

УДК 581.9 (571.52)

DOI: 10.18101/2587-7143-2018-1-27-43

ФЛОРИСТИКО-ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ И БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗАЛЕЖНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТУВЫ

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

© **Дубровский Николай Григорьевич**

доктор биологических наук, профессор,
Тувинский государственный университет
Россия, 667000, г. Кызыл, ул. Ленина, 36
E-mail: grigorevich.n@mail.ru

© **Намзалов Бимба-Цырен Батомункуевич**

доктор биологических наук, профессор,
Бурятский государственный университет
Россия, 670000, г. Улан-Удэ, Смолина, 24а
E-mail: namzalov@rambler.ru

© **Ооржак Анета Викторовна**

кандидат биологических наук, доцент,
Тувинский государственный университет
Россия, 667000, г. Кызыл, ул. Ленина, 36
E-mail: a_oorzhak@rambler.ru

© **Куулар Марина Май-ооловна**

кандидат биологических наук,
Тувинский институт развития образования и повышения квалификации МОиН РТ
Россия, 667000, г. Кызыл, ул. Чургуй-оола, 1
E-mail: kuularm@mail.ru

В работе приведены результаты многолетних исследований растительности залежных экосистем Тувы. Систематизация флористического комплекса залежей (246 видов, 130 родов и 32 семейства) по степени их адвентизации показали, что около половины (48-55%) ее состава относятся к строго залежным растениям при высокой доле (до 30% и более) инвазийных. Фракция случайно-залежных видов в ценофлоре немногочисленна и составляет от 7,6 до 15% в различных природно-климатических районах Тувы. На основании 120 геоботанических описаний выделено 20 ассоциаций, 6 формаций и 4 флороцено типа (ФЦТ). Так, ФЦТ бурьянистые залежи включает 2 формации — полынная и коноплевая. Демутация растительности залежей показывает изменения в структуре сообществ. Выявлена мелкобурьянистая стадия, а фитоценозы корневищной стадии доминированием *Elytrigia repens*, *Leymus chinensis* нередко приобретают признаки устойчиво-производной. Установлено, что залежная сукцессия способствует накоплению гумуса в почве и наибольший положительный эффект оказывает пырейная залежь. При этом количество гумуса сосредоточено в горизонте 10-20 см, в этом слое основная масса корневищ пырея, при разложении которой биосинтезируется гумус почвы. Под влиянием залежной растительности происходит увеличение гумуса формирование агрономически ценных почвенных частиц. Исследования выявили, что преобладающей группой микроорганизмов при деструкции опада были сапрофиты, численность колеблется от 10^5 до 10^7 кл/г. В разложении участвуют аэробные и факультативно анаэробные бактерии. Наибольшая скорость разложения

белка приходится на ранне-осенний период, а целлюлозы — летом. Биоэкологические исследования эдификаторов сообществ показали, что они являются индикаторами изменений экологических условий. При этом наиболее информативными оказываются виды с эвритопной экологией (*Artemisia glauca* и *Heteropappus altaicus*), характерные в сообществах всех стадий залежной сукцессии. Так, по мере усиления аридности по стадиям демутиации наблюдаются изменения по соотношению пигментного состава в листьях. Одни и те же виды на разных стадиях восстановления имеют разное содержание пигментов: в листьях *Heteropappus altaicus* в бурьянистой стадии $0,76 \pm 0,04$ мг/г, корневищной — $0,83 \pm 0,04$ мг/г, рыхлокустовой — $0,73 \pm 0,03$ мг/г сырой массы.

Ключевые слова: вид; ценофлора; фитоценоз; залежная сукцессия; флороценотип; классификация растительности; деструкция опада; экология.

Проблема залежных земель, исследования процессов восстановления естественной растительности пахотных угодий относится к классическим в отечественном естествознании, нашло отражение еще в трудах В.В. Докучаева в его системе «залежно-парового» земледелия. Новый импульс интереса к залежному вопросу усилился в 1980-90 годах прошлого столетия в связи развитием концепции эколого-адаптивного природопользования (Тулохонов, 1990; Помишин, 1993; Быков, Намзалов, 1999). Однако, глубокое познание процессов восстановления почвенного плодородия на залежах, роли в этом растительных остатков на различных стадиях их зацелинения, а также оценка интенсивности биохимической и микробиологической деструкции опада могут быть успешно начаты с выявления одной из фундаментальных сторон залежной растительности, ее флоры и фитоценотического разнообразия.

Залежные земли Тувы до недавнего времени не были объектом специального изучения. В 2000 году были организованы первые полевые экспедиционные исследования флоры и растительности залежных экосистем региона в составе эколого-геоботанической экспедиции Тывинского государственного университета. Ниже приведем краткие сведения об основных результатах проведенных исследований (Ооржак, 2007; Дубровский, 2009; Куулар, 2010; Намзалов и др., 2011).

Материал и методика. Сбор материала производился с 2006-2009 гг. маршрутным и детально-маршрутным методами геоботанических исследований. Собран гербарный материал, включающий более 1000 гербарных листов, сделаны 120 полных геоботанических описаний растительности по общепринятой методике. Исследования залежных фитоценозов проведены в кожуунах Центральной Тувы: Улуг-Хемский, Дзун-Хемчикский, Кызылский и Тандынский.

Изучение микробиологической деструкции растительных остатков проводилось с мая 2005 по октябрь 2007 г. в залежных сообществах Центрально-Тувинской котловине на пробных участках (1 м^2) на соответствующих стадиях зацелинения. 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 Пфеннига (Phenning, 1965) с добавлением 1,5% пептона, крахмала и глюкозы соответственно.

