



УДК 502.21

Сукцессии растительности и динамика растительного вещества лугов Центрально-Тувинской котловины при подтоплении

Н. П. Миронычева-Токарева¹, Е. В. Михайлова², Н. Ю. Лада¹

¹Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск

²Сибирский государственный университет геосистем и технологий, Новосибирск
E-mail: nina@issa.nsc.ru

Аннотация. Приведены результаты изучения сукцессионных процессов в растительном покрове, вызванных работой Саяно-Шушенской ГРЭС. Рассматриваются обусловленные затоплением и подтоплением процессы трансформации луговой растительности пойм малых рек бассейна Енисея в Центрально-Тувинской котловине. Сукцессионные процессы в травяных экосистемах, вызванные этими стрессорными факторами, трансформируют растительность, вызывая замещение степных экосистем луговыми, а луговых – заболоченными участками. За весь 17-летний период сукцессии растительности под влиянием затопления наблюдается полная смена фитоценозов, в растительном покрове сохраняются только сообщества заболоченных лугов. Количественные характеристики растительного вещества во всех исходных сообществах меняются в сторону снижения за счёт выпадения злаков и увеличения доли разнотравья в урожае.

Ключевые слова: растительный покров, сукцессия, видовой состав, подтопление, запас, растительное вещество.

Введение

Сооружение и эксплуатация водохранилищ на Енисее, образовавших каскад, значительно изменили природную обстановку на территории. Осеннее затопление ложа водохранилищ и весенний разлив малых рек создали ряд экологических и хозяйственных проблем в прибрежной зоне, так как занятые пойменными лугами береговые территории издавна использовались в виде сенокосов и пастбищ.

Долинные луга бассейна Верхнего Енисея формируются в условиях регулярного и избыточного увлажнения и приурочены к пойменным слоистым дерново-карбонатным, аллювиально-луговым и лугово-чернозёмным почвам, большей частью богатым перегноем и питательными элементами, супесчаными и песчаными по механическому составу. При застойном увлажнении под лугами формируются лугово-болотные и дерново-перегнойно-глеевые суглинистые почвы. На повышенных плоских участках некоторых долин в режиме временно-избыточного или нормального увлажнения встре-

чаются галофитные сообщества, приуроченные к почвам с различной степенью засоления: от слабосолонцеватых до лугово-солончаковых [2].

Изучение экологического состояния и развития луговых фитоценозов, подтапливаемых поверхностными водами при заливке ложа водохранилищ и при весеннем паводке важно при составлении прогноза урожайности лугов для целей сельского хозяйства. Каждая серия изменений экосистем, даже если она вызвана одними и теми же причинами, может протекать различно. Главной целью наших исследований явилось выявление особенностей динамики луговых экосистем, избранных в качестве моделей.

Материалы и методы

До начала работы Саяно-Шушенской гидроэлектростанции растительность междуречий малых рек, впадающих в Енисей на территории Центрально-Тувинской котловины, представляла собой закустаренные разнотравно-злаково-хвощевые влажные луга с зарослями *Salix triandra*, *S. viminalis*, *Padus avium*, *Caragana spinosa* и *Rosa acicularis* по берегам и их куртинами в микропонижениях. К пониженным участкам и небольшим полянам приурочены крупнотравные луга с доминированием в первом ярусе разнотравья *Thalictrum flavum*, *Th. appendiculatum*, *Jacobaea fluviatilis*, *Artemisia santolinifolia* и др. По более открытым, несколько приподнятым участкам доминирование переходит к злакам: *Festuca rubra*, *Agrostis gigantea*, *Calamagrostis arundinacea*, *Poa pratensis*, *Elytrigia repens*. Обычны *Phlomis tuberosa*, *Achillea millefolium*, *Galium verum*, *Artemisia vulgaris*, *A. glauca*, *Medicago falcata*, *Schizonepeta multifida*, *Potentilla bifurca*, *Aconitum barbatum*, *Scabiosa ochroleuca*. Видовая насыщенность фитоценоза мала. Луга частично использовались для сенокосения и давали большую массу сена среднего качества [4].

Для наблюдений за динамикой растительного покрова были заложены двухкилометровые трансекты по междуречьям малых рек – притоков водохранилища Аргыг – Узю – Шагонар и Шагонар – Чаты. Для наблюдения за динамикой растительного вещества по трансектам были выбраны фрагменты шести экосистем, различных по флористическому составу и структуре.

1. *Пырейные луга* широко распространены в центральной и прирусловой частях поймы р. Шагонар. Приурочены к гривистым повышениям и прирусловому валу.

