразвитых горных каштановых почв (*Agropyron cristatum*, *Aster alpinus*, *Cleistogenes squarrosa*, *Gentiana decumbens*, *Veronica longifolia*, *Artemisia scoparia*, *Convolvulus arvensis*, *Caragana bungei*, *Carex duriuscula*).

Пустынно-степная группа (ПсС) объединяет виды, произрастающие в условиях крайней сухости (как физической, так и физиологической) на светлокаштановых солонцеватых, солончаках и солонцах (*Convolvulus ammani*, *Lappula marginata*, *Neopallasia pectinata*, *Ceratocarpus arenarius*).

Во флоре преобладают собственно-степная (49/39%) группа и объясняется, прежде всего, сглаженностью рельефа, отсутствием крупных участков крутых щебнисто-каменистых склонов. Они произрастают в местообитаниях, наиболее благоприятных по тепловому режиму: они хорошо прогреваются, находятся в относительно лучших условиях увлажнения, по сравнению с горно-степными группами, которые быстро скатываются к подножьям склонов. Они не испытывают чрезмерного иссушения почвы.

Как правило, некоторые залежи размещаются на склонах увалов и шлейфах межгорных понижений. Но мозаичность почвенно-растительных комбинаций особенно в предгорьях дают стабильное увлажнение для лугово-степных (42/33%) групп. Они имеют более широкую экологическую ам-

плитуду и поэтому могут произрастать в разнообразных экологических нишах, что в конкретном счете и объясняет обширный ареал большинства видов группы.

Наибольший интерес вызывают горно-степная и пустынно-степная группы. Горно-степной (31/25%) группе характерно плотные подушки, форма роста, мощные многоглавые корни, большая продолжительность жизни. Это группа видов отличается хорошо сбалансированным режимом и сочетание с автоматической структуре листьев ксеро- и мезоморфных признаков (Горшкова, 1966). Очень древняя, значительной степени обедненная группа растений. Живучесть видов этой группы определяет их современное доминирующее положение в степных островах горной части. Высокогорные виды в нижних поясах гор приурочены к местообитаниям с условиями физиологической или физической сухости почвы. Пустынно-степные (4/3%) растения приурочены к выходам на поверхность карбонатных пород или к сильно засоленным почвам по долинам степных рек и озер (Пешкова, 2001).

Анализ поясно-зональных групп показал, что главнейшее значение в залежных фитоценозах Центральной Тувы имеют степные, горно-степные и лугово-степные виды при заметном снижении пустынно-степных. Наиболее древними являются преимущественно виды пустынно-степной группы. Несомненно, к числу видов относительно древнего возраста принадлежит видам горно-степной и собственно-степной поясно-зональных групп. Лугово-степные виды, более молодого возраста.

3.4. Ареалогический анализ ценофлоры

Анализ ареальных групп позволяет выявить особенности генезиса флоры, проследить ее генетические связи с сопредельными регионами, оценить их влияние на историческое развитие флоры исследуемого района. Анализ видов растений по типам ареалов наглядно показывает также связь флоры изученного региона с окружающими флорами и отчасти позволяет определить пути миграции видов в пределы исследованной территории. В соответствии с классификацией В.М. Ханминчуна (1980), все виды степной флоры разделены на 8 географических (ареальных) групп (табл. 8).

Таблица 8

Соотношение различных ареальных групп в залежной флоре

№	Ареальная группа	Число видов	%, от общего числа видов
1	Евразийская	59	47
2	Центрально-азиатская	15	12
3	Голарктическая	14	11
4	Азиатская	14	11
5	Космополиты	10	8
6	Южно-сибирская	8	6
7	Азиатско-американская	4	3
8	Туранская	2	2
Всего:		126	100

1. **Космополиты (8%)**- с участием ареала, по крайней мере в трех крупнейших регионах – царствах (доминионах) флоры, т.е. растения, встречающиеся во многих гумидных и аридных ботанико-географических областях северного и южного полушарий. К ним относятся: *Atriplex fera*, *Chenopodium album*, *Carum carvi*, *Setaria viridis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Avena sativa*.

2. **Голарктическая группа (11%)** – распространенные в большинстве областей (в том числе гумидных и аридных) голарктического доминиона. Включает виды, широко распространенные в пределах северного полушария, как на территории Европы, так и Северной Америки. Часть голарктических видов проникает далеко на юг, в субаридную и аридную области Евразии (например: в Евразийскую степную и Сахаро-Гобийскую пустынную) по горным системам (горы Средней Азии, Центральной Азии, Восточного Казахстана и Монголии), но приурочены они там к местообитаниям с повышенным увлажнением. Другая часть голарктических видов ограничена в своем распространении бореальными областями Старого и Нового Света.

К видам с голарктическим типом ареала относятся: *Artemisia glauca*, *A. vulgaris*, *Elytrigia repens*, *Crepis tectorum*, *Medicago sativa*, *Koeleria cristata*.

3. **Евразийская группа (47%)** - широко распространенные в гумидных областях Европы и Азии и в особых условиях субаридных и аридных регионов (в степях Европы и Казахстана, в горах Средней Азии, Монголии). По экологии и приуроченности к определенным типам растительности

европейские подобны голарктическим, хотя среди них выявляется значительное преобладание луговых растений.

В европейской группе встречаются: *Trifolium lupinaster*, *Urtica cannabina*, *Potentilla bifurca*, *P. conferta*, *Chamaerodos erecta*, *Vupleurum scorzonrifolium*, *Galium verum*, *Veronica incana*. Евразийский тип ареала имеют многие кустарники и полукустарнички.

4. **Азиатско-американская (3%)** – виды, распространенные по всем гумидным и аридным территориям Северной, Восточной и Центральной Азии (в основном к востоку от Урала и в Северной Америке). Для этой группы характерно преобладание мезофитных и ксеромезофильных видов. К этой группе относятся: *Carex duriuscula*, *Poa attenuata*, *Plantago major*, *Peucedanum baicalense*.

5. **Азиатская группа (11%)** – виды, распространенные по всем гумидным и аридным территориям Северной, Восточной и Центральной Азии). Для этой группы характерно преобладание мезофильных и ксерофильных видов. К этой группе относятся: *Leptopyrum fumarioides*, *Asrtagalus adsurgens*, *Heteropappus altaicus*, *Leymus dasystachys*, *Cleistogenes squarrosa*.

6. **Туранская группа (2%)** - с ареалом в пределах Ирано-Туранской провинции и Древнего Средиземноморья (т.е. преимущественно пустынно-среднеазиатские виды). В этой группе относятся: *Androsace maxima*, *Allium clathratum*, которые встречаются в луговых степях, остепененных лугах, в разреженных лесах.

7. **Центральноазиатская группа (12%)** - виды преимущественно распространенные в горах Малой, Средней и Центральной Азии (*Hypocoum erectum*, *Stellaria dichotoma*, *Neopallasia pectinata*).

8. **Южно-Сибирская группа (6%)** (виды гор юга Сибири, Северной Монголии, Восточного Казахстана, иногда проникающие на территории гор Средней Азии: *Potentilla tanacetifolia*, *Dracocephalum foetidum*, *Otites borysthenica*, *Sisimbrium polymorphum*, *Erysimum flavum*, *Valeriana alternifolia*).

ГЛАВА IV. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЗАЛЕЖНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

4.1. Классификация залежной растительности

Биологическое разнообразие как фундаментальное понятие классических наук о биоте (ботаника, зоология) включает все многообразие живых организмов растений, животных и микроорганизмов, а также их сообществ и ландшафтных комплексов. Несмотря на то, что разнообразие биоты было постоянным объектом исследования биологов (систематиков и биогеографов), к настоящему времени еще не утвердилось общая позиция к понятию "биоразнообразии" (БР). Одна из самых лаконичных определений дано Б.А. Юрцевым (1992) "БР - разнообразие организмов и их природных сочетаний". Однако, автор, принимая за базовый уровень видовое разнообразие, по сути, развивает L (альфа) - таксономическую концепцию БР. Последняя означает разнообразие генофонда, начиная с популяционного уровня до фено- и генотипов.

За детализацию видового разнообразия на уровне особей и популяций, полагая, что они отличаются по генетическим, фенотипическим и возрастным структурным особенностям, ратует Ю.А. Злобин (1996). Исходя из этого, им обосновывается тезис о том, что "БР проявляется на всех уровнях организации живой материи от особей до биосферы". Однако, столь дробное подразделение категорий БР может привести к такому явлению как континуум БР. При этом мы можем "потерять" такую узловую точку проявления БР как вид. Вид, являясь системой популяций, включает все многообразие особей как структурную основу биологического вида и является удобной "инвентаризационной единицей" (Мэгарран, 1992).

Другая позиция в ориентации приоритетов к определению БР выработана в подходе А.А. Тишкова (1992). По мнению автора ключевым является «разнообразие элементов пространственно-временной структуры биомов». Это, прежде всего, означает разнообразие экосистем как проявление ценофонда (Седельников, 1979). Понятие «ценофонд» отражает разнообразие биохорологических структур от уровня элементарных экосистем (сообществ), их сукцессионных серий до биомов. Суть подхода - через выявление ценофонда, разнообразия зональных экосистем с учетом редких и исчезающих его компонентов, обеспечить сохранение потенциала БР видов и их генофонда. Этим же позиций придерживается А.Ю. Королюк (1993), по его мнению «зная структуру комплекса растительности, выражающуюся в наборе и площадном соотношении слагающих его растительных сообществ, мы можем оценивать и прогнозировать присутствие на исследуемой территории, как групп, так и от-

дельных видов растений». Данный подход в какой-то мере раскрывает β (бета) компоненту БР как разнообразие сообществ.

Наиболее полным, с точки зрения принципов системности и иерархичности, остается подход Р. Уиттекера (1972). Понятие «биоразнообразие» автор рассматривал как систему взаимодополняющих на разных уровнях структурных элементов экосистем (в данном случае экосистема рассматривается как надценотическая, ландшафтная единица). При этом уровень разнообразия видов (L), на следующем уровне рассматривается как ценотический (B) и, наконец, более высокий уровень интеграции предусматривает БР определенных ландшафтов (G/гамма/- разнообразие). Причем, разнообразие в пределах ландшафта означает многообразие, как видов, так и сообществ (рис. 7).

По мнению многих экологов, видовое разнообразие намного сильнее связано с разнообразием сообществ и архитектурной сложностью местообитаний, т.е. ландшафтной структурой. Чем разнообразнее ландшафт, тем выше экологический объем местообитаний. Многообразие местообитаний по образному выражению Б.М. Миркина (1986), является следствием «увеличения гиперпространства ниш сообщества». Последнее означает обеспечение полноты популяционного спектра видов, включая и временной фактор, связанный с микроэволюционными процессами в сообществах (формирование видов). Выявление разнообразия сообществ как следствия реакций биоты на воздействия различных факторов среды и составляет цель измерения B-разнообразия. В данном случае ценоз или сообщество организмов является конкретным выражением B-разнообразия, так же как особь - при определении L-разнообразия. Разнообразие сообществ выражается числом таксонов или типов сообществ (ассоциаций, формаций, классов и т.д.).

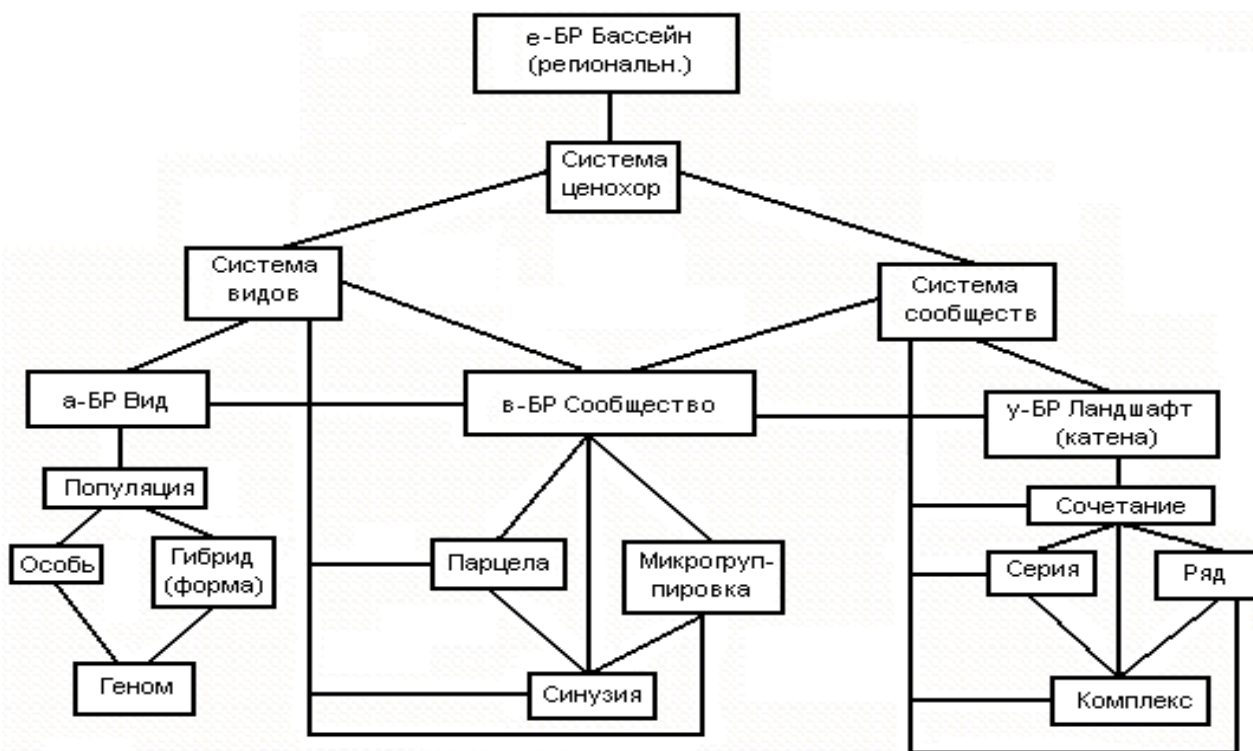


Рис. 7. Схема узловых уровней биоразнообразия фитосистемы

Особый интерес вызывает следующий уровень БР (G-разнообразие) биоты, разнообразие наименьшей биоэкологической единицы - ландшафта. Данный уровень понимания БР до сих пор остается достаточно неразработанным. В частности В.И. Василевич (1995) считает целесообразным рассматривать β и G - разнообразия как один тип БР. По мнению автора, смена сообществ по каким-либо градиентам (например, по ряду увлажнения) означает экологический диапазон изменений все того же - β - разнообразия, комбинации сообществ в границах ландшафтов. Подобные территориальные системы синтаксонов называются ценохорами (Сочава, 1972) или сигматаксонами (в подходах флористической классификации растительности). Сам Р.Уиттекер (1972) G-разнообразие рассматривал как общее разнообразие группы участков L и β -разнообразий, но при этом не дал четких критериев: «что нужно считать базовой счетной единицей данного разнообразия». Однако, Р.Уиттекер выделял особую категорию разнообразия (Y-эпсилон), как региональную. Сюда включались разнообра-

зие группы территорий с однотипной генетической «конструкцией» ландшафтов. По сути это было разнообразие крупных биогеографических единиц (районов, провинций, областей).

После краткого рассмотрения общих теоретических позиций концепции биоразнообразия, рассмотрим схематическое представление методологии анализа биоразнообразия растительного мира. Уровень L-разнообразия показывает таксономическое разнообразие видов, которые отражены в региональных флористических сводках, определителях растений. Данный уровень включает весь комплекс исследований видов растений (на модели отдельных особей) от познания структуры их геномов до выявления признаков изменчивости анатомо-морфологических показателей в границах естественных популяций, где складываются локусы микроэволюционных процессов. В результате сложнейших внутри- и межвидовых взаимоотношений в популяциях, связанных с явлениями гибридизации, полиплоидии и мутации, на фоне комплексного воздействия окружающей среды реализуется феномен видообразования. Изучение этих явлений на видовом уровне составляет раскрытие L-разнообразия растительности.

β -разнообразие – разнообразие растительных сообществ или фитоценозов. Познание данного уровня начинается с установления группировок из сочетаний особей видов растений и систем их популяций в границах однородного контура земной поверхности минимальной размерности. В развитых группировках или фитоценозах взаимовлияния между видами достаточно тесные с формированием сложных наслоений фитогенных полей. Уровень изученности на данном уровне означает не только в достаточной полноте выявления фитоценотического разнообразия растительного покрова определенных территорий, но и в подробном исследовании механизмов структурирования и функционирования внутриценотической организации сообществ. Это исследования парцеллярной и синузильной конструкции сообществ, явлений мозаичности и ярусности в структуре сообществ, что крайне важно для определения механизмов их устойчивости. Пространственное разнообразие и временная динамика сообществ, выраженная в фенологических спектрах, сукцессионных схемах и картографических моделях растительного покрова, а также типологическое разнообразие фитоценозов, представленная в виде иерархических схем классификации синтаксонов составляет содержание раскрытия β -разнообразия растительности.

Ландшафтное разнообразие растительности, которое трактуется как G-разнообразие, остается еще малоразработанной. Пока не выработан единый подход в раскрытии данного уровня. В нашей трактовке это ландшафтно-геоботанические исследования, ориентированные на выявление ценотического разнообразия сообществ и внутриландшафтных структурных категорий в единстве с физико-географическими условиями - почвенными, геоморфологическими, климатическими, литологическими и т.д. Важнейшим является анализ пространственной структуры территориальных единиц растительности (ландшафтных комбинаций) с целью познания механизмов структурирования и интегрирования сообществ и комбинаций в единую «ткань» растительного покрова. Непременным условием работ является заложение эталонных полигонов с постановкой на них детального крупномасштабного картографирования растительности. Дальнейшая типизация (классификация) выделенных однородных (сообществ) и неоднородных (комбинаций) единиц растительности полигонов дает системное представление о структуре растительного покрова регионов.

В целом, из трех базовых уровней биоразнообразия (L, β , G) ключевым представляется ландшафтная, которая включает в себя элементы первых двух - конкретные особи видов растений и фитоценозы. Действительно, вид можно сохранить, лишь сохранив сообщества, в котором он отмечается, биоразнообразие ценозов является следствием разнообразия местообитаний, морфогенетических поверхностей рельефа. Отсюда каждая природная комбинация обеспечивает не только разнообразие ценозов, но и системы популяции видов растений, как структурных частей сообществ. В этом заключается системообразующая роль комбинаций ландшафтного уровня и поэтому, значимость исследований типов структур РП будет вызывать все больший интерес (Намзалов, Дубровский, 2007).

В настоящей работе в соответствии с изложенной выше концепцией биоразнообразия раскрыта видовая (L) и ценотическая (β) организация залежной растительности Центральной Тувы.

При классификации растительности залежей Центральной Тувы нами реализован доминантно-детерминантный подход, в качестве детерминантов выступают диагностические группы видов, четко реагирующие на изменения факторов среды. Их присутствие позволяет разграничивать близкие фитоценозы на группы, что служат основным критерием при выделении синтаксонов.

Залежная растительность нами рассматривается как антропогенно обусловленный тип (флороценотип) на месте распаханных под сельскохозяйственные земли степей. Единый их генезис, связанный с коренной трансформацией сообществ степных экосистем в результате распашки, позволяет рассматривать их в рамках особого флороцено типа.

Растительность залежей в ходе многолетней динамики (сукцессии) проходят ряд временных стадий (бурьянистые, корневищные, рыхлокустовые и плотнокустовые). Последние развиваются достаточно продолжительное время (до 10 и более лет) и составляют определенные этапы в флороценогенезе растительности залежей. Сообщества этих стадий имеют отличительные особенности во флористическом составе и структуре, что вполне допустимо их рассматривать в ранге подтипов (или флороцено типов 2-го порядка). В соответствии с основными стадиями залежной сукцессии, правомочно выделить 4 подтипа: ФЦТ. А – бурьянистые залежи; ФЦТ. Б – корневищные залежи; ФЦТ. В – рыхлокустовые залежи; ФЦТ. Г – плотнокустовые залежи.

Формации выделяются по преобладающей биоморфе основных ярусов (подъярусов) с учетом всего флористического состава. Ассоциации объединяют фитоценозы однотипные как в отношении экологической приуроченности, так и во флористическом составе. Предварительная систематизация описаний проводилась с использованием пакета прикладных компьютерных программ Excel и компьютерной программы классификации растительности “TURBO (VEG)”, что позволило выделить диагностические блоки видов.

На основании анализа и обработки 320 геоботанических описаний выделено 26 ассоциаций, 7 формаций и 4 флороцено типа (рис. 8).

В целом, классификация залежной растительности Центральной Тувы проводилась в тесной связи с экологической спецификой сообществ, позволившей выявить основные закономерности формирования растительности залежных земель и дать экологическую интерпретацию выделенным синтаксономическим единицам.

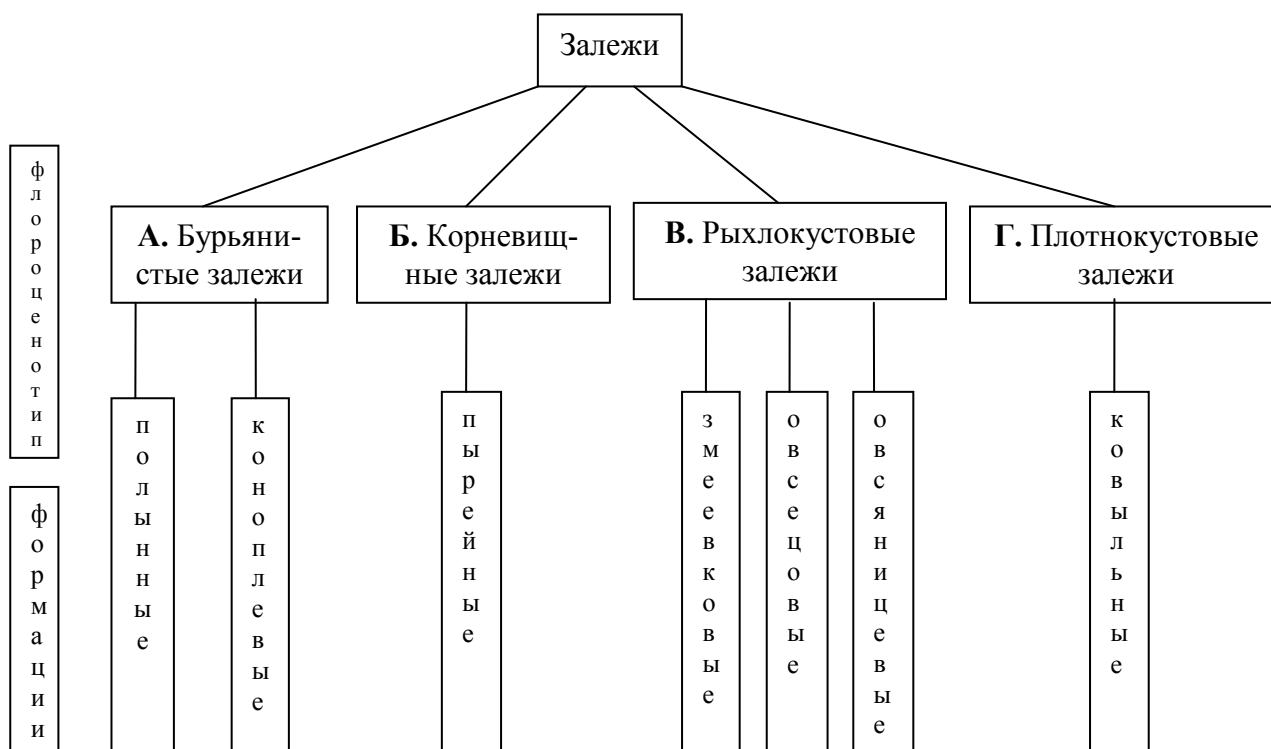


Рис. 8. Схема классификации залежной растительности Центральной Тувы

Классификация залежной растительности Центральной Тувы

Флороценотип А - Бурьянистые залежи

Формация Полынные

Ассоциация: Коноплево-полынные (*Cannabis sativa*, *Artemisia sieversiana*, *A. glauca*, *A. scoparia*)

Ассоциация: Скердово-полынные (*Crepis tectorum*, *Artemisia glauca*, *A. scoparia*, *A. sieversiana*)

Ассоциация: Липучково-полынные (*Lappula microcarpa*, *Artemisia glauca*, *A. scoparia*, *A. sieversiana*)

Ассоциация: Бодяково-полынные (*Cirsium setosum*, *Artemisia glauca*, *A. scoparia*, *A. sieversiana*)

Ассоциация: Неопалласиево-полынные (*Neopallasia pectinata*, *Artemisia sieversiana*, *A. glauca*, *A. scoparia*)

Ассоциация: Скабиозо-полынные (*Scabiosa ochroleuca*, *Artemisia glauca*, *A. scoparia*, *A. sieversiana*)

Ассоциация: Гетеропаппусово-полынные (*Heteropappus altaicus*, *Artemisia sieversiana*, *A. glauca*, *A. scoparia*)

Формация Коноплевые

Ассоциация: Полынно-коноплевые (*Artemisia scoparia*, *A. sieversiana*, *A. vulgaris*, *A. commutata*, *Cannabis sativa*)

Ассоциация: Полынно-липучково-коноплевые (*Artemisia scoparia*, *A. glauca*, *Lappula microcarpa*, *Cannabis sativa*)

Ассоциация: Полынно-крупково-коноплевые (*Artemisia scoparia*, *Draba nemorosa*, *Cannabis sativa*)

Флороценотип Б - Корневищные залежи

Формация Пырейные

Ассоциация: Гетеропаппусово-змеевково-пырейные (*Heteropappus altaicus*, *Cleistogenes squarrosa*, *Elytrigia repens*)

Ассоциация: Ковыльно-гетеропаппусово-пырейные (*Stipa capillata*, *Heteropappus altaicus*, *Elytrigia repens*)

Ассоциация: Смолевково-выюнково-пырейные (*Silene viscosa*, *Convolvulus ammannii*, *C. arvensis*, *Elytrigia repens*)

Ассоциация: Липучково-выюнково-пырейные (*Lappula marginata*, *L. microcarpa*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*)

Ассоциация: Гетеропаппусово-выюнково-пырейные (*Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*)

Ассоциация: Гетеропаппусово-щетинокво-пырейные (*Heteropappus altaicus*, *Setaria aviridis*, *Elytrigia repens*)

Ассоциация: Полынно-гетеропаппусово-пырейные (*Artemisia scoparia*, *Heteropappus altaicus*, *Elytrigia repens*)

Ассоциация: Гетеропаппусово-гречишно-пырейные (*Heteropappus altaicus*, *Fagopyrum esculentum*, *Elytrigia repens*)

Флороценотип В - Рыхлокустовые залежи

Формация Змеевковые

Ассоциация: Ковыльно-гетеропаппусово-змеевковые (*Stipa capillata*, *Heteropappus altaicus*, *Cleistogenes squarrosa*)

Ассоциация: Выюнково-пырейно-змеевковые (*Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Cleistogenes squarrosa*)

Формация Овсецовые

Ассоциация: Гетеропаппусово-выюнково-овсецовые (*Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*, *C. ammannii*, *Helictrotrichon altaicum*)

Ассоциация: Тонконогово-лапчатково-овсецовые (*Koeleria cristata*, *Potentilla bifurca*, *Helictrotrichon altaicum*)

Формация Овсяницевые

Ассоциация: Гетеропаппусово-выюнково-овсяницевые (*Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*, *C. ammannii*, *Festuca valesiaca*)

Флороценотип Г - Плотнокустовые залежи

Формация Ковыльные

Ассоциация: Полынно-овсецово-ковыльные (*Artemisia scoparia*, *A. sieversiana*, *A. frigida*, *Helictrotrichon altaicum*, *Stipa capillata*)

Ассоциация: Змеевково-овсяницево-ковыльные (*Cleistogenes squarrosa*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*)

Ассоциация: Змеевково-тонконогово-ковыльные (*Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Stipa capillata*)

4.2. Характеристика выделенных синтаксонов (формации, ассоциации)

Флороценотип А - Бурьянистые залежи

На бурьянистых залежах господствуют стержнекорневые однолетние травянистые растения. Видовой состав бурьянистых залежей неустойчив, чаще они полидоминантны, но на отдельных участках могут быть монодоминанты, например залежи с *Cirsium setosum*, *Artemisia scoparia*, *Cannabis sativa* и т.д. Коренными формациями являются полынные, коноплевые залежи. Основные эдификаторы: *Artemisia glauca*, *Artemisia scoparia*, *Artemisia sieversiana*, *Cannabis sativa*. Среди содоминантов наиболее обычна *Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*.

Для всех ассоциаций этого флороцено типа типична устойчивая полидоминантность видов из рода *Artemisia* L. Высокое положение рода в общей флоре подчеркивает ее аридность. Доминирующие виды на участке ассоциации могут образовывать большие пятна и скопления, редко распространены диффузно. В некоторых сообществах видны участки обнаженной поверхности, отдельные виды представлены единичными особями, значительно удаленными друг от друга.

В возрасте 2-4 лет они характеризуются пестрой растительностью. Бурьянистая стадия по нашим наблюдениям держится примерно 3-5 лет. Затем сменяется смешанной растительностью, где встречаются бурьянные стержнекорневые и корневищные растения. Бурьянистые залежи можно разделить на мелкобурьянистые и крупнобурьянистые в зависимости от видов-доминантов. Мелкобурьянистые залежи со смешанной залежной растительностью обычно характеризуются большим количеством мелкобурьянных сорняков, в первую очередь *Setaria viridis*, *Draba nemorosa*, *Brassica campestris*, *Capsella bursa-pastoris*, *Lappula microcarpa* и т.д.

Отметим, что бурьянистые залежи имеют низкую хозяйственную оценку и кормовое достоинство их очень низкое, так как доминантами и субдоминантами являются сорные и ядовитые растения (*Artemisia scoparia*, *Cannabis sativa*, *Convolvulus arvensis*, *Chenopodium album* и др.). Такие растительные сообщества практически не используются для выпаса скота в Центральной Туве (Ооржак, 2007).

Из двух основных залежных формаций на каштановых и темно-каштановых почвах представлена наибольшим числом ассоциаций, объединенных в 7 групп (табл. 8);

- коноплево-полынные (*Cannabis sativa*, *Artemisia sieversiana*, *A. glauca*, *A. scoparia*),
- липучково-полынные (*Lappula microcarpa*, *Artemisia glauca*, *A. scoparia*, *A. sieversiana*),
- неопалласнево-полынные (*Neopallasia pectinata*, *Artemisia sieversiana*, *A. glauca*, *A. scoparia*),
- бодяково-полынные (*Cirsium setosum*, *Artemisia glauca*, *A. scoparia*, *A. sieversiana*),
- скердово-полынные (*Crepis tectorum*, *Artemisia glauca*, *A. scoparia*, *A. sieversiana*),
- скабиозо-полынные (*Scabiosa ochroleuca*, *Artemisia glauca*, *A. scoparia*, *A. sieversiana*);
- гетеропаппусово-полынные (*Heteropappus altaicus*, *Artemisia sieversiana*, *A. glauca*, *A. scoparia*).

