

С. С. ДУБЫНИНА

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ

Обсуждается проблема сохранения видового разнообразия растительных сообществ в изменяющихся условиях геосистем южносибирских степей. В этой связи представляется важным изучение динамики фитомассы и структуры ее растительных сообществ в многолетнем режиме функционирования с учетом соотношения тепла и влаги в условиях резких антропогенных нагрузок.

The problem of conservation of species diversity of plant communities in the changing conditions of the southern Siberia steppe geosystems is discussed. In this context, it is important to study the dynamics of the phytomass and the structure of its plant communities focusing on the long-term regime of functioning, with due regard for the heat-moisture relationship in conditions of drastic anthropogenic stress.

Современная проблема сохранения видового разнообразия растительных сообществ в изменяющихся условиях среды в результате воздействия антропогенных факторов (выпас, пожары), а также глобального изменения климата становится весьма актуальной. В этой связи представляется важным анализ современного состояния структуры растительных сообществ настоящей степи в многолетнем режиме функционирования.

Детальные исследования, начатые еще в 1970-е гг. под руководством В. Б. Сочавы, проводились на Новониколаевском физико-географическом стационаре, расположенном в Койбальской степи на территории Минусинской котловины. По классификации Е. М. Лавренко [1], степи Красноярского края относятся к енисейским настоящим ковыльным степям и входят в состав так называемых островных степей Сибири. В составе их флоры встречается большое количество высокогорных, горно-степных и монгольских видов.

Минусинская котловина расположена между горными системами Западного и Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау с мелкогрядовыми и плоскоравнинными формами рельефа. Абсолютные высоты составляют 300–500 м. Климат котловины довольно теплый: температура июля в среднем 19 °С, среднегодовая 0,9 °С. Вегетационный период длится с середины апреля до середины октября. В Койбальской степи осадков выпадает 350–450 мм в год.

На территории котловины мелкодерновинные степи занимают большие площади. К ним, вероятно, можно отнести также холмисто-увалистые настоящие четырехзлаковые степи. По требовательности к увлажненности В. В. Ревердатто [2] выделил серию степных сообществ, от опустыненных до луговых. Впервые им были описаны четырехзлаковые степи — фоновый тип сухой степи степного пояса Хакасии. Основу этих степей составляют дерновинные злаки: типчак валлийский (каменистые варианты), тонконог стройный, мятлик кистевидный, житняк гребенчатый и змеевка растопыренная. Среди крупнодерновинных злаков — овсец пустынный, ковыли Крылова и краснеющий.

По мнению Л. М. Черепнина [3], крупнопольно-ковыльные степи возникают на месте овсецово-ковыльных в результате интенсивного выпаса. Для них характерна степная растительность: полу-

кустарнички, особенно полынь холодная; обычны мелкие осочки (твердоватая, Коржинского) и разнотравье (лапчатка бесстебельная, вероника беловойлочная, эдельвейс эдельвейсовидный, володушка козлецеволистная). Во многих сообществах настоящих степей развит кустарниковый ярус, представленный караганой карликовой.

Вертикальная и горизонтальная структура мелкодерновинных степей достаточно универсальна для всего ареала ассоциации. Здесь господствуют дерновинные злаки, их вегетативные побеги образуют подъярус до 5–8 см высотой. Генеративные побеги злаков высотой до 30 см в период цветения определяют хорошо выраженный красновато-коричневый аспект ландшафта, в это же время цветут и многие представители разнотравья [4].

Определение биологической продуктивности степных экосистем проводилось по общепринятой методике [5–9]. При этом применен следующий понятийный аппарат. Так, фитомасса понимается нами как масса растительного вещества — живых и мертвых органов надземной и подземной частей травостоя. Продуктивность — количество растительного вещества, создаваемого растениями в процессе фотосинтеза на определенной площади в единицу времени и запасом живых надземных и подземных органов растений на единицу площади. Наряду с понятиями «чистая первичная продукция» и «запас фитомассы» применено понятие «структура растительного вещества», т. е. запасы всех компонентов растительного вещества и их соотношение.