Для исследования по изучению анатомии листа, пигментного состава и водного режима растения проводились с июня 2007 года по август 2009 г. на ключевых

участках (100 м²) в соответствующих стадиях зацеplинения залежной растительности Центрально-Тувинской котловины. Анатомическую структуру листа изучали общепринятым методом (Дженсен, 1965; Пронзина, 1960), на фиксированных образцах, собранных в период цветения. 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 (НИТАСНИ).

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.

Обработка исходных данных проводилась методами математической статистики (Зайцев, 1984). Для изучения видового состава растений использовали: «Определитель растений Тувинской АССР» и «Флора Сибири» (1987-1997).

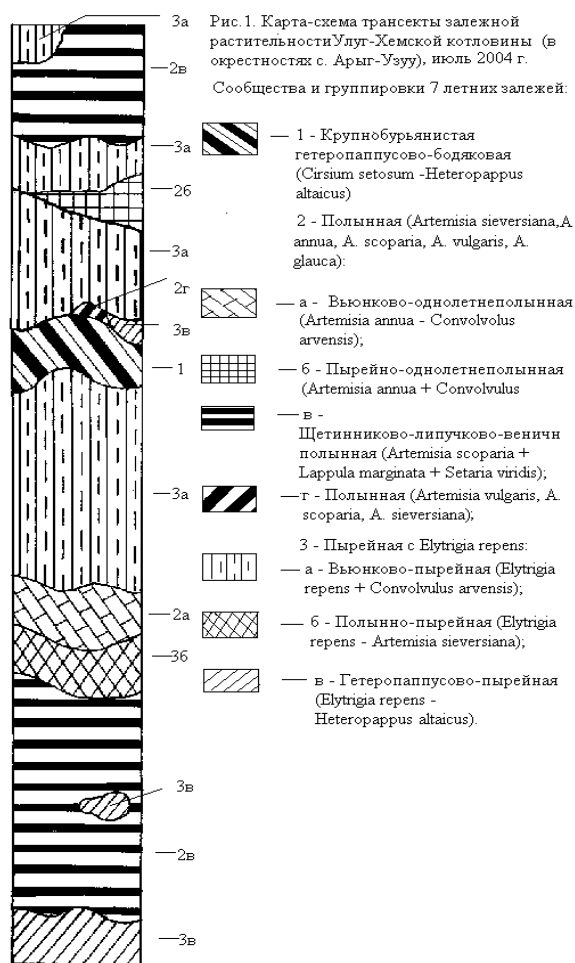
Результаты и их обсуждение. В условиях аридного и резко континентального климата Тувы развитие богарного земледелия (без орошения) себя не оправдала. Однако, сложный рисунок рельефа межгорных котловин, контрастный климатический режим обеспечивают парадоксальную неоднородность и мозаичность почвенно-растительных комбинаций, особенно в предгорьях. Этому способствует некоторое улучшение гидротермических факторов в периферических частях котловин (эффект предгорной гумидности), показанные многими исследователями (Воейков, 1952; Носин, 1963). Поэтому неудивительна некоторая стабильность урожайности в посевах Тандинского, Каа-Хемского, отчасти Пий-Хемского кожунов, 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 кожунах 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 демутиации (рис. 1). На карта-схеме показана пространственная фитоценотическая структура залежной растительности на пример одной трансекты заложенной в окрестности с Арык-Узуу. Модель интересна тем, что на залеже одного возраста могут быть отмечены сообщества как бурьянистой, так корневищной стадий. Последний факт указывает на сложность и многовекторность процесса демутиации в условиях горного рельефа на фоне глубокого и функционального сопряжения почвенных, ландшафтно-геохимических и золово-демутиационных процессов.

Особенности ценофлоры залежной растительности. В результат обработки материалов по изучению видового состава залежных фитоценозов с привлечением данных флористических и геоботанических исследований (Определитель растений..., 1984; Куминова, 1985) выявлен состав флоры залежной растительности Тувы. Она по нашим данным составлена 246 видами сосудистых растений, относящихся к 32 семействам и 130 родам.

В видовом составе доля малолетников (однолетники и многолетние монокарпики) наиболее значима, составляя около 20%. По отдельным районам картина

несколько различается. Так, в Центрально-Тувинской котловине доля малолетников во флоре превышают показатели по сопредельным районам восточной и западной ее частей, соответственно 19,6% и 17,0%, 17,5%. Подобная закономерность выявлена в соотношении основных экологических групп, где среди залежных растений преобладание видов ксерофитной экологии характерна в Центральной Туве (19,6%) по сравнению с другими (15,0%, 15,7%). Причем, псаммофиты на залежах отмечены только в Улуг-Хемской котловине, около 0,3%.

В целом ценофлору залежных сообществ можно дифференцировать на три группы с учетом их встречаемости и экологических особенностей видов растений:



А. Типично залежные растения (*Setaria viridis*, *Chenopodium album*, *Camelina microcarpa*, *Lappula squarrosa*, *Convolvulus arvensis*, *Nonnea pulla*, *Artemisia scoraria* и другие);

Б. Залежно-степные (переходные) растения, одинаково встречающиеся как в степных сообществах, так и на залежах (*Cleistogenes squarrosa*, *Psathyrostachys juncea*, *Carex duriuscula*, *Allium anisopodium*, *Potentilla bifurca*, *Artemisia frigida*, *Heteropappus altaicus* и другие);

В. Спонтанно-инвазионные (случайно залежные) растения, связанные с редкими случаями внедрения видов, не свойственных залежам (*Stipa capillata*, *Carex pediformis*, *Dianthus versicolor*, *Potentilla nudicaulis*, *Astragalus adsurgens*, *Oxytropis strobilacea*, *Aster alpinus* и другие).

