

Устойчивость горноколосниковой степи к пастбищной нагрузке в условиях Горного Алтая

Stability of the *Orostachys* steppe to pasture load in the conditions of Altai Mountains

Зверева Г. К.^{1,2}

Zvereva G. K.^{1,2}

¹ Новосибирский государственный педагогический университет, г. Новосибирск, Россия. E-mail: labspp@yandex.ru

¹ Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

² Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, п. Краснообск, Россия

² Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Russia

Реферат. В 2016–2018 и 2020–2021 гг. рассмотрено состояние растительности и особенности формирования надземной фитомассы петрофитной степи с доминированием *Orostachys spinosa*, расположенной на юго-востоке Республики Алтай и используемой как пастбище преимущественно в весенний, позднелетний и осенний периоды. *Orostachys spinosa* – одно из наиболее холодоустойчивых растений с САМ-путём фотосинтеза. Степь с *Orostachys spinosa* достаточно устойчива к выпасу, но за годы исследований отмечены признаки усиливающейся пастбищной дигрессии травостоя, снижение весового участия степных злаков и *Artemisia frigida* и увеличения присутствия устойчивых к выпасу *Carex duriuscula* и *Ephedra gerardiana*. На пастбище *Orostachys spinosa* подвергается, в первую очередь, воздействию вытаптывания, что приводит к формированию очень мелких розеток бледно-зелёного цвета и снижению числа генеративных побегов; при этом его доля в живой надземной фитомассе сообщества колебалась в разные годы от 20 до 71 %. В засушливые летние периоды наблюдалось возрастание массы и проективного покрытия этого вида, а наиболее сильному угнетению *Orostachys spinosa* способствует сочетание интенсивного выпаса и влажных погодных условий в течение сезона вегетации.

Ключевые слова. Горный Алтай, надземная фитомасса, пастбищная дигрессия, *Orostachys spinosa*.

Summary. In 2016–2018 and 2020–2021 the condition of vegetation and the features of the formation of aboveground phytomass of the petrophytic steppe with the dominance of *Orostachys spinosa*, located in the southeast of the Altai Republic and used as pasture mainly in the spring, late summer and autumn periods, are considered. *Orostachys spinosa* is one of the most cold-tolerant plants with CAM photosynthesis. The steppe with *Orostachys spinosa* is quite resistant to grazing, but over the years of research, signs of increasing pasture digression of the herbage, a decrease in the weight participation of steppe grasses and *Artemisia frigida*, and an increase in the presence of grazing-resistant *Carex duriuscula* and *Ephedra gerardiana* are noted. On the pasture, *Orostachys spinosa* is primarily exposed to trampling, which leads to the formation of very small rosettes of pale green color and a decrease in the number of generative shoots, while its share in the living aboveground phytomass of the community varied in different years from 20 to 71 %. During dry summer periods, an increase in the mass and projective cover of this species was observed, and the most severe suppression of *Orostachys spinosa* is facilitated by a combination of intensive grazing and wet weather conditions during the growing season.

Key words. Aboveground phytomass, Gorny Altay, *Orostachys spinosa*, pasture degradation.

Введение. Горноколосниковые степи с *Orostachys spinosa* (L.) Sweet (горноколосник колючий) относятся к петрофитным вариантам настоящих степей и приурочены преимущественно к мелкокаменистым маломощным почвам (Дулепова, 1985; Головина, 2009; и др.). *Orostachys spinosa* отмечается как постоянный вид мелкодерновинных настоящих степей Юго-Восточного Алтая (Куминова, 1960). Горноколосниковые степи, представленные преимущественно тонконогово-колюче-горноколосниковой ассоциацией (*Orostachys spinosa* – *Koeleria cristata*), отмечаются на речных террасах р. Бар-Бургазы, протекающей по территории Кош-Агачского р-на Республики Алтай (Манев, 2019).

В Республике Алтай степи широко используются в качестве пастбищ, при этом за последние десятилетия поголовье скота возрастало, и усиливалась нагрузка на один гектар природных угодий (Подкорытов, 2017), в связи с чем большинство луговых и степных сообществ находятся на II–III стадиях пастбищной дигрессии (Зверева и др., 2019). По отношению к пастбищному режиму в степях Южного Урала З. Н. Рябининой (2003) горноколосник отнесён к видам, сокращающим свое обилие под влиянием выпаса. Целью нашей работы было оценить влияние пастбищной нагрузки на состояние растительности и накопление надземной фитомассы в горноколосниковой степи в условиях Горного Алтая.