Формация **полынных** залежей наиболее распространенная для Центральной Тувы. Сообщества данной формации находятся в основном по подножиям северных склонов гор, пологовым склонам невысоких грядовых увалов. Почвы каштановые супесчаные и легкосуглинистые и темно-каштановые легкосуглинистые неравномерно щебнистые (Носин, 1963). Общее проективное покрытие (ОПП) 50-80%. Видовое разнообразие на 100 м² составляет в каштановых почвах от 14-21 видов, а в темно-каштановых от 14-16 видов (таблица 9).



Рис. 9. Скабиозо-полынная ассоциация

Коноплево-полынная ассоциация (*Cannabis sativa* + *Artemisia scoparia*, *A. sieversiana*, *A. glauca*) распространена в Центральной Туве повсеместно небольшими островками. Травяной покров разрежен, проективное покрытие ассоциаций 50-80%. Видовое разнообразие достигает 14-24 таксонов. Средняя высота 100 см. Эти сообщества приурочены в более увлажненных и сухих каштановых почвах. Полыни и конопля сорная при доминировании формирует достаточно высокий и густой ярус.

Скабиозо-полынная ассоциация (*Scabiosa ochroleuca* + *Artemisia sieversiana*, *A. glauca*, *A. scoparia*) встречается

на увлажненных темно-каштановых почвах. Ярусность слабо выражена. Проективное покрытие ассо-

циаций 60-80%. Число видов колеблется от 14 до 17. По жизненным формам преобладают травянистые стержнекорневые растения (рис. 9).



Рис. 10. Неопалласиево-полынная ассоциация

проективное покрытие 50-70%, число видов – 15-20. Ярусность слабо выражена. Из содоминантов встречаются *Nonea pulla*, *Convolvulus arvensis*.

Неопалласиево-полынная ассоциация (*Neopallasia pectinata* + *Artemisia sieversiana*, *A. glauca*, *A. scoparia*) встречается на более увлажненных каштановых почвах. Ярусность слабо выражена. Проективное покрытие ассоциаций 40%. Число видов колеблется от 10-12. По жизненным формам преобладают травянистые стержнекорневые растения (рис. 10).

Скердово-полынная ассоциация (*Crepis tectorum* + *Artemisia scoparia*, *A. sieversiana*, *A. glauca*) находится на более увлажненных и сухих каштановых почвах. Травостой довольно разреженный, средняя высота 100 см, проективное покрытие 15-20 видов. Ярусность слабо выражена. Из содоминантов встречаются *Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*.

Формация - Коноплевые залежи



Рис. 11. *Cannabis sativa* L.

Сообщества формаций коноплевых залежей (*Cannabis sativa*) отличаются всеми чертами сообществ бурьянистой стадии, это нечетко выраженная ярусная дифференциация травостоя, бедность и однотипность видового состава. Конопля успешно адаптируется к экстремальным условиям и нередко наблюдается развитие особых форм. Для них характерна низкорослость, сизоватость листьев с более узкими долями рассечения, развитие мелких и более многочисленных цветков в соцветии и т.д. Эти своеобразные ксероморфные особи конопли вполне благополучно развиваются на залежах бурьянистой стадии на месте сухих дерновиннозлаковых степей (рис. 11).

Общее проективное покрытие (ОПП) 40-80%. Видовое разнообразие на 100 м² составляет 14-25 видов. По жизненным формам преобладают травянистые стержнекорневые растения. Доминирующими видами являются: *Cannabis sativa*, *Artemisia scoparia*, *Artemisia sieversiana*. Содоминантные виды: *Heteropappus altaicus*,

Convolvulus arvensis. Выделены 3 ассоциации коноплевых залежей:

- **полынно-коноплевые** (*Artemisia scoparia*, *Artemisia sieversiana*, *Artemisia vulgaris*, *Artemisia commutata*, *Cannabis sativa*),
- **полынно-липучково-коноплевые** (*Artemisia scoparia*, *Artemisia glauca*, *Lappula microcarpa*, *Cannabis sativa*),
- **полынно-крупково-коноплевые** (*Artemisia scoparia*, *Draba nemorosa*, *Cannabis sativa*) (табл. 10).

Таблица 9

Структура и видовой состав ассоциаций полынных залежей (фрагмент)

Флороценотип	БУРЬЯНИСТЫЕ ЗАЛЕЖИ																				
	Полынные																				
Формации																					
Ассоциации	Коноплево-полынные			Скабиозо-полынные			Бодяково-полынные			Гетеропаппусово-полынные			Липучково-полынные			Неопалласиево-полынные			Скердово-полынные		
Почва	Каштановая и темно-каштановая			Темнокаштановая			Каштановая и темно-каштановая			Темнокаштановая			Каштановая и темно-каштановая			Каштановая			Каштановая		
Номера описаний	209	171	157	129	150	191	214	156	215	192	173	149	165	168	169	27	28	30	94	36	95
Число видов	16	16	14	15	14	17	15	20	17	21	16	18	21	14	15	10	11	12	15	20	17
Проективное покрытие	60	65	70	60	80	70	40	70	50	50	60	70	50	60	70	40	40	40	40	70	50
Доминантные виды																					
<i>Artemisia glauca</i>	+	3	3	+	+	1	+	3	+	3	3	2	+	1	3			+	+	+	1
<i>Artemisia scoparia</i>	2	+	1	+	2	3	2		3	1	+	+	3	+	2	+	+		3	3	1
<i>Artemisia sieversiana</i>	2	+	1	+	1	+		+	2		+	3	+	2	+	+	+	2	+	2	1
<i>Heteropappus altaicus</i>	+	+	+	+	1	+	+		+	2	2	2	+	+	+	2	2	1		+	+
<i>Convolvulus arvensis</i>	+	r	r	+	r	+		+	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+		+	+
Дифференциальные виды																					
<i>Brassica campestris</i>	+	+	+										+								+
<i>Cannabis sativa</i>	2	2	1				1		+	r			+							+	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>		+	+										+								
<i>Scabiosa ochroleuca</i>			+	2	1	2						+									
<i>Medicago falcata</i>		+		+	+	+		+	+	+	+				+			+	+	+	+
<i>Galium verum</i>				+	+	+	r	+							+						
<i>Cirsium setosum</i>							2	2	2	r					+						+
<i>Artemisia commutata</i>		1					+	+	+									+			
<i>Convolvulus ammannii</i>	+						+	+	r									+		R	+
<i>Lappula marginata</i>		+					+	+	+		+	+		1	+		+				
<i>Artemisia vulgaris</i>	1			+	+					1	+	+	+							+	
<i>Nonea pulla</i>		+						+		+	+	+									
<i>Crepis tectorum</i>			+	r			+		r	+	+	+	+		+						
<i>Chenopodium album</i>										+	+	r									

<i>Lappula microcarpa</i>	+		+		+		+		+	+			2	2	1		+	+		+		
<i>Lappula marginata</i>																					+	
<i>Potentilla bifurca</i>	+	+				r				+		+	+	+			+			r		
<i>Linaria acutiloba</i>							+	+	+				1	+	+	+						
<i>Hyoscyamus niger</i>																	+	+	+			
<i>Panzeria lanata</i>																	+	+	+			
<i>Neopallasia pectinata</i>																	+	+	+			
<i>Ceratocarpus arenarius</i>																		+	+			
<i>Crepis tectorum</i>																				+	+	2
<i>Galium verum</i>																				2	+	1
Сопутствующие виды																						
<i>Draba nemorosa</i>	+							r	+	+										r	+	
<i>Neslia paniculata</i>								+									r			r	+	
<i>Cleistogenes squarrosa</i>		+		+		+				+				+				+			+	
<i>Artemisia frigida</i>		+		+							+	r		+	+						+	
<i>Silene viscosa</i>						+	r	+						+	+							
<i>Elytrigia repens</i>	+		+	+		+			r	+		+	r	+		+	+			r	R	
Индифферентные виды																						
<i>Artemisia annua</i>				+									+									
<i>Artemisia mongolica</i>														+	+							
<i>Atriplex fera</i>	+					+	+	+	+	+			+				+				+	

Примечание. Цифрами даются баллы проективного покрытия: + – менее 1 %; 1 – от 1 до 5 %; 2 – от 6 до 10%; 3 – от 11 до 15 %. □ – блоки дифференциальных видов.

Таблица 10

Структура и видовой состав ассоциаций коноплевых залежей (фрагмент)

Флороценотип	БУРЬЯНИСТЫЕ ЗАЛЕЖИ									
	Коноплевые									
Формации										
Ассоциации	Полынно-коноплевые			Полынно-липучково-коноплевые			полынно-крупково-коноплевые			
Почва										
Номера описаний	123	162	200	32	33	91	153	164	157	144
Число видов	19	24	25	15	16	15	16	16	22	22
Проективное покрытие	80	60	60	70	80	70	50	40	60	60
Доминантные виды										
<i>Cannabis sativa</i>	3	1	1	2	2	3	2	2	2	2
<i>Artemisia scoparia</i>	2	2	2	2	2	2	+	+	+	+
<i>Heteropappus altaicus</i>	+	+	r	1	+	+	+	+	+	1
<i>Convolvulus arvensis</i>	+	+	+		1	+	+	2	2	1
Дифференциальные виды										
<i>Artemisia sieversiana</i>	1	2	2	+			+			
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	+	1					+	+	
<i>Artemisia commutata</i>	+	1	+							
<i>Artemisia glauca</i>			r	+	1	+			+	r
<i>Lappula microcarpa</i>			+	1	+	1		+	+	
<i>Medicago falcata</i>				+	+	+				
<i>Cleistogenes squarrosa</i>							+	+	+	+
<i>Draba nemorosa</i>							+	+	+	+
<i>Setaria viridis</i>							+		+	+
<i>Elytrigia repens</i>		r	+		+			+	+	+
Сопутствующие виды										
<i>Cleistogenes squarrosa</i>		+	+		+	+				
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	+			r	r			r		
<i>Artemisia frigida</i>				+	+					
<i>Potentilla bifurca</i>		+				+				+
<i>Astragalus adsurgens</i>										

<i>Veronica incana</i>	r		r							
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	+									
<i>Carex pediformis</i>					+					
<i>Convolvulus ammanii</i>	r		r		r		+		r	
<i>Chenopodium album</i>		+								+
<i>Chenopodium aristatum</i>				+	+					
<i>Nonea pulla</i>	+		r			r			r	
<i>Linaria acutiloba</i>			+			+			r	
<i>Salsola collina</i>	+			r	+					
<i>Draba nemorosa</i>		+	+							
ИндиФферентные виды										
<i>Artemisia annua</i>				+						
<i>Artemisia obtusiloba</i>		+								+
<i>Carduus crispus</i>							+			

Полынно-коноплевая ассоциация характеризуется незначительным видовым разнообразием при полном доминировании основных ценозообразователей. Видны участки обнаженной поверхности, отдельные виды представлены единичными особями, значительно удаленными друг от друга, ярусность слабо выражена. Общее проективное покрытие 40-80%. Видовое разнообразие на 100 м² составляет 14-25 видов. Почва каштановая, маломощная, легкосуглинистая. По жизненным формам преобладают травянистые стержнекорневые растения (рис. 12). Доминирующими видами являются: *Cannabis sativa*, *Artemisia scoparia*, *Artemisia sieversiana*. Субдоминантные виды: *Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*.



Рис. 12. Полынно-коноплевая ассоциация

Полынно-липушково-коноплевая ассоциация (*Artemisia scoparia*, *Artemisia sieversiana*, *Artemisia glauca* + *Lappula microcarpa* + *Cannabis sativa*) распространена в Центральной Туве повсеместно небольшими островками. Травяной покров разрежен, проективное покрытие ассоциаций 40-80%. Видовое разнообразие достигает 15-19 таксонов. Средняя высота 80 см. Эти сообщества приурочены к более сухим каштановым почвам.

Полынно-крупково-коноплевая ассоциация (*Artemisia scoparia*, *Artemisia glauca*, *Artemisia sieversiana* + *Draba nemorosa* + *Cannabis sativa*) находится на более увлажненных легкосуглинистых каштановых почвах. Ярусность не развита, травостой неоднородный, пятнистой структуры.

Общее проективное покрытие 40-60%. Характеризуется незначительным видовым разнообразием при полном доминировании основных ценозообразователей. Видны участки обнаженной поверхности. Видовое разнообразие на 100 м² составляет от 16-22 видов. По жизненным формам преобладают травянистые стержнекорневые растения. Субдоминантные виды: *Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*.

Флороценотип Б - Корневищные залежи

В ценозах пырейных залежей (*Elytrigia repens*), типичны представители (корневищной стадии), где господствуют корневищные и кистекоплевые, одно и двулетние стержнекорневые травянистые растения. Основным эдификатором является *Elytrigia repens*, составляющая до 50% от общей массы. Данный вид часто встречается еще на бурьянистой стадии, где часто угнетен сорными растениями, а кроме того еще не успел в достаточной степени разрастись и распространиться. Размножение и распространение пырея происходит преимущественно вегетативным путем. Массовое развитие этого растения можно наблюдать на 6-8 год. Это объясняется особенностями размножения и ослаблением с 3-5 года конкуренции бурьянных видов. Общее проективное покрытие 40-60%. Ярусность слабо выражена. Видовое разнообразие на 100 м² составляет 11-22 видов. Среди эдификаторов наиболее обычна: *Cleistogenes squarrosa*, *Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*, *Artemisia scoparia*. Выделены 8 ассоциаций корневищных залежей (табл. 11):

- **полынно-гетеропаптусово-пырейные** (*Artemisia scoparia*, *Heteropappus altaicus*, *Elytrigia repens*);
- **гетеропаптусово-вьюнково-пырейные** (*Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*);
- **гетеропаптусово-змеевково-пырейные** (*Heteropappus altaicus*, *Cleistogenes squarrosa*, *Elytrigia repens*);
- **ковыльно-гетеропаптусово-пырейные** (*Stipa capillata*, *Heteropappus altaicus*, *Elytrigia repens*);
- **смолевково-вьюнково-пырейные** (*Silene viscosa*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*);
- **липушково-вьюнково-пырейные** (*Lappula marginata*, *Lappula microcarpa*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*);
- **гетеропаптусово-щетиниково-пырейные** (*Heteropappus altaicus*, *Setaria viridis*, *Elytrigia repens*);
- **гетеропаптусово-гречишно-пырейные** (*Heteropappus altaicus*, *Fagopyrum esculentum*, *Elytrigia repens*).

Обычно пырейные залежи используются как сенокосные угодья, так как дают сено хорошего качества (Ооржак, 2007).

Полынно-гетеропаптусово-пырейная ассоциация (*Artemisia scoparia* + *Heteropappus altaicus* + *Elytrigia repens*) обычно распространена на более увлажненных темно-каштановых почвах. В каждой формации есть ассоциации, связывающие ее с другими формациями. Эту ассоциацию можно

назвать переходной стадией от бурьянистой к корневищной. Проективное покрытие 50-60%. Число видов колеблется 16-18. По жизненным формам преобладают травянистые корневищные растения (рис 13).



Рис. 13. Полянно-гетеропапбусово-пырейная ассоциация

косуглинистая. Содоминирующими видами являются: *Convolvulus arvensis*, *Artemisia scoparia*. Увеличивается количество дерновин *Cleistogenes squarrosa*, появляются дерновины *Stipa capillata*.

Ковыльно-гетеропапбусово-пырейная ассоциация (*Stipa capillata* + *Heteropappus altaicus* + *Elytrigia repens*) приурочена к сухим каштановым почвам. Эти участки занимают незначительные площади и расположены вблизи степям. Травостой низкий, средняя высота его не превышает 60 см, проективное покрытие 30-50%, слабая задернованность, распределение видов неравномерное. Ярусность слабо выражена, видовой состав на участках 100 м² в среднем составляет 11-14 видов.

Смолевково-вьюнково-пырейная ассоциация (*Silene viscosa* + *Convolvulus arvensis*, *C. ammannii* + *Elytrigia repens*) встречается на более сухих легкосуглинистых каштановых почвах. Ярусность не развита, травостой неоднородный, пятнистой структуры. Общее проективное покрытие 50-60%. Средняя видовая насыщенность 13-18 видов на пробную площадку. Содоминантные виды: *Heteropappus altaicus*, *Artemisia scoparia*. В составе травостоя указываются виды: *Cleistogenes squarrosa*, *Medicago falcata*, *Dianthus versicolor*.

Липучково-вьюнково-пырейная ассоциация (*Lappula microcarpa*, *L. marginata* + *Convolvulus arvensis* + *Elytrigia repens*) встречается на более сухих легкосуглинистых каштановых почвах. Ярусность не развита, травостой неоднородный, пятнистой структуры. Общее проективное покрытие 40-60%. Характеризуется незначительным видовым разнообразием при полном доминировании основных ценозообразователей. Видовое разнообразие на 100 м² составляет 15-21 видов. По жизненным формам преобладают травянистые корневищные растения. Содоминантные виды: *Heteropappus altaicus*, *Artemisia scoparia*.



Рис. 14. Гетеропапбусово-щетииково-пырейная ассоциация

стых каштановых почвах. Высота травостоя 30 см, общее проективное покрытие 40-70%. Видовое разнообразие на 100 м² составляет 16-21 видов. Содоминантные виды: *Artemisia scoparia*, *Convolvulus arvensis*.

Гетеропапбусово-вьюнково-пырейная ассоциация (*Heteropappus altaicus* + *Convolvulus arvensis* + *Elytrigia repens*) встречается на более сухих легкосуглинистых темно-каштановых почвах. Высота травостоя 30 см, общее проективное покрытие 40-70%. Видовое разнообразие на 100 м² составляет 16-21 видов. Содоминантные виды: *Artemisia scoparia*, *Convolvulus arvensis*.

Гетеропапбусово-змеевково-пырейная ассоциация (*Heteropappus altaicus* + *Cleistogenes squarrosa* + *Elytrigia repens*) характеризуется 16-20 видами на 100 м². Ярусность слабо выражена. Общее проективное покрытие 50-60%. Почва каштановая, маломощная и лег-

Гетеропапбусово-щетииково-пырейная ассоциация (*Heteropappus altaicus* + *Setaria viridis* + *Elytrigia repens*) обычно распространена на более увлажненных каштановых супесчаных почвах. В каждой формации есть ассоциации, связывающие ее с другими формациями. Эту ассоциацию можно назвать переходной от бурьянистой к корневищной стадии. Проективное покрытие 50-60%. Число видов колеблется от 16-20. По жизненным формам преобладают травянистые корневищные растения (рис 14).

Гетеропапбусово-гречишино-пырейная ассоциация (*Heteropappus altaicus* + *Fagopyrum esculentum* + *Elytrigia repens*) встречается на более сухих легкосуглини-

Структура и видовой состав ассоциаций корневищных залежей (фрагмент)

Таблица 11

Флороценотип Формации	КОРНЕВИЩНЫЕ ЗАЛЕЖИ																									
	Пырейные																									
Ассоциации	Полынно-гетеропаппусово-пырейные			Гетеропаппусово-вьюнково-пырейные				Гетеропаппусово-змеевково-пырейные			Ковыльно-гетеропаппусово-пырейная			Смолевково-вьюнково-пырейные			Липучково-вьюнково-пырейные			Гетеропаппусово-щетиново-пырейные			Гетеропаппусово-гречишно-пырейные			
Почва	Темно-каштановая			Темно-каштановая и светло-каштановая				Каштановая и темнокаштановая почва			Каштановая и темнокаштановая почва			Каштановая и темнокаштановая почва			Каштановая почва			Каштановая почва			Каштановая почва			
Номера описаний	145	124	185	202	134	180	142	121	155	159	139	197	177	137	126	194	206	55	80	91	79	90	83	99	51	78
Число видов	22	18	18	20	20	16	17	19	19	17	11	13	14	14	14	13	16	21	20	20	20	20	16	21	20	16
Проективное покрытие	60	50	60	50	50	60	50	60	60	50	40	50	50	50	60	50	60	50	50	60	50	50	60	60	70	40
Доминантные виды																										
<i>Artemisia scoparia</i>	2	+	1	+	+	+	+	3	1	2	+	+	+				+	1	+	+	+	1	+	3	1	2
<i>Convolvulus arvensis</i>	+	+	+	2	2	1	2	+	+	+	+	+	+	1	2	2	1		+	+	2	2	1	+	+	+
<i>Elytrigia repens</i>	3	2	3	3	2	3	1	+	+	1	1	1	1	3	1	2	1	+	3	3	2	2	3	+	+	+
<i>Heteropappus altaicus</i>	2	+	+	1	2	1	2	+	+	+	2	1	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Дифференциальные виды																										
<i>Atriplex fera</i>	+	+	+						+			+			r	r										+
<i>Avena sativa</i>	+	+	+						+																	+
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	+	+	+	r			+	1	1	+	+	+	+	r	+		+									+
<i>Medicago falcata</i>		+	+	+	+	+	+	+						+		+						r	+			
<i>Potentilla acaulis</i>			r	+	+	+	+																			
<i>Setaria viridis</i>		+		+	+	+	+	+	+																	
<i>Potentilla bifurca</i>	+	1			+	+	+	+						+												
<i>Artemisia glauca</i>	1	r				+	+	+	+	+				+						+				+		
<i>Fagopyrum esculentum</i>	+	+					r	+	+	+		+	+							r						
<i>Artemisia sieversiana</i>	1	+	+					+	1	1	+	+	+							r						
<i>Stipa capillata</i>											+	3	2													
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	+			r	r	r				r	+	+	+		r	r	r									
<i>Hyoscyamus niger</i>						+					+	+			r	r										

Флороценотип В - Рыхлокустовые залежи

Рыхлокустовые залежи возникают на месте корневищных залежей. В флороценотипах рыхлокустовых залежей господствуют корневищные, рыхлокустовые и короткорневищные травянистые многолетники. В составе флороценопита выделяются формации: змеевковые и овсяницевые залежи. Основными доминантами являются *Cleistogenes squarrosa*, *Helictrotrichon altaicum*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*. Среди содоминантов наиболее обычна: *Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*, *Lappula marginata*.

Змеевковая формация (*Cleistogenes squarrosa*) характерна на рыхлокустовой стадии и приурочена к каштановым, маломощным, супесчаным почвам. Характеризуются 12-24 видами на 100 м². Ярусность слабо выражена. Общее проективное покрытие 40-60%. Содоминирующими видами являются: *Heteropappus altaicus*, *Lappula marginata*, *Koeleria cristata*, *Helictrotrichon altaicum*. Увеличивается количество дерновин *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Helictrotrichon altaicum*, *Stipa capillata*. Эти особи знаменуют наступление новой стадии восстановления – плотнодерновинной.

Формация змеевковая состоит из 2 ассоциаций:

- **ковыльно-гетеропаппусово-змеевковых** (*Stipa capillata* + *Heteropappus altaicus* + *Cleistogenes squarrosa*);
- **вьюнково-пырейно-змеевковых** (*Convolvulus arvensis* + *Elytrigia repens* + *Cleistogenes squarrosa*) (табл. 12).

Ковыльно-гетеропаппусово-змеевковая ассоциация (*Stipa capillata* + *Heteropappus altaicus* + *Cleistogenes squarrosa*) встречается на более сухих легкосуглинистых каштановых и темно-каштановых почвах. Ярусность не развит, травостой неоднородный, пятнистой структуры. Общее проективное покрытие 40%. Средняя видовая насыщенность 12-14 видов на пробную площадку. Содомиnantные виды: *Koeleria cristata*, *Helictrotrichon altaicum*, *Convolvulus arvensis*, *Lappula marginata*. В составе травостоя встречаются ксерофильные растения: *Dianthus versicolor*, *Ceratocarpus arenarius* (рис. 15).



Рис. 15. Ковыльно-гетеропаппусово-змеевковая ассоциация

Вьюнково-пырейно-змеевковая ассоциация (*Convolvulus arvensis* + *Elytrigia repens* + *Cleistogenes squarrosa*) характеризуется 20-24 видами на 100 м². Ярусность слабо выражена. Общее проективное покрытие 40-60%. Почва каштановая и темно-каштановая, маломощная, легкосуглинистая. Содоминирующими видами являются: *Festuca valesiaca*, *Heteropappus altaicus*, *Lappula marginata*, *Koeleria cristata*, *Helictrotrichon altaicum*. Увеличивается количество дерновин *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Helictrotrichon altaicum*, *Stipa capillata*. Эти особи знаменуют наступление новой стадии восстановления – плотнодерновинной.

Овсяницева формация (*Festuca valesiaca*) встречается на более сухих горно-каштановых почвах. Травостой разреженный, появляется дернина. Ярусность слабо выражена. Общее проективное покрытие 40-50%. Средняя видовая насыщенность 16-24 видов на пробную площадку. Содомиnantные виды: *Convolvulus arvensis*, *Lappula marginata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Heteropappus altaicus*.

Ассоциации:

- **гетеропаппусово-вьюнково-овсяницева** (*Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*, *Convolvulus ammannii*, *Festuca valesiaca*);
- **тонконогово-лапчатково-овсецовая** (*Koeleria cristata*, *Potentilla bifurca*, *Helictrotrichon altaicum*).

Гетеропаппусово-вьюнково-овсяницева ассоциация (*Heteropappus altaicus* + *Convolvulus arvensis*, *C. ammannii* + *Festuca valesiaca*) часто приурочена к щебнистым темно-каштановым почвам. Травостой разреженный, общее проективное покрытие 40-50%. Видовая насыщенность – 12-24 видов на 100 м².

Тонконогово-лапчатково-овсецовая ассоциация (*Koeleria cristata* + *Potentilla bifurca* + *Helictrotrichon altaicum*) встречается на более сухих каштановых почвах. Ярусность слабо выражена. Общее проективное покрытие 40-50%. Средняя видовая насыщенность 16-18 видов на пробную пло-

щадку. Содоминантные виды: *Convolvulus arvensis*, *Lappula marginata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Heteropappus altaicus*.

Флороценотип Г - Плотнокустовые залежи

Плотнокустовая стадия знаменует этап вторичного зацеления. Индикатором данной стадии – появление особей ковылей (*Stipac apillata*, *Stipa krylovii*). Они в основном находятся по окраинам основной пахотной полосы. В Центральной Туве восстановление залежей до плотнокустовой стадии наблюдается очень редко. В флороценотипах плотнокустовых залежей господствуют кистекорневые, коротко и длиннокорневищные травянистые многолетники. Особенностью этого цикла являются появление плотнокустовых злаков таких как, *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Helictrotrichon altaicum* образующие дерновины, пространство между которыми занято различными представителями разнотравья. Доминирующие злаки не образуют пятен и скоплений, а распространены диффузно (рис. 16).



Рис. 16. Змеевково-овсяницево-ковыльная ассоциация

Ковыльные (*Stipa capillata*) вторичные степи занимают сравнительно небольшие площади. Формация характерна на сухих каштановых щепнистых почвах. Общее проективное покрытие 50-60%. На участках в 100 м² встречаются до 11-15 видов растений. Возраст плотнокустовых залежей колеблется от 15 и более лет. Основными эдификаторами являются *Stipa capillata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Festuca valesiaca*, *Helictrotrichon altaicum*. Соэдификаторами являются *Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Artemisia scoparia*.

Ассоциации:

- **змеевково-овсяницево-ковыльные** (*Cleistogenes squarrosa*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*) (табл. 13);
- **змеевково-тонконогово-ковыльные** (*Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Stipa capillata*);
- **попынно-овсецово-ковыльные** (*Artemisia scoparia*, *Artemisia sieversiana*, *Artemisia frigida*, *Helictrotrichon altaicum*, *Stipa capillata*).

Змеевково-овсяницево-ковыльная ассоциация (*Cleistogenes squarrosa* + *Festuca valesiaca* + *Stipa capillata*) встречаются рядом с мелкодерновинными-злаковыми степями. Травостой этих залежей относительно негустой, видовая насыщенность 13-15. Проективное покрытие 50-60%. Основу травостоя составляет *Cleistogenes squarrosa* с участием *Stipa capillata*.

Змеевково-тонконогово-ковыльная ассоциация (*Cleistogenes squarrosa* + *Koeleria cristata* +



Рис. 17. Попынно-овсецово-ковыльная ассоциация

Stipa capillata) встречаются рядом с мелкодерновинными-злаковыми степями. Травостой этих залежей относительно негустой, видовая насыщенность 11-15. Проективное покрытие 50%. Основу травостоя составляет *Cleistogenes squarrosa* с участием *Stipa capillata*.

Попынно-овсецово-ковыльная ассоциация (*Artemisia scoparia*, *A. sieversiana*, *A. frigida* + *Helictrotrichon altaicum* + *Stipa*

capillata) характерна на сухих каштановых и темно-каштановых щепнистых почв. Общее проективное покрытие 50-70%. На участках в 100 м² встречаются до 11-13 видов растений. Для залежей характерно разреженный травянистый покров (рис. 17).