Выявленные группы видов относятся индикаторам состояния залежных фитоценозов, по их относительному участию можно не только определить возраст залежей, но и позиции их в стадии восстановления (Ооржак, Дубровский, 2007). Так, для анализа состояния залежной растительности Тувы, мы вслед за В.А. Носиным (1963) разделили территорию внутренней части региона, где культура пахотного землепользования занимала в недавнем прошлом заметное место в экономике республики, на три природных сектора. *Западная Тува* (ЗТ) рассматривается преимущественно в границах Хемчикской котловины, *Центральная Тува* (ЦТ) включает Чаа-Хольскую, Улуг-Хемскую котловины с включением Туранской депрессии; *Восточная Тува* (ВТ) охватывает восточные и юго-восточные части Центрально-Тувинской котловины с включением части предгорий нагорья Сангилен.

В результате сравнительного анализа, доля всех трех компонентов ФКЗ оказалась наиболее высокой в ЦТ, где доля типично-залежных, переходных и случайно-залежных видов составляют в следующих соотношениях, соответственно — 50:35:12-15%. Более близки показатели по ЦТ и ЗТ, в восточной части региона участие случайно-залежных видов наиболее низка (7,6%). Данный факт указывает на низкую степень инвазии коренных степных видов на залежи в ВТ, по сравнению с ЗТ и ЦТ. Это может быть связано с одной стороны, с меньшими площадями залежей или с лучшими условиями для богарного земледелия. В ЗТ и ЦТ (здесь более аридные условия) до 80-90% пахотных земель запущены в залежь и поэтому наблюдается усиленная инвазия типично степных видов, по сути, ведущая к синантропизации естественной флоры.

Фитоценотическое разнообразие и сукцессия залежной растительности. При классификации растительности залежей Центрально-Тувинской котловины 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 распаханых 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) проходит ряд временных стадий (бурьянистые, корневищные, рыхлокустовые и плотнокустовые). Последние развиваются достаточно продолжительное время (до 10 и более лет) и составляют определенные этапы в филоценогенезе 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 ФЦТ: А — бурьянистые залежи; Б — корневищные залежи; В — рыхлокустовые залежи; Г — плотнокустовые залежи.

Формации выделяются с учетом преобладающих биоморф 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 компьютерной программы классификации растительности “TURBO (VEG)”, что позволило выделить диагностические блоки видов.

На основании анализа и обработки 120 геоботанических описаний выделено 20 ассоциаций, 6 формаций и 4 флороцено типа (Дубровский и др., 2009).

В целом, классификация залежной растительности Центрально-Тувинской котловины проводилась в тесной связи с экологической спецификой сообществ, позволившей выявить основные закономерности формирования растительности залежей и дать экологическую интерпретацию выделенным синтаксономическим единицам.

Схема классификации залежной растительности Тувы Центрально-Тувинской котловины

Флороцено тип А — Бурьянистые залежи

Формация Полынные

Ассоциация: Коноплево-полынные (*Cannabis ruderalis*, *Artemisia sieversiana*, *A. obtusifolia*)

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

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

Ассоциация: Неопалласиево-полынные (*Neopallasia pectinata*, *Artemisia scoparia*)

Ассоциация: Скердово-полынные (*Crepis tectorum*, *Artemisia vulgaris*, *A. dracuncululus*)

Формация Коноплевые

Ассоциация: Полынно-коноплевые (*Artemisia sieversiana*, *A. vulgaris*, *Cannabis ruderalis*)

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

Ассоциация: Полынно-липучково-коноплевые (*Artemisia vulgaris*, *Lappula microcarpa*, *Cannabis ruderalis*)

Флороцено тип Б — Корневищные залежи

Формация Пырейные

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

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

Ассоциация: Гетеропаппусово-щетинниково-пырейные (*Heteropappus altaicus*, *Setaria viridis*, *Elytrigia repens*)

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

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

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

Флороценотип В — Рыхлокустовые залежи

Формация Змеевковые

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

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

Формация Овсецовые

Ассоциация: Гетеропаппусово-вьюнково-овсецовые (*Heteropappus altaicus*, *Convolvulus arvensis*, *Helictrotrichon altaicum*)