Методы исследования. Исследования проводились в 2016–2018 и 2020–2021 гг. в Кош-Агачском р-не Республики Алтай на террасе левого берега р. Кызылшин в горноколосниковой степи, расположенной на высоте 1884 м, её координаты – N49°55'50.60", E89°01'16.94". Сообщество используется как пастбище преимущественно в весенний, позднелетний и осенний периоды.

Состояние травостоя описывали, используя стандартные полевые методики (Понятовская, 1964). Запасы надземной массы (НФМ) определяли с помощью площадок 0,25 м² в 10-кратной повторности. Надземную фитомассу разделяли на живую (зелёную) фитомассу (ЖНФМ) и надземную мортмассу (НММ), состоящую из ветоши и подстилки (Базилевич и др., 1978). При описании пастбищной дигрессии выделяли четыре стадии (Горшкова, 1983; Ершова, 1995): I – естественное состояние растительности при незначительном выпасе; II – начальные стадии угнетения травостоя при постоянном выпасе; III – угнетение травостоя при усиленном выпасе; IV – сбой (толока). При сочетании признаков разных стадий нами выделялись промежуточные ступени дигрессии. Названия видов растений даны по базе «World Flora Online» (URL: <http://www.worldfloraonline.org/>). Количественные показатели обработаны статистически с помощью программы Statistica 10.

В годы наблюдений более влажным и прохладным был сезон вегетации 2020 г., когда с мая по август осадков выпало в 2,1 раза больше среднемноголетних значений (Погода и климат. Погода в Кош-Агаче. URL: http://www.pogodaiklimat.ru/history/36259_2.htm). Повышенное атмосферное увлажнение весной отмечалось в 2021 г. В 2016 г. практически не было осадков весной, но в июне их выпало в 2,4 раза больше нормы. Засушливая весна наблюдалась в 2017 г., а сильная весенне-раннелетняя засуха – в 2018 г., когда с апреля по июнь осадков было в 2,1 раза меньше средних значений.

Результаты исследований и обсуждение. В 2016 г. сильная весенняя засухливость, но повышенная влажность в июне и, вероятно, слабый выпас способствовали хорошему состоянию травостоя полынно-тонконогово-горноколосникового сообщества петрофитной настоящей степи (табл. 1). В сообществе в качестве доминанта выступали *Koeleria pyramidata* P. Beauv. и *Orostachys spinosa* (L.) Sweet, а содоминанта – *Artemisia frigida* Willd. Среди злаков также изредка встречались *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. и *Stipa capillata* L., среди разнотравья – отдельные редкие невысокие особи *Iris humilis* Georgi, *Convolvulus ammannii* Desr., *Gonolimon speciosum* Boiss. и виды рода *Allium* L. В травостое достаточно много *Carex duriuscula* C. A. Mey., среди бобовых растений рассеяно присутствует *Astragalus laguroides* Pall. Популяция *Orostachys spinosa* представлена как мелкими, так и крупными розетками, а также многочисленными хорошо развитыми генеративными побегами. Основной вклад в надземную фитомассу создают *Orostachys spinosa* и *Artemisia frigida*, весовая доля которых составила соответственно 35,6 и 30,5 %. На поверхности почвы распространены лишайники, подстилки практически нет.

К середине июля более засушливых сезонов вегетации 2017 г. и особенно 2018 г. проективное покрытие *Orostachys spinosa* возрастает, преимущественно, за счет многочисленных мелких розеток. Масса злаков снижается за счет подсыхания побегов и сокращения их высоты. Повторно отрастающие побеги *Artemisia frigida* после весеннего выпаса составляют 1–3 см. В этих условиях наблюдается небольшое разрастание *Carex duriuscula*, *Bassia prostrata* (L.) Beck и *Ephedra gerardiana* Wall. ex Klotzsch et Garcke (рис. 1). На фоне снижения запасов надземной фитомассы весовое участие *Orostachys spinosa* возрастает до 49–71 %.