Таблица 12

Структура и видовой состав ассоциаций рыхлокустовых залежей (фрагмент)

Флороценотип	РЫХЛОКУСТОВЫЕ ЗАЛЕЖИ								
	Змеевковые					Овсяницевые		Овсецовые	
Формации	Ковыльно-гетеропаппусово-змеевковые		Вьюнково-пырейно-змеевковые			Гетеропаппусово-вьюнково-овсяницевые		Тонконогово-лапчатково-овсецовые	
Ассоциации	Каштановая и темно-каштановая		Каштановая и темно-каштановая			Темно-каштановая		Каштановая	
Почва	Каштановая и темно-каштановая		Каштановая и темно-каштановая			Темно-каштановая		Каштановая	
Номера описаний	151	174	163	184	210	164	207	50	54
Число видов	14	14	25	21	21	22	24	18	16
Проективное покрытие	40	40	60	40	50	50	50	50	40
Доминантные виды									
<i>Koeleria cristata</i>	+	+	+	+	+	r	r	1	1
<i>Helictotrichon altaicum</i>		1	+	+	+	+	+	3	3
<i>Convolvulus arvensis</i>	+	+	1	1	2	1	+	+	+
<i>Heteropappus altaicus</i>	2	2	1	+	+	1	1	+	+
<i>Lappula marginata</i>	+	+	+	+	+	r	+	+	+
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	2	2	3	2	2	r	+		
<i>Festuca valesiaca</i>	+	r	+	+	+	3	2		
Дифференциальные виды									
<i>Artemisia scoparia</i>	+	+				+		+	
<i>Artemisia sieversiana</i>	+	+							+
<i>Stipa capillata</i>	2	2					+		
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	+	+						r	r
<i>Elytrigia repens</i>	+		+	1	1	r		r	
<i>Panzeria lanata</i>			+	+	+				
<i>Linaria acutiloba</i>			+	+	+	+	+		
<i>Avena sativa</i>	+		r	+	r				
<i>Nonea pulla</i>				r		+	r		
<i>Convolvulus ammannii</i>	+			+	+	1	+	+	
<i>Artemisia glauca</i>						+	r		
<i>Avena sativa</i>			r	+				+	+
<i>Potentilla bifurca</i>			r	+			+	+	+
<i>Atriplex fera</i>						+		+	+
<i>Silene viscosa</i>				+		+		+	+

ИндиФферентные виды									
<i>Potentilla bifurca</i>			r	+			+		
<i>Atriplex fera</i>						+			
<i>Silene viscosa</i>			+		+	+			
<i>Astragalus adsurgens</i>				+	+		+		
<i>Vupleurum scorzonerifolium</i>			+	r					
<i>Carex duriuscula</i>						r		r	r
<i>Draba nemorosa</i>			r	+	r			+	r
<i>Hyoscyamus niger</i>		+	+						
<i>Leonurus tataricus</i>				l	+		r		
<i>Veronica incana</i>			r	r	r		+	+	r
<i>Dianthus versicolor</i>	+		+			+			+
<i>Medicago falcata</i>			+		+	+			
Сопутствующие виды									
<i>Androsace maxima</i>		+					r	r	
<i>Melilotus albus</i>				+	+				r
<i>Neslia paniculata</i>						+			r
<i>Galium verum</i>						+			
<i>Artemisia frigida</i>		+						r	+
<i>Cannabis ruderalis</i>			+		+				
<i>Capsella bursa-pastoris</i>		+				+			
<i>Cirsium setosum</i>						+			
<i>Brassica campestris</i>						+		r	
<i>Poa angustifolia</i>							+		
<i>Poa attenuata</i>							+		
<i>Potentilla tanasetifolia</i>			+				r		
<i>Silene borysthenica</i>					r	+			
<i>Stellaria dichotoma</i>							+		

Таблица 13

Структура и видовой состав ассоциаций плотнокустовых залежей (фрагмент)

Флороценотип	ПЛОТНОКУСТОВЫЕ ЗАЛЕЖИ							
	Ковыльные залежи							
Формации								
Ассоциации	Змеевково-овсянищевы-ковыльные			Змеевково-тонконогово-ковыльные		Полынно-овсецово-ковыльные		
	Темно-каштановая			Каштановая и темно-каштановая		Каштановая и темно-каштановая		
Почва								
Номера описаний	212	162	165	42	45	32	34	35
Число видов	15	15	11	15	11	11	13	13
Проективное покрытие	50	50	60	50	60	70	50	70
Доминантные виды								
<i>Artemisia scoparia</i>				r	+	+	+	+
<i>Festuca valesiaca</i>	1	2	2					
<i>Stipa capillata</i>	2	2	2	2	2	2	3	2
<i>Heteropappus altaicus</i>	+	+	+	+	+	1	1	1
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	2	3	2	2	3	+	+	+
<i>Helictrotrichon altaicum</i>	+	+	+	+	+	3	2	3
<i>Convolvulus arvensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	R
<i>Elytrigia repens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Дифференциальные виды								
<i>Artemisia glauca</i>	+	+	+					
<i>Panzeria lanata</i>	+	+	+					
<i>Artemisia scoparia</i>	r	+	+					
<i>Artemisia glauca</i>				+	+			
<i>Panzeria lanata</i>				+	+			
<i>Koeleria cristata</i>				+	+		r	
<i>Artemisia sieversiana</i>						+	+	+
<i>Artemisia frigida</i>						+	+	+
<i>Ceratocarpus arenarius</i>						+	+	+
<i>Hyoscyamus niger</i>						+	+	+
Сопутствующие виды								
<i>Carex duriuscula</i>	+			+			+	
<i>Dianthus versicolor</i>	+				+		+	
<i>Potentilla bifurca</i>	+						+	
<i>Leymus ramosus</i>			r			+		
Индиферентные виды								
<i>Cannabis sativa</i>								+
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	+			+				
<i>Convolvulus ammannii</i>	+			+				
<i>Atriplex fera</i>		r					+	
<i>Draba nemorosa</i>			r				+	+
<i>Chenopodium aristatum</i>	r						+	
<i>Taraxacum officinale</i>								+
<i>Lappula microcarpa</i>	+		+	+				
<i>Carduus crispus</i>								+
<i>Plantago media</i>		+	+		+			
<i>Silene viscosa</i>		+			+			
<i>Veronica incana</i>	+			+				

Таким образом, при классификации залежной растительности Центральной Тувы нами выделены 4 стадии восстановления: бурьянистая, корневищная, рыхлокустовая и плотнокустовая, включающие 7 формаций, 26 ассоциаций, при этом основное разнообразие синтаксонов выделено в составе бурьянистых и корневищных залежей, особенно полынных и пырейных ассоциаций.

4.3 Особенности демутиации залежной растительности, важнейшие стадии зацеplинения

Первые исследователи растительности степной зоны обратили внимание на то, что на оставленных под залежи участках происходит смена одних растительных группировок другими (Семенова-Тян-Шанская, 1953). Демутация как сложный процесс восстановления естественной растительности, но и почвенного плодородия после определенного периода ее освоения под посевы культурных растений изучены в различных секторах Евразийского пространства (Голубинцева, 1930; Глумов, 1953; Микляева, 1996, Быков и др., 2003).

По А.А. Титляновой и др. (1993), восстановление растительности на залежах протекает по типу вторичных сукцессий, относящихся к сингенетическим сменам растительности. А Г.Н. Высоцкий (цит. по А.М. Семенов-Тян-Шанской, 1953) считал, что демутиацию залежей следует причислять к «катастрофическим сменам», так как развитие растительного покрова на них происходит после полного уничтожения целинного травостоя.

В схему классификации включены и другие залежные формации, характеристика которым дана ранее. Являясь частью сложного природного комплекса, залежные сообщества связаны между собой и зависят от климатических, экологических условий. Наиболее заметно сукцессия в экосистеме проявляется в смене растительности – в изменении видового состава и замещении одних доминантов другими.

Сукцессия на залежных землях на месте сухих степей в условиях горно-котловинного рельефа Тувы имеет свою специфику. При описании залежных сообществ Тувинской котловины выявлены бурьянистая, корневищная и рыхлокустовая стадии зацеplинения и переходные между ними. Бурьянистые перелог условно можно разделить на мелко- и крупнобурьянистые в зависимости от видов доминантов.

Характерным признаком бурьянистых залежей является преобладание однолетних стержнекорневых растений. Демутацию залежей можно рассмотреть по схеме зацеplинения залежей на каштановых легкосуглинистых и светло-каштановых супесчаных (рис. 18), темно-каштановых и черноземных почвах в Центрально-Тувинской котловине (рис.19).

Точный возраст многих залежей установить очень трудно, а темпы и схемы зарастания залежей, даже занимающих одинаковые экотопы, неодинаковы и зависят от многих причин.

Бурьянный перелог осенью и весной насыщается водой на большую глубину через конические полости, образовавшиеся в почвы при отмирании корневой системы высокорастущих однолетних сорняков. Все это способствует развитию аэробного процесса, при котором непрерывно идет образование зольной и азотной пищи за счет минерализации отмирающей корневой системы и наземной массы дикой растительности. Такие условия являются благоприятными для развития корневищных злаков, а поэтому на следующие годы бурьянистый перелог переходит в пырейный. В условиях континентального климата Центральной Туве стадия мелкого бурьяна является преобладающей. Такие залежи уже числятся пастбищами, но плохо поедается скотом. А кормовое достоинство мелкобурьянистых залежей очень низкое. В практических целях залежи с этим типом не используются. Они являются очагами распространения сорняков. Отметим, что бурьянистые залежи имеют низкую хозяйственную оценку и кормовое достоинство их очень низкое, так как доминантами и субдоминантами являются сорные и ядовитые растения (*Artemisia scoparia*, *Cannabis sativa*, *Convolvulus arvensis*, *Chenopodium album* и др.). Такие растительные сообщества практически не используются для выпаса скота в Центральной Туве (Ооржак, 2007).

Уже на второй год основные доминанты бурьянистой стадии - *Artemisia scoparia*, *Cirsium setosum*, *Neopallasia pectinata* выпадают из травостоя и заменяются пыреем ползучим, который резко увеличил свое участие в фитоценозе. Таким образом, вид который в будущем займет доминирующую позицию, присутствует в сообществе с самого начала.

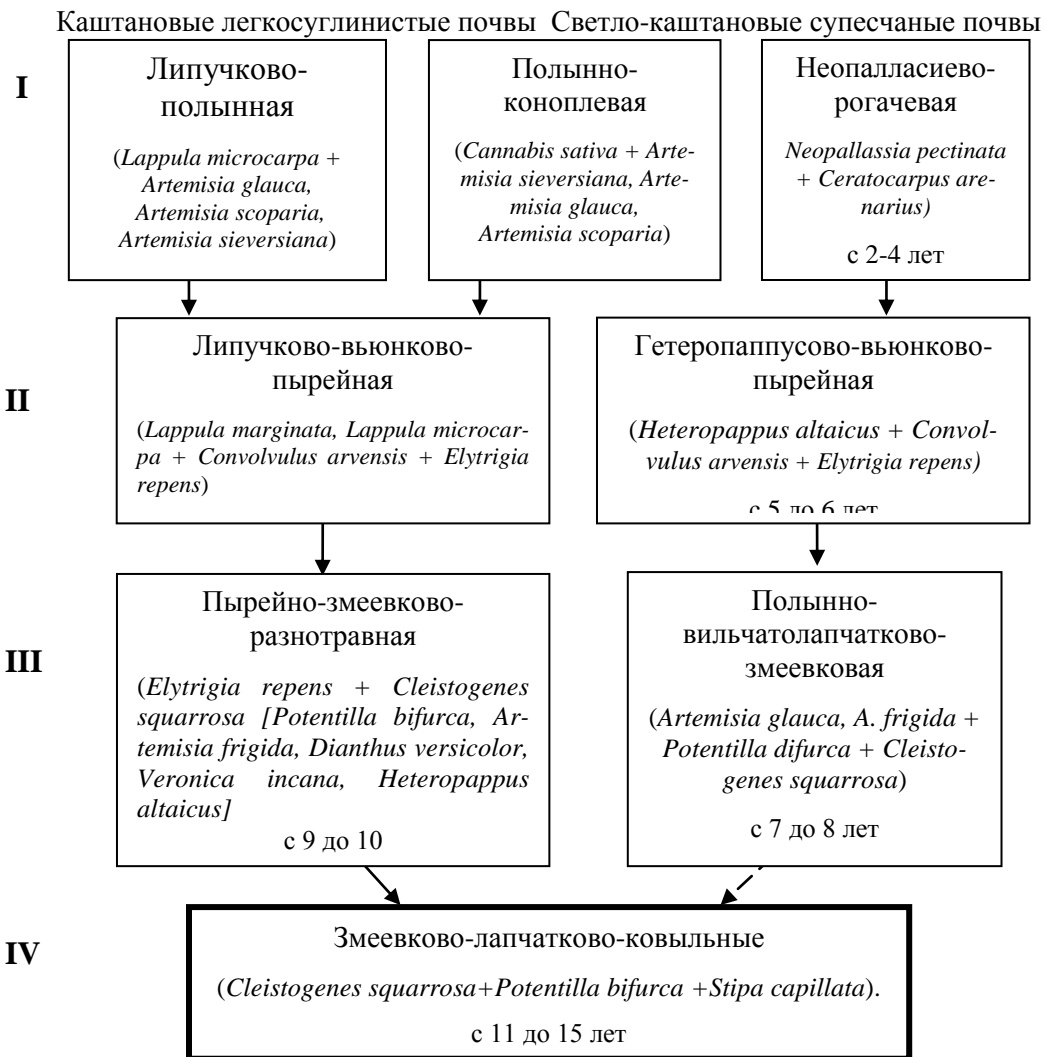


Рис. 18. Схема зацелинения залежей на каштановых легкосуглинистых и светло-каштановых супесчаных почвах

Примечание к схеме демуляции

- I - IV** - стадии залежной сукцессии (зацелинения)
- _____ - векторы направленности сукцессии
- - вектор вероятностного направления сукцессии (не всегда наблюдаемая смена сообществ)
- Квадрат с жирной линией** - заключительная стадия сукцессии (вторичная целина)
- Квадрат с тонкими линиями** - условно-заключительная стадия на залежах по фону светлокаштановых супесчаных почв



Рис. 19. Схема зацелинения залежей на черноземных (а, б) и темно-каштановых почвах (в):
 а, в – нормальный ряд; б – нормальный ряд (под влиянием сенокосения);
 Примечание к схеме демуляции I - IV - стадии залежной сукцессии (зацелинения)
 —> - векторы направленности сукцессии

При дальнейшем развитии пырейного перелога в почве увеличивается содержание органического вещества, в связи, с чем постепенно аэробные условия сменяются анаэробными. В почве на пырейном перелоге накапливаются большие запасы органического вещества, которые обеспечивают связывание распыленных частичек почвы в отдельные структурные агрегаты. Которые оказывают свое влияние на следующие свойства и режимы почв: физические – пористость, плотность сложения, водный, воздушный, тепловой, микробиологический и питательные режимы; физико-механические свойства – связанность, коркообразование; противоэрозионную устойчивость почв (Намзалов и др., 1998).

На рыхлокустовой стадии, пырей изреживается и на его место занимают рыхлокустовые и дерновинные злаки и сопутствующие им виды (*Cleistogenes squarrosa*, *Agropyronc ristatum*, *Stipa capillata*, *Convolvulus ammannii*, *Potentilla bifurca* и др.), более приспособленные к создавшимся новым условиям почвенной среды. Рыхлокустовая стадия в Центральной Туве представлена ковыльно-гетеропаппусово-змеевковыми, выюнково-пырейно-змеевковыми, гетеропаппусово-выюнково-овсяницевыми залежными сообществами.

Процесс накопления органического вещества проходит, как и в период пырейного, но более, замедленным темпом и может длиться на протяжении 10-15 лет. В этот период времени происходит перевод всего запаса элементов почвенной пищи в органическую форму, недоступную для усвоения ее рыхлокустовыми злаками. Они в первую очередь начинают ощущать недостаток воды, хотя они сами более приспособлены к экономичному испарению. В силу такого состояния условий почвенной среды рыхлокустовые злаки сменяются плотнокустовыми видами. В целом важную роль в демутиации залежей играет влажность почвы, плотность субстрата, изменение агрегатного состояния почв, мощность ветоши, а также особенности их деструкции.

Плотнокустовые залежи встречаются лишь на небольших площадях и приближаются к травостой целинных степей. Эти залежи местное население в основном используют для сенокосения. Качество сена хорошее.

Таким образом, демутация растительности на залежах показывает происходящие изменения в структуре ценозов, где начальной бурьянистой стадии преобладают стержнекорневые малолетники – *полыни* и *конопля*. В дальнейшем идет насыщение ценозов видами коротко- и длиннокорневищных форм. Диагностическим видом и основным доминантом залежных сообществ корневищной стадии является *Elytrigia repens*. Далее роль рыхло- и плотнокустовых злаков усиливается, которые постепенно вытесняют растения не приспособленных к сухим условиям среды.

Большое влияние на процесс формирования залежи имеет длительность предшествующих производных стадий, изменяющих среду и травостой степи еще до распашки, следовательно, определяющих в той или иной мере состав и структуру будущего степного сообщества.

Точный возраст многих залежей установить очень трудно, а темпы и схемы зарастания залежей, даже занимающих одинаковые экотопы, неодинаковы и зависят от многих причин, в числе которых Е.М. Лавренко (1940) выделяет следующие: степень мощности гумусового горизонта, продолжительность культуры, характер обработки почвы, последняя культура, характер использования залежи, тип почвы, а также степень засоренности диаспорами сорных и залежных растений. Поэтому разновозрастные залежи могут выглядеть одинаково, а одновозрастные, наоборот, отличаться друг от друга. Легкий гранулометрический состав почвы, небольшое количество осадков, а также большая распаханность территорий и отсутствие очагов обсеменения удлиняют бурьянистую стадию (Быков, 2002; Давыдова, 2006; Ооржак, Дубровский, Намзалов, 2005).

Быковым И.П. и др. (2003) в залежных сообществах Бурятии отмечены участки, где сразу же после прекращения обработки почвы, минуя бурьянистую стадию, сразу наступала корневищная стадия. Как правило, такие участки расположены возле лесозащитных полос или же почва участка была в значительной степени засорена корневищами во время возделывания культурных растений.

Четыре классические стадии, отмеченные нами выше, могут четко проявляться на одновозрастных залежных ценозах. Они могут выглядеть неодинаково, но отличаться друг от друга, а разновозрастные – одинаково.

ГЛАВА V. Залежная сукцессия и микробиологическая деструкция опада в сообществах

5.1. Структура залежных фитоценозов и динамика наземной продуктивности залежей

Восстановление растительности на залежах протекает по типу вторичных сукцессий, относящихся к сингенетическим сменам растительности (Зайченко, Хакимзянова, 1999; Титлянова, Афанасьева, Наумова, 1993).

Изучение особенностей смены фитоценозов проводились на многолетних залежах (5-10 лет) в Центрально-Тувинской котловине с 2005-2006 гг. Здесь были трансформированы под пашни 26% от общих площадей сельскохозяйственных земель. Равнинные межсочные пространства и древние террасы с каштановыми почвами в настоящее время в большей степени заняты пашнями и залежами. В Центральной Туве по распространению стоят каштановые почвы (Носин, 1963), по механическому составу в основном легкосуглинистые и супесчаные разновидности с неглубоким (в пределах 50 см от поверхности) залеганием щебня или песка. Увеличение водопроницаемости в глубоких горизонтах является характерной особенностью каштановых почв, определяющей отсутствие в них аккумуляции гипса и легкорастворимых солей. В целом для каштановых почв характерны малая мощность, легкий механический состав, высокое содержание скелетных включений (до 50-80 %), укороченность гумусового профиля и незначительные запасы гумуса - 2,3-4,0 % (Носин, 1963).

Светлокаштановые почвы, в отличие от каштановых почв, имеют менее четко дифференцированный профиль. Гумусовый горизонт мощностью 7-12 см бесструктурный, с низким содержанием гумуса (1,5-2,0%), рыхлый, с легкосуглинистым механическим составом, с большим содержанием гальки и щебня (Носин, 1963).

Работа проводилась в окрестности озера Чедер Кызылского кожууна на пробных площадках 1 м² (рис. 20). Для исследования были выбраны залежные сообщества на каштановых почвах по стадиям их восстановления:

1. Полынно-коноплева залежь (бурьянистая стадия);
2. Выюнково-пырейная (корневищная стадия);
3. Вильчатоплапчатково-змеевковая залежь (стадия рыхлокустовых злаков);

И участок Полынно-коноплева залежь (4-5 год восстановления) характеризуется незначительным видовым разнообразием при полном доминировании основных ценозообразователей. Видны участки обнаженной поверхности, отдельные виды представлены единичными особями, значительно удаленными друг от друга, ярусность слабо выражена. Общее проективное покрытие 30-40%. Видовое разнообразие на 1 м² составляет 11 видов. Почва каштановая, маломощная, легкосуглинистая. По жизненным формам преобладают травянистые стержнекорневые растения. Доминирующими видами являются: *Artemisia scoparia*, *Artemisia sieversiana*, *Cannabis sativa*. Субдоминантные виды: *Hyoscyamus niger*, *Neopallasia pectinata*.

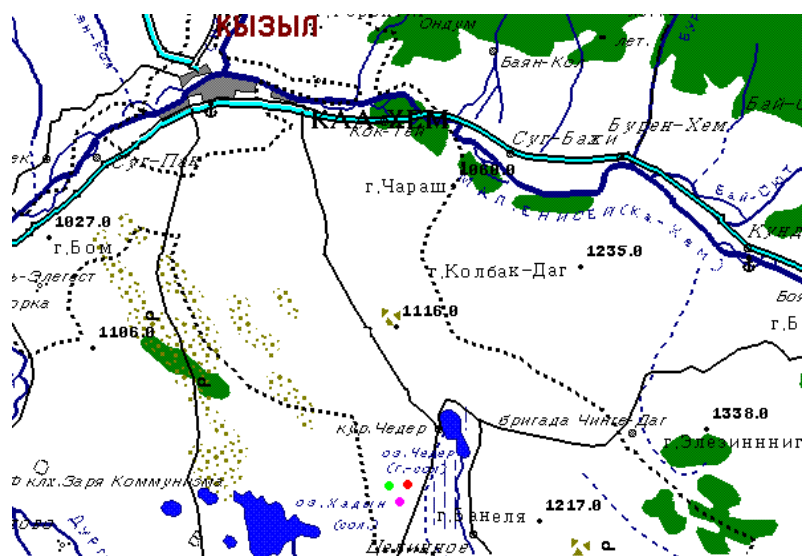


Рис. 20. Район исследования и ключевые участки

- полынно-коноплева залежь,
- выюнково-пырейная залежь,
- вильчатоплапчатково – змеевковая залежь

Общие запасы живой фитомассы в полынно-коноплевом сообществе в среднем за 2005 год составило 11,5 ц/га, 2006 год – 12,05 ц/га. Повышение надземной биомассы у полынно-коноплевого сообщества наблюдается с июня по август месяцы. Потом идет постепенное снижение урожайности (табл. 14).

Таблица 14

Биологическая продуктивность надземной фитомассы залежных фитоценозов, ц/га воздушно сухой массы (2005, 2006 гг.)

год	месяц	Типы залежей		
		Полынно-коноплевая (3-4 год)	Вьюнково-пырейная (5-6 год)	Вильчатопыльчатково-змеевковая (10-12 год)
2005	май	6,4	5,83	5,37
	июнь	8,6	8,68	10,72
	июль	15,3	14,42	16,64
	август	16,68	11	14,52
	сентябрь	13,2	8,5	10,45
	октябрь	8,97	6,11	8,73
	<i>Всего</i>	<i>69,15</i>	<i>54,54</i>	<i>66,43</i>
	среднее	11,5	9,09	11,07
2006	май	8,50	4,55	5,32
	июнь	10,63	10,04	12,25
	июль	15,96	15,71	16,34
	август	15	13,42	15,15
	сентябрь	13,6	12	12,14
	октябрь	8,61	10,36	9,95
	<i>Всего</i>	<i>72,3</i>	<i>66,08</i>	<i>71,15</i>
	среднее	12,05	11,01	11,9

II участок Вьюнково-пырейная залежь (5-6 год) характеризуется также незначительным видовым разнообразием, где основным доминантом и содоминантом являются: *Elytrigia repens*, *Convolvulus arvensis*, *Heteropappus altaicus*. Количество видов на 1 м² составляет 8 видов. Не видны участки обнаженной поверхности, ярусность слабо выражена. Общее проективное покрытие 40-50%. Почва каштановая, маломощная, легкосуглинистая.

Запасы живой фитомассы вьюнково-пырейного сообщества за 2005 год составило 9,09 ц/га, а за 2006 равно 11,01 ц/га. Повышение продуктивности этого участка наблюдается с июля по август месяцы. Затем идет постепенное снижение урожайности. Залежи этой стадии используются для сенокоса, где в большей степени встречаются растения из семейства бобовых. Однако качество сена среднее, из-за присутствия сорных и ядовитых растений (Ооржак, 2007).

III участок Вильчатопыльчатково-змеевковая залежь (8-10 год) характеризуется видами на 1 м² – 10 видами. Ярусность слабо выражена. Общее проективное покрытие 40-50%. Почва каштановая, маломощная, легкосуглинистая. Доминирующими видами являются: *Potentilla bifurca*, *Cleistogenes squarrosa*. Увеличивается количество дерновин *Cleistogenes squarrosa*, появляются дерновины *Stipa capillata*. Эти особи знаменуют наступление новой стадии восстановления – плотной дерновины.

Общие запасы живой фитомассы в вильчатопыльчатково-змеевковом сообществе в среднем за 2005 год составило 11,07 ц/га, а 2006 год – 11,9 ц/га.

Для этой залежи характерное увеличение продуктивности с июня по июль месяцы. Эти залежи местное население в основном используют для сенокоса. Качество сена хорошее.

Продуктивность в целом, на каштановых легкосуглинистых почвах, мало меняется от 4,0-7,0 ц/га, однако качественный состав травостоя существенно изменился. Наибольшая продуктивность надземной фитомассы характерна для полынно-коноплевого сообщества в 2005-2006 годы. Наименьшая продуктивность наблюдается в вьюнково-пырейном сообществе.

Каждый тип экосистем характеризуется определенными запасами и структурой растительного вещества (Титлянова, 1983). Надземное растительное вещество состоит из зеленой фитомассы растений и мортмассы – ветошь и подстилка. К ветоши относятся стоящие на корню сухие отмершие стебли и листья растений, а к подстилке – лежащий на земле измельченный и затронутый разложением слой мертвых остатков (Семенова-Тян-Шанская, 1960).

Одной из основных причин потерь гумуса при освоении целинных почв и возделывании на них сельскохозяйственных культур является уменьшение количества растительных остатков, поступающих в почву при смене естественного биоценоза агроценозом (Титлянова, Тихомирова, Шатохина, 1982; Гамзиков, Кулагина, 1992; Фокин, 1994; Титлянова, Булавко, Кудряшова и др., 1998). В результате смены различных травянистых фитоценозов при зарастании залежей происходит накопление органического вещества, оптимизируются естественные почвообразовательные процессы, в частности гумусообразование. Для последнего большое значение имеют размеры поступления в почву растительных остатков.

Потенциальными источниками гумуса можно считать все компоненты биоценоза, поступающие на поверхность почвы и в ее толщу. Накопление гумуса, распределение его по профилю почвы зависят от запасов фитомассы, глубины проникновения корней по почвенную толщу, а также от особенностей микробиологического режима почв.

Известно, что фитоценотическая роль отдельных видов и групп в составе сообщества в значительной степени определяет продуктивность и особенности сезонной динамики нарастания зеленой массы. Другими факторами, влияющими на рост и продуктивность травянистых растений, являются температура воздуха и почвы (весной), количество осадков, выпадающих за вегетационный период (Меркушева и др., 2006).

По общему запасу фитомассы все изученные залежи согласно десятибалльной шкале Н.И. Базилевич и Л.Е. Родина (1964), можно охарактеризовать как очень малопродуктивные (2 балла – общее количество биомассы от 25-50 ц/га) и малопродуктивные (3 балла – 51-125 и 4 балла 126-250 ц/га соответственно).

Таким образом, изученные фитоценозы относятся к группам мало продуктивных. Продуктивность залежей непостоянна в течение сезона. Обычно минимальная продуктивность отмечается в весенний и раннелетний периоды. Уровень биологической продуктивности залежных сообществ зависит от их возраста, видового состава растений, слагающих конкретные сообщества, и почвенно-экологических условий их местообитания. Особенно велика роль осадков, значительные отклонения которых от средней величины вызывают перемены в составе растительности и в урожайности растительности.

5.2. Микроорганизмы-деструкторы и микробиологическая деструкция растительного опада, а также модельных субстратов: белка и целлюлозы и влияние на нее температуры и влажности

Преобладающей группой микроорганизмов в микробном сообществе растительного опада являются бактерии. Благодаря активности различных ферментных систем, бактерии принимают активное участие в деструкции органических веществ растительных остатков.

Большую роль в разложении растительного опада играет функциональная группа бактерий – гидролитики. Которые в свою очередь делятся на две группы: организмы, разлагающие легко гидролизуемые соединения (сапрофиты, протеолитики, амилолитики и др.), и организмы, разлагающие устойчивые полимеры клеточной стенки (целлюлозоразрушающие бактерии). Последним принадлежит первенствующая роль в круговороте углерода, так как целлюлоза является самым распространенным органическим соединением в природе. В состав целлюлозы входят более 50% всего органического углерода (Лукомская, 1987). Кроме того, процесс распада клетчатки представляет существенный интерес для познания процесса почвообразования.

Среди гидролитиков встречаются аэробы и анаэробы. В присутствии кислорода аэробные микроорганизмы окисляют органическое вещество до CO_2 и H_2O , синтезируя при этом клеточную биомассу. Мономеры, рассеиваемые из гидролиза, могут использоваться диссипотрофными организмами. Продуктами гидролиза являются низкомолекулярные вещества – сахара, пептиды, аминокислоты, нуклеотиды, жирные кислоты. Они служат субстратами для анаэробных бродильных микроорганизмов, которые их преобразуют в летучие жирные кислоты, спирты и кетоны, а также CO_2 и H_2 . На конечных этапах анаэробного разложения находятся сульфатредуцирующие и метанобразующие микроорганизмы (Горленко и др., 1977; Заварзин, 1984; Widdel, 1988).

В аэробных условиях разложение целлюлозы ведут микроорганизмы разных таксономических групп: бактерии, грибы, актиномицеты. Необходимо отметить, что разложение целлюлозы аэробными бактериями падает с увеличением содержания лигнина и, наоборот, присутствие пентозанов и гемицеллюлоз делает клетчатку более доступной действию микроорганизмов (Частухин, Николаевская, 1968).

Активность целлюлозоразрушающих (ЦРБ) микроорганизмов зависит от факторов окружающей среды. Наиболее активное разрушение клетчатки отмечается при 28-30°C (Наплекова, 1974). При

низких температурах (менее 8°C) и при высоких (более 55°C) разложение целлюлозы замедляется (Banischova-Franklova, 1974).

Наиболее интенсивно клетчатка разлагается при влажности 70% от полной влагоемкости почвы. При увеличении влажности количество разлагаемой клетчатки снижается (Сечи, 1973). Численность ЦРБ в растительных опадах колеблется от десятков до сотен тысяч клеток на 1 г сухого растительного остатка (Гришкан, 1995).

Большое влияние на активность целлюлозоразрушающих бактерий оказывают сопутствующие микроорганизмы. В целинных и бесплодных почвах разложение целлюлозы происходит медленно, это объясняется не только неблагоприятными физико-химическими свойствами почв (кислой реакцией, недостатком азота и фосфора, низкими температурами и др.), но и в значительной степени биологическим фактором – наличием в почвах большого количества микробов – антогонистов целлюлозных бактерий: *Vac. mesentericus*, и грибов рода *Penicillium* и *Trichoderma* (Использование соломы..., 1980).