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

Флороценотип Г — Плотнокустовые залежи

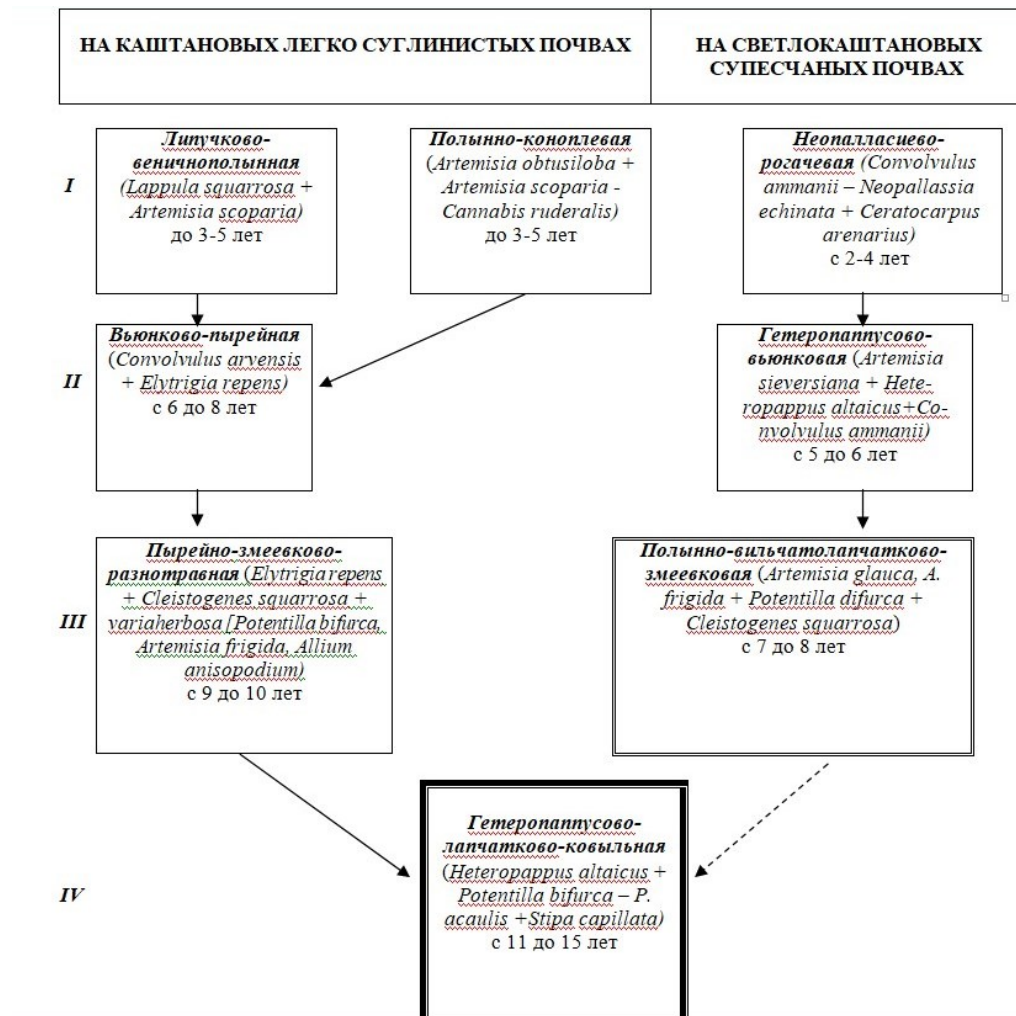
Формация Ковыльные

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

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

Сукцессия на залежных землях на месте сухих степей в условиях горно-котловинного рельефа Тувы имеет свою специфику и часто не укладывается в общепринятую схему, установленную в европейской части страны (рис. 2). Касаясь региональных особенностей демулационных процессов, следует отметить факт развития особой мелкобурьянистой стадии, предшествующей развитию крупного бурьяна, в условиях Абаканских и Тувинских степей (Голубинцева, 1930; Дымина, 1983; Куминова, 1985; Дубровский, Намзалов, Ооржак, 2007). Так, по результатам наших исследований и данным И. П. Быкова по Бурятии (2003) на залежах по фону каштановых почв наблюдаются случаи выпадения бурьянистых группировок, при этом длиннокорневищные злаки (*Elytrigia repens*, *Leymus chinensis*) формируют почти монодоминантные сообщества с небольшим участием видов — монокарпиков первичной стадии. Нами в ходе полевых, маршрутно-рекогносцировочных исследований залежной растительности были неоднократно описаны сообщества различных стадий в границах одновозрастной пахотной полосы, запущенной в режим демулации.

На рыхлокустовой стадии, вместо пырея появляются рыхло- и плотнокустовые злаки и сопутствующие им виды (*Stipa capillata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*, *Convolvulus ammannii*, *Potentilla bifurca* и др.), более приспособленные к создавшимся новым условиям почвенной среды. Процесс накопления органического вещества проходит замедленным темпом, чем на предыдущей стадии и может длиться на протяжении 15 и более лет. В этот период времени происходит перевод всего запаса элементов почвенной пищи в органическую форму, недоступную для усвоения ее рыхлокустовыми злаками (Быков, Куликов, Давыдова, 2003). В ходе сукцессии эти злаки замещаются плотнокустовыми дерновинными злаками.



Примечание к схеме деградации

- I-IV стадии залежной сукцессии (защеленения)
- векторы направленности сукцессии
- - -→ вектор вероятностного направления сукцессии (не всегда наблюдаемая смена сообществ)
- заключительная стадия сукцессии (вторичная целина)
- условно-заключительная стадия на залежах по фону светлокаштановых супесчаных почв

Рис. 2. Схема зарастания залежей на каштановых и светлокаштановых почвах Центральной Тувы

Деградация растительности на залежах показывает происходящие изменения в структуре ценозов, на начальной бурьянистой стадии преобладают стержнекорневые малолетники — полыни и конопля (Дубровский, Ооржак, Намзалов, 2009). В дальнейшем идет насыщение ценозов видами коротко- и длиннокорневищных

форм. Наблюдается образование большого количества рыхло- и плотнокустовых злаков, которые постепенно расширяются и вытесняют растения, не приспособленные к сухим зонально-котловинным условиям развития степей.

С 1960-х годов до настоящего времени на одном поле, какой бы величины оно не было, выращивается одна культура — одного вида, одного сорта и разновидности. Если поле сборное, что бывает при современных системах земледелия редко, то культуры подбираются очень близкие по своим биологическим и агротехническим признакам. Это приводит к значительному снижению их экологической устойчивости к факторам внешней среды. Например, агрофитоценоз, слагаемый из особей растений одного вида, сорта и разновидности утром одновременно открывают устьица и начинают поглощать углекислый газ, концентрация которого при сухости верхнего слоя почвы и малого содержания в ней органического вещества резко падает. По нашему предположению начинается процесс светового дыхания растений, в результате которого потребляется до 50% продуктов фотосинтеза (Полевой, 1989), следствием чего являются низкие урожаи монокультуры. Это выражается в неравномерном развитии растений в центре поля и на ее краях, возле полевых дорог. По периферии пашен растения развиты лучше, так как вследствие циркуляции воздуха они лучше обеспечены углекислотой, поэтому процесс фотодыхания и снижения фотосинтеза у них не наблюдается.