2. *Разнотравно-полевищевые луга* формируются в условиях достаточного увлажнения при длительном весеннем затоплении.

3. *Щучковые луга* встречаются небольшими участками в ивовых зарослях в прибрежной части пойм.

4. *Переувлажнённые осоковые луга* с осокой дернистой (*Carex cespitosa*) приурочены к переувлажнённым местообитаниям и характеризуются сильной кочковатостью, поскольку осока образует крупные и плотные дерновины, занимающие нередко до 1/3 площади луга.

5. *Разнотравно-ячменныевые галофитные луга*. Настоящие галофитные луга представлены сообществами с доминированием ячменя короткоостистого (*Hordeum brevisubulatum*).

6. *Разнотравно-злаково-осоковые луга* фрагментарно отмечены по межгрядным понижениям и депрессиям центральной части пойм на лугово-болотных карбонатных почвах.

В качестве контроля взяты два луговых сообщества вне зоны действия подтопления в пойме р. Шагонар: пырейно-разнотравный и полидоминантный злаково-разнотравный луг.

Исследования изменения растительности под влиянием подтопления были проведены в 1989–1991 гг. (в ходе начального этапа заполнения водохранилища) и 2007 г. (при постоянном режиме функционирования водохранилища).

Для изучения растительности использовали общепринятые методики [3; 5]. Анализировалась динамика продуктивности лугов и площади проективного покрытия. Видовая насыщенность фитоценозов определялась на площадках в 1 м² в трёхкратной повторности. Для определения величины биологической продуктивности при помощи учётной рамки площадью 0,25 м² брались укосы в восьмикратной повторности. Всё растительное вещество дифференцировалось нами на зелёную и отмершую части. Зелёная часть разбиралась по видам.

Согласно данным Кызыльского отделения УГМС после заполнения ложа Саяно-Шушенского водохранилища в окрестностях г. Шагонара заметно изменились местные климатические условия. Температуры воздуха в прилегающих к береговой зоне районах в холодное время года возросли на 2–5 °С, а в тёплый период понизились на 1–2 °С. Относительная влажность воздуха, особенно осенью, значительно возросла по сравнению с периодом, когда режим стока реки оставался естественным. Соответственно увеличилось количество осадков: в тёплое время года за счёт интенсивного испарения с акватории водохранилища активно развивается кучево-дождевая облачность, которая сопровождается сильным порывистым ветром, ливневыми осадками, часто градом.

Результаты и обсуждение

Динамика экологических групп. Исследование экологического состава растительности исследованных лугов показало, что в 2007 г. по сравнению с 1991 г. обилие мезоксерофитов на них снизилось в среднем на 7,6 %, соответственно возросло обилие мезофитов на повышенных элементах ландшафта. Наиболее выражено процесс мезофитизации проявлялся на разнотравно-люцерно-мятликовом лугу, где уменьшение доли мезоксерофитов составило 10,9 %. На злаково-осоковом лугу количество мезоксерофитов снизилось на 4,5 % (табл. 1).

Таблица 1

Соотношение экологических групп (%) в составе растительности лугов в пойменных участках притоков Саяно-Шушенского водохранилища (по данным 1991 и 2007 гг.)

Экологические группы	Луговые сообщества											
	1		2		3		4		5		6	
	1991	2007	1991	2007	1991	2007	1991	2007	1991	2007	1991	2007
Мезоксерофиты	26	14,5	19	10	23	13	18	7	25	14	9	5
Мезофиты	8,2	9,0	2,2	4,0	6,7	2,3	6,0	5,1	7,0	8,5	21,6	12,2
Мезогигрофиты	58,3	69,0	77,9	80,4	62,3	69,1	70,0	82,0	64,0	67,5	49,4	52,8
Галомезофиты	7,5	6,0	0,9	5,6	8,0	15,6	6,0	6,9	4,0	9,5	20,0	30,0

Примечание: 1 – пырейный луг, 2 – разнотравно-полевичевый луг, 3 – щучковый луг, 4 – переувлажнённый осоковый луг, 5 – разнотравно-ячменевый галофитный луг, 6 – разнотравно-злаково-осоковый луг

Изменение биологической структуры сообществ. Анализ соотношения хозяйственно-ботанических групп (злаков, осок, бобовых и разнотравья) показал, что за прошедшие шестнадцать лет в составе растительности остепнённого луга произошли значительные изменения в составе злаковой составляющей – из числа доминантов выпал *Poa angustifolia*, увеличили своё присутствие *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*. Доминирующей по доле проективного покрытия группой стали осоки (табл. 2).