Интенсивность разложения целлюлозы во многом определяется типом почвы и зональностью. Активность микроорганизмов нарастает по генетическому ряду почв от подзолов к дерновоподзолистым, серым лесным почвам и черноземам. Положительную роль в процессе разрушения целлюлозы играет слабое засоление и аэрация почвы. ЦРБ плохо развиваются в кислых почвах, предпочитая нейтральные и слабощелочные. В составе разлагающих клетчатку микроорганизмов в более кислых малоплодородных почвах преобладают грибы (Наплекова, 1974).

Таким образом, целлюлозоразрушающие микроорганизмы могут быть использованы как показатели плодородия почвы. Как было сказано выше, в почвах низкого плодородия доминируют грибы. При улучшении питательного режима в почве, их место занимают бактерии (Мишустин, 1975).

Известный микробиолог В.Л. Омелянский установил, что разрушение целлюлозы есть результат двух типов брожения – водородного и метанового.

Водородное брожение – процесс расщепления клетчатки, сопровождающийся выделением водорода и образованием масляной и уксусной и уксусной кислот, углекислоты и др.

Метановое брожение – процесс расщепления клетчатки, сопровождающийся выделением большого количества метана, образованием масляной и уксусной кислот, углекислоты и др.

Бумага, находящаяся в жидкой среде, под действием бактерий, разлагающих клетчатку, вначале окрашивается в желтоватый цвет, а затем постепенно разрушается.

Среди микроорганизмов почвы наиболее широко представлены бактерии. Количество бактерий в почве зависит от ее типа и культурного состояния. Обычно с глубиной по почвенному профилю количество бактерий уменьшается. Особенно их много в поверхностных горизонтах, содержащих большое количество органического вещества (Наплекова, 1974).

Бактерии, населяющие почву, вызывают различные биохимические процессы по превращению органических и минеральных соединений. Эти процессы связаны с питанием и дыханием бактерий (Наплекова, 1974).

Наши исследования направлены на изучение динамики численности микробных сообществ растительных опадов в залежных сообществах. В пробах растительного опада были изучены различные физиологические группы бактерий: сапрофиты (аэробы и анаэробы), протеолитики – участвующие в разложении белка (аэробы и анаэробы), амилолитики-крахмалразрушающие, целлюлолитики – целлюлозоразрушающие (аэробы и анаэробы).

В микрофлоре исследуемых объектов преобладающей группой микроорганизмов были сапрофиты. Их численность колеблется от 10^5 до 10^7 кл/г. В разлагающихся растительных остатках численность сапрофитов больше, чем в зеленой массе на 1-3 порядка. Максимальная численность сапрофитов (аэробов и анаэробов) в растительных опадах обнаружена в осенний период во всех исследуемых залежных фитосистемах (табл. 15).

Таблица 15

Динамика численности сапрофитов растительного опада залежных сообществах Тувы

Год	Сообщество	Численность сапрофитов, клеток/г сухого растительного остатка					
		июнь		август		октябрь	
		аэробы	анаэробы	аэробы	анаэробы	аэробы	анаэробы
2005	Полынно-коноплевое	10^6	10^6	10^6	10^6	10^7	10^6
	Вьюнково-пырейное	10^6	10^6	10^5	10^6	10^7	10^6
	Вильчатоплапчатково-змеевковое	10^5	10^5	10^6	10^5	10^7	10^7
2006	Полынно-коноплевое	10^6	10^6	10^7	10^6	10^7	10^6
	Вьюнково-пырейное	10^7	10^5	10^6	10^6	10^7	10^6
	Вильчатоплапчатково-змеевковое	10^6	10^5	10^7	10^7	10^7	10^6

Численность микроорганизмов подвержена сезонной динамике. Одним из основных компонентов растительных остатков является целлюлоза (Виноградский, 1952; Имшенецкий, 1956). После отмирания растений оно подвергается разложению как аэробными, так и анаэробными целлюлозоразлагающими бактериями. В аэробных условиях разложение целлюлозы ведут микроорганизмы разных таксономических групп: бактерии, грибы, актиномицеты. Наиболее ярко это выражено у целлюлозоразлагающих бактерий (табл. 16). В течение года наблюдается рост численности ЦРБ – в начале и конце лета. Активность целлюлозоразрушающих микроорганизмов зависит от факторов окружающей среды. Наиболее активное разрушение клетчатки отмечается при 28-30⁰С (Наплекова, 1974).

Таблица 16

Динамика численности целлюлолитиков растительного опада залежных сообществ Тувы

Год	Сообщество	Численность целлюлолитиков, клеток/г сухого растительного остатка					
		июнь		август		октябрь	
		аэробы	анаэробы	аэробы	анаэробы	аэробы	анаэробы
2005	Полынно-конопленое	10 ⁴	10 ⁴	10 ⁶	10 ⁴	10 ³	10 ⁴
	Вьюнково-пырейное	10 ⁴	10 ⁶	10 ⁵	10 ⁴	10 ³	10 ⁵
	Вильчатоплапчатково-змеевковое	10 ⁵	10 ⁶	10 ⁵	10 ⁴	10 ⁴	10 ⁵
2006	Полынно-конопленое	10 ⁵	10 ⁶	10 ⁵	10 ⁵	10 ⁴	10 ⁴
	Вьюнково-пырейное	10 ⁴	10 ⁵	10 ⁵	10 ⁴	10 ⁴	10 ⁴
	Вильчатоплапчатково-змеевковое	10 ⁴	10 ⁵	10 ⁶	10 ⁵	10 ⁴	10 ⁴

Весной, с повышением температуры в воде и почве, численность бактерий начинает резко увеличиваться. Наиболее интенсивно клетчатка разлагается при влажности 70% от полной влагоемкости почвы. При увеличении влажности количество разлагаемой клетчатки снижается (Сечи, 1973). Численность ЦРБ в растительных опадах колеблется от десятков до сотен тысяч клеток на 1 г сухого растительного остатка (Гришкан, 1995).

Активное развитие целлюлолитиков связано с тем, что весной с оттаиванием почв в окружающую среду высвобождается тот растительный материал, который не успел разложиться за осень предыдущего года. В это время целлюлоза после механической обработки заморозания-оттаивания становится более доступной для целлюлозоразрушающих бактерий. Необходимо отметить, что разложение целлюлозы аэробными бактериями падает с увеличением содержания лигнина и, наоборот, присутствие пентозанов и гемицеллюлоз делает клетчатку более доступной действию микроорганизмов (Частухин, Николаевская, 1968). В июне, их численность достигает 10⁴-10⁶ кл/г. По мере потребления субстрата микроорганизмами, содержание целлюлозы к лету в среде становится меньше.

Наименьшее количество ЦРБ приходится на октябрь 2005 и 2006 годов. При осеннем понижении температуры воздуха, воды и почвы, рост микроорганизмов падает. При низких и высоких температурах разложение целлюлозы замедляется.

Целлюлозоразрушающие микроорганизмы могут быть использованы как показатели плодородия почвы. При улучшении питательного режима в почве, их место занимают бактерии. В оболочке клеток высших растений много целлюлозы (клетчатки). Распад целлюлозы в природе происходит под влиянием жизнедеятельности анаэробных и аэробных бактерий. Микроорганизмы, разлагающие клетчатку, широко распространены в природе, больше всего их в почве. Действующим началом в расщеплении целлюлозы является фермент целлюлаза. Вследствие деятельности целлюлозных бактерий в почве при разложении клетчатки образуется перегной – гумус.

Численность протеолитиков также подвержена сезонной динамике, хоть и в менее выраженной форме. Максимальная численность этой группы выявлено в конце лета и осенью. В это время их численность равна 10⁵-10⁷ кл/г. В растительном опаде в вьюнково-пырейном и вильчатоплапчатково-змеевковом сообществах численность данных групп бактерий дает резкий рост до 10⁷ в летне-осенний период (табл. 17).

Таблица 17

Динамика численности протеолитиков растительного опада залежных сообществ Тувы

Год	Сообщество	Численность протеолитиков, клеток/г сухого растительного остатка					
		июнь		август		октябрь	
		аэробы	анаэробы	аэробы	анаэробы	аэробы	анаэробы
2005	Полынно-конопленое	10 ⁵	10 ³	10 ⁶	10 ⁷	10 ⁷	10 ⁶
	Вьюнково-пырейное	10 ⁵	10 ³	10 ⁷	10 ⁵	10 ⁷	10 ⁶
	Вильчатоплапчатково-змеевковое	10 ⁵	10 ³	10 ⁷	10 ⁷	10 ⁷	10 ⁷
2006	Полынно-конопленое	10 ⁴	10 ⁵	10 ⁵	10 ⁶	10 ⁷	10 ⁶
	Вьюнково-пырейное	10 ⁴	10 ⁵	10 ⁵	10 ⁶	10 ⁷	10 ⁷
	Вильчатоплапчатково-змеевковое	10 ⁴	10 ⁴	10 ⁵	10 ⁶	10 ⁷	10 ⁷

Численность амилोलитиков в исследуемых растительных сообществах колеблется от $5,2 \times 10^5$ - $5,4 \times 10^9$ (табл. 18).

Таблица 18

Динамика численности амилोलитиков растительного опада залежных сообществах Тувы

Год	Сообщество	Численность амилोलитиков, клеток/г сухого растительного остатка		
		июнь	август	октябрь
2005	Полынно-коноплевое	6×10^5	24×10^5	$2,6 \times 10^7$
	Вьюнково-пырейное	$4,8 \times 10^6$	8×10^6	$5,4 \times 10^9$
	Вильчатолопчатково-змеевковое	9×10^5	$7,8 \times 10^7$	$3,6 \times 10^9$
2006	Полынно-коноплевое	$7,2 \times 10^7$	$6,8 \times 10^7$	3×10^7
	Вьюнково-пырейное	3×10^7	2×10^7	$3,6 \times 10^7$
	Вильчатолопчатково-змеевковое	$5,2 \times 10^5$	$11,2 \times 10^7$	2×10^7

Плодородие почвы зависит не только от наличия неорганических и органических веществ, но и от различных видов микроорганизмов, обуславливающих качественный состав почвы. В почве имеются питательные вещества и влага, вследствие чего количество микробов в 1 г почвы достигает колоссальных размеров.

В качестве основного критерия интенсивности разложения растительного материала нами была принята убыль массы образцов за определенный период.

Весна с повышенной влажностью и большими перепадами температур является благоприятным временем для разложения растительных остатков. В период с 17.05.06 по 20.06.06г. наблюдается некоторое увеличение скорости разложения растительного опада в исследуемых залежных фитоценозах, особенно в вьюнково-пырейном сообществе (рис. 21).

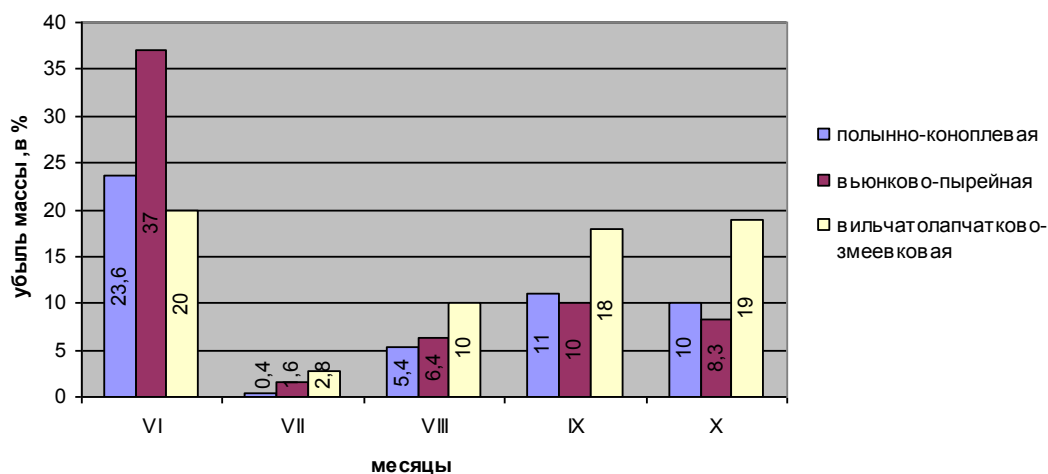


Рис. 21 Скорость разложения растительного опада залежных сообществ в 2006 г. (в % от исходной абсолютной сухой навески)

Потеря веса растительного опада в вьюнково-пырейном сообществе составила 37%. Наиболее оптимальными для жизнедеятельности микроорганизмов являются влажность 60-80% от полной влагоемкости почв и температуре 30-35° С, хотя разложение может происходить и при низкой температуре. В июле разложение растительного опада во всех сообществах была замедлена. Деструкционные процессы замедлены, несмотря на оптимальные значения температуры. Это связано с недостаточным количеством влаги, ведущим к иссушению почв.

Конец лета и начало осени характеризуется усиленной деятельностью микроорганизмов, что связано с избытком доступной пищи, хорошим увлажнением и умеренными температурами, но разложение органического вещества происходит до поздней осени.

Скорость разложения растительных остатков определяется химическим составом разлагающегося материала. Высокое содержание легкорастворимых органических соединений благоприятствуют быстрой минерализации растительного опада. Убыль массы происходит за счет вымывания и выщелачивания водорастворимых веществ и их последующей утилизации микроорганизмами. Растительные остатки в вильчатолопчатково-змеевковом сообществе (81,8% за год), наиболее богаты водорастворимыми органическими веществами и зольными элементами. А минимальная потеря массы наблюдается у полынно-коноплевого сообщества (60,4 % за год).

Скорость разложения модельных субстратов: белка и целлюлозы проводились с целью оценки экологических условий разложения органического вещества в различных природных условиях. Интенсивность разложения целлюлозы и белка колеблется в зависимости от времен года (приложения 5,6). В холодный период, с октября по май разлагается всего 0,04-0,05% целлюлозы (табл. 19) и 0,34-0,36 белка (табл. 20).

Таблица 19

**Скорость разложения целлюлозы в залежных сообществах
Центрально-Тувинской котловины, в %**

Экосистема	Разложение целлюлозы (общ. и сут.), в %						
	15.10.05- 17.05.06	17.05.06- 20.06.06	20.06.06- 24.07.06	24.07.06- 25.08.06	25.08.06- 24.09.06	24.09.06- 15.10.06	15.10.05- 15.10.06
Полынно-коноплевая (3-4 год)	$\frac{0,05}{0,0002}$	$\frac{0,11}{0,003}$	$\frac{0,10}{0,003}$	$\frac{0,12}{0,004}$	$\frac{0,12}{0,004}$	$\frac{0,10}{0,004}$	0,6
Вьюнково-пырейная (5-6 год)	$\frac{0,04}{0,0001}$	$\frac{0,10}{0,003}$	$\frac{0,12}{0,003}$	$\frac{0,13}{0,004}$	$\frac{0,12}{0,004}$	$\frac{0,08}{0,004}$	0,59
Вильчатоплечатково- змеевковая (10-12 год)	$\frac{0,04}{0,0001}$	$\frac{0,09}{0,0027}$	$\frac{0,11}{0,003}$	$\frac{0,12}{0,004}$	$\frac{0,13}{0,004}$	$\frac{0,09}{0,004}$	0,58

Примечание: в числителе – разложение субстрата за весь срок экспозиции, знаменателе – разложение в сутки.

Таблица 20

Скорость разложения белка в залежных сообществах Центрально-Тувинской котловины, в %

Экосистема	Разложение белка (общ. и сут.), в %						
	15.10.05- 17.05.06	17.05.06- 20.06.06	20.06.06- 24.07.06	24.07.06- 25.08.06	25.08.06- 24.09.06	24.09.06- 15.10.06	15.10.05- 15.10.06
Полынно-коноплевая (3-4 год)	$\frac{0,35}{0,001}$	$\frac{0,24}{0,007}$	$\frac{0,26}{0,008}$	$\frac{0,30}{0,014}$	$\frac{0,40}{0,012}$	$\frac{0,36}{0,016}$	1,91
Вьюнково-пырейная (5-6 год)	$\frac{0,36}{0,001}$	$\frac{0,27}{0,008}$	$\frac{0,20}{0,006}$	$\frac{0,26}{0,012}$	$\frac{0,37}{0,011}$	$\frac{0,38}{0,017}$	1,84
Вильчатоплечатково- змеевковая (10-12 год)	$\frac{0,34}{0,001}$	$\frac{0,28}{0,008}$	$\frac{0,22}{0,007}$	$\frac{0,28}{0,013}$	$\frac{0,38}{0,012}$	$\frac{0,38}{0,017}$	1,88

Примечание: в числителе – разложение субстрата за весь срок экспозиции, знаменателе – разложение в сутки.

Это связано с неблагоприятными условиями. Целлюлоза является основным компонентом растительного материала. Интенсивность этого процесса напрямую зависит от активности целлюлолитиков и подвержена сезонной динамике. В теплый период, т.е. в мае разложение целлюлозы резко увеличивается в полынно-коноплевом сообществе.

В августе с увеличением микробного пула целлюлолитиков скорость разложения целлюлозы повышается до 0,12-0,13%. С понижением температуры окружающей среды интенсивность процесса падает 0,08-0,09%, а в сутки 0,003%. Деструкция белка в вьюнково-пырейном сообществе составляет 0,36%, а в сутки 0,001%. Максимальных значений скорости разложения белка достигает в период с августа по октябрь 0,36-0,40%, а в сутки разлагается 0,016 – 0,012%. Это свидетельствует о довольно высокой активности микроорганизмов-деструкторов в летний и ранне-осенний периоды, где наиболее благоприятные гидротермические условия для их роста и развития. Самая низкая активность микроорганизмов отмечена в июле 0,20-0,22%, где более сухая погода. Разложение белка по сравнению с целлюлозой гораздо выше, так как белок является более доступным субстратом для микроорганизмов, чем целлюлоза.

Ведущую роль в круговороте веществ играют и микроорганизмы-деструкторы. Им принадлежит значительная роль в формировании плодородия почв. Поэтому микроорганизмы, являются основными участниками процесса деструкции органического вещества растительного материала.

ВЛАЖНОСТЬ

В лабораторных условиях, в микрокосме, при экспозиции один месяц было изучено влияние влажности (20, 40, 60, 80%) при температуре 25°C на микробиологическую деструкцию растительного опада и модельных субстратов фото- и фильтровальной бумаги. Результаты представлены на рис. 22, 23, 24.

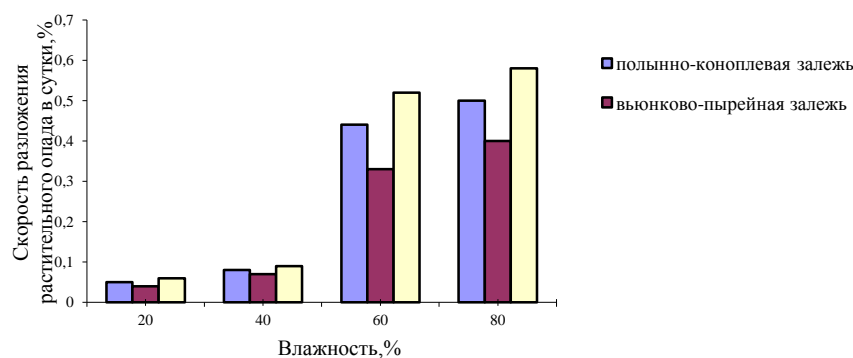


Рис. 22. Влияние влажности на микробиологическую деструкцию растительного опада

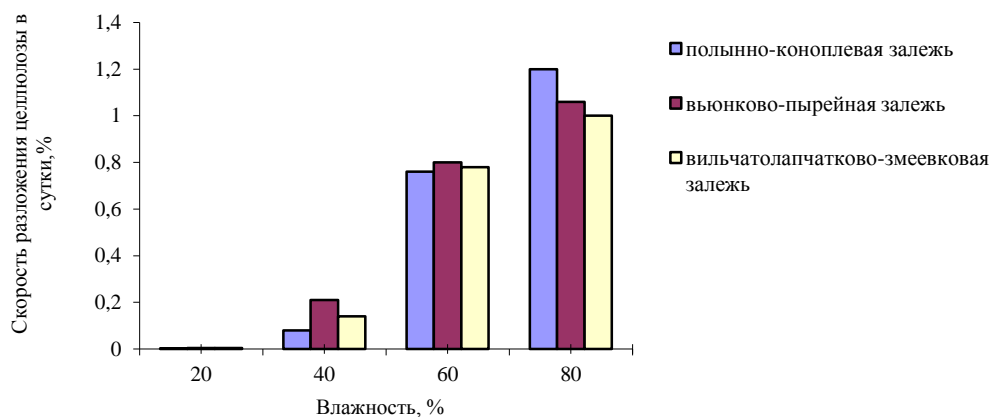


Рис. 23. Влияние влажности на целлюлолитическую активность микроорганизмов

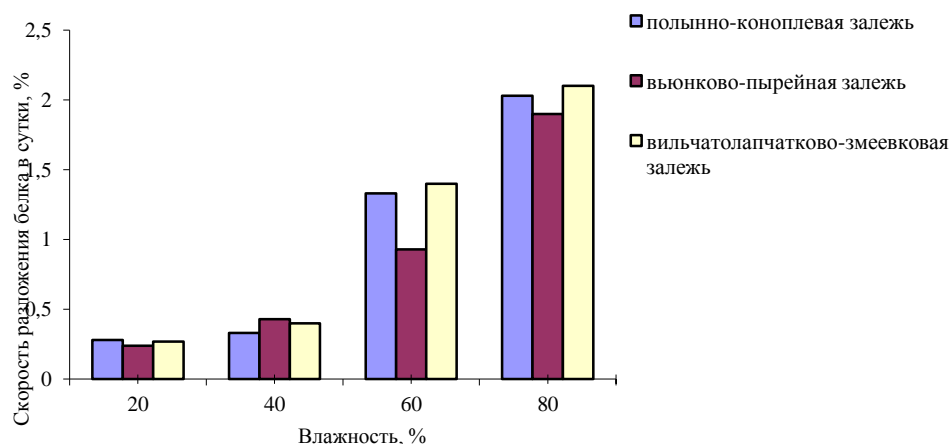


Рис. 24. Влияние влажности на протеолитическую активность микроорганизмов

Максимальная активность микроорганизмов отмечена при влажности 60-80% и температуре 25°C. В этих условиях разлагается 10-17,6% растительных остатков, что в сутки составляет 0,33-0,58%. Целлюлоза подвергается микробной деструкции на 22,8-36%, в сутки – от 0,76 до 1,2%. Белок разрушается на 28-63%, в сутки – от 0,93 до 2,1%. При недостаточном увлажнении процессы микробиологической деструкции замедляются. При влажности 40% масса растительных остатков уменьшается на 2,2-2,6%, целлюлозы – на 2,41-6,32%, белка – на 10-13%. При влажности 20% активность микроорганизмов минимальна. Скорость разложения растительных остатков при этой влажности составляет 1,3-2%, в сутки – 0,04-0,06%. Масса целлюлозы уменьшается на 0,10-0,13%, а в сутки – 0,003-0,004%. Белок подвергается деструкции на 7,3-8,5%, что в сутки составляет 0,24-0,28%.

При влажности 60-80% и температуре 25°C наибольшей активностью обладают микроорганизмы в микрокосме с растительными остатками вильчатолапчатково-змеевковом сообществе, наименьшей – в микрокосме вьюнково-пырейном сообществе растений.

ТЕМПЕРАТУРА

При изучении влияния температуры 2-4° и 25° (при влажности 60%) на микробиологическую активность выявлено, что наибольшая потеря веса растительного опада, целлюлозы и белка наблюдается при температуре 25°. Растительные остатки разлагаются на 7,2-9,3%, что в сутки составляет 0,24-0,31%. Целлюлоза подвергается микробной деструкции на 0,31-0,42%, в сутки от 0,010 до 0,014%. Белок разрушается на 1,83-2,2%, что в сутки составляет от 0,06 до 0,07%. При 2-4°С все процессы замедляются. Потеря веса растительных остатков составляет 0,32-0,40%, за сутки – 0,010-0,013%. Масса целлюлозы уменьшается на 0,11-0,16%, что в сутки составляет 0,003-0,005%. Белок подвергается деструкции на 0,64-0,82%, за сутки – от 0,021 до 0,027%. Таким образом, при значениях влажности 60% и температуры 25°С отмечается максимальная активность микроорганизмов растительного опада.

ГЛАВА VI. АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭДИФИКАТОРОВ НА РАЗЛИЧНЫХ СТАДИЯХ ДЕМУТАЦИИ

6.1. Анатомическая структура листа залежных растений

Формирование структуры растений находится в прямой зависимости от конкретных условий обитания. Наиболее пластичным из них является лист, в строении которого отражена экологическая эволюция вида, слагающаяся под влиянием изменяющихся условий среды. Различия анатомо-морфологического строения листа у разных растений отражают те климатические условия, в которых протекала эволюция видов, так как все экологические связи растений должны рассматриваться как нечто исторически сложившееся (Пленник, 1976; Соболевская, 1977). Имеется достаточное количество работ, показывающих эту зависимость (Василевская, 1954; Иванская, 1962; Fahn, 1964; Руукко, 1966; Николаевская, 1968; Эсау, 1969, 1980; Николаевский, 1970, 1972; Вихирева-Васильева, 1972; Пленник, 1976; Мокроносков и др., 1978; Горышина, 1979; Мокроносков, 1978; Дервиз-Соколова, 1981; Нагалецкий, Николаевский, 1981; Буинова, 1986; 1988; Буинова, Бадмаева, 1989; 1995; Горшкова, Зверева, 1988; Шийрэвдамба, 1989; ChangZhao-yangetall, 1997 и др.).

Большое внимание исследователями уделялось изучению структуры кутикулы у разных видов растений. В своих исследованиях Holloway (1982) приводит типы строения кутикул для растений аридных зон. О широком внутривидовом варьировании кутикулы по толщине писал Hull (1975). По мнению Е.А. Мирославова, структура кутикулы - это признак, довольно жестко закрепленный генетически.

Г.К. Зверева (1998) выделила 4 структурно-адаптивные группы, различающиеся по стратегиям адаптации к условиям Центральной Тувы: мезоморфная - с листьями дорзивентрального строения у двудольных и гомогенного типа мезофилла у однодольных; склероморфная - с листьями изолатерально-палисадного строения у двудольных и плотногомогенным типом мезофилла у однодольных; суккулентная - с листьями с развитой водоносной паренхимой или мезофиллом; суккулентная с коронарным синдромом - с листьями, имеющими водозапасающую паренхиму и коронарность, сочетающую суккулентные и ксероморфные признаки. Наиболее высокой адаптационной способностью к гелио- и ксеротермическим условиям среды отличаются представители склероморфной группы.

Растения достигают высокого уровня адаптации к условиям среды при комбинировании различных приспособлений (Bocher, Lyshede, 1972; Руукко, 1966). Как отмечает К. Эсау (1980), разные растения, обитающие в одной и той же экологической нише, приспособляются к неблагоприятным условиям среды обитания различными путями. Исследованиями многих авторов выявлено, что основными факторами, оказывающими влияние на структуру листа растений, являются свет, влага и температура.

В условиях открытого местообитания и достаточной обеспеченности влагой воздуха и почвы листья отличаются мезоморфными чертами с четкой дифференциацией ткани на более или менее плотную палисадную паренхиму и рыхлую губчатую ткань с системой межклетников (Горышина, 1979).

Авторы Ю.Л. Цельникер (1978), И.А. Шульгин (1973) отмечают, что свет в значительной степени регулирует на структуру, размер листа. При дефиците света уменьшается растяжение клеток мезофилла, особенно у палисадных. Уменьшение интенсивности фотосинтетически активной радиации вызывает формирование более крупных хлоропластов и увеличивает содержание хлорофилла в

хлоропластах (Мокроносов, 1981). При сильном освещении значительно усиливается рост клеток палисадной ткани (Любименко, 1963; Эсау, 1980) и образование большого числа мелких хлоропластов, обладающих наибольшей фотосинтетической активностью (Мокроносов, 1981). Ранее считалось, что палисадная ткань является усвояющей свет частью листа, а губчатая — несущей функцию водо- и газообмена, то есть вентиляционных тканей. Однако разделение тканей листа показало, что палисадная и губчатая ткани не имеют принципиальных различий в организации фотосинтетических и метаболических систем, а отражают адаптацию тканей листа к световому режиму (Мокроносов, 1981).

Значительные отличия в структуре ассимиляционных тканей листа, связанные с их адаптацией к условиям освещения и увлажнения, показаны Л.А.Ивановой (2001). По ее данным, соотношение двух типов тканей зависит от вида растения и условий обитания. Так, у ксерофитов палисадная паренхима по объему превышает губчатую, у тенелюбов губчатая паренхима преобладает над палисадной или палисадная ткань отсутствует, у мезофитов в условиях высокого освещения палисадная паренхима преобладает над губчатой, а в затененных листах показатели губчатой ткани равны палисадной или превышают их. Изложенный материал показывает, что специализация структуры листа у различных экологических групп шла по линии приспособления к различным экологическим нишам.

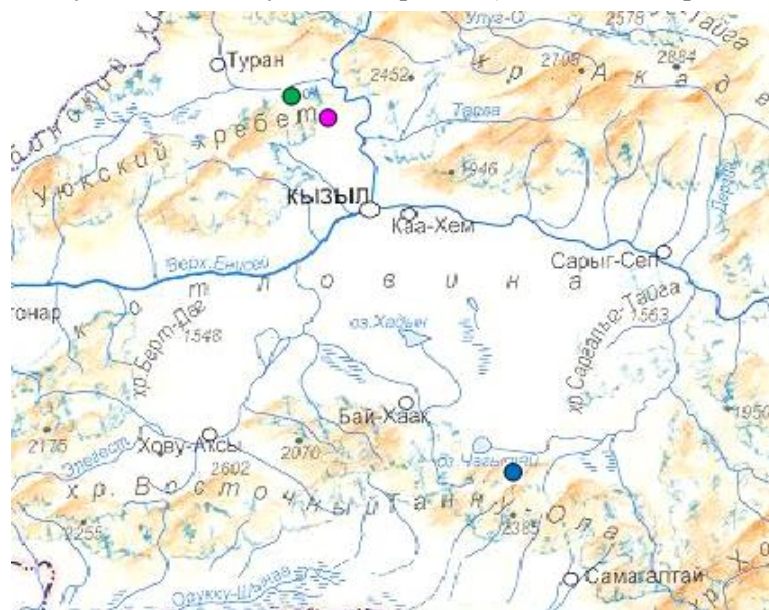
Центральная Тува характеризуется различными почвенно-климатическими условиями, поэтому изучение анатомической структуры залежных растений различных экологических групп представляет большой интерес, тем более, что подобные исследования по экологической анатомии залежных растений ранее, до наших исследований на этой территории не проводились. Известны исследования листьев у степных растений по А.А.Горшковой, Г.К. Зверевой (1988).