Одним из действенных, но малоиспользуемых путей восстановления утраченного плодородия является перевод пашни в залежь (Никитин и др., 1990). На территории Тувы, а также сопредельных регионах Южной Сибири до 50-х годов прошлого столетия практиковалась залежно-паровая система земледелия. Сохранение плодородия почвы осуществлялось за счет действия естественных факторов, выраженное в частности, сменой во времени различных травянистых фитоценозов. В связи с этим возникла необходимость специального изучения особенностей зарастания заброшенной пашни, видового их состава, стадий зацеplинения и их длительности, а также возможности восстановления плодородия почвы при развитии залежей и перспективы их использования в качестве кормовых угодий (Дубровский и др., 2007).

Растительность залежей на бурьянистой стадии, как отмечено нами выше, представлена группировками, относящиеся к различным ассоциациям: а) в условиях нормального увлажнения в сообществах преобладают мезоксерофитные полыни: *Artemisia sieversiana*, *A. vulgaris*, из других семейств: *Sonchus oleraceus*, *Barbarea arcuata*, *Rumex acetosa*, а при недостаточном увлажнении фитоценозов доминируют виды более ксерофитной экологии: *Artemisia scoparia*, *Lappula consanguinea*, *Hypocoum erectum*, *Convolvulus arvensis*, *Setaria viridis* и другие. Эти растения имеют хорошо развитую корневую систему, проникающую иногда на глубину до метра и более, обладающие повышенной поглотительной способностью. Они способны поглощать из почвы те минеральные вещества, которые не доступны культурным растениям, и переводить их в доступные формы в процессе круговорота веществ в биогеоценозе агрофитосистемы. Эти растения, как показали исследования И. П. Быкова соавторами (2003), являются насосами щелочных металлов, так, например, их минеральный остаток имеет рН = 9,8–10,1. В результате рН пахотного горизонта бурьянистого перелога может достигать 7,5–7,7.

Корневищная и рыхлокустовая стадии характеризуются преобладанием корневищных растений. Основным доминантом является *Elytiglia repens*. Это растение встречается также в бурьянистой стадии, но оно угнетено крупно- и мелкобурьянными сорняками. Содоминантом является *Agropyron cristatum*. Из рыхлодерновинных злаков выделяется *Poa angustifolia* и *Phleum phleoides*. Наряду со злаками широко распространены полыни — *Artemisia annua*, *A. sieversiana*. Флористический состав беднее, чем на бурьянистых залежах. Лишь на более увлажненных участках отмечаются *Melilotus suaveolens*, *Medicago falcata* и др. В пырейном перелогe pH снижается до 7,3 — 7,35.

Стадия плотнокустовых залежей отличается развитием отдельных синузид *Stipa krylovii*. По фитоценотической структуре она медленно, но приближается к сообществам целинных степей и pH почвы становится близкой нейтральной.

Второй особенностью растений, произрастающих в залежном клине, является то, что они не конкурируют с культурными посевами за использование для фотосинтеза углекислого газа и воды, так как они относятся к группе C₄, у которых устьица в дневное время закрыты и поглощение CO₂ происходит в ночное время, когда влажность воздуха более высока. Эти растения в ночное время насыщают свои клетки углекислым газом и возможно водой из паров воздуха, а в дневное время осуществляют процесс фотосинтеза при закрытых устьицах. Поэтому биологическая продуктивность этой группы растений даже в условиях засухи высока по отношению к культурным растениям.

Ведущим веществом и структурообразователем почвы является гумус. Исследования динамики гумуса почв на различных стадиях демутиации показал, что только на 7-8 год наблюдается повышение гумуса в почве и наибольший положительный эффект оказывает пырейная залежь (Быков и др., 2003). При этом количество гумуса сосредоточено в горизонте 10-20 см и это не случайно, ибо здесь сосредоточена основная масса корневищ пырея, при разложении которой биосинтезируется гумус почвы. В этом же горизонте отмечается и высокая биологическая активность почвы. Отсюда, под влиянием залежной растительности происходит увеличение гумуса и формирование агрономически ценных почвенных частиц.

При внедрении интенсивных систем земледелия, где значительное место уделено мобилизации потенциального плодородия за счет минерализации органического вещества почвы, сопровождающихся физическими нагрузками на нее, вызвало появление нового антропогенного фактора, как уплотнение подпахотного горизонта с образованием плужной подошвы. Плужная подошва в каштановых почвах легкого механического состава образуется на глубине 18-20 см. Плотность ее достигает порою такой степени, что корневая система донников (*Melilotus albus*, *M. suaveolens*), полыней (*Artemisia scoparia*, *A. dracunculul*, *Neopallasia pectinata* и др.) не в состоянии ее преодолеть — центральный корень теряет геотропизм (Быков, Намзалов, 1999). Вследствие этого корневые системы, как культурных, так и сеgetальных растений осваивают в основном только пахотный горизонт, следовательно, не в полной мере используют влагу и питательные вещества нижележащих горизонтов почвы.

Микробиологическая деструкция и биоэкологические особенности эдификаторов залежной растительности. Некоторые результаты экспериментальных исследований процессов демутиации показали, что особенности деструкции опада изменчивы как по интенсивности, так и по сезонной динамике (Ооржак,

Дубровский, Дамбаев и др., 2007). Исследования были направлены на изучение динамики численности микробных сообществ растительных опадов в залежных сообществах. 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. В опадах залежной растительности максимальная численность сапрофитов (аэробов и анаэробов) обнаружена в осенний период во всех исследуемых залежных фитосистемах (табл. 1).