В более благоприятном вегетационном сезоне 2020 г. среди злаков наряду с *Koeleria pyramidata* рассеяно встречались генеративные побеги *Stipa capillata* и *Agropyron cristatum*. *Artemisia frigida* представлена отдельными, часто встречающимися пятнами, состоящими из низких вторично отрастающих побегов. В травостое часты цветущие особи *Astragalus laguroides* с проективным покрытием 5–7 %. Популяция *Orostachys spinosa* состоит из достаточно высоких, но редких генеративных побегов и многочисленных мелких и очень бледных розеток. Доля *Orostachys spinosa* в надземной массе снижается до 20,5 %.

Таблица 1

Общая характеристика горноколосниковой степи в годы исследования, Горный Алтай, июль

Переходное сообщество	Стадия дигрессии	ОПП ППГ, %	СВТ СГГ, см	ЖНФМ НМГ, г/м ² возд.-сух. массы
2016 г.				
Полынно-тонконогово-горноколосниковое (<i>Orostachys spinosa</i> , <i>Koeleria pyramidata</i> , <i>Artemisia frigida</i>)	II–III	$\frac{40-60}{25-30}$	$\frac{7-20}{10-17}$	$\frac{59 \pm 4,8}{21 \pm 1,7}$
2017 г.				
Осоково-тонконогово-горноколосниковое (<i>Orostachys spinosa</i> , <i>Koeleria pyramidata</i> , <i>Carex duriuscula</i>)	III	$\frac{40-55}{25-35}$	$\frac{3-10}{4-7}$	$\frac{55 \pm 5,4}{27 \pm 2,1}$
2018 г.				
Прутьяково-тонконогово-горноколосниковое (<i>Orostachys spinosa</i> , <i>Koeleria pyramidata</i> , <i>Bassia prostrata</i>)	III–IV	$\frac{30-50}{25-40}$	$\frac{3-6}{3-5}$	$\frac{42 \pm 3,9}{30 \pm 2,3}$
2020 г.				
Полынно-тонконогово-горноколосниковое (<i>Orostachys spinosa</i> , <i>Koeleria pyramidata</i> , <i>Artemisia frigida</i>)	II–III	$\frac{50-75}{15-30}$	$\frac{4-15}{7-12}$	$\frac{78 \pm 6,8}{16 \pm 1,2}$
2021 г.				
Тонконогово-осоково-горноколосниковое (<i>Orostachys spinosa</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Koeleria pyramidata</i>)	IV	$\frac{30-40}{25-35}$	$\frac{3-10}{4-8}$	$\frac{45 \pm 4,0}{21 \pm 1,5}$

Примеч.: ОПП – общее проективное покрытие; ПППГ – проективное покрытие *Orostachys spinosa*; СВТ – средняя высота травостоя; ВГГ – высота генеративных побегов *Orostachys spinosa*; ЖНФМ – живая надземная фитомасса (без лишайников); НМГ – надземная масса *Orostachys spinosa*.

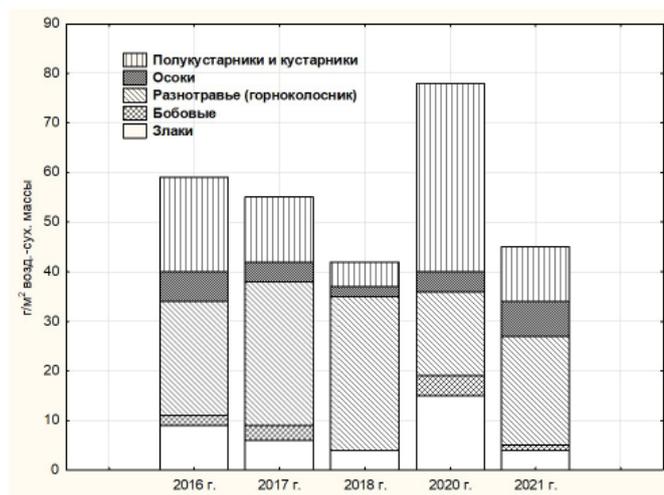


Рис. 1. Динамика хозяйственно-ботанических групп в горноколосниковой степи, Горный Алтай, июль.