Таблица 2

Соотношение хозяйственно-ботанических групп (%) в составе растительности лугов в пойменных участках притоков Саяно-Шушенского водохранилища (по данным 1991 и 2007 гг.)

Хозяйственно-ботаническая группа	Луговые сообщества											
	1		2		3		4		5		6	
	1991	2007	1991	2007	1991	2007	1991	2007	1991	2007	1991	2007
Злаки	28,1	53,0	15,2	7,9	26,7	24,1	28,6	24,0	24,1	9,7	16,2	6,0
Бобовые	5,9	3,8	12,5	3,9	14,1	5,9	20,9	27,9	31,5	26,7	12,7	5,3
Осоки	2,1	3,7	72,3	78,2	29,5	38,7	50,5	38,1	34,7	39,2	71,1	81,4
Разнотравье	63,9	39,5	-	-	29,7	31,3	-	10,0	9,7	24,4	-	7,3

Примечание: 1 – пырейный луг, 2 – разнотравно-полевичевый луг, 3 – щучковый луг, 4 – переувлажнённый осоковый луг, 5 – разнотравно-ячменевый галофитный луг, 6 – разнотравно-злаково-осоковый луг

На начальной стадии сукцессии мезофильные луга сменились менее ценными в кормовом отношении влажными разнотравно-злаково-осоковыми. Общее число видов в 1990 г. составляло 139, из них 51 % – болотные и лугово-болотные, 23 % – луговые (табл. 3). Наблюдения 1991 г. показали, что в целом сообщества несут гораздо больше потерь от перевыпаса и распашки, чем от подтопления. Отмечено, что *Cannabis ruderalis* в районе водохранилища расширяет площадь распространения. Доля одно-

летников была невелика: в 1989 г. она составила 38 %, в 1990 г. уменьшилась до 28 %, а в 1991 г. еще на 3 % [3].

На второй и третий годы после начала воздействия подтопления наблюдалось появление новых видов, таких как *Equisetum arvense*, *Sonchus arvensis* и *Atriplex tatarica*, что является свидетельством изменения почвенных условий в сторону засоления. Появление *Carex delicata*, *C. coriophora*, *Eriophorum polystachyon*, *Baeothryon pumilum*, *Scirpoides holoschoenus*, *Bolboschoenus maritimus*, *Juncus conglomeratus* и др. на третий год является показателем формирования в дальнейшем осоково-разнотравных влажных лугов с пониженными питательными свойствами.

Таблица 3

Экологический состав фитоценозов
в пойменных участках притоков Саяно-Шушенского водохранилища

Экологические группы	Среднее по трансектам, %			
	до начала подтопления	первый год подтопления	второй год подтопления	шестнадцать лет подтопления
Жизненные формы				
Многолетние	77	100	77,0	98,4
Двулетние	13	–	4,2	0,2
Однолетние	10	–	8,8	0,4
По отношению к влажности				
Гигромезофиты	13	62,0	80	93,0
Мезофиты	68	38,0	20	7,0
Ксеромезофиты	19	–	–	–
По отношению к засолению				
Галомезофиты	74	100	60	71
Галофиты	23	–	40	29

За 17 лет, прошедших после заполнения водохранилища, влажные луга превратились в заболоченные осоково-разнотравные и засоленные влажные злаково-разнотравные, при этом видовое разнообразие снизилось втрое. На подтопляемых участках появление представителей семейств *Equisetaceae*, *Caryophyllaceae*, *Asteraceae* и *Chenopodiaceae* свидетельствует о процессе переувлажнения почвенного покрова. Появление представителей семейств *Chenopodiaceae* и *Asteraceae*, вероятнее всего, связано с общим засолением почв. Следует отметить, что в растительных сообществах остепнённых лугов до подтопления не присутствовали вовсе представители семейств *Caryophyllaceae* и *Equisetaceae*, тогда как в формирующемся после подтопления сообществе на их долю приходится в среднем 40 % от общего числа видов. Кроме *Stellaria holostea*, *Melandrium album*, *Sagina palustris* и *Equisetum pratense*, высокое обилие имели *Atriplex littoralis*, *Lappula echinata* и *Urtica cannabina*. В составе травостоя засоленных лугов также возрастает доля галофильных злаков – *Puccinellia hauptiana* и *Agrostis stolonifera*.