Учет надземной массы проводился методом укосов на участках с однородным растительным покровом. Размер учетных площадок составлял 50 × 50 см, повторность определений 3-кратная. Зеленая масса и ветошь срезались на уровне почвы, затем с площадки собиралась подстилка. Срезанная зеленая масса распределялась по видам, отбиралась ветошь (пожелтевшие, отмершие части растений). Растения делились на группы: злаки, осоки, бобовые, разнотравье, полукустарнички и кустарники. На площадках в центре каждого квадрата брались почвенные монолиты 10 × 10 см по слоям 10 см до глубины 30 см. Подземные органы отмывались от почвы на ситах с ячейками 0,25 мм. Отмытые корни делились на живые и мертвые по внешним признакам, без применения красящих веществ. Перед взвешиванием пробы растительного вещества высушивались (8–12 ч) в сушильном шкафу при температуре 105 °С до абсолютно сухого веса. Ошибка количественных данных надземной и подземной массы составляла ±10–16 %.

Исследования проводились на полигоне-трансекте Койбальской степи (рис. 1) в фациях, сопряженных друг с другом по признакам их лито-, ксеро-, гидро- и галоморфности и объединенных в факторально-динамические ряды [10]. Две фации (I и IV) занимают склоновые трансэлювиальные положения (см. рис. 1). Южные склоны характеризуются значительной инсоляцией. Запасы влаги в почве летом в отдельные годы падают до уровня влажности завядания. Почвенный покров представлен черноземом южным с признаками солонцеватости и щебнистости. Общий фон растительности создают мелкодерновинно-злаково-ковыльные сообщества с караганой карликовой.

Склон северной экспозиции крутой. Для крутых склонов характерны процессы нивации, связанные с накоплением больших запасов снега. В результате его медленного таяния в рельефе формируются отрицательные формы — нивальные ниши. Таким образом, в отличие от денудационных частей южных склонов, в аналогичных условиях на северных склонах происходит аккумуляция вещества. Это, в свою очередь, является причиной развития здесь дефлюкционного процесса [11]. Формирующиеся в таких условиях разнотравно-овсецово-ковыльные растительные сообщества отличаются большим видовым разнообразием.

Вершины обеих куэстовых гряд (фации II и III) представляют собой выположенные или почти горизонтальные поверхности (см. рис. 1). Рыхлый покров вершинных поверхностей мощностью до метра представлен мелкоземом. Ввиду малой крутизны уклонов стоки замедлены. Здесь развиты черноземы мало- и среднечерные малогумусные карбонатные в комплексе со степными солонцами. Растительный покров вершинных поверхностей представлен петрофитно-разнотравно-ковыльно-типчакным и осоково-овсецово-ковыльным с караганой сообществами.

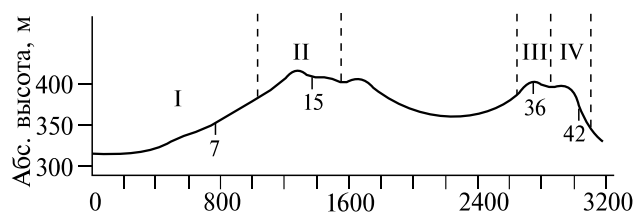


Рис. 1. Фации полигона-трансекта Койбальской степи.

I — мелкодерновинно-злаково-ковыльная с караганой степь на поверхности транзита склона южной экспозиции; II — осоково-овсецово-ковыльная с караганой степь на вершинной поверхности; III — петрофитно-разнотравно-ковыльно-типчакная степь на выровненной поверхности; IV — разнотравно-осоково-овсецово-ковыльная степь на денудационном склоне северной экспозиции.

Вследствие интенсивного сельскохозяйственного освоения территории Минусинской котловины повсеместно распространены деградированные пастбища, залежи и пашни. Естественные участки степи сохранились на неудобных землях и далеки от коренного состояния, поэтому для проведения систематических комплексных исследований был выбран репрезентативный заповедный степной участок. Цель этих исследований — разработка мер по рациональному использованию земель и своевременный прогноз последствий антропогенных воздействий.

В 1990-е гг. в связи с переходом на новую экономическую систему в очередной раз изменились формы ведения пастбищного хозяйства. Так, в результате сокращения поголовья скота снизились нагрузки на пастбища, появилась возможность восстановления степей. С 1994 г. на полигоне-трансекте снят заповедный режим, и исследования ведутся в условиях естественного состояния фаций. Вместе с тем в последние годы из-за засушливых условий весеннего периода возросла роль пирогенного фактора, особенно в 2002 г.