Таблица 1

Динамика численности сапрофитов растительного опада в 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
	Пырейно-гетеропаппусово-вьюнковое	10^6	10^6	10^5	10^6	10^7	10^6
	Гетеропаппусово-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
	Пырейно-гетеропаппусово-вьюнковое	10^7	10^5	10^6	10^6	10^7	10^6
	Гетеропаппусово-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. 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 (ЦРБ). 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 28-30°C (Наплекова, 1974). В целом выявлено, что в разложении растительного опада участвуют аэробные и факультативно анаэробные бактерии. Наибольшая скорость разложения белка наблюдается в ранне-осенний период, а целлюлозы — летом.

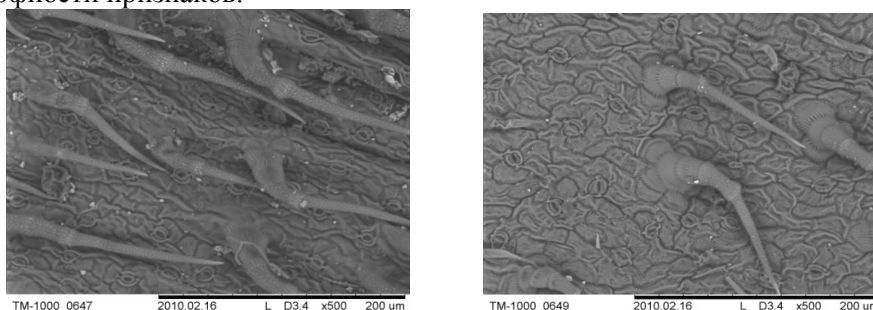
В ходе биоэкологических исследований эдификаторов залежных фитоценозов установлено, что анатомическое строение листьев и физиологические показатели (водный режим и пигментный состав) этих видов являются чувствительными индикаторами изменений экологических условий в ходе демуляции (Куулар, Намзалов, 2010). При этом наиболее информативными оказываются виды с эвритошной

экологией (*Artemisia glauca* и *Heteropappus altaicus*), характерные в сообществах всех стадий сукцессий. Исследования проводились на 3 ключевых участках залежных сообществ Центральной Тувы по их стадиям восстановления: 1. Полынно-бодяковая залежь (бурьянистая стадия); 2. Вьюнково-гетеропаппусово-пырейная залежь (корневищная стадия); 3. Пырейно-змеевково-ковыльная залежь (рыхлокустовая стадия).

Сопоставление количественных показателей анатомического строения листьев рассмотренных видов показали их заметную изменчивость, связанную с условиями обитания. В условиях сильных ветров и высокого уровня солнечной радиации залежные растения характеризуются более толстой листовой пластинкой. По мере усиления аридности по стадиям демутации уменьшаются размеры клеток эпидермиса. Эти изменения хорошо заметны на верхней и нижней сторонах эпидермиса листьев. Так, на бурьянистой стадии у *Heteropappus altaicus* они соответственно, составляют 15 и 14 мкм, *Elytrigia repens* — 17 и 13 мкм, *Scabiosa ochroleuca* — 22 и 14 мкм; на корневищной стадии у *Heteropappus altaicus* — 9 и 12 мкм, *Scabiosa ochroleuca* — 16 и 18 мкм, *Elytrigia repens* — 20 и 16 мкм; на рыхлокустовой стадии у *Heteropappus altaicus* — 13 и 11 мкм, *Scabiosa ochroleuca* — 16 и 15 мкм, *Elytrigia repens* — 8 и 15 мкм.

Для растений в условиях центральной части Тывы свойственно наличие большого количества устьиц. У изученных растений оно колеблется от 25 до 106 на 1 мм². Устьица амфистоматические и расположение устьиц на поверхности листа у разных видов различное, у *Scabiosa ochroleuca* устьица расположены на одном уровне с другими эпидермальными клетками, выступающие устьица обнаружены у особей видов с густым опушением — *Artemisia glauca*, *Heteropappus altaicus*. Это результат адаптации растений к еще более экстремальным условиям, интенсивности освещения и недостатка влагообеспеченности в ходе залежной сукцессии.

Характер опушения один из важнейших адаптивных признаков. Опушение из мертвых волосков обладает повышенным термоизоляционным и отражательными свойствами, также на поверхности листа образуется зона повышенной влажности, снижающая потери воды растениями. Этими свойствами обладает *Artemisia glauca*, *Heteropappus altaicus*. По мере усиления аридности у *Heteropappus altaicus* 2-3 клеточные волоски замещаются на 3-4 клеточные на рыхлокустовой стадии (рис. 3). Кроме этого, значительно увеличивается морщинистость поверхности эпидермиса (Б), что также указывает на повышение ксероморфности признаков.



А — Бурьянистая стадия

Б — Рыхлокустовая стадия

Рис. 3. Волоски *Heteropappus altaicus*

В ходе сравнительных исследований пигментных систем в ходе адаптации растений к экологическим условиям различных стадий демутации выявилось, что усредненные значения хлорофилла (а+б) у маркерных видов в залежных сообществах имеют различия (табл. 2).