Луговые травостои в исследуемых экосистемах под влиянием подтопления изменялись в следующих направлениях: 1) снижение видового разнообразия луговых сообществ; 2) сокращение почти в 2 раза числа видов на 1 м² и 100 м² местообитаний; 3) изменение соотношения весового участия основных видов растений (в укосах повысилась массовая доля осок и разнотравья, снизилась доля злаков и бобовых); 4) выпадение из состава сообществ однолетников и малолетников, в первую очередь на первых этапах развития; 5) исчезновение многолетних, розеточных, полурозеточных растений, растений нижних ярусов, полупаразитов.

На первой стадии сукцессии видовая насыщенность составила 54 вида на 100 м², т. е. возросла на 8 % по сравнению с контрольными луговыми сообществами, на третьей же стадии она сократилась до 27 видов (табл. 4).

Таблица 4

Характеристика луговых травостоев, исследованных на разных стадиях сукцессии (среднее по трансектам)

Стадии сукцессии	Видовая насыщенность		Весовое участие злаков и разнотравья, (%)		Господствующие ассоциации
	100 м ²	1 м ²	разнотравье, осоки	злаки	
I	54	21	38	62	разнотравно-злаковая
II	32	15	50,3	49,7	злаково-осоково-разнотравная
III	27	8	86	14	осоково-разнотравная

Запасы зелёной фитомассы линейно снижаются по годам в течение срока действия подтопления. Изменение максимального запаса зелёной фитомассы по луговым экосистемам однотипно. В экосистемах остепнённых и настоящих лугов наблюдалось резкое (с 783 до 166 г/м²) падение её показателей на второй год действия подтопления (1 и 2 на рис.). Во влажных лугах зарегистрированы незначительные (с 342 до 309 г/м²) изменения в накоплении фитомассы на второй год подтопления (3 и 4 на рис.). Практически не изменился этот показатель и на засоленном лугу, сократившись со 158 до 147 г/м² (5 на рис.). После шестнадцати лет происходящих под влиянием подтопления сукцессий количество зелёного растительного вещества в луговых экосистемах резко снизилось и колеблется в пределах 90–160 г/м². В контрольных же луговых сообществах показатель не меняется и колеблется в пределах 250–300 г/м² (7 и 8 на рис.). Такой волнообразный ход продукции фотосинтезирующей массы определяется условиями вызванного подтоплением дополнительного увлажнения и засоления почв. Общее повышение количества доступной для растений влаги ухудшает условия существования растений и тормозит их рост. Показатель общего количества надземного растительного вещества повторяет картину распределения зелёной фитомассы.

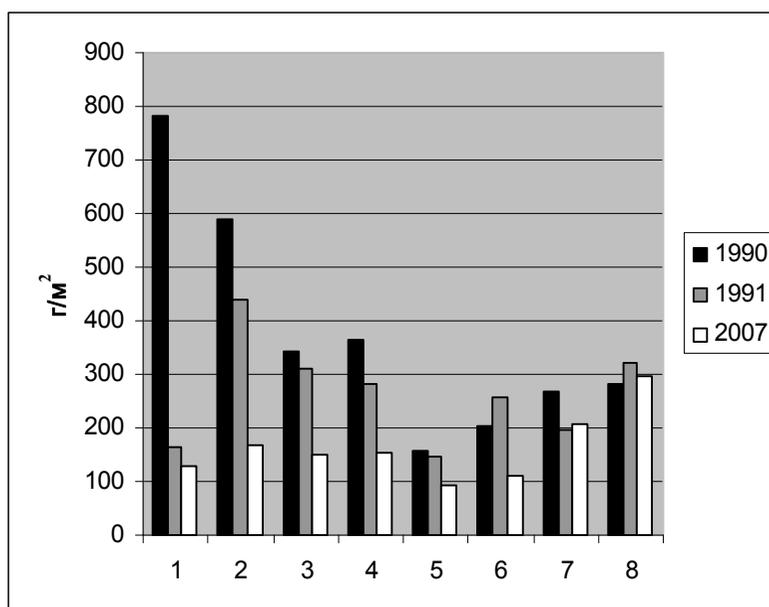


Рис. Динамика зелёной фитомассы исследованных лугов в пойменных участках притоков Саяно-Шушенского водохранилища в разные годы. 1 – пырейный луг, 2 – разнотравно-полевицевый луг, 3 – щучковый луг, 4 – переувлажнённый осоковый луг, 5 – разнотравно-ячменевый галофитный луг, 6 – разнотравно-злаково-осоковый луг, 7 – пырейно-разнотравный, 8 – полидоминантный злаково-разнотравный

Заключение

Сукцессионные процессы в травяных экосистемах, вызванные стрессорными факторами, такими как затопление и переувлажнение, связанные с вводом в эксплуатацию Саяно-Шушенской ГЭС, трансформируют растительность, вызывая замещение остепнённых лугов луговыми, луговых – заболоченными участками. Длительное подтопление привело к полной смене растительности изучаемых луговых сообществ. При подтоплении на начальных стадиях смены происходит увеличение видового разнообразия с последующим снижением. Полидоминантные луга превращаются в луга с небольшим набором гигромезофитов и галогидромезофитов. В целом за весь 17-летний период сукцессии растительности под влиянием затопления на подтопляемых участках наблюдается полная смена фитоценозов, в растительном покрове сохраняются только сообщества заболоченных лугов.