На территории проведения исследований фации характеризуются вполне определенной динамикой запасов фитомассы, ее четкой ритмичностью, обусловленной прежде всего своеобразием гидротермического режима конкретной фации и средоизменяющей способностью компонентов фитоценоза (табл. 1). Учет запасов фитомассы проводился в период максимального развития — конец июля—начало августа. Средние показатели запасов зеленой массы колеблются в пределах 173–222 г/м², мортмассы — 50–100 г/м².

Весенний пожар 2002 г. повлиял на запасы мортмассы всех фаций. В течение влажного лета 2004 г. отмечено преобладание степного войлока в петрофитно-ковыльно-типчаковом и осоково-овсецово-ковыльном растительном покрове вершинных фаций. Засушливый 2005 г. (влажность почв ниже 5 %) отразился на запасах фитомассы. При отсутствии дождей в летние месяцы избыточное тепло отрица-

Таблица 1

Многолетняя динамика запасов фитомассы в сообществах полигона-трансекта

Показатели	Запасы фитомассы, г/м ²						
	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2005 г.	средние
<i>Мелкодерновинно-злаково-ковыльное с карагаей (фация I)</i>							
Зеленая масса	219	249	172	258	275	73	208
Ветошь	20	6	27	87	108	8	43
Подстилка	36	38	30	41	117	15	46
Мортмасса	56	44	57	127	225	23	89
Живые корни	—	1160	—	1118	1258	1126	1166
Мертвые корни	—	1187	—	1233	729	598	937
<i>Петрофитно-разнотравно-ковыльно-типчаковое (фация II)</i>							
Зеленая масса	—	196	141	305	376	94	222
Ветошь	—	24	50	137	21	9	48
Подстилка	—	95	10	86	25	14	46
Мортмасса	—	119	60	223	46	23	94
Живые корни	—	1501	—	1118	—	1729	1449
Мертвые корни	—	1515	—	1233	—	1325	1358
<i>Осоково-овсецово-ковыльное с карагаей (фация III)</i>							
Зеленая масса	—	231	153	258	311	94	209
Ветошь	—	12	25	24	39	8	22
Подстилка	—	99	9	9	62	10	38
Мортмасса	—	111	34	33	101	18	60
Живые корни	—	938	—	1303	—	1668	1303
Мертвые корни	—	1444	—	1260	—	1076	1260
<i>Разнотравно-овсецово-ковыльное (фация IV)</i>							
Зеленая масса	—	201	126	223	203	111	173
Ветошь	—	32	12	11	17	6	16
Подстилка	—	80	6	8	57	18	34
Мортмасса	—	112	18	19	74	24	50
Живые корни	—	2034	—	1912	—	1790	1912
Мертвые корни	—	1638	—	1306	—	1574	1606

Примечание. Учет подземной массы проводился в слое почвы 0–30 см. Здесь и далее в таблицах прочерк — запасы не определялись.

тельно сказывается на продукционном процессе. Снижается процесс фотосинтеза, увеличиваются непродуктивные затраты энергии на транспирацию, наблюдаются увядание и частичное выгорание некоторых растений, образуется сухостой.

Высокая продуктивность зеленой массы наблюдалась в 2003 и 2004 гг. при оптимальном сочетании тепла и влаги. Самый высокий урожай зеленой массы в эти годы отмечен на вершинах куэстовых гряд в петрофитно-ковыльно-типчаковом и осоково-овсецово-ковыльном с караганой сообществах.

При снятии заповедности и пастбищной нагрузки уровень максимальных запасов зеленой массы во влажные годы увеличивается до 376 г/м², структура и запасы подземного растительного вещества изменились менее значительно. Средние показатели запасов фитомассы за годы естественного состояния находились в пределах 2103–3518 г/м². Доля живых корней в общем их объеме возросла от 48 до 65 %. По данным за 2005 г., в мелкодерновинно-злаково-ковыльном сообществе южного склона уменьшились запасы подземной мортмассы — до 598 г/м². В то же время в отдельные годы эти показатели могут изменяться, что свидетельствует о флуктуации компонентов топогеосистем из года в год.