Таблица 2

Содержание хлорофилла в листьях залежных растений и соотношение его компонентов по стадиям восстановления

Стадии	Хлорофилл					
	(а+б)			мг/г, сырой массы		а:б
	мг/г, сырой массы	мг/г, сухой массы	мг/дм ²	«а»	«б»	
Бурьянистая	0,76	2,42	2,19	0,50	0,27	1,86
Корневищная	0,79	2,46	2,28	0,51	0,28	1,84
Рыхлокустовая	0,73	2,23	2,04	0,47	0,24	1,84
<i>Среднее:</i>	<i>0,76</i>	<i>2,37</i>	<i>2,17</i>	<i>0,49</i>	<i>0,26</i>	<i>1,85</i>

Среднее содержание пигментов в листьях растений трех стадий составляет 0,76 мг/г сырой массы. Максимальное содержание пигментов отмечено у растений корневищной стадии — 0,79 мг/г и минимальное у растений рыхлокустовой стадии — 0,73 мг/г сырой массы. Минимальное содержание пигментов в листьях растений всех стадий: у *Elytrigia repens* от 0,64±0,03 до 0,69±0,06 мг/г сырой массы. Одни и те же виды на разных стадиях восстановления имеют разное содержание пигментов: в листьях *Heteropappus altaicus* в бурьянистой стадии 0,76±0,04 мг/г, корневищной — 0,83±0,04 мг/г, рыхлокустовой — 0,73±0,03 мг/г сырой массы. Однако, *Elytrigia repens* во всех стадиях (бурьянистой стадии 0,66±0,04 мг/г, корневищной — 0,69±0,06 мг/г, рыхлокустовой — 0,64±0,03 мг/г сырой массы) имеет почти одинаково низкое содержание хлорофилла, что указывает о высокой водоудерживающей способности пырея. Однако это связано и с уплотнением почвы, приводящее к уменьшению их аэрации, при этом корни растения выдерживают засуху, ритм их развития не нарушается. Уменьшение содержания пигментов в листьях растений, а также их общей оводненности у модельных растений в ценозах рыхлокустовой стадии объясняется заметными изменениями в структуре сообществ. Структурно-функциональные характеристики пырейно-ковыльно-змеявкового сообщества уже близки к исходным, коренным степным. В видовом составе характерен плотнокустовой злак ковыль-волосатик (*Stipa capillata*), проективное покрытие травостоя изреживается за счет уплотнения поверхностных горизонтов почв и в результате, создаются экологические условия близкие зональным сухостепным.

Заключение. В целом, перспективы исследований процессов залежной сукцессии связано с ориентацией на экосистемный подход в изучении этого сложного по структуре и функциям природного явления. Это предполагает:

- Раскрытие механизмов смен в ходе демутации и причин их обуславливающих, что позволит в будущем прогнозировать и управлять данным процессом. Например, добиться сокращения по времени или даже полного выклинивания стадии бурьянистых залежей, в сообществах которых усиленно развиваются сор-

ные, ядовитые и даже социально-опасные виды растений (конопля, ячмень гривастый и др.). В дальнейшем необходимо разработать технологии, при использовании которых залежные сукцессии проходили без развития промежуточной бурьянистой стадии, тем более что в естественных условиях описаны подобные явления.

- Необходимы дальнейшие более углубленные исследования не только общего флористического состава растительности залежей, но с большим акцентом на выявление смены биоморфологического его спектра по стадиям демутиации, поскольку композиции особей видов различных жизненных форм растений в залежах совершенно специфично воздействует на водно-физические свойства почв, миграции микро — и макроэлементов, на процессы гумусообразования. Биоморфы растений в ходе демутиации функционально связаны огромным миром живых обитателей, как в надземной, так и внутри почвенной среде — бактериями, грибами, почвенными водорослями и, безусловно, с огромным миром беспозвоночных организмов. Отсюда, актуальны комплексные исследования систем консортивных связей в залежных фитоценозах.

- Требуется обобщение большого и разрозненного материала по исследованию залежной растительности Сибири, включая анализ данных по залежам степной зоны Западной Сибири, межгорных котловинах юга Сибири, а также северной Монголии. Безусловно, необходима организация сети стационаров по комплексному изучению растительности залежей на широком географическом фоне от подзоны южной тайги до полосы зональных сухих степей, т. е. в пределах географических широт от 58° до 47° с.ш. Широкие ландшафтно-географические, фитоценотические и эколого-биологические исследования залежей на единой методологической основе раскроют многие аспекты в структуре и функционировании трансформированных в результате распашки экосистем.

Благодарности. Авторы признательны Н. К. Бадмаевой и В. Б. Дамбаеву за содействие в наших физиологических и микробиологических исследованиях растительности залежных экосистем.

Литература

Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова Н. А., Попова О. Ф., Сапожникова Д. И., Эйдельман З. М. Пигменты пластид зеленых растений, и методика их исследований. М.; Л.: Наука, 1964. 121 с.

Быков И. П., Намзалов Б. Б. Залежь как фактор экологизации земледелия Бурятии // Проблемы экологического земледелия в Байкальском регионе / Материалы научно-методического семинара — круглого стола. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 1999. С. 37–49.

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: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2003. С. 72–75.

Воейков А. И. Новые данные о суточной амплитуде температур и особенности влияния на нее топографических условий. Избр. соч. М., 1952. Т. 3. 502 с.

Годнев Т. Н. Строение хлорофилла и методы его количественного определения. — Минск: Изд-во Академия наук, 1963

Годнева Т. Н., Липская Г. А. К методике определения пигментов в хлоропластах растений // Физиология растений. 1965. Т. 12, Вып. 3. С. 554–556.

Голубинцева В. П. Сорная растительность орошаемых и неорошаемых полей и залежей южносибирских степей. М.; Л.: Сельхозгиз, 1930

Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.

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.

Дубровский Н. Г. Степные и залежные фитосистемы Тувы: структурно-функциональная организация и оптимизация природопользования: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Удэ, 2009. 48 с.

Дубровский Н. Г., Ооржак А. В., Намзалов Б. Б. Классификация и особенности демультипликации залежной растительности Центральной Тувы // Вестник ЧГПУ. Биолог. науки, № 2. 2009. С. 307–322.

Дымина Г. Д. Сорная растительность Центрально-Тувинской котловины // Изв. СО АН СССР. 1983. № 5. Сер. биол. наук. Вып. 1. С. 41–48.

Ершова Э. А. Естественные кормовые угодья // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1985. С. 196–210.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 224 с.

Куминова А. В. Сорная, залежная и мусорная растительность // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1985. С. 188–190.