Одной из особенностей степей является высокая степень аридности (отношение испаряемости к осадкам), равная в сухих степях 7,24, а в настоящих степях - 5,0 (Ефимов, 1988). Вследствие сухости воздуха и почвы растения приобретают ксероморфные признаки: толстые листья со значительной редукцией листовой поверхности, иногда их полное отсутствие, свертывание листовых пластинок в трубку, мощное развитие эпидермиса с толстым слоем кутикулы, восковым налетом, густым опушением на поверхности и многочисленными устьицами.

Как показали многие авторы (Василевская, 1954, Гамалей, 1984, Эсау, 1980, Шийрэвдамба, 1989, Буинова, 1986, Буинова и др., 1995), для степных растений характерны разные типы мезофилла:

гомогенный, изобилатеральный (или просто изолатеральный), плотнодорзивентральный, изопалисадный с водоносной паренхимой, кранцизопалисадный. Гомогенный мезофилл может быть двух типов: изопалисадный, состоящий из клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности листовой пластинки и гомогенный, состоящий из клеток, вытянутых параллельно поверхности пластинки.

Исследования анатомии листа были проведены у модельных растений (*Artemisia glauca*, *Elytrigia repens*, *Scabiosa ochroleuca*, *Heteropappus altaicus*, которые встречаются на всех стадиях восстановления (сквозные)), в ключевых участках разными стадиями демутиации: бодяково-полынная ассоциация, вьюнково-гетеропаппусово-пырейная ассо-



- Бодяково-полынная залежь (бурьянистая стадия);
- Вьюнково-гетеропаппусово-пырейная залежь (корневищная стадия);
- Пырейно-ковыльно-змеевковая залежь (рыхлокустовая стадия).

Рис. 25. Район исследования и ключевые участки

циация, пырейно-ковыльно-змеевковая ассоциация (рис. 25)

Показатели структуры листа изученных залежных растений показаны в таблице 21.

Таблица 21

Структурная характеристика листа залежных растений Центральной Тывы (2009 г.)

Вид	стадии	Толщина, мкм							Количество устьиц на 1 мм ²		Размеры устьиц, мкм (x500)	
		листовой пластинки	кутикулы		эпидермиса		ткани		ВЭ	НЭ	ВЭ	НЭ
			В	Н	В	Н	столбчатой	губчатой				
<i>Artemisia glauca</i>	1	256±18,07	6±0,72	5±1,57	8±2,05	11±0,97	140±9,71	85±5,61	*	15±8,05	*	17±3,40
	2	257±30,19	6±0,35	5±4,40	14±1,70	11±0,76	127±3,67	85±5,61	*	*	*	*
	3	286±18,35	5±0,56	5±0,56	12±0,71	12±0,77	157±12,89	91±11,80	*	45±5,05	*	17±0,45
<i>Elytrigia repens</i>	1	218±18,11	8±0,90	7±1,08	17±2,04	13±0,25	–	171±11,01	25±1,78	35±5,89	23±2,94	23±4,41
	2	222±11,01	8±0,36	7±0,55	20±6,76	16±0,25	–	178±8,21	25±9,06	25±2,50	31±7,68	34±1,15
	3	229±13,73	7±0,36	7±0,36	8±0,36	15±0,76	–	197±13,23	30±5,76	25±9,60	30±3,35	31±1,20
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	1	351±26,10	12±0,36	8±0,56	22±1,83	14±0,68	152±7,34	146±13,23	55±4,90	50±5,40	19±1,43	18±2,50
	2	387±42,33	14±0,76	13±0,36	16±1,25	18±0,73	171±11,01	159±13,25	80±10,58	50±2,60	19±0,41	20±3,35
	3	286±18,35	8±0,36	7±0,36	16±1,74	15±1,73	133±9,71	116±11,21	45±7,10	50±9,75	20±3,57	20±4,84
<i>Heteropappus altaicus</i>	1	230±11,11	9±0,36	7±0,36	15±1,48	14±2,55	114±13,23	63±9,71	83±4,89	45±7,90	13±5,26	11±5,06
	2	203±5,80	7±0,36	6±0,37	9±1,83	12±0,56	114±14,68	59±7,64	75±6,33	80±6,42	14±1,30	25 ±3,29
	3	241±9,71	6±0,37	6±0,35	13±0,77	11±0,92	140±13,23	63±9,71	65±7,45	75±9,6	12±2,41	11±7,86

Примечание: В – верхняя сторона листа, Н – нижняя сторона листа, ВЭ – верхний эпидермис, НЭ – нижний эпидермис

* - измерение невозможно, из-за густой опушенности листа, – признак отсутствует

Особенности анатомического строения листа *Artemisia glauca* разных стадиях демутиации:

Artemisia glauca (сем. Asteraceae) – ксерофит, лесостепной группы, голарктического ареала, травянистый поликарпик, безрозеточный, кистекорневой.

Лист изолатерального типа, ксероморфный, амфистоматический, с толстой листовой пластинкой: на бурьянистой стадии - 256 мкм, корневищной - 257 мкм, рыхлокустовой - 286 мкм (табл. 21). Клетки эпидермиса: адаксиальные (8 мкм на бурьянистой стадии, 12 мкм – рыхлокустовой (далее 8/12 мкм)) и абаксиальные (11/12 мкм) мелких размеров, в поперечном сечении овальные. Листовая пластинка с обеих сторон покрыта тонкой кутикулой (абаксиальная - 6/5 мкм, адаксиальная – 5/5 мкм), с многочисленными звездчатыми волосками, образующий сплошной густой войлок (рис. 26 А-В).

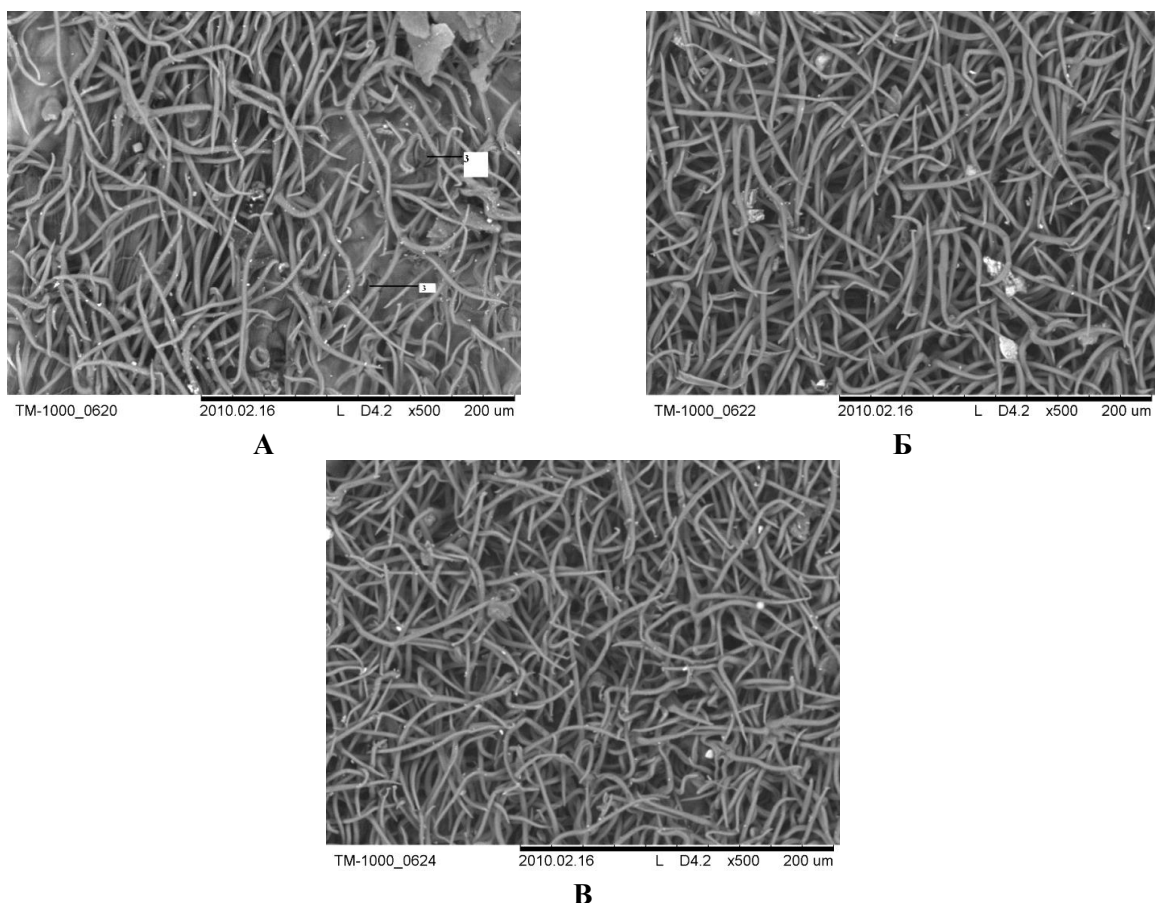


Рис. 26. Волоски на поверхности адаксиального эпидермиса *Artemisia glauca* Pall. ExWilld. Условные обозначения: А – бурьянистая, Б – корневищная, В – рыхлокустовая стадии (x500)

Под ними находится парацитные устьица, слегка выступающие над эпидермальными клетками (рис. 27Г-Е). Густой волосяной покров на листьях имеет ветрозащитное значение, предотвращая испарение влаги с поверхности листа (Жуковский, 1982). Подустьичная полость на бурьянистой стадии не крупная, а на рыхлокустовой - крупная. Мезофилл представлен двумя рядами палисадной ткани на адаксиальной и абаксиальной стороне и нескольких рядов губчатой ткани рыхлого сложения (рис. 26 А-В). Проводящая система хорошо развита. Центральный проводящий пучок выступает на нижней стороне листа. Многочисленные боковые проводящие пучки расположены горизонтально (рис. 27А-В).

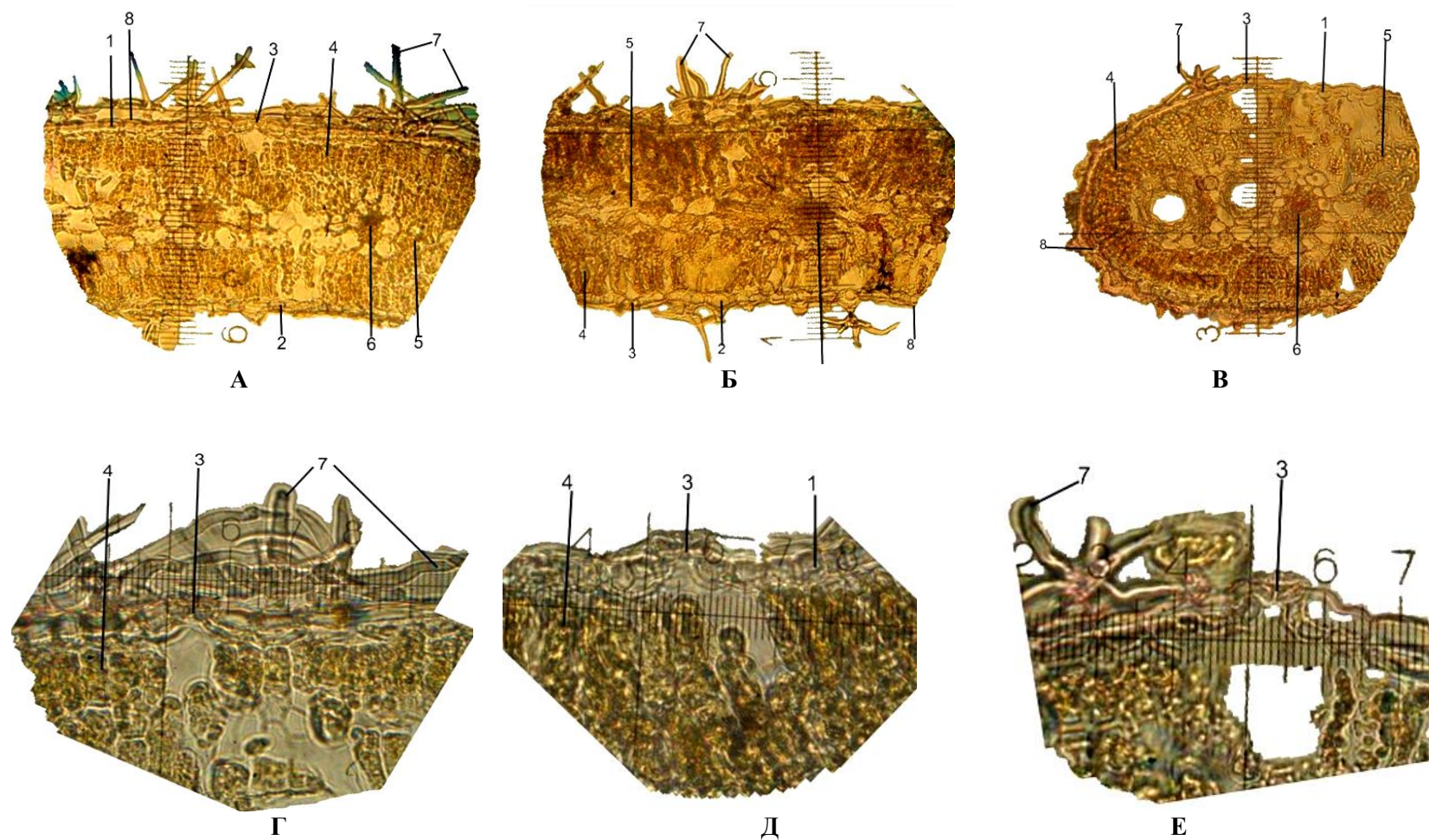


Рис. 27. Анатомическая структура листа *Artemisia glauca* Pall. ex Willd.

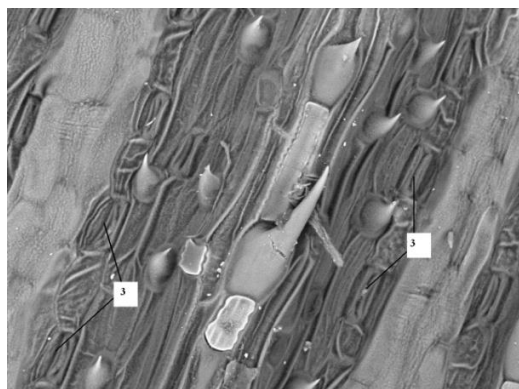
Условные обозначения: А – бурьянистая, Б – корневищная, В – рыхлокустовая стадии (16x20); Г – бурьянистая, Д – корневищная, Е – рыхлокустовая стадии (20x40):

1 – верхний эпидермис, 2 – нижний эпидермис, 3 – устьице, 4 - столбчатая ткань, 5 – губчатая ткань, 6 – проводящий пучок, 7 – волоски, 8 – кутикула

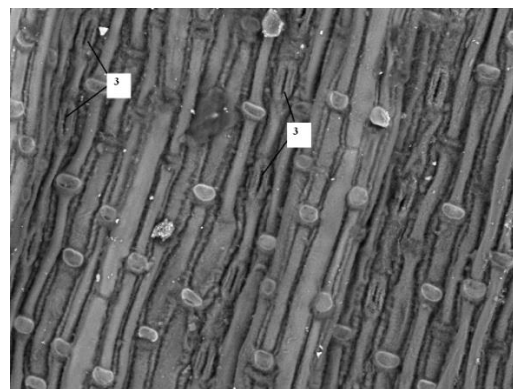
Особенности анатомического строения листа *Elytrigia repens* на разных стадиях демутиации:

Elytrigia repens (сем. Poaceae) – ксерофит, горностепной группы, голарктического ареала, травянистый поликарпик, розеточный, длиннокорневищный.

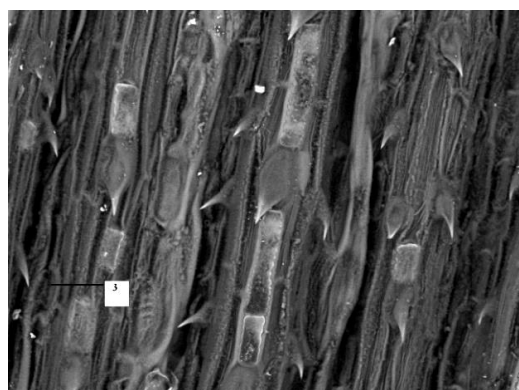
Лист плотногомогенного типа, ксероморфный, амфистоматический, со средней листовой пластинкой: на бурьянистой стадии – 218 мкм, рыхлокустовой – 229 мкм (табл. 21). Клетки адаксиального (17/8 мкм) и абаксиального (13/15 мкм) эпидермиса небольших размеров, в поперечном сечении овальные. Адаксиальный эпидермис состоит из морфологически и функционально разных клеток устьиц. Покровные клетки удлинненные, прямоугольной формы (рис. 28 А-Г).



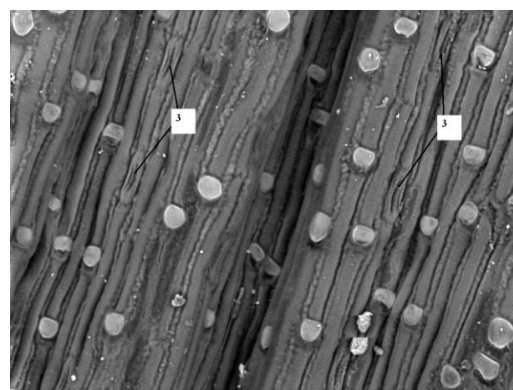
А



Б



В



Г

Рис. 28. Поверхность адаксиального (А, В) и абаксиального (Б, Г) эпидермиса листа *Elytrigia repens* (L.) Nevski

Условные обозначения: А, Б – бурьянистая, В, Г – рыхлокустовая стадии (x500)

Кутикулярные клетки небольшие (8/7 мкм). Моторные клетки расположены на дне довольно глубокой бороздки (рис. 28 В). Адаксиальный эпидермис покрыт многочисленными и острыми шипиками (рис. 28 А, В). Большое количество шипиков придают листьям белесый оттенок. Верхняя поверхность листа ребристая, нижняя – ровная без кила (рис. 28 А-В). Устьица (23/30 мкм) паразитные, расположены рядами, параллельно продольной оси листа, на одном уровне с покровными клетками (рис. 29 А-Г). Наибольшее количество устьиц находится на нижней стороне листа. Проводящая система листа хорошо развита. Склеренхима приурочена к крупным проводящим пучкам и располагается на обеих сторонах листа.

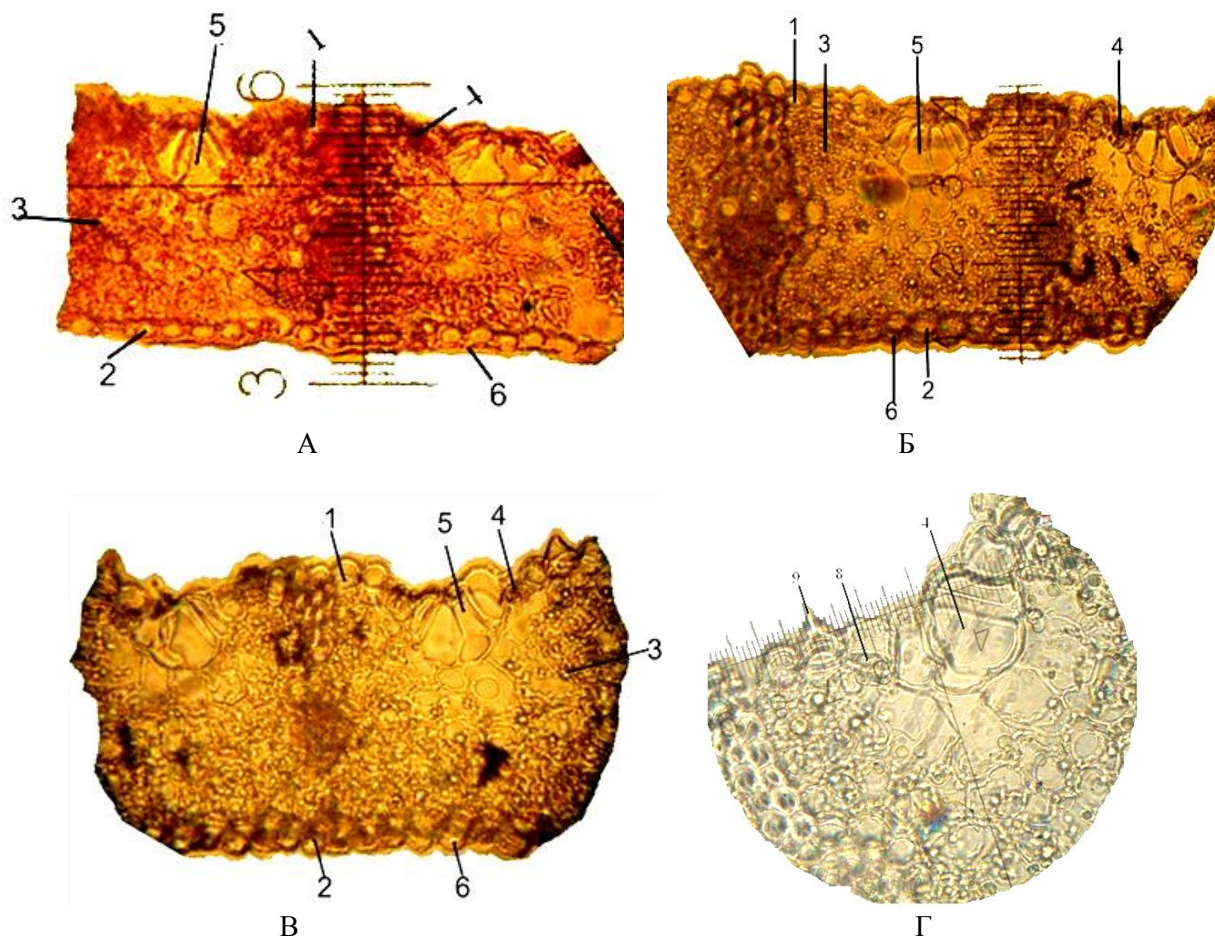


Рис. 29. Анатомическая структура листа *Elytrigia repens* (L.) Nevski

Условные обозначения: А – бурьянистая, Б – корневищная, В – рыхлокустовая стадии (16x20); Г – корневищная стадия (20x40): 1 – верхний эпидермис, 2 – нижний эпидермис, 3 – мезофилл, 4 – устьице, 5 – моторные клетки, 6 – кутикула, 7 – шипики

Особенности анатомического строения листа *Scabiosa ochroleuca* на разных стадиях демутиации:

Scabiosa ochroleuca (сем. Dipsacaceae) – мезоксерофит, лесостепной группы, евразийского ареала, травянистый поликарпик, полурозеточный, стержнекорневой. Кормовое растение.

Лист изолатерального типа, ксероморфный, амфистоматический, с толстой листовой пластинкой (351 / 286 мкм). Клетки адаксиального (22 / 16 мкм) и абаксиального (14/15 мкм) эпидермиса небольшие, с морщинистой поверхностью (рис. 28 А-В), количество волосков увеличивается на рыхлокустовой стадии (рис. 30 А – В).

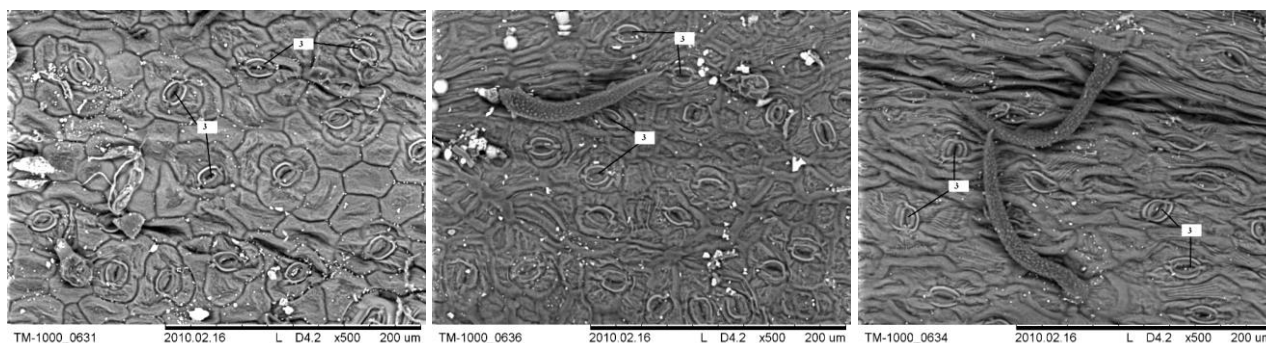


Рис. 30. Поверхность адаксиального эпидермиса листа *Scabiosa ochroleuca* L.

Условные обозначения: А – бурьянистая, Б – корневищная, В - рыхлокустовая стадии (x500)

Верхняя и нижняя поверхности листа покрыты толстым слоем кутикулы (абаксиальная 12/8 мкм, адаксиальная 8/7 мкм). Устьичный аппарат (19/20 мкм) анизокитные (рис. 30 А-В), на бурьянистой и корневищной стадии не погруженные, а на рыхлокустовой – выше эпидермальных клеток (рис. 30 Г-Е), имеют небольшие подустьичные полости на бурьянистой стадии (рис. 31 А), на корневищной и рыхлокустовой стадиях – большие (рис. 31 А - В). Мезофилл состоит из 2-х рядов клеток палисадной ткани, между ними располагаются губчатая ткань. Проводящая система листа хорошо развита. Центральный проводящий пучок средний, занимающая 1/3 листа (рис. 31 В).

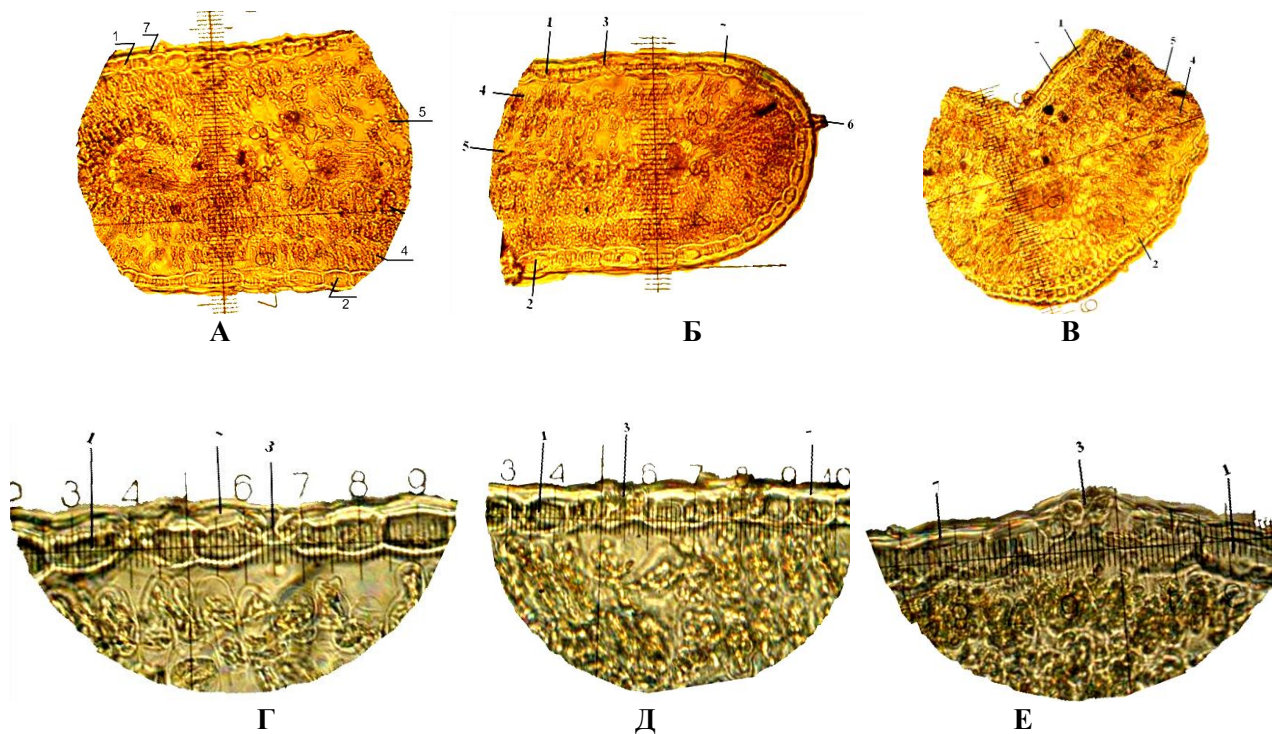


Рис. 31. Анатомическая структура листа *Scabiosa ochroleuca* L.

Условные обозначения: А – бурьянистая, Б – корневищная, В – рыхлокустовая стадии (16x20); Г – бурьянистая, Д – корневищная, Е – рыхлокустовая стадии (20x40): 1 – верхний эпидермис, 2 – нижний эпидермис, 3 – устьице, 4 – столбчатая ткань, 5 – губчатая ткань, 6 – волоски, 7 – кутикула

Особенности анатомического строения листа *Heteropappus altaicus* на разных стадиях демутации:

Heteropappus altaicus (сем. Asteraceae) - ксерофит, горностепной группы, северо-азиатского ареала, травянистый многолетник, полурозеточный, короткокорневищный. Декоративное и лекарственное растение.

Лист изолатерального типа, ксероморфный, амфистоматический, со средней толщиной листовой пластинки (230/241 мкм). Эпидермальные клетки небольших размеров (абаксиальные - 15/13 мкм, абаксиальные – 14/11 мкм). Эпидермис с морщинистой поверхностью (рис. 32 А, Б). Кутикулярные клетки небольшие (абаксиальные – 9/6 мкм). Аномоцитные устьица (13/12 мкм) расположены выше эпидермальных клеток с большой подустьичной полостью (рис. 32 Г). Центральная жилка слегка сдавлена с верхней стороны листа и сильно выступает с нижней, вследствие чего лист принимает изогнутую форму. Проводящая система развита хорошо. Поверхность эпидермиса покрыты многочисленными 2-3 клеточными волосками на бурьянистой стадии (рис. 32 А), а на рыхлокустовой замещаются на 3-4 клеточные волоски (рис. 32 Б).