Таблица 2

Динамика запасов зеленой массы растений в сообществах полигона-трансекта в период максимального развития

Виды	Запасы, г/м ²					
	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2005 г.
<i>Мелкодерновинно-злаково-ковыльное с караганой (фацция I)</i>						
Ковыль Крылова	58,4	28,2	57,1	57,2	74,1	5,1
Овсец пустынный	31,5	38,5	13,2	59,4	122,6	23,6
Типчак валлийский	2,6	1,4	2,8	0,6	33,3	—
Тонконог гребенчатый	6,0	3,2	3,0	1,4	—	—
Змеевка растопыренная	3,0	2,8	0,4	4,0	1,2	—
Мятлик оттянутый	3,7	2,0	2,4	—	—	—
Вострец ложнопырейный	9,9	10,1	3,2	14,4	10,4	19,9
Осока стоповидная	15,4	39,6	10,7	27,3	20,9	4,6
Карагана карликовая	53,5	10,2	28,1	30,4	24,4	9,8
Остальные	36,2	112,6	116,2	41,8	15,0	9,7
<i>Петрофитно-разнотравно-ковыльно-типчаковое (фацция II)</i>						
Ковыль Крылова	31,6	80,2	24,1	63,8	251,1	50,3
Овсец пустынный	34,0	81,8	32,0	83,1	11,5	3,0
Типчак валлийский	22,2	1,0	7,0	4,4	11,5	5,1
Тонконог гребенчатый	10,4	1,2	—	0,2	—	2,6
Змеевка растопыренная	9,4	—	—	—	—	8,2
Мятлик оттянутый	—	34,0	5,2	93,5	37,2	1,9
Осока стоповидная	11,4	23,6	2,5	9,5	24,9	1,9
Карагана карликовая	18,8	—	14,5	46,8	—	13,4
Остальные	127,8	—	17,3	17,9	119,4	9,8
<i>Осоково-овсецово-ковыльное с караганой (фацция III)</i>						
Ковыль Крылова	—	86,4	18,8	152,3	93,6	27,0
Овсец пустынный	—	—	—	—	—	3,9
Типчак валлийский	—	19,1	12,0	8,4	23,6	4,5
Тонконог гребенчатый	—	21,3	68,4	13,8	18,8	5,9
Змеевка растопыренная	—	—	31,9	25,3	67,3	4,0
Мятлик оттянутый	—	—	6,4	0,4	15,2	0,6
Осока стоповидная	—	13,8	—	15,9	21,8	3,9
Карагана карликовая	—	25,4	39,4	9,1	6,4	10,0
Остальные	—	28,7	41,8	15,1	55,5	24,3
<i>Разнотравно-овсецово-ковыльное (фацция IV)</i>						
Ковыль Крылова	18,5	17,3	37,9	36,3	51,0	20,3
Овсец пустынный	19,6	28,8	20,8	22,9	62,2	26,9
Типчак валлийский	9,3	10,3	13,5	15,1	24,3	2,5
Тонконог гребенчатый	2,5	14,4	—	3,7	24,8	3,8
Змеевка растопыренная	2,7	3,1	3,5	7,0	8,4	2,0
Мятлик оттянутый	—	—	8,8	—	4,2	5,5
Осока стоповидная	38,7	56,0	21,7	56,3	72,7	3,9
Карагана карликовая	0,3	2,5	8,5	8,5	10,8	15,5
Остальные	20,4	50,9	69,5	85,5	47,1	24,0

Растительные сообщества обладают способностью изменяться в течение года, что обусловлено особенностями жизнедеятельности отдельных видов, образующих фитоценозы. Специфичность каждого вида проявляется во времени наступления и продолжительности тех или иных фаз развития.

Как показали наши исследования, значительную часть продуктивности сообществ обеспечивают доминирующие виды: ковыль Крылова, овсец пустынный, типчак валлийский, тонконог гребенчатый, змеевка растопыренная. В отдельные годы в условиях острого дефицита влаги и обострения конкурентной способности лишь у некоторых видов растений увеличивается продуктивность (табл. 2). Первый доминант и эдификатор сообщества — ковыль Крылова, объем биомассы которого возрастает по мере улучшения условий увлажнения. Так, его максимальные запасы (251 г/м²) отмечены в петрофитно-разнотравно-ковыльно-типчачковом сообществе в 2004 г., а долевое участие от общих запасов надземной фитомассы достигло 55 %.