Водоохранилища – управляемые объекты, однако непосредственно и полностью человек управляет только запасами воды, тогда как функционированием экосистемы – частично или косвенно. Равноправным фактором выступает устойчивость видов и их сообществ к меняющимся условиям.

Список литературы

1. Миронычева-Токарева Н. П. Сукцессии растительности под влиянием Саяно-Шушенского водохранилища / Н. П. Миронычева-Токарева // Материалы докл. V междунар Убсу-Нурской конф. – М. ; Кызыл, 1997. – С. 11–19.
2. Мониторинг экосистем центральной Тувы в зоне влияния Шагонарского водохранилища / С. Я. Кудряшова [и др.] // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов : материалы VII Междунар. конф. (19–23 сент. 2005 г., Кызыл). – Кызыл, 2005. – С. 263–265.
3. Работнов Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М. : Изд-во МГУ, 1978. – 279 с.
4. Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР / А. В. Кумина [и др.]. – Новосибирск : Наука, 1985. – 282 с.
5. Шенников А. П. Введение в геоботанику / А. П. Шенников. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1964. – 447 с.

Plant Successions and Dynamics of Plant Material in the Meadows of the Central Tuva Basin Affected by Underflooding

N. P. Mironycheva-Tokareva¹, E. V. Mikhaylova², N. Y. Lada¹

¹*Institute of Soil Science and Agrochemistry, Novosibirsk*

²*Siberian University of Geosystems and Technology, Novosibirsk*

Abstract. The paper presents the results of the investigation of successional processes in vegetative cover arising during succession started after underflooding of genuine and wet meadows in Tuva Central Basin. Stressor-initiated successional processes, i.e. initiated by inundation and overmoistening caused by the operation of the Sayan-Shush hydroelectric power station, transform vegetation to meadow and to wetland. Over the 16 successional years plant communities were completely replaced after inundation, only marshy meadow communities remained. The early succession stage and developed glycophyte meadow communities, marshy meadow areas. Standing crop of above-ground plant mass of steppe meadow and meadow areas from 783 g/m² in 16 years old 166 g/m². The change of damp meadow areas is no consequence.

Keywords: vegetation, succession, species composition, underflooding, stock, plant matter.

Миронычева-Токарева Нина Петровна
кандидат биологических наук
заведующая лабораторией, доцент
Институт почвоведения и агрохимии
СО РАН
630090, г. Новосибирск, пр. академика
Лаврентьева, 8/2
тел.: (383) 363–90–18
e-mail: nina@issa.nsc.ru

Mironycheva-Tokareva Nina Petrovna
Candidate of Sciences (Biology),
Head of Laboratory, Associate Professor
Institute of Soil Science and Agrochemistry
SB RAS
8/2, Akademika Lavrentyeva av.,
Novosibirsk, 630090
tel.: (383) 363–90–18
e-mail: nina@issa.nsc.ru

Михайлова Елена Владимировна
кандидат географических наук

Mikhaylova Elena Vladimirovna
Candidate of Sciences (Geography)

*старший преподаватель
Сибирский университет геосистем
и технологий
630108, г. Новосибирск, ул. Плехотного, 10
тел.: (383) 361-08-86
e-mail: milek123@mail.ru*

*Senior Lecturer
Siberian University of Geosystems and
Technology
10, Plakhotnogo st., Novosibirsk, 630108
tel.: (383) 361-08-86
e-mail: milek123@mail.ru*

*Лада Наталья Юрьевна
младший научный сотрудник
Институт почвоведения и агрохимии
СО РАН
630090, г. Новосибирск, пр. академика
Лаврентьева, 8/2
тел.: (383) 363-90-18
e-mail: notka_55@mail.ru*

*Lada Natalia Yuryevna
Junior Research Scientist
Institute of Soil Science and Agrochemistry
8/2, Akademika Lavrentyeva av.,
Novosibirsk, 630090
tel.: (383) 363-90-18
e-mail: notka_55@mail.ru*