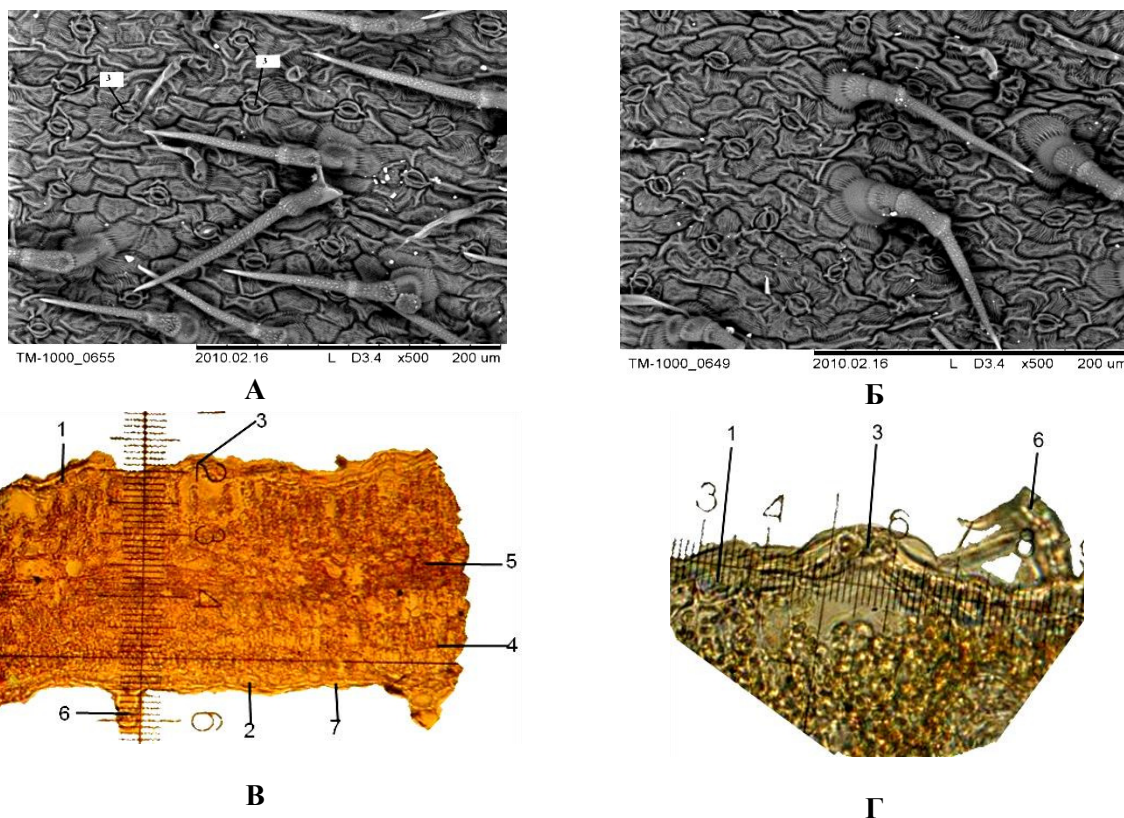


Рис. 32. Анатомическая структура листа *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr.
Условные обозначения: А – бурьянистая (16x20), Б – рыхлокустовая стадии (20x40): 1 – верхний эпидермис, 2 – нижний эпидермис, 3 – устьице, 4 - столбчатая ткань, 5 – губчатая ткань, 6-волоски, 7 - кутикула

Таким образом, даже в незначительно различающемся диапазоне экологических условий происходит внутривидовое варьирование количественных параметров структуры листа растений, по стадиям демутации увеличиваются толщина листовой пластинки. Заметные понижения - изменения толщины адаксиальной кутикулы, эпидермиса, дифференциации мезофилла на столбчатую и губчатую паренхиму. Обнаружены выступающие устьица у видов с густым опушением – *Artemisia glauca*, *Heteropappus altaicus*; у *Scabiosa ochroleuca* - на одном уровне с другими эпидермальными клетками. У *Heteropappus altaicus* 2-3 клеточные волоски на бурьянистой стадии замещаются на 3-4 клеточные – рыхлокустовой стадии сукцессии. Анатомическое строение листьев рассмотренных видов показали их заметную изменчивость: особенно это характерно для полыни сизой и гетеропаппуса алтайского.

6.2. Водный режим и содержание хлорофилла в листьях растений

Содержание общего водного режима растений

Исследования водного режима ксерофитов ранее проводились преимущественно в пустынной зоне, где водный баланс растений складывается особенно напряженно (Кокина, 1935; Климочкина, 1948; Бедарев, 1960; Жатканбаев, 1960; Свешникова, 1963; Бобровская, 1971, 1985; и др.). Изучение водного режима степных растений началось значительно позднее. Первая работа с характеристикой типов степных ксерофитов Западной Сибири принадлежит П.А. Генкелю (1946). В средней Сибири (Иркутская область и Забайкалье) основные черты водного режима изучались Горшковой А.А. (1962, 1971, 1977). Интересные наблюдения выполнены в Центральном Казахстане В.М. Свешниковой (1962, 1963, 1979), а также Н.И. Бобровской (1968), затем этими же авторами – в Монголии (Свешникова, Бобровская, 1980; Бобровская, 1983; Измайлова, 1977 - 1979).

Сведения о запасах воды в листьях и корневых системах позволяют составить представление об экологии того или иного вида, степени подвижности водного режима в течение сезона вегетации и дня, оценить запасующую роль корневых систем и таким образом приблизиться к анализу путей регуляции водного режима растений на уровне организма в целом (Горшкова, Зверева, 1988).

Наблюдения ряда авторов в аридных и полуаридных зонах страны (Свешникова, 1962, 1979; Бобровская, 1971, 1985; Измайлова, 1977 – 1979; Горшкова, 1971, 1977; и др.) свидетельствуют о том,

что степные и пустынные виды растений, обитающие в одном и том же сообществе, значительно различаются между собой по уровню оводненности листьев. Большой диапазон значений у ксерофитов, вероятно, связан с выраженной подвижностью водного режима и определяется континентальностью климата степного ландшафта. В отдельных степных районах страны пределы этих колебаний меняются, они нарастают по мере усиления континентальности климата.

Исходя из этого, нами сравниваются усредненные значения уровня общей оводненности листьев в условиях Центральной Тывы, одних и тех же видов в залежных сообществах различных стадий демутиации, получить данные о динамике содержания воды в них в течение летнего сезона.

Полученные показатели по годам (2007-2009 гг.) и средние значения влажности листьев обобщены в таблице 22, а также максимумы и минимумы – таблице 23.

Таблица 22

Содержание общей воды в листьях залежных растений, % от сырой массы (2007-2009 гг.)

год	вид	<i>Artemisia glauca</i>			<i>Elytrigia repens</i>			<i>Scabiosa ochroleuca</i>			<i>Heteropappus altaicus</i>		
		Типы залежей											
месяц		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
2007	июнь	76,9	75,5	73,1	54,1	57,2	53,7	68,5	70,0	66,8	70,0	71,7	68,8
	июль	64,2	55,7	50,2	53,6	56,0	51,6	56,1	58,6	52,9	54,5	58,4	52,6
	август	48,5	42,7	33,3	52,8	55,3	50,2	39,6	42,7	34,0	35,8	42,4	32,0
	<i>среднее</i>	63,2	58,0	52,2	53,5	56,2	51,8	54,7	57,1	51,2	53,4	57,5	51,1
2008	июнь	77,7	74,7	73,3	55,9	58,7	54,6	67,1	70,0	65,3	70,8	73,0	69,2
	июль	69,9	61,5	56,8	54,4	55,8	52,7	50,3	54,2	46,0	54,6	58,2	51,9
	август	54,4	48,5	40,5	52,7	53,6	51,4	38,4	40,2	31,3	38,0	43,7	31,9
	<i>среднее</i>	67,3	61,6	56,9	54,3	56,0	52,9	51,9	54,8	47,5	54,5	58,3	51,0
2009	июнь	77,6	75,5	72,4	60,5	62,2	58,3	65,0	69,5	61,6	69,8	71,8	66,4
	июль	54,2	50,5	48,1	57,0	60,9	55,7	53,1	51,9	44,8	54,9	55,0	48,2
	август	39,8	36,7	31,2	54,5	58,1	50,5	34,2	36,9	28,3	32,2	38,4	26,4
	<i>среднее</i>	57,2	54,2	50,6	57,3	60,4	54,8	50,8	52,8	44,9	52,3	55,1	47,0

Примечание: 1 - Полынно-бодяковая (3-5 год); 2 - Вьюнково-гетеропаптусово-пырейная (5- 10год); 3 - Пырейно-ковыльно-змеевковая- (10-18 год)

Таблица 23

Абсолютные минимумы и максимумы общей воды в листьях растений, % от сырой массы (2007-2009 гг.)

Вид	2007			2008			2009			Абс. макс.	Абс. мин.	Арифм. Разница
	макс.	мин.	ср.	макс.	мин.	ср.	макс.	мин.	ср.			
<i>Artemisia glauca</i>	76,9	33,3	57,8	77,7	40,5	59,1	77,6	31,2	54,4	77,7	31,2	46,5
<i>Elytrigia repens</i>	57,2	50,2	53,8	58,7	51,4	55,0	62,2	50,5	56,3	62,2	50,2	12,0
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	70,0	34,0	53,3	70,0	31,3	50,6	69,5	28,3	48,9	70,0	28,3	41,7
<i>Heteropappus altaicus</i>	71,7	32,0	54,0	73,0	31,9	52,4	71,8	26,4	49,1	73,0	26,4	46,6

Виды, с содержанием воды от 70 до 79%: *Artemisia glauca* (мезоксерофит), *Scabiosa ochroleuca* (мезоксерофит), а также *Heteropappus altaicus* (ксерофит). Эта группа объединяет виды разной экологии. Наибольшее число показателей приходится на данный интервал влажности. Листья корневищных злаков имеют меньший запас воды, в связи с этим *Elytrigia repens* входит на интервал 50-59%. Этот вид имеет самую низкую влажность листьев из числа изученных растений. Столь значительный диапазон (от 50 до 79%) свидетельствует о выраженной подвижности водного режима у растений в условиях залежного режима.

В группе изученных видов *Artemisia glauca* имеет самый высокий абсолютный максимум, составивший 77,7%, минимум – 31,2%, разница – 46,5. У *Elytrigia repens* иной ритм развития, он более устойчив к засухе, выгорания в середине лета не наблюдается, оводненность листьев заметно ниже, максимум не превышает 62,2%, минимум – 50,2%, разница – 12,0%. По мере нарастания ксероморфных черт сокращается содержание воды в листьях и одновременно увеличивается амплитуда между наибольшими и наименьшими значениями влажности листьев, возрастает подвижность водного режима. Это расширяет адаптационные возможности растений.

По данным А.А.Горшковой (1988), наибольшее содержание влаги в течение летнего сезона наблюдается в начале вегетации, в молодых листьях, а также в разгар вегетации в летние месяцы, когда выпадают наиболее обильные осадки. В конце лета и в начале осени происходит заметное понижение запасов воды в листьях, связанное, скорее всего с возрастом листьев растений.

В течение сезона вегетации вследствие старения тканей листьев происходит снижение их влажности (рис. 33). У *Artemisia glauca* вегетация заканчивается при потере воды от 37,2 до 46,4%, у *Scabiosa ochroleuca* – от 36,0 до 41,2%, у *Heteropappus altaicus* – от 39,7 до 45,4%, т.е. в среднем теряется около половины водного запаса. В то же время у *Elytrigia repens* эти отклонения мало выражены – от 7,0 до 11,7, содержание воды к концу сезона практически не меняется. Столь различный уровень обезвоживания к концу вегетационного сезона рассматривается как один из способов регулирования водного режима растений.

В такой же степени постепенное обезвоживание тканей у исследованных растений и по стадиям залежной сукцессии (рис. 32) на протяжении вегетационного сезона связано с уменьшением у исследованных видов водопоглощающих и водоудерживающих свойств. Изменения общей оводненности в течение сезона, вызванные ходом метеорологических факторов в условиях Центральной Тувы, проявляются четко. Мы не располагаем данными для поздних сроков, и приведенные нами показатели характеризуют интенсивность обезвоживания в летние месяцы (июнь-август).

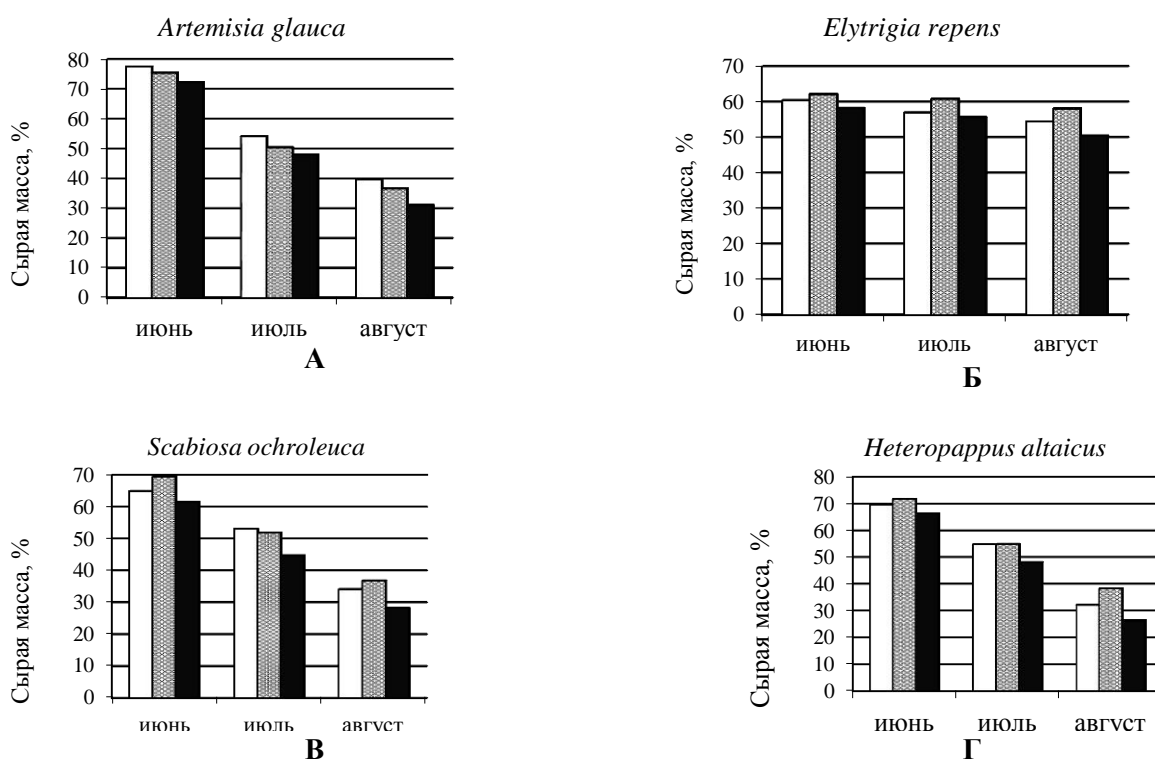


Рис. 33. Содержание общей воды в листьях растений по стадиям восстановления (%) 2009 г.: А – *Artemisiaglauca*, Б – *Elytrigiarepens*, В – *Scabiosaochroleuca*, Г – *Heteropappusaltaicus*. Условные обозначения: □ – бурьянистая, ▨ - корневищная, ■ – рыхлокустовая стадии

Содержание хлорофилла в листьях растений

Один из подходов к изучению пигментов – это сравнительная характеристика содержания хлорофилла в листьях растений одних и тех же видов, произрастающих в различных условиях. Такой подход дает возможность лучше понять роль пигментных систем в адаптации растений к экологическим условиям. Исходя из этого, нами сравниваются усредненные значения хлорофилла (а+б) одних и тех же видов в залежных сообществах различных стадий демуляции.

В литературе имеется значительное количество работ, показывающих зависимость содержания пигментов от высоты от высоты над уровнем моря. Большинство авторов отмечает снижение содержание хлорофиллов и повышение количество каротиноидов в листьях высокогорных растений по сравнению с равнинными.

Влияние света и его спектрального состава на пигментный аппарат у растений разных экологических групп изучал И.А. Шульгин (1963, 1970, 1973). По его мнению, растения в естественных

условиях в течение длительной эволюции выработали оптический аппарат, адаптированный к определенной дозе интенсивности, спектральному составу, продолжительности облучения. Снижение или увеличение облученности вызывают аномальные изменения в анатомической структуре листа (толщина листа, число и размеры хлоропластов) и уменьшение содержания хлорофилла. В растениях формируется система, обеспечивающая в данных световых условиях наиболее оптимальный фотосинтетический аппарат (Кахнович, 1976, 1977; Кахнович и др., 1978).

В работах Горышиной Т.К. (1975, 1979, 1988) выявлены экологические закономерности в содержании хлорофилла в одном хлоропласте у растений различных местообитаний. Так, у степных растений содержание хлорофилла в расчете на один хлоропласт невелико и имеет тенденцию к уменьшению по мере нарастания сухости. Большой материал по структуре фотосинтетического аппарата степных растений Центральной Тувы получен Зверевой Г.К. (1982, 1986, 1998). В условиях Центральной Тувы наибольшей приспособленностью к гелио- и ксеротермическим условиям среды отличаются представители склероморфной структурно-адаптивной группы. Их высокая адаптационная способность связана с плотным сложением тканей листа, высокой концентрацией пластид и низким содержанием хлорофилла в хлоропластах.

Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы изучали Попова И.А. (1958, 1967). По их данным, несмотря на выравнивание световых условий, произрастающие в пустыне растения отличаются большим разнообразием в содержании пигментов, что является отражением наследственных свойств и условий формирования вида. Также они обнаружили растения, имеющие самое низкое (0,25-0,6 мг/г) содержание хлорофилла в расчете на единицу сырой массы. Это объясняется защитой фотосинтетического аппарата от разрушения в условиях высокой инсоляции и температуры. Верхние пределы количества хлорофилла у изученных растений Каракумов и Гоби близки и соответствуют обычно наблюдаемому среднему содержанию его у видов умеренной зоны.

Также низкое содержание хлорофилла и низкое – каротиноидов у растений пустынь и полупустынь отмечали А.А. Ничипорович (1955), Л.Х. Наабер, С. Фазылова (1968), Л.Х. Наабер (1975), Г. Рахимова и др. (1981), Г. Рахимов, Таджиева (1984). По мнению названных авторов, это может рассматриваться как приспособительный признак к ксеротермическим условиям.

Исчерпывающий обзор многочисленной литературы по изучению пигментной системы растений в экологическом плане сделан Л.М. Лукьяновой (1982). Таким образом, в литературных источниках существует достаточно много сведений о накоплении пигментов в ассимилирующих органах растений в различных естественных условиях местообитания и влиянии на них основных факторов среды. Среднее содержание хлорофилла в листьях залежных растений и соотношение его компонентов показаны по стадиям восстановления на таблице 24.

Таблица 24

Среднее содержание хлорофилла, соотношение его компонентов в листьях залежных растений на разных стадиях демутиации

Вид	хлорофилл					
	(а+б)			мг/г, сырой массы		а:б
	мг/г, сырой массы	мг/г, сухой массы	мг/дм ²	«а»	«б»	
Бурьянистая стадия						
<i>Artemisia glauca</i>	0,90±0,04	3,15±0,13	2,80±0,07	0,59±0,02	0,31±0,02	1,88
<i>Elytrigia repens</i>	0,66±0,04	2,41±0,13	2,22±0,09	0,42±0,01	0,24±0,03	1,74
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	0,74±0,04	2,16±0,03	1,99±0,06	0,48±0,01	0,26±0,03	1,88
<i>Heteropappus altaicus</i>	0,76±0,04	1,98±0,06	1,77±0,10	0,50±0,01	0,26±0,03	1,96
<i>Среднее</i>	0,76	2,42	2,19	0,50	0,27	1,86
Корневищная стадия						
<i>Artemisia glauca</i>	0,87±0,03	2,74±0,14	2,58±0,20	0,57±0,02	0,35±0,01	1,71
<i>Elytrigia repens</i>	0,69±0,06	2,46±0,15	2,28±0,13	0,44±0,02	0,24±0,04	1,88
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	0,77±0,06	2,29±0,08	2,12±0,14	0,50±0,04	0,27±0,02	1,83
<i>Heteropappus altaicus</i>	0,83±0,04	2,37±0,08	2,15±0,03	0,55±0,3	0,28±0,01	1,93
<i>Среднее</i>	0,79	2,46	2,28	0,51	0,28	1,84
Рыхлокустовая стадия						
<i>Artemisia glauca</i>	0,83±0,04	2,65±0,10	2,47±0,10	0,54±0,01	0,28±0,03	1,91
<i>Elytrigia repens</i>	0,64±0,03	2,33±0,08	2,13±0,05	0,40±0,01	0,23±0,02	1,74
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	0,71±0,06	2,04±0,10	1,94±0,08	0,46±0,02	0,24±0,04	1,92
<i>Heteropappus altaicus</i>	0,73±0,03	1,89±0,10	1,63±0,08	0,50±0,01	0,23±0,02	1,80
<i>Среднее</i>	0,73	2,23	2,04	0,47	0,24	1,84

Бурьянистая стадия демутиации

Среднее содержание хлорофилла (а+б) в листьях залежных растений бурьянистой стадии низкое – 0,76 мг/г сырой массы, 2,42 мг/г сухой массы и 2,19 мг/дм². Минимальное и максимальное содержание хлорофилла от средней величины колеблется от 0,66 до 0,90 мг/г сырой массы и от 1,98 до 3,15 сухой массы.

Содержание хлорофилла выше средней величины в бурьянистой стадии у *Artemisia glauca* 0,90 мг/г сырой массы, 3,15 мг/г сухой массы и 2,80 мг/дм². Минимальное содержание хлорофилла отмечено у *Scabiosa ochroleuca* – 0,74 мг/г сырой, 2,16 сухой массы и 1,99 мг/дм²; *Elytrigia repens* – 0,66 мг/г сырой массы, 2,41 мг/г сухой массы и 2,22 мг/дм². Соотношение между хлорофиллами «а» и «б» низкое 1,86. Известно, что хлорофилл «б» оказывает экранирующее действие на фотосинтетические активные пигменты (Литвин, Звалинский, 1983), поэтому в условиях высокой инсоляции концентрация хлорофилла «б» не повышается. При распределении растений по видам наибольшее содержание хлорофилла наблюдается у *Artemisia glauca* 0,90 мг/г сырой массы, 3,15 мг/г сухой массы и 2,80 мг/дм².

При пересчете на единицу сухой массы и площади листа разница увеличивается и пределы колебаний составляют на сухую массу от 1,98 до 3,15, на единицу площади от 1,77 до 2,80. При способах расчета на единицу сухой массы и площади листа содержание хлорофилла зависит от структуры листа, поэтому разница увеличивается. Менее обогащены зелеными пигментами ксерофит *Elytrigia repens* – 0,66 сырой массы, что связано с анатомо-морфологическими особенностями листа: мелкие хлоропласты, густая сеть проводящих пучков, более развитая механическая ткань, лишенная хлоропластов. При пересчете на единицу сухой массы и площади листа эта закономерность сохраняется.

Корневищная стадия демутиации

Содержание хлорофилла (а+б) в листьях залежных растений корневищной стадии (табл. 22) в среднем составляет 0,79 мг/г сырой массы, 2,46 мг/г сухой массы и 2,28 мг/дм². Минимальное и максимальное содержание хлорофилла от средней величины колеблется от 0,69 до 0,87 мг/г сырой массы и от 2,29 до 2,74 сухой массы.

Наименьшее количество хлорофилла содержат *Scabiosa ochroleuca* – 0,77 мг/г сырой, 2,29 сухой массы и 2,12 мг/дм²; *Elytrigia repens* – 0,69 мг/г сырой массы, 2,46 мг/г сухой массы и 2,28 мг/дм². Высоким содержанием хлорофилла отличаются *Artemisia glauca* 0,87 мг/г сырой массы, 2,74 мг/г сухой массы и 2,58 мг/дм²; *Heteropappus altaicus* 0,83 мг/г сырой массы, 2,37 мг/г сухой массы и 2,15 мг/дм². Соотношение между хлорофиллами «а» и «б» составляет – 1,84. По сравнению с предыдущим сообществом этот показатель увеличивается за счет повышения хлорофилла «а». Наибольшее содержание и зеленых пигментов на единицу сырой массы у *Artemisia glauca* 0,87 мг/г сырой массы. При пересчете на единицу сухой массы наибольшим содержанием хлорофилла – 2,74 мг/г отличается *Artemisia glauca*, у остальных видов оно варьирует от 2,29 до 2,46 мг/г. При пересчете на единицу площади содержание хлорофилла увеличивается у *Artemisia glauca* – 2,58 мг/дм². В зависимости от стадии восстановления у видов залежных растений количество хлорофилла возрастает в корневищной стадии (рис. 34).

Рыхлокустовая стадия демутиации

Усредненное значение хлорофилла (а+б) в листьях залежных растений рыхлокустовой стадии достигает 0,73 мг/г сырой массы, 2,23 мг/г сухой массы и 2,04 мг/дм². К растениям с низкой концентрацией хлорофилла относятся *Elytrigia repens* – 0,64 мг/г сырой массы, 2,33 мг/г сухой массы и 2,13 мг/дм², *Scabiosa ochroleuca* – 0,71 мг/г сырой, 2,04 сухой массы и 1,91 мг/дм²; с высокой концентрацией *Artemisiaglauca* – 0,83 мг/г сырой массы, 2,65 мг/г сухой массы и 2,47 мг/дм² (табл. 24).

Растения рыхлокустовой стадии отличаются низким содержанием хлорофилла 0,64 – 0,83 мг/г сырой массы.

Соотношение между хлорофиллами «а» и «б» низкое, за счет понижения хлорофилла «б». Как и в предыдущих сообществах растения рыхлокустовой стадии содержат меньше хлорофилла, чем бурьянистой и корневищной стадии, но эти различия не существенны. При пересчете на единицу сухой массы и площади листа различие уменьшается, наименьшим содержанием хлорофилла при этих способах расчета отличается *Heteropappus altaicus* – 1,89 мг/г.

В открытых местообитаниях с высокой интенсивностью света, залежные растения при распределении по стадиям восстановления, различия в содержании хлорофилла на единицу сырой массы уменьшаются в корневищной стадии, но при этом уменьшается содержание хлорофилла на единицу площади листа по сравнению с бурьянистой и корневищной стадии.

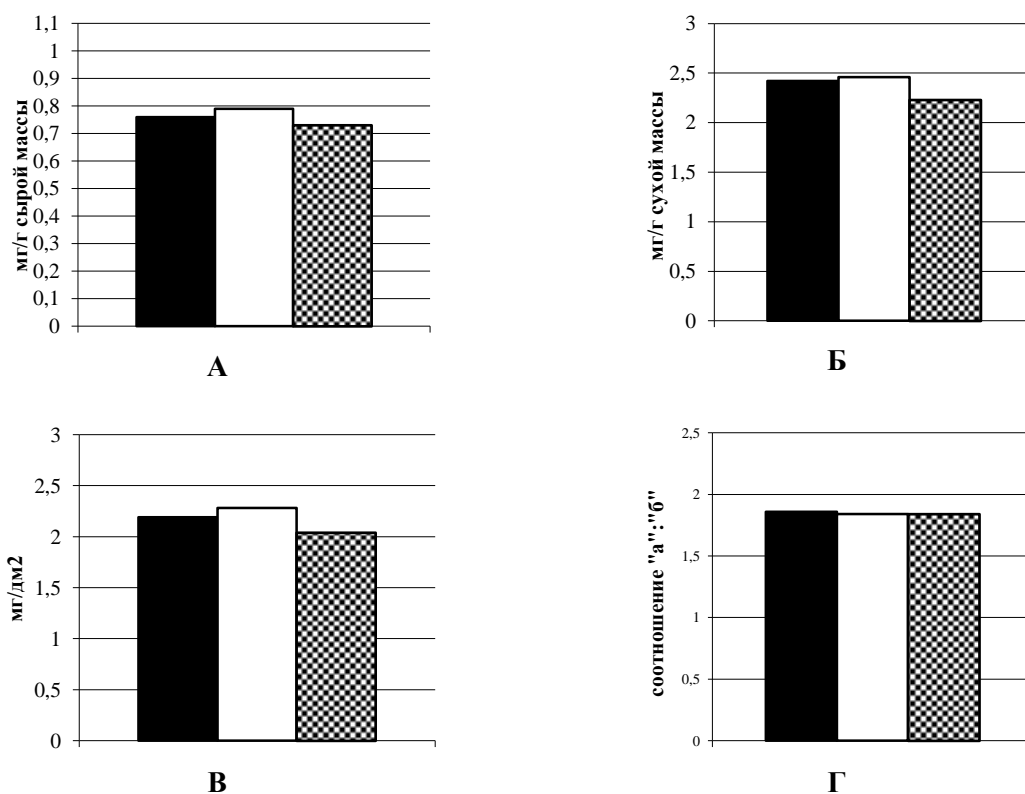


Рис. 34. Содержание хлорофилла (а+б) в листьях залежных растений на разных стадиях дему- тации: А – мг/г сырой массы, Б – мг/г сухой массы, В – мг/дм², Г – соотношение «а» + «б». Условные обозначения: ■ – бурьянистая стадия, □ – корневищная стадия, ▨ – рыхлокустовая стадия

Анализ содержания пигментов изученных залежных сообществ указывает на то, что наибольшее количество хлорофилла содержится у растений, произрастающих в корневищной стадии, в среднем на единицу сырой массы достигает 0,79 мг/г. Наименьшим содержанием хлорофилла характеризуются растения рыхлокустовой стадии (0,73 мг/г сырой массы).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении процессов естественного восстановления залежей Центрально-Тувинской котловины выявлены стадии восстановления: бурьянистая, (мелкобурьянистая), корневищная, рыхлокустовая и плотнокустовая. Под покровом залежной растительности создаются условия для защиты почвы от деградации, а также в результате многолетней сукцессии растительности восстанавливается видовой состав, характерный степной растительности межгорных котловин Тувы.

Список флоры залежной растительности Центрально-Тувинской котловины включает 126 видов сосудистых растений, относящихся к 28 семействам и 90 родам. В видовом богатстве семейств Asteraceae, Poaceae, Fabaceae и Chenopodiaceae характеризуют аридные черты флоры, то же время участие Rosaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae проявляются черты гумидности климата. Таким образом, флора носит смешанный, бореально-степной характер.

Классификация залежной растительности выявило фитоценотическое разнообразие, что отражают все временные стадии демутиации. Наиболее богато представлены сообщества бурьянистой и корневищной стадии, что указывает на молодость залежных сукцессий в регионе. В целом, залежная растительность - антропогенно-обусловленный тип подразделяется на 4 подтипа в соответствии основными стадиями демутиации и в этом смысле они составляют определенные этапы филоценогенеза залежей. На основании анализа выделено 26 ассоциаций, относящихся к 7 формациям и 4 флороценотипам.