Растительные сообщества формируются в условиях колебаний климатических условий. Приспосабливаясь к ним, сообщество вырабатывает определенную изменчивость долевого участия отдельных видов (рис. 2). Характерный для щебнистых местообитаний овсец пустынный выступает как субдоминант в

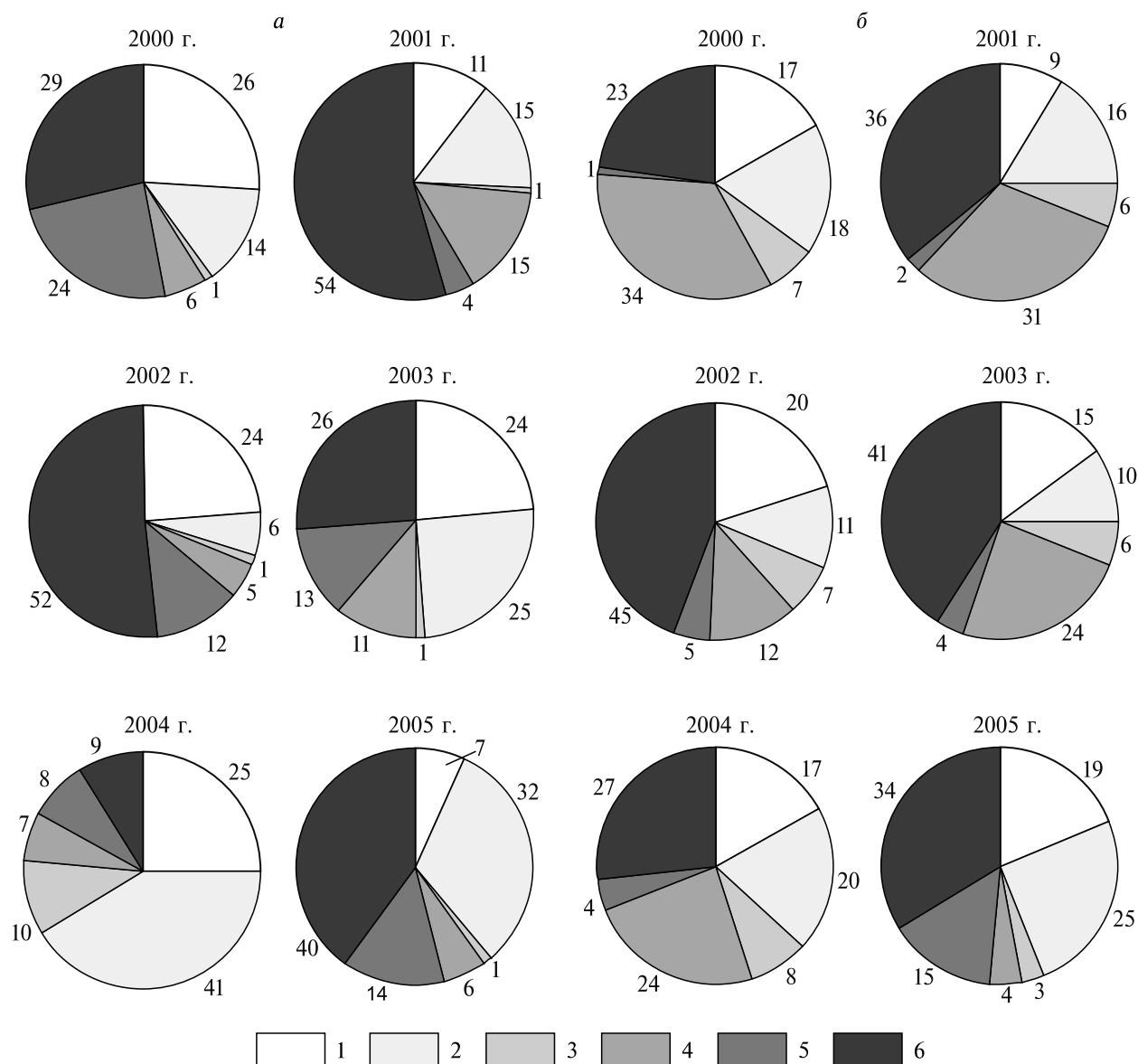


Рис. 2. Долевое участие (%) видов растений в мелкодерновинно-злаково-ковыльном с караганой сообществе южного склона полигона-трансекта (а) и в разнотравно-овсецово-ковыльном сообществе его северного склона (б).