Куулар М. М., Намзалов Б.Б. О некоторых эколого-физиологических особенностях залежных растений Центральной Тувы // Вестник Бурятского государственного университета. Улан-Удэ, 2010. Вып. 4. С. 112–123.

Куулар М. М. Залежная растительность Центральной Тувы: флора, фитоценология и анатомо-физиологические особенности эдификаторов: автореф. дис. ... канд. биол. наук, Улан-Удэ, 2010. 22 с.

Намзалов Б. Б., Дубровский Н. Г., Ооржак А. В., Куулар М. М. О некоторых итогах и новых подходах в исследовании залежных экосистем (на примере Тувы) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам X Международной научно-практической конференции (24–27 октября 2011 г., Барнаул). Барнаул: АРТИКА, 2011. С. 108–116.

Наплекова Н. Н. Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. Новосибирск: Наука СО АН СССР, 1974. 250 с.

Никитин А. М. Словарь справочник по кормопроизводству и кормлению сельскохозяйственных животных / А. М. Никитин, В. А. Коновалов, А. Т. Гвоздикова. Киев: Урожай, 1990. 286 с.

Носин В. А. Почвы Тувы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 342 с.

Ооржак А. В., Дубровский Н. Г. К характеристике флористического комплекса залежной растительности Тывы // Вестник Бурятского государственного университета. 2007. Сер. 2, вып. 3. С. 169–172.

Ооржак А. В., Дубровский Н. Г., Дамбаев В. Б., Намзалов Б. Б. Продуктивность и деградация растительного опада в залежных сообществах Тывы // Вестник Бурятского государственного университета. 2007. Сер. 2, вып. 3. С. 184–188.

Ооржак А. В. Экология фитосистем залежной растительности Центрально-Тувинской котловины (Республика Тыва): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2007. 22 с.

Определитель растений Тувинской АССР / М. Н. Ломоносова, И. М. Красноборов, Е. Ф. Пеньковская и др. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1984. 335 с.

Полевой В. В. Физиология растений: учеб. для вузов. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.

Пронзина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 206 с.

Романенко В. И., Кузнецов С. Н. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л.: Наука, 1974. С. 30.

Phenning N. Anreicherungskulturen Fur rote und grune schwetel bakterian // Zbl. Bakteriol. Abt. I. Orig. Suppi. 1965. Bd. I. P. 179–189.

FLORISTIC GEOBOTANICAL AND BIOECOLOGICAL RESEARCH ON TUVAS FALLOW VEGETATION

N. G. Dubrovsky, B. B. Namzalov, A. V. Oorzhak, M. M. Kuular

Nikolay G. Dubrovsky

doctor of biological sciences, professor,
Tuva State University
36 Lenin St., Kyzyl 667000, Russia
E-mail: grigorevich.n@mail.ru

Bimba-Tsyren B. Namzalov

Doc. of biological sciences, prof.,
Buryat State University
24a Smolin st., Ulan-Ude 670000, Russia
E-mail: namzalov@rambler.ru

Aneta V. Oorzhak

Candidate of Biological Sciences, Associate Professor,
Tuvan State University
36 Lenin St., Kyzyl 667000, Russia
E-mail: a_oorzhak@rambler.ru

Marina M. Kuular

Candidate of Biological Sciences,
Tuvan Institute of Education Development
and Further Training Ministry of Education and Science
1 Churguy-ool St., Kyzyl 667000, Russia
E-mail: kuularm@mail.ru©

The article presents the results of long-term research on the vegetation of Tuva's fallow ecosystems. Systematization of the floral complex of fallow lands (246 species, 130 genera and 32 families) according to the degree of their adventization show that about half of its composition (48–55%) are strictly fallow plants with a high proportion (up to 30% or more) of invasive plants. The fraction of accidental fallow species in cenoflora is not numerous and ranges from 7.6 to 15% in various natural and climatic regions of Tuva. Based on 120 geobotanical descriptions we have identified 20 associations, 6 formations and 4 florocenotypes. So, weedy florocenotypes includes 2 formations — *Artemisia* and *Cannabis*. Re-establishment of vegetational cover of fallow lands shows changes in the structure of communities. A small-weedy stage has been revealed, and phytocenoses of the rhizome stage with the dominance of *Elytrigia repens*, *Leymus chinensis* often get the signs of a stable derivative. It is established that fallow succession contributes to the accumulation of humus in the soil, and *Artemisia* fallow makes the most positive effect. In addition, the amount of humus is concentrated in the horizon of 10–20 cm, this layer contains the main mass of wheat grass rhizomes, which decomposition biosynthesizes soil ulmin. Due to the influence of fallow vegetation the content of humus increases, and agronomically valuable soil particles are formed. The research has revealed that saprophytes dominates in

degradation of litter, their population varies from 105 to 107 cells/g. Aerobic and facultative anaerobic bacteria participate in decomposition. The highest rate of protein degradation we reveal in the early autumn period, and cellulose — in the summer. Bioecological studies of ecosystem engineers have shown that they are indicators of changes in environmental conditions. The most informative are species with eurytopic ecology (*Artemisia glauca* and *Heteropappus altaicus*), characteristic for communities of all stages of fallow succession. Thus, as aridity increases, the changes in pigment composition of leaves are observed according to the stages of demutation. The same species at different recovery stages have different pigment contents: leaves of *Heteropappus altaicus* in the weedy stage contains 0.76 ± 0.04 mg/g, in the rhizome stage — $0,83 \pm 0,04$ mg / g, in the stage of loose bunch — 0.73 ± 0.03 mg / g of wet weight.

Keywords: species; cenoflora; phytocenosis, fallow succession; florocenotype; classification of plants; litter degradation; ecology.