Уровень биологической продуктивности залежных сообществ зависит от их возраста, видового состава сообществ и почвенно-экологических условий их местообитания. В целом продуктивность залежных фитоценозов на каштановых легкосуглинистых почвах равно 4,0-7,0 ц/га, однако качественный состав травостоя существенно изменяется. Наибольшая продуктивность надземной фитомассы характерна для сообщества с бурьянистой стадией. Наименьшая свойственна для корневищной стадии в вьюнково-пырейном сообществе. Обычно минимальная продуктивность отмечается в весенний и раннелетний периоды.

Динамика численности микроорганизмов-деструкторов органического вещества растительного опада залежных экосистем Центрально-Тувинской котловины показало, что в разложении растительного опада участвуют аэробные, факультативно анаэробные бактерии. Наибольшая скорость разложения белка наблюдается в весенний и ранне-осенний период, а целлюлозы – в начале лета 2006 г., это свидетельствует о наиболее благоприятных гидротермических условиях для их роста и развития.

Выбор эдификаторов залежных фитоценозов в качестве маркеров, происходящих процессов в ходе демутиации, был удачным и позволил обосновать изменения факторов среды (изменения температуры и влажности, плотности поверхностных горизонтов почв, проективного покрытия травостоя и т.д.) в соответствии с явлениями залежной сукцессии. Изменения экологических условий на различных стадиях демутиации проявляется в структуре и особенностях анатомо-физиологических показателей исследованных 4 видов.

Анатомическое строение листьев рассмотренных видов показали их заметную изменчивость, связанную с условиями обитания. Особенно это характерно для полыни сизой и гетеропантуса алтайского. В сообществах рыхлокустовой стадии, близкой по экологическим условиям к коренным плотнокустовым, в отличие от бурьянистой у залежных растений формируются особи со значительно редуцированной листовой поверхностью, с развитием эпидермиса – морщинистых и опушенных, мощно развитым слоем кутикулы, а также мелкими клетками мезофилла плотного сложения.

У всех исследованных видов наибольшее содержание влаги в течение летнего сезона наблюдается в молодых листьях в начале вегетации, а также в фазы бутонизации и цветения в летние месяцы, когда выпадают наиболее обильные осадки. Постепенное обезвоживание тканей растений по стадиям залежной сукцессии на протяжении вегетационного сезона связано с уменьшением водопоглощающих и водоудерживающих свойств.

Следствием физиологической адаптации растений к экологическим условиям является изменение содержания пигментов, тесно связанное с изменениями элементов структуры листа – поверхностного и внутреннего его строения. Наблюдается тенденция уменьшения пигментного состава у всех маркерных видов по стадиям демутиации. Особая позиция у пырея ползучего – ксерофита с высокой водоудерживающей способностью, у которого показатели относительно стабильны независимо от стадий восстановления.

Литература

1. **Аракчаа Л.К., Курбатская С.С.** Экология рек и озер Тувы: Учебное пособие. - Кызыл: ТывГУ, 1998. – 86 с.
2. **Аракчаа Л.К., Курбатская С.С.** Реки и озера Тувы. Экологические проблемы. - Кызыл: Изд-во ТувГУ, 2015. – 158 с.
3. **Базилевич Н.И., Родин Л.Е.** Типы биологического круговорота зольных элементов и азота в основных природных зонах Северного полушария//Генезис, классификация и картография почв СССР. Доклады к Международному конгрессу почвоведов. – М.: «Наука», 1964. – С. 134-145.
4. **Бажанова Н.В., Маслова Т.Г., Попова Н.А., Попова О.Ф., Сапожников Д.И., Эйдельман З.М.** Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследований. М.-Л.: Наука, 1964. - 121 с.
5. **Банникова И.А.** Классификационная схема степной растительности//Степи Восточного Хангая.- М.: Наука, 1986.- С. 17-27.
6. **Бахтин Н.П.** Особенности климата и агроклиматические ресурсы Тувинской АССР / Н.П. Бахтин //Сборник работ Красноярской гидрометеорологической обсерватории №1; под ред. Н.П. Бахтина. – Красноярск, 1968. – С. 26-68.
7. **Бедарев С.А.** Транспирация некоторых растений в условиях полупустынного климата Центрального Казахстана // Изв. АН Каз.ССР. Сер. ботан. и почвовед. – 1960. –Вып. 1. –С. 101-109.
8. **Бобровская Н.И.** Водный режим деревьев и кустарников пустынь. – Л.: Наука. Ленингр. Отд-ние, 1985. – 95 с.
9. **Бобровская Н.И.** Водный режим растений // Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби (на примере пустынного стационара и Большого гобийского заповедника). – Пушкино, 1983. – С. 45-47.
10. **Бобровская Н.И.** Краткая характеристика водного режима некоторых растений Центрально-Казахстанского мелкосопочника //Ботан. журн. – 1968. – Т.53, №10. –С. 1400-1407.
11. **Бобровская Н.И.** О водном балансе древесных и кустарниковых видов песчаной пустыни Каракумы // Там же. – 1971. – Т. 56, №3. – С. 361-368.
12. **Богородицкий К.Ф., Валединский В.И.** Гидроминеральные ресурсы //Природные условия Тувинской Автономной области. Тр. Тув. компл. экспед. – Вып. 3. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – С. 119-128.
13. **Буинова М.Г.** Анатомия и пигменты листа растений Забайкалья // Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1988. - 96 с.
14. **Буинова М.Г.** Содержание пигментов и анатомическая структура листа у растений Забайкалья в зависимости от условий произрастания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Томск, 1986. -19 с.
15. **Буинова М.Г., Бадмаева Н.К.** Структурно-функциональные особенности листа растений житняково-ковыльных степей Западного Забайкалья //Эколого-биологические особенности растений и фитоценозов Забайкалья. – Улан-Удэ: БНЦ СО АН СССР, 1989. –С. 28-43.
16. **Буинова М.Г., Бадмаева Н.К., Бойков Т.Г., Швецова Н.Е.** Анатомическая характеристика тканей листа псаммофитов Западного Забайкалья // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тез. докл. конф. – Томск: ТГУ, 1995. – С. 78-80.
17. **Быков И.П.** Растительность залежных сукцессий в зависимости от почвенных и климатических факторов //Наука и преподавание дисциплин естественного цикла в образовательных учреждениях. Материалы региональной научно-практической конференции. Улан-Удэ, 2002. С. 31-33.
18. **Быков И.П., Куликов Г.Г., Давыдова О.Ю.** Влияние типа почв на биоразнообразие и продуктивность залежных фитоценозов //Проблемы интродукции растений в Байкальской Сибири: Материалы регионального научно- практического семинара. – Улан-Удэ, 2003. –С. 72-75.
19. **Быков И.П., Намзалов Б.Б.** Залечь как фактор экологизации земледелия Бурятии // Проблемы экологического земледелия в Байкальском регионе /Материалы научно-методического семинара – круглого стола. – Улан-Удэ. Изд-во Бурятского госуниверситета, 1999. – С. 37-49.
20. **Василевич В.И.** Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. Т.80. 1995. - №6. - С. 28-39.
21. **Василевская В.К.** Формирование листа засухоустойчивых растений. – Ашхабад: Изд-во АНТ СССР, 1954. – 182 с.
22. **Вильямс В.Р.** Собрание сочинений. Т.3. Земледелие (1892-1919). – М., 1949. – С. 131-512.
23. **Вильямс В.Р.** Собрание сочинений. Т. 6. Земледелие с основами почвоведения (1927-1938). – М., 1951. – С.320-350.
24. **Виноградский С.Н.** Микробиология почвы. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 792 с.

25. **Вихирева-Васильева В.В.** Анатомическое строение листа некоторых арктических осок // Бот. журн. – 1972. – Т. 57, №3. – С. 373-383.
26. **Воейков А.И.** Новые данные о суточной амплитуде температур и особенности влияния на нее топографических условий. Избр. Соч. – М., 1952. – Т. 3. – 502 с.
27. **Волковинцев В.И.** Степные криоаридные почвы. Новосибирск: Наука СО, 1978. 208 с. 12.
28. **Воскресенский С.С.** Геоморфология Сибири / С.С. Воскресенский. – М.: Изд-во Московского университета, 1962. – 352 с.
29. **Высоцкий Г.Н.** Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро прикладной ботаники. – 1915. – 8, № 10-11 (84). – С. 1113-1436.
30. **Гавриленко В.Ф., Ладыгин М.Е., Хандобина Л.М.** Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. Учебное пособие. – М.: Высшая школа, 1975. – 392 с.
31. **Галахов Н.Н.** Сезонные закономерности климатического режима в Тувинской котловине / Н.Н. Галахов // Ученые записки ТНИИЯЛИ, вып. IX. – Кызыл, 1961. – С. 90-98.
32. **Гамалей Ю.В.** Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Бот. журн. – 1984. – Т. 69, №5. – С. 569-584.
33. **Гамзиков Г.П., Кулагина М.Н.** Изменение содержания гумуса в почвах в результате сельскохозяйственного использования: Обзорная информация. / ВНИИТЭИагропром. – М., 1992. – 48 с.
34. **Глумов Г.А.** Исследование современной динамики естественного растительного покрова Южной лесостепи Зауралья: Автореф. дисс... докт. биол. наук. Ч.2. – Ленинград, 1953. – С.368-410.
35. **Глумов Г.А., Красовский П.Н.** Залежная растительность Южной лесостепи Зауралья и её классификация//Труды ин-та биологии АН СССР. Уральский филиал. Вып. 27. – 1961. – С. 147-157.
36. **Гродзинский А.М.** Биологические методы хозяйствования//Интродукция и акклиматизация растений. – Киев: Наук думка, 1988. – С.3-6.
37. **Гришкан И.Б.** Разложение растительного опада в основных сообществах бассейна Верховий Колымы// Экология. - 1995.- №4. - С. 9-12.
38. **Годнев Т.Н.** Хлорофилл. Его строение и образование в растении. - Минск, Акад. наук СССР, 1963. - 318 с.
39. **Годнев Т.Н., Липская Г.А.** К методике определения пигментов в хлоропластах растений // Физиология растений. 1965. Т. 12, вып. 3. - С. 554-556.
40. **Голубинцева В.П.** Сорная растительность орошаемых и неорошаемых полей и залежей южносибирских степей. – М.- Л.: Сельхозгиз, 1930. - 78, [3] с. вкл. ил., 4 л. карт., диагр.; 21 см.
41. **Гордягин А.Я.** Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири. Труды О-ва естествоиспыт. при каз. гос. ун-те, т. XXXIV, Вып. 3, 1901. – 26 с.
42. **Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И.** Экология водных микроорганизмов. – М.: Наука, 1977. С. 66-67.
43. **Горшкова А.А.** Биология степных и пастбищных растений Забайкалья. М. – Л., 1966. – 272 с.
44. **Горшкова А.А.** Сроки зацветания растений в связи с биоморфологией // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. – С. 43 - 52.
45. **Горшкова А.А.** Экология водного режима степных растений Забайкалья. – Иркутск, 1971. – С. 51 - 113.
46. **Горшкова А.А., Буркова В.М.** Интенсивность транспирации травянистых растений Средней Сибири // Тр. Вост.-Сиб. фил. СО АН СССР. – 1962. – Вып. 35. – С. 66 - 85.
47. **Горшкова А.А., Зверева Г.К.** Экология степных растений Тувы. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. – 19-41 с.
48. **Горшкова А.А., Зверева Г.К.** Экология степных растений Тувы // Новосибирск: Наука. СО, 1988. - С. 5-100.
49. **Горышина Т.К.** О некоторых структурно-функциональных характеристиках ассимиляционного аппарата листа у растений лесостепной дубравы. I. Особенности пластидного аппарата у растений разных ярусов // Бот. журн. – 1979. – Т. 64, №3. – С. 331-340.
50. **Горышина Т.К.** Содержание хлорофилла в хлоропласте в связи с экологическими условиями // Ботан. журн. 1988. - Т.73. №4. - С. 547 – 553.
51. **Горышина Т.К.** Экология растений. –М.: Высшая школа, 1979. – 368 с.
52. **Горышина Т.К.** Экология травянистых растений лесостепной дубравы. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. – 127 с.
53. Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Тыва в 2007 г. – Кызыл: Изд-во ТИКОПР, 2008. – 101 с.
54. **Давыдова О.Ю.** Изменение растительности и показателей почвенного плодородия на залежных угодьях в условиях Бурятии. Канд. дис., - Улан-Удэ, 2006. - 120 с.
55. **Дервиз-Соколова Т.Г.** Основные особенности анатомии листьев арктоальпийских ив и других психрофитов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1981. №6. –С. 58 - 62.

56. **Дубровский Н.Г., Намзалов Б.Б., Ооржак А.В.** О некоторых теоретических аспектах изучения залежной растительности (на примере Республики Тыва) // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Синантропизация растений и животных». Иркутск: изд-во Института географии СО РАН им. В.Б. Сочавы, 2007. – С.35-37.
57. **Дубровский Н.Г., Ооржак А.В., Намзалов Б.Б.** Степи и залежи Тувы.– Кызыл, 2014. – 143 с.
58. **Дженсен У.** Ботаническая гистохимия. – М.: Мир, 1965. – 377 с.
59. **Ершова Э.А.** Естественные кормовые угодья // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 196-210.
60. **Ефимов М.В.** Физиология растений в криоаридном климате. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. – 160 с.
61. **Ефимцев Н.А.** Климатический очерк (Тувы) // Природные условия Тувинской авт. обл. (Труды Тувинской компл. экспедиции, вып. 3. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – С. 46 - 65.
62. **Жатканбаев Ж.Ж.** Эколого-физиологическое изучение некоторых видов растений в условиях полупустынного климата Казахстана // Бот. журн. – 1960. –Т.45, №11. –С. 1677-1681.
63. **Заварзин Г.А.** Бактерии и состав атмосферы. Москва: Наука, 1984. 199 с.
64. **Зайченко О.А., Хакимзянова Ф.И.** Восстановление залежной растительности в степях Южно-Минусинской котловины // Географические и природные ресурсы. – 1999. № 40. – С.57-62.
65. **Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
66. **Залесский К.М.** Залежная и пастбищная растительность Донской области. - Рост. Д.: Изд. Сенного отд. Дон. обл. прод. упр, 1918. – С. 84.
67. **Зверева Г.К.** К характеристике жаростойкости степных и пустынных растений Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии.- Новосибирск: Наука. СО, 1982.- С. 62 - 68.
68. **Зверева Г.К.** Экологические особенности ассимиляционного аппарата степных растений Центральной Тувы // Экология. 1986 а. №3. - С. 23 - 27.
69. **Зверева Г.К.** Биологические особенности и повторное отрастание растений степей Центральной Тувы: Автореф. ... докт. биол. наук. - Новосибирск, 1998. - 32 с.
70. **Злобин Ю.А.** Концепция биологического разнообразия и структурные уровни организации биосистем // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг // Тез. Докл. V науч. конф. памяти А.Уранова. – Кострома, 1996. – С.30-31.
71. **Зяцькова Л.К.** Структурная геоморфология Алтае-Саянской горной области. – Новосибирск: Изд-во Наука, 1977. – 215 с.
72. **Иванова Л.А.** Количественная характеристика мезофилла листа растений Среднего Урала: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. - Екатеринбург, 2001. – 23 с.
73. **Иванская Э.Н.** Анатомические особенности некоторых первоцветов Центрального Кавказа // Бот. журн. – 1962. – Т. 47. - №9. – С. 1342 - 1348.
74. **Измайлова Н.Н.** Водный режим горных растений аридных областей // Пробл. ботаники. – 1979. – Т.14, вып. 2. - С. 23 - 27.
75. **Измайлова Н.Н.** Водный режим растений горной лесостепи Восточного Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. - №10. – С. 115 - 118.
76. **Измайлова Н.Н.** О водном режиме *Artemisi frigida* Willd. // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. – С. 207 - 214.
77. Использование соломы как органического удобрения // Под ред. Е.Н. Мишустина. М.: Наука. - 1980. – 270 с.
78. **Имшенецкий К.С.** Экспериментальная изменчивость микроорганизмов. М., Изд-во АН СССР, 1956.
79. **Калинина А.В.** Растительный покров и естественные кормовые ресурсы // Природные условия Тувинской автономной области. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – С. 162 - 190.
80. **Камелин Р.Н.** Кухистианский округ горной Средней Азии // Комаровские чтения. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. – Т.31. – 117 с.
81. **Камышев Н.С.** Закономерности развития залежной растительности Каменной степи // Ботанический журнал. 1956. - т.41 - №1. - С.43-62. 79.
82. **Кандинский Д.Н., Быков И.П.** Восстановление степных фитоценозов Иволгинской котловины Западного Забайкалья // Опыт и традиции этнического природопользования. Материалы Всероссийской научно-практической конференции. - Улан-Удэ, 2003.- С. 15–23.
83. **Кахнович Л. В., Ракицкая Т. В.** Содержание пигментов в листьях растений различных экологических групп // Тез. докл. 3-го делегат. собр. ВБО. - Минск: Наука и техника, 1973. - С. 189 - 190.

84. **Кахнович Л.В.** Адаптационные изменения фотосинтетического аппарата при выращивании растений в условиях разного светового режима // Продуктивность наземных фотосинтезирующих систем в экстремальных условиях. – Улан-Удэ: БФ СО АН СССР, 1977. – С. 56 - 62.
85. **Кахнович Л.В.** Структурная организация фотосинтетического аппарата растений в условиях разного светового режима // Оптимизация фотосинтетического аппарата воздействием разных факторов. – Минск: Наука и техника, 1976. – С. 12 - 13.
86. **Кахнович Л.В., Ходоренко Л.А., Петренко А.В.** Адаптация фотосинтетического аппарата к низким и насыщающим интенсивностям света: Тез. Всесоюз. симп. «Продуктивность фотосинтезирующих систем в экстремальных условиях», - Улан-Удэ: 1978. – С. 39 - 43.
87. **Климочкина Л.В.** Водный режим пустынных растений Центрального Казахстана // Тр. ин-та / Ботан. ин-т АН СССР. Сер. эксперим. ботан. – 1948. – Вып. 6. – С. 275 - 294.
88. **Клопова А.С.** Реки // Природные условия Тувинской автономной области. – Тр. Тув. компл. экспед. – Вып.3. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – С. 66 – 104.
89. **Кокина С.И.** Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаных пустынь Каракум // Пробл. растениеводства освоенных пустынь. – 1935. – Вып. 4. – С. 99 - 196.
90. **Конгар Н.М.** Система ведения сельского хозяйства в Туве / Н.М. Конгар, В.А. Соколов, С.С. Сонам, В.С. Шелемотов; под ред. П.Ф. Иванова, А.А. Козленко. – Кызыл: Тув. кн. изд-во, 1960. – 267 с.
91. **Королюк А.Ю.** Структурная организация растительного покрова и методы ее изучения (на примере Барабинской равнины) // Автореф. ... дис. канд. биол. наук. – Новосибирск: Наука, 1993. -22 с.
92. **Коропачинский И.Ю., Скворцова А.В.** Деревья и кустарники Тувинской АССР.- Н., 1966. – 183 с.
93. **Коропачинский И.Ю.** Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. - Новосибирск: Наука СО, 1975. – 290 с.
94. **Костычев П.А.** Очерки залежного степного хозяйства /В кн: Избранные труды. – М., 1951. – С.407-450.
95. **Красноборов И.М., Ломоносова М.Н., Ханминчун В.М.** и др. Пятое дополнение к флоре Тувинской АССР.— Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 1024— 1029.
96. **Крашенинников И.М.** Геоботанический очерк Троицкого округа Уральской области. Труды биол. ин-та при Пермском гос. ун-те, т. II, вып. 1, 1928. - 127 с.
97. **Крашенинников И.Н.** Опыт филогенетического анализа некоторых евразийских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеографии Евразии // Мат. по истории флоры и растительности СССР. –М.; Л., 1946. Вып. 2. - С. 87-196.
98. **Кужугет С.К.** Песчаные ландшафты и геоэкологические особенности аридных экосистем Тувы: Автореф.дис.... канд.геогр.наук. – Улан-Удэ, 2005. – 23 с.
99. **Куликов Г.Г.** Особенности сельскохозяйственного землепользования и возможные его перспективы в Забайкалье //Проблемы экологического земледелия в Байкальском регионе. Материалы научно-методологического семинара – круглого стола. – Улан-Удэ: изд-во Бурятского Госуниверситета, 1999. – С.55-59.
100. **Куликов Г.Г., Быков И.П., Давыдова О.Ю.** Залежь как один из путей восстановления плодородия почв // Опыт и традиции этнического природопользования в Байкальской Сибири: Матер. науч. пр. конф. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2001. -127 с.
101. **Куминова А.В.** Растительный покров Алтая. – Новосибирск: РИО СО АН СССР, 1960. – 450 с.
102. **Куминова А.В.** Растительный покров Улуг-Хемского района Тувинской АССР // Растительные сообщества Тувы.- Новосибирск: Наука, 1982.-С. 5 - 27.
103. **Куминова А.В.** Сорная, залежная и мусорная растительность // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 188 - 190.
104. **Курбатская С.С.** Степные экосистемы Убсунурской котловины. Функционально-экологический анализ: Автореф.дис. ... д-ра геогр. Наук. – М., 2002. – 47 с.
105. **Кушев С.Л.** Рельеф // Природные условия Тувинской автономной области. Тр. Тув. компл. экспед. АН СССР. - Вып. 3. Изд-во АН СССР, 1957. – С. 11 – 45.
106. **Ковалева Ю.П.** Особенности структуры и общий запас надземного и подземного растительного вещества залежей разного возраста в степной зоне Хакасии //Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Материалы международной научной школы-конференции студентов и молодых ученых. Абакан, 2003. С. 127-128.
107. **Лавренко Е.М.** Степи СССР //Растительность СССР. - М. - Л., 1940. Т. 2. – 265 с.
108. **Лавренко Е.М., Дылис Н.В.** Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши. – Бот. журн, 1968, Т. 53, №2.
109. **Лайдып А.М.** конспект флоры Убсунурской котловины (Южная Тува и Северо-Западная Монголия). – Кызыл: РИО ТывГУ, 2002. -116 с.

110. **Лайдып А.М.** Флора Убсунурской котловины (Центральная Азия): Автореф. Дис. ... канд.биол. наук. – Новосибирск, 2003. -16 с.
111. **Лебедева З.А.** Основные черты геологии Тувы // Труды монгольской комиссии №26. Материалы экспедиций геологического отряда. Выпуск №2. – М. - Л.: Издательство АН СССР, 1938. - 214 с.
112. **Ливеровский Ю.А.** Почвы СССР. Географическая характеристика / Ю.А. Ливеровский. – М.: Мысль, 1974. – 462 с.
113. **Литвин Ф.Ф., Звалинский В.И.** К теории хроматической и нехроматической адаптации фотосинтеза // Успехи совр. биол. 1983. Т.95. С.339-357
114. **Лиханов Б.П.** Межгорные котловины Тувы (физико-географическая характеристика) // Уч. записки. - Вып.6 - Кызыл, 1958. - с.178.
115. **Ломоносова М.Н.** Растительность Уюкского хребта (Западный Саян) // Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. – Новосибирск: Наука СО, 1977. – С. 164 - 189.
116. **Ломоносова М.Н.** Конспект флоры Уюкского хребта (Западный Саян) // Систематика и география растений Сибири. – Новосибирск: Наука, 1978. – С. 41-106.
117. **Ломоносова М.Н.** Мелкодерновинные степи с овсяницей чуйской // Новое о флоре Сибири. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. - С. 228 - 236.
118. **Лукьянова Л.М.** Эколого-физиологические аспекты изучения пигментной системы растений. Влияние внешних факторов, сезонная и суточная динамика // Бот. журн. 1982. - Т.67. №3. - С.265 - 274.
119. **Лукомская К.А.** Микробиология с основами вирусологии. - М.: Наука, 1987. - С. 192.
120. **Любименко В.Н.** О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения // Избранные труды. – Киев: Изд-во АН УССР, 1963. – Т 2. –С. 140-403.
121. **Малышев Л.И.** Флористические спектры Советского Союза // Истоия флоры и растительности Евразии. – Л.: Наука, 1972. - С. 17-40
122. **Мамаева Г.Г.** Новый этап в почвоводоохранной политике США // Земледелие. – 1996. - №2. – С.42-43.
123. **Марынич О.В., Рачковская Е.И., Садвокасов Р.Е., Темирбеков С.С.** Перспективы восстановления залежей в Северном Казахстане // Степной бюллетень №12, 2002. С. 1-4.
124. **Микляева И.М.** Восстановление степной растительности на залежных землях Восточной Монголии // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. 1996. - №1. – С. 75-81.
125. **Меркулова Н.А.** Видовой состав и структура растительности залежных экосистем степной зоны Алтайского района (Хакасия) // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Материалы международной научной школы-конференции студентов и молодых ученых. Абакан, 2004. С. 137 – 138.
126. **Меркушева М.Г., Убугунов Л.Л., Корсунов В.М.** Биопродуктивность почв сенокосов и пастбищ сухостепной зоны Забайкалья. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2006. – 515 с.
127. **Миркин Б.М.** Классификация растительности СССР. – М., 1986. - С. 121 - 133.
128. **Мокроносков А.Т.** Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата.- Свердловск: УрГУ, 1978. – С. 5-30.
129. **Мокроносков А.Т.** Онтогенетический аспект фотосинтеза. –М.: Наука, 1981. – 196 с.
130. **Мокроносков А.Т., Борзенкова Р.А.** Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Л.: 1978. Т. 61. Вып. 3. – С. 119 - 132.
131. **Мишустин Е.Н.** Ассоциации почвенных микроорганизмов. М: Наука, 1975, 47-105с.
132. **Мэгарран Э.** Экологическое разнообразие и его измерение. – М., 1992. – 181 с.
133. **Наабер Л.Х.** О пигментах растений жарких местообитаний // Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана: Изд-во «Фан», УзССР, 1975. –С. 3 - 14.
134. **Наабер Л.Х., Фазылова С.О.** О хлорофилле в листьях пустынных растений // Узб. Биол. журн. - 1968. - №3. – С. 33 - 36.
135. **Нагалецкий В.Я., Николаевский В.Г.** Экологическая анатомия растений. – Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та, 1981. – 87 с.
136. **Намзалов Б. Б.** О некоторых особенностях структуры злаково-полынно-караганниковой степи в Западной Туве. - Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1978, № 15. Сер. биол., вып. 3. - С. 36 - 44.
137. **Намзалов Б.Б.** Закономерности высотного распределения степных сообществ Алашского плато Тувинской АССР // Экология. – 1979. - №4. – С. 43 - 52.
138. **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.
139. **Намзалов Б.Б.** Закономерности распределения растительности по южному макросклону нагорья Сангилен в Тувинской АССР // Бот. журн., 1985.- Т. 70. - № 10. - С. 1385-1392.

140. **Намзалов Б.Б.** Степи Южной Сибири. – Новосибирск - Улан-Удэ, 1994. – 306 с.
141. **Намзалов Б.Б., Богданова К.М., Быков И.П. и др.** Растительный мир. – Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 1998. – 249 с.
142. **Намзалов Б.Б., Доржиев Ц.З.** О некоторых экологических аспектах традиционного природопользования этносами Южной Сибири // Проблемы традиционной культуры народов Байкальского региона. – Улан-Удэ, 1999. – С. 161 - 164.
143. **Намзалов Б.Б., Дубровский Н.Г.** Очерки о высокогорных степях Тувы и Юго-Восточного Алтая. - Улан-Удэ: Изд-во Бур. гос. ун-та, 2007. - 37 с.
144. **Намзалов Б.Б., Дубровский Н.Г.** Методология изучения разнообразия фитосистем (на примере растительности Республики Тыва) // Биота в экосистемах гор Южной Сибири: состояние и проблемы. Байкальский экологический вестник. – Вып. 4. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2007а. – С. 15 - 28.
145. **Наплекова Н.Н.** Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. - Новосибирск: Наука СО АН СССР, 1974. - С.37-142. (250).
146. **Никитин В.В.** Сорная растительность Туркмении. Ашхабад, Изд. АН Туркм. ССР, 1957, с.118-526.
147. **Никитин В.В.** Сорные растения флоры СССР / Отв. ред. И.Т. Васильченко. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. – 453 с.
148. **Николаевская Л.Д.** Особенности анатомического строения злаков-псаммофитов нижнеднепровских песков: Автореф. ... канд. биол. наук. –Орджоникидзе, 1968. – 23 с.
149. **Николаевский В.Г.** Особенности анатомической структуры листьев злаков – сциофитов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1972. №2. – С. 32 - 41.
150. **Николаевский В.Г.** Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Бот. журн. - 1970. - Т.56. №10. - С. 1442 - 1450.
151. **Ничипорович А.А.** Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 228 с.
152. **Носин В.А.** Почвенный покров. – Тр. Тувинской комплексной экспедиции, вып.3. Природные условия Тувинской автономной области. М., Изд-во АН СССР, 1957.
153. **Носин В.А.** Почвы Тувы. - М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 342 с.
154. **Овчинников П.Н.** О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. – 1947. – Вып. 2. – С. 18 - 23.
155. **Ооржак А.В., Дубровский Н.Г., Намзалов Б.Б.** Особенности залежной сукцессии в Туве // Вестник Бурятского университета. - Улан-Удэ, 2005. С. 200-205.
156. **Ооржак А.В.** Экология фитосистем залежной растительности Центрально-Тувинской котловины (Республика Тыва). Автореф. ... канд. биол. наук. – Улан-Удэ, 2007. – 24 с.
157. **Ооржак А.В.** Современное состояние залежных сообществ и их использование в Улуг-Хемском кожууне Республики Тыва // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи. Материалы Всероссийской конференции молодых ученых. Г. Улан-Удэ, 24-27 апреля 2007 г. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета. – С.292-294.
158. **Ооржак А.В., Дубровский Н.Г., Дамбаев В.Б., Намзалов Б.Б.** Продуктивность и деструкция растительного опада в залежных сообществах Тывы // Вестник Бурятского госуниверситета. – Вып. 3. – 2007. – С.184-188.
159. **Определитель растений Тувинской АССР** / Ломоносова М.Н., Красноборов И.М., Пеньковская Е.Ф. и др. – Новосибирск: Наука, 1984. -335 с.
160. **Определитель растений Республики Тыва**/Красноборов И.М. и др.- Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. - 706 с.
161. **Перель Т.С., Карпачевский Л.О.** О некоторых особенностях разложения опада в широколиственно-еловых лесах // Pedobiologia.-1968.-Vd. - 1968. - т. 8. - с. 306-312. Л.: Наука, 1968. 143 с.
162. **Пешкова Г.А.** Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2001. – 192 с.
163. **Пленник Р.Я.** Морфологическая эволюция бобовых Юго-восточного Алтая. – Новосибирск: Наука СО, 1976. – 214 с.
164. **Помишин С.Б.** Традиционное природопользование: проблемы и потенциал. – Улан-Удэ: БИРП, 1993. -128 с.
165. **Попова И. А.** О пигментах листьев памирских растений // Бот. журн. - 1958. - Т. 43, № 11. - С. 1550 - 1561.
166. **Попова И.А.** Особенности пигментного комплекса растений Восточного Памира // Пробл. ботаники. -1967. - Т. 9. - С. 379 - 390.
167. **Пронзина М.Н.** Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа, 1960. – 206 с.
168. **Рачковская Е.И.** Растительность гобийских пустынь Монголии. – СПб: Наука, 1993. – 135 с.