1 — ковыль Крылова; 2 — овсец пустынный; 3 — типчак валлийский; 4 — осока стоповидная; 5 — карагана карликовая; 6 — остальные виды.

сообщества южного склона (мелкодерновинно-злаково-ковыльных с карагаей). Его запасы достигают 123 г/м², а долевое участие — 44 %. Возрастанию роли овсеца пустынного в сообществе сопутствовало ослабление позиции ковыля Крылова: снизилась численность дерновин, стали преобладать мелкие вегетативные особи, долевое участие в 2005 г. не превышало 7 % от общей зеленой массы сообщества; дополнительно сказался сухой период лета. Овсец сохраняет свои позиции и на северном склоне, но доля его участия достигает 20 %, что в два раза ниже по сравнению со склоном южной экспозиции.

Смена эдификатора сообщества сопровождалась снижением мелкодерновинных злаков, которые в первые годы заповедного режима оставались в числе доминирующих. В 2004–2005 гг. доля этих злаков снизилась с 10 до 1 %. С усилением солонцеватости почв связано возрастание зеленой массы осоки стоповидной — от 2 до 73 г/м², с увеличением от местообитаний выположенных щебнистых вершин до более увлажненных склоновых фаций. Наибольшие запасы зеленой массы осоки стоповидной отмечены в разнотравно-овсецово-ковыльном сообществе северного склона, долевое участие вида достигало 34 % (2000 г.), а заметное снижение его участия в растительном покрове до 3 % отмечено в 2005 г.

В мелкодерновинно-злаково-ковыльном сообществе участие полыни холодной в условиях выпаса было незначительным. Через 5–6 лет после снятия пастбищной нагрузки ее продуктивность увеличилась, затем снова снизилась, что связано с особенностями многолетних циклов развития этого вида [12].

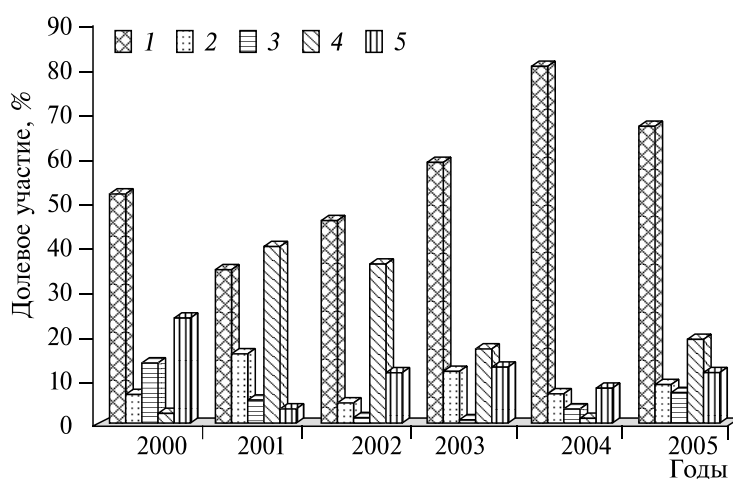
Таблица 3

Динамика запасов зеленой массы жизненных форм групп растений в сообществах полигона-трансекта

Группы растений	Запасы, г/м ²					
	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2005 г.
<i>Мелкодерновинно-злаково-ковыльное с карагаей (фация I)</i>						
Злаки	115,2	86,2	119,4	127,1	241,6	48,6
крупнодерновинные	89,9	66,6	61,1	122,0	196,7	28,7
мелкодерновинные	12,3	6,7	39,8	5,0	33,2	—
рыхлокустовые—корневищные	12,9	12,9	18,5	—	11,6	19,9
Осоки	15,4	39,6	5,4	27,8	20,9	4,6
Разнотравье	30,1	13,6	20,9	54,9	12,6	9,7
Полукустарнички	6,0	98,6	5,8	0,1	2,4	0,1
Кустарники	53,5	10,2	28,5	24,7	24,4	9,8
<i>Петрофитно-разнотравно-ковыльно-типчаковое (фация II)</i>						
Злаки	—	58,7	119,4	278,1	111,5	—
крупнодерновинные	—	33,3	61,1	120,3	61,6	—
мелкодерновинные	—	8,6	39,8	127,0	20,7	—
рыхлокустовые—корневищные	—	16,8	18,5	30,8	29,2	—
Осоки	—	55,3	5,4	4,0	25,8	—
Разнотравье	—	4,9	20,9	4,1	71,3	—
Полукустарнички	—	0,4	5,8	3,2	0,7	—
Кустарники	—	0,3	28,5	30,8	8,4	—
<i>Осоково-овсецово-ковыльное с карагаей (фация III)</i>						
Злаки	—	146,6	169,3	211,1	221,7	62,2
крупнодерновинные	—	38,1	33,2	152,3	93,6	53,9
мелкодерновинные	—	11,8	86,8	22,6	57,8	4,5
рыхлокустовые—корневищные	—	3,3	49,3	36,2	70,5	3,8
Осоки	—	38,7	3,1	15,9	21,8	3,9
Разнотравье	—	19,9	14,0	3,0	49,7	36,1
Полукустарнички	—	1,6	10,0	2,2	2,6	3,4
Кустарники	—	0,3	39,4	9,1	6,4	5,4
<i>Разнотравно-овсецово-ковыльное (фация IV)</i>						
Злаки	—	72,8	87,6	129,0	90,5	62,2
крупнодерновинные	—	46,1	58,6	122,0	64,3	53,9
мелкодерновинные	—	24,7	22,3	5,1	26,2	4,5
рыхлокустовые—корневищные	—	2,8	6,7	2,5	0,1	3,8
Осоки	—	55,2	21,8	22,8	17,5	3,9
Разнотравье	—	38,3	25,8	54,9	44,9	36,1
Полукустарнички	—	13,6	8,6	0,1	14,0	3,4
Кустарники	—	2,5	1,8	24,6	24,7	5,4

Рис. 3. Долевое участие групп растений в мелкодерновинно-злаково-ковыльном с караганой сообществе южного склона полигона-трансекта.

1 — злаки; 2 — осоки; 3 — разнотравье; 4 — полукустарнички; 5 — кустарники.



В условиях естественного состояния степи заметно увеличилась продуктивность караганы. В разнотравно-овсецово-ковыльном сообществе северного склона в 2005 г. запас зеленой массы караганы составил 16 г/м^2 , ее долевое участие с 2000 по 2005 г. изменялось от 1 до 15 %. Максимальная продуктивность этого вида (до 54 г/м^2) отмечена в 2000 г. в мелкодерновинно-злаково-ковыльной фации, долевое участие составляло 24 %. На пастбищных участках прирост надземной фитомассы караганы в значительной степени снижен, так как молодые (лишенные колочек) побеги охотно поедают овцы.

Корневищный злак — вострец ложнопырейный занимает весьма скромное место в надземной массе сообщества (не более 1–5 %). Интересно, что увеличение продуктивности этого вида наблюдается не только во влажные годы, когда несколько ослабевают конкурентные взаимоотношения с дерновинными злаками в борьбе за влагу, но и в засушливые [12].

Анализ состава растительности на степном полигоне Минусинской котловины в 2000–2005 гг. свидетельствует (табл. 3, рис. 3), что в мелкодерновинно-злаково-ковыльных с караганой сообществах на южном склоне преобладают злаки (от 59 до 81 %), причем в большей степени крупнодерновинные, их запасы до 197 г/м^2 , а в осоково-овсецово-ковыльном сообществе (выровненная вершина) — 222 г/м^2 . За этот период уменьшилась доля мелкодерновинных злаков (с 40 до 15 %). В сообществе на северном склоне их фитомасса снизилась до 5 г/м^2 (2005 г.).