169. **Рахимов Г.Т., Таджикив Ф.Н.** Фотохимическая активность и прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса некоторых пустынных растений под воздействием высоких температур // Физиология и биохимия пустынных растений. – Ташкент: Фан, 1984. – С. 65 - 79.
170. **Рахимов Г.Т., Таджикив Ф.Н., Хайдаров Э.** Структурное и функциональное состояние хлоропластов листьев терескена в условиях различной водообеспеченности почвы // Физиология и биохимия пустынных растений. – Ташкент: Фан, 1981. – С. 15 - 22.
171. **Ревушкин А.С.** Материалы к флористическому районированию Алтае-Саянской провинции // Некоторые итоги изучения флоры и растительности Сибири. Томск. - Изд-во ТГУ. - 1987. - С. 32 - 46.
172. **Рожанец, М.И. Рожанец-Кучеровская С.Е.** Почвы и растительность Оренбургской губернии с 3 картами. Оренб. Губерн. Земел. Упр., Почвен.-Ботанич. Бюро. - Оренбург : [б. и.], 1928. - 54 с.
173. **Романенко В.И., Кузнецов С.Н.** Экология микроорганизмов пресных водоемов. – Л.: Наука, 1974. – С. 30.
174. **Самбуу А.Д.** Экономическая география Республики Тыва/А.Д. Самбуу, Н.Г. Дубровский. Учебное пособие. – Кызыл, 2000. – 142 с.
175. **Самбуу А.Д.** Изменение биоразнообразия и продуктивности степной растительности в Улуг-Хемской котловине на примере трех ключевых участков//Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона. – Кызыл: ТувТИКОПР СО РАН, 2002. – С. 48-50.
176. **Самбуу А.Д.** Антропогенная динамика растительности Тувы. – Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2004. – 40 с.
177. **Самдан А.М.** Флора Алашского плато (Западный Саян): Автореф. дисс.... канд. биол. наук.- Улан-Удэ, 2007.- 23 с.
178. **Семенова-Тян-Шанская А.М.** Восстановление растительности на степных залежах в связи с вопросом о «прохождении» видов. Бот. журн., №6, 1953. - С. 862-873.
179. **Семенова-Тян-Шанская А.М.** Взаимоотношение между живой зеленой массой и мертвыми растительными остатками в лугово-степных сообществах //биология. – 1960. - № 2. – С. 97-105.
180. **Свешникова В.М.** Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира // Тр. ин-та/ Ботан. ин-т АН ТаджССР. – 1962. Т. 19. – 248 с.
181. **Свешникова В.М.** Доминанты казахстанских степей (Эколого-физиологическая характеристика). - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. - 192 с.
182. **Свешникова В.М.** Характер водного баланса у растений пустынно-степных сообществ // Ботан. журн. – 1963. – Т. 48, №3. – С. 313 - 327.
183. **Свешникова В.М., Бобровская Н.И.** Водный режим // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Природные условия (Булгансомон). – Л.: 1980. – С. 125 - 136.
184. **Седельников В. П.** Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау.- Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979.- 167 с.
185. **Семенова-Тян-Шанская А.М.** Восстановление растительности на степных залежах в связи с вопросом о «прохождении» видов. Бот. журн., №6, 1953. - С. 862 - 873.
186. **Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. – Москва: Высшая школа, 1962. – 378 с.
187. **Сечи И.** Разложение клетчатки и плодородия почвы. Автореф. дис... док. с-х. наук. – М.: Моск. с-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 1973.
188. **Соболевская К.А.** Растительность Тувы. – Новосибирск: Зап. - Сиб. фил. АН СССР, 1950. - 140 с.
189. **Соболевская К.А.** Конспект флоры Тувы. – Новосибирск: Изд-во Зап. Сиб. фил. АН СССР, 1953. – 244 с.
190. **Соболевская К.А.** Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М. – Л., 1958, Вып. 3. – С. 249 - 315.
191. **Соболевская К.А.** Пути и методы интродукции растений природной флоры в Сибири. – Новосибирск: Наука. СО, 1977. - С. 3-28.
192. **Сочава В.Б.** Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование.-Л., 1972.-С.3-18.
193. **Тахтаджян А.Л.** Система магнолиофитов. - Л.: Наука, 1987. - 439 с.
194. **Теппер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г.И.** Практикум по микробиологии -4-е изд., перераб. и доп. - М.: Колос, 1993. - 175 с.
195. **Титлянова А.А.** Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны // Изв.АН СССР. Сер.биол.наук.- 1983.-Вып.2, №10.- С. 9-22.
196. **Титлянова А.А., Афанасьева Н.А., Наумова Н.Б.** Сукцессии и биологический круговорот. – Новосибирск: ВО Наука, 1993. – 157 с.
197. **Титлянова А.А., Булавко Т.И., Кудряшкова Т.А. и др.** Запасы и потери органического углерода в почвах Сибири // Почвоведение. – 1998. - №1. – С.51-59.

198. **Тиглянова А.А., Тихомирова Н.А., Шатохина Н.Г.** Продукционный процесс в агроценозах. – Новосибирск: Наука, 1982. – 185.
199. **Тишков А.А.** Ценофонд: пути формирования и роль сукцессий //Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб, 1992. – С. 21-34.
200. **Тугунаев В.В.** Растительность молодых залежей центральной Удмуртии//Структура и динамика растительного покрова. – М., 1976. – С.41-42.
201. **Тугунаев В.В., Пестерева Т.А.** Динамика растительности на заброшенных пахотных угодьях южной части Вятско-Камского бассейна (Удмуртия)//Ботанический журнал. – 1976. – Т.61. - №9. – С.1265-1272.
202. **Тулохонов А.К.** Историко-географические аспекты связи сельского хозяйства Байкальского региона с природной средой//Изд. АН СССР. Сер. Геогр. 1990. - №1. – 38 с.
203. **Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. - М., 1981. - 328 с.
204. **Филимонов В.П.** Агроклиматические особенности Тувинской АССР //Труды Тув. гос. с.-х. опытной станции. – Кызыл, 1969. – С. 7-36.
205. Флора Центральной Сибири.: [В 2-х т. /В.В. Бусин, Н.С. Водопьянова, М.М. Иванова и др.]; Под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979.– 1012 с.
206. **Фокин А.Д.** О роли органического вещества в функционировании природных и сельскохозяйственных экосистем //Почвоведение. – 1994. - № 9. – С.40-45.
207. **Ханминчун В.М.** Флора Восточного Танну-Ола: (Юж. Тува) / Отв. ред. И.М. Красноборов. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. -121 с.
208. **Холбоева С.А., Намзалов Б.Б.** Степи Тункинской котловины (Юго-Западное Прибайкалье). – Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2000. – 116 с.
209. **Цвелев Н.Н.** Злаки СССР. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. – 788 с.
210. **Цельникер Ю.Л.** Репликация хлоропластов, ее регуляция и значение для фотосинтеза // Мезоструктуры функциональность активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: Ур. ГУ, 1978. – С. 31-46.
211. **Частухин В.Я., Николаевская М.А.** Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. – Л.: Наука, 1968. – С. 19-20.
212. **Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб: Мир и семья, 1995. – 992 с.
213. **Чимитдоржиева Г.Д., Абашеева Н.Е.** Источники гумусообразования в лесных и лесостепных ландшафтах Бурятии // Научно-технический бюллетень ВАСХНИЛ СО Сиб. НИИ земледелия и химизации сельского хозяйства. Вып. 40. – Новосибирск, 1987. – С.31-35.
214. **Чичагов В.П.** Ураган 1980 г. в Восточной Монголии и особенности эолового рельефообразования в Центральной и Восточной Азии. – М.: инс-т геогр. РАН, 1998. – 204 с.
215. **Чичагов В.П.** Эоловый рельеф Восточной Монголии. – М.: Инс-т геогр. РАН, 1999.- 269 с.
216. **Шийрэвдамба Ц.** Анатомическая характеристика растений основных природных зон и поясов Монгольской народной республики: Автореф. ... канд. биол. наук. – Л., 1989. – 19 с.
217. **Шийрэвдамба Ц.** Предварительные итоги анатомических исследований растений основных ботанико-географических зон Монголии // Тр. молодежной конференции ботаников г. Ленинграда. – Л.: Наука, 1988. Ч. 2. – С. 221 - 227.
218. **Шлык А.А.** О спектрофотометрическом определении хлорофиллов а и b // Биохимия. 1968. Т. 3. С. 275-285.
219. **Шульгин И. А.** Морфофизиологические приспособления растений к свету. - М.: Изд-во МГУ, 1963. - 72 с.
220. **Шульгин И.А.** Растение и солнце. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – 251 с.
221. **Шульгин И.А.** Солнечная радиация и фотоморфогенез зеленого растения: Автореф. ... дис. докт. биол. наук. – Л.: 1970. -30 с.
222. **Шуровенков Б.Г.** О динамике растительного покрова на разновозрастных залежах // Ботанический журнал. – 1956. – Т.41. - №6. – С. 880-883.
223. **Эсау К.** Анатомия растений. – М.: Мир, 1969. – 564 с.
224. **Эсау К.** Анатомия семенных растений. – М.: Мир, 1980. – 558 с.
225. **Юрцев Б.А.** Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. – 1975. – Т. 60, №1. – С. 69-83.
226. **Юрцев Б. А.** Основные направления современной науки о растительном покрове // Бот. журн. 1988 . - Т. 73, - № 10. - С. 1380 - 1395.
227. **Юрцев Б.А.** Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб, 1992. – С.7-21.
228. **Banishova-Frankova S.** – Rostl. Vyroba, 1974, vol. 20, №8, p. 823-829.

229. **Bissing D.R.** Evolution of leaf architecture in the chaparral species *Fremontodendron californicum* ssp. *Californicum* (Sterculiaceae). *Amer. J. Bot.*, 1982. Vol. 69. №6. P. 957 - 972.
230. **Böcher T.W., Lyshede O.B.** Anatomical studies in xerophytic apophyllous plants. II. Additional species from South American scrub steppes, *Kon. Danske Videnskab. Biol. Skr.*, 1972. – 18. –137 p.
231. **Chang Zhao-yang, Zang Ming-Li.** An anatomic structure of young stalks and leaves of some kinds *Caragana* and their ecological fitness // *Bull. Bot. Res.*, 1997. -17. №1. – C. 67-71.
232. **Daubenmire R.** Plant succession on abandoned fields and fire influences in steppe area in Southeastern Washington// *Northwest Scs.* – vol.49, № 1. – 1975. – P.32-40.
233. **Fahn A.** Some anatomical adaptations of desert plants // *Phytomorphology*, 1964. Vol. 14. №1. P. 93 – 103.
234. **Hull H. M., Morton H. L., Wharru J. R.** Environmental influences on cuticle development and resultant foliar penetration // *Bot. Rev.*, 1975. Vol. 41. №4. P. 421 - 452.
235. **Phenning N.** Anreicherungskulturen Für rote und grüne schwefel bakterien// *Zbl. Bakteriologie. Abt. I. Orig. Suppl.* - 1965. – Bd. I. S. 179-189.
236. **Pyykko M.** The leaf anatomy of East Patagonian planys // *Ann. Bot. Fenn.*, 1966. Vol. 3. №4. P. 453-622.
237. **Quartermann E.** Early plant succession on abandoned cropland in the Central Basin of Tennessee// *Ecology.* – Vol.38, № 2. – 1957. – P.82-87.
238. **Widdel F.** Anaerober abbau von fettsaurend benzoesaure durch neu isolierte arten sulfatreduzieren des bakterien. *Diss. Ph. D. Gottingen.* – 1980. – 443 s.

**Список видов залежной флоры Центральной Тывы, с некоторыми данными по биологии,
экологии, географии и встречаемости видов**

Условные обозначения:

Графа 2 – жизненная форма растения (Ж.Ф.) по И.А. Серебрякову (1964)

Графа 3 – экологические группы (Э.Г.):

К – ксерофиты,
МК – мезоксерофиты,
КП – ксеропетрофиты;
М – мезофиты,
Г – галофиты

Графа 4 – поясno – зональные группы (П.З.):

СС – собственно степная,
ГС - горно-степная,
ПсС - пустынно-степная,
ЛС – лугово-степная

Графа 5 – географические (ареалогические) группы (А.Г.):

1 - космополиты,
2 - голарктическая,
3 - евразийская,
4 - азиатско-американская,
5 - азиатская,
6 - туранская,
7 – центрально-азиатская,
8 - виды гор юга Сибири, Сев. Монголии, Вост. Казахстана

Графа 6 - встречаемость видов (В.В.):

1 – строго залежные,
2 – переходные,
3 – случайно залежные (расшифровка видов в главе II.)

**СПИСОК ВИДОВ ЗАЛЕЖНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
ЦЕНТРАЛЬНО-ТУВИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ**

№	Семейство Вид	Жизненная форма растения	Экологи- ческие группы	Поясно- зональные группы	Ареалогиче- ские группы	Встреча- емость видов
1	RANUNCULACEAE – ЛЮТИКОВЫЕ					
1	<i>Leptopyrum fumarioides</i> (L.) Reichenb.	монокарп полурозеточный короткокорневищный	МК	СС	5	1
2	<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	поликарп безрозеточный стержнекорневой	МК	СС	3	3
3	<i>Thalictrum foetidum</i> L.	поликарп безрозеточный короткокорневищный	К	ГС	3	1
2	HYPERICOACEAE-ГИПЕКОУМОВЫЕ					
4	<i>Hypericum erectum</i> L.	монокарп полурозеточный стержнекорневой	К	СС	7	2
3	CANNABACEAE-КОНОПЛЕВЫЕ					
5	<i>Cannabis sativa</i> L.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	МК	СС	3	1
4	URTICACEAE – КРАПИВНЫЕ					
6	<i>Urtica cannabina</i> L.	поликарп безрозеточный длиннокорневищный	МК	ЛС	3	1
5	CARYOPHYLLACEAE – ГВОЗДИЧНЫЕ					
7	<i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex. Link.	поликарп безрозеточный стержнекорневой	К	ГС	3	3
8	<i>Oberna behen</i> (L.) Jkonn.	поликарп безрозеточный стержнекорневой	М	ЛС	3	1
9	<i>Orites parviflorus</i> (Grun.) Walters.	двулетник полурозеточный длиннокорневищный	К	СС	8	2
10	<i>S. viscosa</i> (L.) Pers.	двулетник полурозеточный стержнекорневой	К	СС	3	2
11	<i>S. repens</i> Patr.	поликарп розеточный длиннокорневищный	К	ГС	5	1
12	<i>Stellaria dichotoma</i> L.	поликарп безрозеточный стержнекорневой	К	ГС	7	2
6	CHENOPODIACEAE – МАРЕВЫЕ					
13	<i>Atriplex fera</i> (L.) Bunge	монокарп безрозеточный стержнекорневой	Г	СС	1	1
14	<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	монокарп полурозеточный стержнекорневой	К	ПсС	3	2

15	<i>Chenopodium aristatum</i> L.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	К	СС	3	1
16	<i>Ch. album</i> L.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	М	ГС	1	1
17	<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	полукустарничек полурозеточный стержнекорневой	К	ГС	3	2
18	<i>Salsola collina</i> Pall.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	К	СС	3	1
7	POLYGONACEAE – ГРЕЧИШНЫЕ					
19	<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	МК	СС	2	2
8	LIMONIACEAE – КЕРМЕКОВЫЕ					
20	<i>Goniolimon speciosum</i> (L.) Boiss	поликамп розеточный стержнекорневой	К	СС	3	2
9	BRASSICACEAE (CRUCIFERAE) – КРЕСТОЦВЕТНЫЕ					
21	<i>Arabis borealis</i> Andrz.	одно-, двулетник безрозеточный стержнекорневой	МК	ЛС	3	3
22	<i>Brassica campestris</i> L.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	К	СС	3	1
23	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	монокарп розеточный стержнекорневой	МК	СС	1	1
24	<i>Dontostemon micranthus</i> C.A. Mey.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	КП	ГС	7	1
25	<i>Draba nemorosa</i> L.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	К	ЛС	3	1
26	<i>Erysimum flavum</i> (Georgi) Bobr.	монокарп полурозеточный стержнекорневой	КП	ГС	8	3
27	<i>Neslia paniculata</i> (L.) Desv.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	МК	ЛС	1	1
28	<i>Sisymbrium polymorphum</i> (Murr.) Roth	поликамп розеточный стержнекорневой	К	СС	8	2
29	<i>Thlaspi arvense</i> L.	монокарп полурозеточный стержнекорневой	М	ЛС	2	1
10	PRIMULACEAE – ПЕРВОЦВЕТНЫЕ					
30	<i>Androsace maxima</i> L.	монокарп розеточный стержнекорневой	КП	ЛС	6	1
31	<i>A. lactiflora</i> Pall.	монокарп розеточный стержнекорневой	МК	ГС	3	3

11	EUPHORBIACEAE – МОЛОЧАЙНЫЕ					
32	<i>Euphorbia humifusa</i> Willd.	монокарп безрозеточный корнеотпрысковый	К	СС	3	2
33	<i>E. discolor</i>	поликarp безрозеточный стержнекорневой	МК	ЛС	3	3
12	ROSACEAE – РОЗОЦВЕТНЫЕ					
34	<i>Chamaerhodos erecta</i> (L.) Bunge	двулетник полурозеточный стержнекорневой	К	СС	3	2
35	<i>Potentilla bifurca</i> L.	поликarp безрозеточный короткокорневищный	К	ЛС	3	2
36	<i>P. anserina</i> L.	поликarp полурозеточный короткокорневищный	Г	ЛС	1	1
37	<i>P. tanacetifolia</i> Willd. ex. Schlecht.	поликarp полурозеточный кистекопневой	МК	ЛС	8	2
38	<i>P. conferta</i> Bunge	поликarp полурозеточный короткокорневищный	К	ГС	3	1
39	<i>P. multifida</i> L.	поликarp полурозеточный короткокорневищный	К	ГС	3	1
40	<i>P. acaulis</i> L.	поликarp розеточный короткокорневищный	К	СС	3	1
41	<i>Spiraea media</i> Franz Schmidt.	кустарник безрозеточный короткокорневищный	МК	ЛС	3	3
13	FABACEAE (LEGUMINOSAE) – БОБОВЫЕ					
42	<i>Astragalus adsurgens</i> Pall.	поликarp безрозеточный стержнекопневой	К	СС	5	3
43	<i>Caragana pygmaea</i> (L.) DC.	кустарник безрозеточный корнеотпрысковый	К	ГС	5	3
44	<i>C. bungei</i> (L.) DC.	кустарник безрозеточный короткокорневищный	К	СС	7	3
45	<i>Medicago sativa</i> L.	поликarp безрозеточный стержнекопневой	К	СС	2	1
46	<i>M. falcata</i> L.	поликarp безрозеточный стержнекопневой	МК	ЛС	3	2
47	<i>Melilotus albus</i> Medik.	одно-, двулетник безрозеточный стержнекопневой	МК	СС	2	1
48	<i>M. officinalis</i> (L.) Pall.	двулетник безрозеточный стержнекопневой	МК	СС	3	1

49	<i>Oxytropis pilosa</i> (L) DC.	поликarp полурозеточный стержнекорневой	МК	ЛС	7	3
50	<i>Trifolium lupinaster</i> L.	поликarp безрозеточный длиннокорневищный	МК	ЛС	3	2
51	<i>Thermopsis mongolica</i> Czefr.	поликarp полурозеточный длиннокорневищный	МК	СС	3	2
52	<i>Vicia cracca</i> L.	поликarp полурозеточный стержнекорневой	МК	СС	2	2
14	APIACEAE (UMBELLIFERAE) – СЕЛЬДЕРЕЙНЫЕ(ЗОНТИЧНЫЕ)					
53	<i>Bupleurum scorzonrifolium</i> Willd.	поликarp полурозеточный короткорневищный	КП	СС	3	2
54	<i>Carum carvi</i> L.	поликarp полурозеточный короткорневищный	МК	ЛС	1	1
55	<i>C. buriaticum</i> Turcz.	поликarp полурозеточный короткорневищный	МК	СС	7	1
56	<i>Kitagawiabaicalense</i> (Redow.Ex Willd.)	поликarp полурозеточный стержнекорневой	К	ЛС	4	2
15	VALERIANACEAE – ВАЛЕРИАНОВЫЕ					
57	<i>Valerianaalternifolia</i> Ledeb.	поликarp полурозеточный короткорневищный	КП	СС	8	3
16	DIPSACACEAE – ВОРСЯНКОВЫЕ					
58	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	поликarp полурозеточный стержнекорневой	МК	ЛС	3	3
17	GENTIANACEAE – ГОРЕЧАВКОВЫЕ					
59	<i>Gentianadecumbens</i> L. fil.	поликarp розеточный стержнекорневой	МК	ГС	3	1
18	RUBIACEAE – МАРЕНОВЫЕ					
60	<i>Galium verum</i> L.	поликarp безрозеточный длиннокорневищный	МК	ЛС	3	2
19	CONVOLVULACEAE – ВЬЮНКОВЫЕ					
61	<i>Convolvulus ammanii</i> Desr.	поликarp безрозеточный корнеотпрысковый	К	ПсС	7	2
62	<i>C. arvensis</i> L.	одно-, двулетник безрозеточный корнеотпрысковый	К	СС	8	1
20	BORAGINACEAE – БУРАЧНИКОВЫЕ					
63	<i>Lappula microcarpa</i> (Ledeb.) Guerke	одно-, двулетник полурозеточный стержнекорневой	М	ГС	7	1
64	<i>L. marginata</i> (Bieb) Guerke	одно-, двулетник полурозеточный стержнекорневой	К	ПсС	3	1

65	<i>Nonea pulla</i> (L.) DC.	поликarp безрозеточный стержнекорневой	К	СС	5	1
21 SOLANACEAE – ПАСЛЕНОВЫЕ						
66	<i>Hyoscyamus niger</i> L.	двулетник безрозеточный стержнекорневой	МК	СС	2	1
22 SCROPHULARIACEA – НОРИЧНИКОВЫЕ						
67	<i>Linaria acutiloba</i> Fisch. ex. Reichb.	поликarp безрозеточный корнеотпрысковый	МК	ЛС	3	3
68	<i>Veronica incana</i> L.	поликarp полурозеточный короткокорневищный	К	ГС	3	2
69	<i>V. longifolia</i> L.	поликarp полурозеточный короткокорневищный	МК	ГС	3	2
23 PLANTAGINACEAE – ПОДОРОЖНИКОВЫЕ						
70	<i>Plantago major</i> L.	двулетник розеточный стержнекорневой	М	ЛС	4	3
71	<i>P. media</i> L.	поликarp розеточный стержнекорневой	МК	ЛС	1	2
24 LAMIACEAE – ГУБОЦВЕТНЫЕ						
72	<i>Dracocephalum foetidum</i> Bunge	монокарп безрозеточный стержнекорневой	К	ГС	8	1
73	<i>Leonurus tataricus</i> L.	монокарп полурозеточный короткокорневищный	МК	ГС	8	1
74	<i>Panzeria lanata</i> (L.) Bunge Sojak s. str.	поликarp полурозеточный короткокорневищный	К	ГС	7	1
75	<i>Phlomis tuberosa</i> L.	поликarp полурозеточный короткокорневищный	К	ЛС	3	3
25 ASTERACEAE (COMPOSITAE) – АСТРОВЫЕ (СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ)						
76	<i>Achillea asiatica</i> Serg.	поликarp розеточный длиннокорневищный	М	ЛС	5	3
77	<i>A. millefolium</i> L.	поликarp розеточный длиннокорневищный	М	ЛС	3	3
78	<i>Ancathia igniaria</i> (Spreng.) D.C.	поликarp безрозеточный стержнекорневой	КП	СС	3	2
79	<i>Artemisia annua</i> L.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	МК	СС	3	1
80	<i>A. commutata</i> Bess.	поликarp безрозеточный стержнекорневой	К	ЛС	7	2
81	<i>A. glauca</i> Pall.ex. Willd	поликarp безрозеточный кистекопневой	К	ЛС	2	2

82	<i>A. frigida</i> Willd.	полукустарничек безрозеточный короткокорневищный	К	СС	3	2
83	<i>A. macrocephala</i> Jacq. ex Bess.	одно-, двулетник безрозеточный стержнекорневой	Г	ГС	7	2
84	<i>A. mongolica</i> (Bess.) Fisch. ex Nakai	поликarp безрозеточный короткокорневищный	Г	СС	7	2
85	<i>A. obtusiloba</i> Ledeb.	поликarp безрозеточный стержнекорневой	К	ГС	7	1
86	<i>A. scoparia</i> Waldst. et Kit	одно-, двулетник розеточный короткокорневищный	М	СС	3	1
87	<i>A. sieversiana</i> Willd.	двулетник безрозеточный стержнекорневой	М	ЛС	5	1
88	<i>A. vulgaris</i> L.	поликarp безрозеточный короткокорневищный	М	ЛС	2	1
89	<i>Aster alpinus</i> L.	поликarp розеточный короткокорневищный	МК	ГС	3	3
90	<i>Carduus crispus</i> L.	двулетник безрозеточный стержнекорневой	М	ЛС	3	1
91	<i>Cirsium setocum</i> Willd.	поликarp розеточный короткокорневищный	М	ЛС	2	1
92	<i>Crepis tectorum</i> L.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	М	ЛС	2	1
93	<i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Novopokr	поликarp полурозеточный короткокорневищный	К	СС	5	1
94	<i>Neopallasia pectinata</i> (Pall.) Schrank. Pol- jak.	монокарп безрозеточный стержнекорневой	К	ПсС	7	1
95	<i>Senesio integrifolius</i> (L.) Clairv.	поликarp розеточный короткокорневищный	М	ЛС	3	3
96	<i>Sonchus arvensis</i> L.	поликarp полурозеточный корнеотпрысковый	К	ЛС	2	1
97	<i>Tragopogon orientalis</i> L.	двулетник розеточный стержнекорневой	М	ЛС	3	1
98	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	поликarp розеточный стержнекорневой	МК	СС	1	2
26	ALLIACEAE – ЛУКОВЫЕ					
99	<i>Allium clathratum</i> Ledeb.	поликarp розеточный луковичный	КП	ГС	6	3

100	<i>A. senescens</i> L.	поликарп розеточный луковичный	КП	ГС	3	3
101	<i>A. tenuissimum</i> L.	поликарп розеточный луковичный	КП	ГС	3	3
27	СЫПЕРАСЕАЕ-СЫТЕВЫЕ(ОСОКОВЫЕ)					
102	<i>Carex duriuscula</i> C.A. Mey.	поликарп розеточный короткокорневищный	К	СС	4	2
103	<i>C. pediformis</i> C.A. Mey.	поликарп розеточный короткокорневищный	МК	ЛС	3	3
28	РОАСЕАЕ (GRAMINEAE) – МЯТЛИКОВЫЕ(ЗЛАКИ)					
104	<i>Alopecurus pratensis</i> L.	поликарп розеточный короткокорневищный	М	ГС	2	3
105	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	поликарп розеточный длиннокорневищный	К	СС	5	2
106	<i>Avena sativa</i> L.	монокарп розеточный короткокорневищный	М	ЛС	1	1
107	<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.)	поликарп розеточный кистекарневой	МК	ЛС	3	2
108	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	поликарп розеточный длиннокорневищный	МК	ГС	3	1
109	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng.	поликарп розеточный кистекарневой	К	СС	5	2
110	<i>Elymus fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel.	поликарп розеточный длиннокорневищный	МК	ЛС	3	2
111	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	поликарп розеточный длиннокорневищный	К	ГС	2	2
112	<i>Festuca valesiaca</i> Gand.	поликарп розеточный кистекарневой	МК	ЛС	3	3
113	<i>Helictrotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	поликарп розеточный кистекарневой	К	СС	3	2
114	<i>Hordeum jubatum</i> L.	поликарп розеточный длиннокорневищный	К	СС	5	1
115	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	поликарп розеточный кистекарневой	К	ГС	2	3
116	<i>Leymus dasystachis</i> (Trin.) Pilg. s.l.	поликарп розеточный длиннокорневищный	К	СС	5	2
117	<i>L. ramosus</i> (Lam.) Tzvel.	поликарп розеточный длиннокорневищный	К	СС	3	2

118	<i>Panicum miliaceum</i> L.	монокарп розеточный кистекарневой	К	СС	3	1
119	<i>Phleum phleoides</i> (L.) Karst.	поликарп розеточный кистекарневой	МК	ЛС	3	1
120	<i>Poa angustifolia</i> L.	поликарп розеточный длиннокорневищный	МК	ЛС	3	3
121	<i>P. attenuata</i> Trin.	поликарп розеточный кистекарневой	К	ГС	4	3
122	<i>P. sibirica</i> Roshev.	поликарп розеточный длиннокорневищный	М	ГС	5	3
123	<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	монокарп розеточный кистекарневой	М	СС	1	1
124	<i>Stipa capillata</i> L.	поликарп розеточный кистекарневой	К	СС	3	3
125	<i>S. krylovii</i> Roshev.	поликарп розеточный кистекарневой	К	СС	7	3
126	<i>S. sibirica</i> (L.) Lam.	поликарп розеточный кистекарневой	К	СС	5	3

Научное издание

**Ооржак Анета Викторовна, Куулар Марина Май-ооловна,
Намзалов Бимба-Цырен Батомункуевич, Дубровский Николай Григорьевич**

ЗАЛЕЖНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТУВЫ

(флора, фитоценология, структурно-функциональная организация)

Монография

Редактор *А.Р. Норбу*
Дизайн обложки *К.К. Сарыглар*

Сдано в печать: 05.12.2017. Подписано в печать: 22.12.2017
Формат 70x100¹/₁₆. Бумага офсетная
Физ. печ. л. 11,5. Усл. печ. л. 10,7. Заказ № 1468 Тираж 500 экз.

667000, г. Кызыл, Ленина, 36
Тувинский государственный университет
Издательство ТувГУ