Наибольшие пространственные различия отмечены по участию в сообществе рыхлокустовых — корневищных злаков. Первые обильно представлены в сообществах южных склонов и щебнистых вершин — до 71 г/м^2 (2004 г.) в осоково-овсецово-ковыльном сообществе, вторые менее обильны в сообществах северного склона — от 0,1 до $6,7 \text{ г/м}^2$ (2003 г.). Фитомасса осок изменяется от 4 до 65 г/м^2 , причем в сообществах, развивающихся на черноземах без признаков солонцеватости, доминирует дерновинная форма (осока стоповидная), а в сообществах на черноземах солонцеватых — корневищная форма (осока твердоватая).

Полукустарнички играют заметную роль только в сообществах, приуроченных к степным солонцам и щебнистым местообитаниям. Возрос удельный вес полукустарничков с 1 до 11 % и разнотравья с 5 до 13 % [13].

Приведенные данные по динамике видовой структуры фитоценозов позволяют заключить, что настоящие степи Минусинской котловины характеризуются увеличением доли злаков, в основном за счет крупнодерновинных (ковыля и овсеца). В современных условиях идет конкуренция между видами-доминантами. На первое место выходит овсец пустынный, при этом прослеживается уменьшение доли участия ковыля Крылова и мелкодерновинных злаков при смене сообществ мелкодерновинно-злаково-ковыльных на осоково-овсецовые фитоценозы. Несколько увеличивается масса осок, в основном за счет разрастания мезоксероморфной осоки стоповидной, наиболее характерной для лесостепного пояса Сибири.

После снятия заповедности доля злаков заметно уменьшилась, а количество полукустарничков и кустарников увеличилось. Так, карагана увеличивает свое обилие и в степях Хакасии. Полынь холодная устойчива к выпасу и так же, как карагана, разрастается на первых стадиях дигрессии. После пастбищной нагрузки участие полыни холодной вначале увеличивалось, а затем произошел заметный спад с 40 до 1 %.

Исследования пространственно-временной динамики в сообществах вершин, верхних и средних частей склонов куэстовых гряд показали тесную зависимость максимальных запасов зеленой массы от гидротермических условий предшествующего года: наибольшая продуктивность наблюдается (2003–2004 гг.) после лет с обильными осадками. Аномальные по метеоусловиям годы (засуха 2005 г.) приводят к уменьшению контрастности показателей запасов фитомассы в разных условиях рельефа, с небольшим увеличением на склоне северной экспозиции за счет увеличенной влаги зимних осадков.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (05–05–64036 и 04–05–64135).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Лавренко Е. М.** Вопросы ботаники. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
2. **Ревердатто В. В.** Некоторые замечания об «островных» степях Сибири // Сов. ботаника. — Л., 1947. — Т. 15, № 6.
3. **Черепнин Л. М.** Заметки о древних реликтах приенисейских степей // Учен. записки Краснояр. гос. пед. ин-та. — 1956. — Т. 5.
4. **Степи** Центральной Азии. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002.
5. **Родин Л. Е., Базилевич Н. И.** Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. — М.; Л.: Наука, 1965.
6. **Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И.** Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. — Л., 1968.
7. **Утехин В. Д.** Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. — М.: Наука, 1977.
8. **Титлянова А. А.** Биологическая продуктивность травяных экосистем. — Новосибирск: Наука, 1988.
9. **Титлянова А. А., Сумбуу А. Д., Кыргыз Ч. С.** Отклик продукционного процесса на изменение пастбищного режима в сухих степях Убсунурской котловины // Степи Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке. — Оренбург, 2000.
10. **Пурдик Л. Н.** Ландшафтная структура геосистем полигон-трансекта // Природные режимы степей Минусинской котловины. — Новосибирск: Наука, 1976.
11. **Рашба И. Н.** Преобразование рельефа // Природные режимы степей Минусинской котловины. — Новосибирск: Наука, 1976.
12. **Горшкова А. А.** Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — М., 1966.
13. **Волкова В. Г., Кочуров Б. И., Хакимзянова Ф. И.** Современное состояние степей Минусинской котловины. — Новосибирск: Наука, 1979.

*Институт географии СО РАН,
Иркутск*

*Поступила в редакцию
17 ноября 2005 г.*