Усиленный выпас в весенне-раннелетний период в 2021 г. оказал негативное воздействие на состояние поедаемых *Koeleria pyramidata* и *Artemisia frigida*, а также привел к угнетению преимущественно вытаптываемого *Orostachys spinosa*, представленного, в основном, очень мелкими белёсыми розетками диаметром 0,2–0,5 см, чуть приподнимающимися от почвы. В травостое уменьшилась встречаемость бобовых трав и проявилась мозаичность, обусловленная разрастанием *Carex duriuscula* и наличием пятен из розеток *Orostachys spinosa*.

Orostachys spinosa описывают как двулетнее или многолетнее растение, у которого в течение нескольких лет наблюдается моноподиальный рост вегетативных побегов (Безделева, 1995; Красноборов, 2012). Это столонообразующий розеточный суккулент, отличающийся сильной жаростойкостью, низким уровнем хлорофилла, в листьях которого содержится 95–96 % воды, при этом преобладает связанная вода (Зверева, 1982; Горшкова, Зверева, 1988; Каюкова, 2010). У *Orostachys spinosa* в природных местообитаниях отчетливо проявляются признаки САМ-фотосинтеза (Oyungeerel и др., 2004; Оюунгэрэл, 2010), обуславливающие небольшие темпы роста. Вероятно, ввиду этого, для отдельных особей и ценопопуляций *Orostachys spinosa* предпочтительны местообитания с высокой каменистостью субстрата, в которых отсутствуют сильные конкуренты (Лебедева, Абрамова, 2015). Б. И. Дулеповой (1985) отмечается исключительная

устойчивость *Orostachys spinosa* к засухе и резкое увеличение численности популяций в катастрофически засушливые годы. В нашем случае также наблюдалось возрастание массы и проективного покрытия этого вида в острозасушливом сезоне 2018 г. и резкое снижение этих показателей во влажном 2020 г. Считается, что *Orostachys spinosa*, в основном, не поедается скотом, лишь овцы, козы и маралы могут его поедать (Агабабян, 1951), поэтому на пастбище горноколосник подвергается, в первую очередь, воздействию вытаптывания, что во многом определяет его устойчивость к выпасу, но приводит к измельчению розеток и более интенсивному отмиранию их внешних листьев.

В целом, горноколосниковая степь достаточно устойчива к выпасу, но длительная усиленная пастбищная нагрузка способствует её деградации, злаки и *Artemisia frigida* постепенно замещаются дигрессионно более устойчивой *Carex duriuscula*, в травостое усиливается присутствие *Ephedra gerardiana*. За годы исследований не наблюдалось резкого сокращения проективного покрытия *Orostachys spinosa*, но его доля в ЖНФМ колебалась от 20 до 71 %, преимущественно, за счет изменения размеров розеток и числа генеративных побегов, при этом более сильному угнетению горноколосника способствует сочетание интенсивного выпаса и влажных погодных условий в течение сезона вегетации.

ЛИТЕРАТУРА

- Агабабян Ш. М.** Crassulaceae DC. – толстянковые // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 2 / Ред. И. В. Ларин. – М.-Л.: Гос. изд-во с.-х. литературы, 1951. – С. 468–471.
- Базилевич Н. И., Титлянова А. А., Смирнов В. В., Родин Л. Е., Нечаева Н. Т., Левин Ф. И.** Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. – М.: Мысль, 1978. – 184 с.
- Безделева Т. А.** Толстянковые – Crassulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1995. – Т. 7. – С. 214–235.
- Головина Е. О.** Петрофитные степи западной части Ононской Даурии: автореф. ... дисс. канд. наук. – СПб., 2009. – 26 с.
- Горшкова А. А.** Основные черты пастбищной дигрессии в степных сообществах Сибири // Сиб. вестн. с.-х. науки, 1983. – № 4. – С. 51–54.
- Горшкова А. А., Зверева Г. К.** Экология степных растений Тувы. – Новосибирск: Наука, 1988. – 116 с.
- Дулепова Б. И.** Степи горной лесостепи Даурии. Учебное пособие. – Иркутск: Изд-во ИГПИ, 1985. – 86 с.
- Ершова Э. А.** Антропогенная динамика растительности юга Средней Сибири: препринт. – Новосибирск, 1995. – 53 с.
- Зверева Г. К.** К характеристике жаростойкости степных и пустынных растений Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 62–68.
- Зверева Г. К., Сыева С. Я., Карнаухова Н. А.** Оценка состояния растительности на природных кормовых угодьях Горного Алтая // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет), 2019. – № 1(50). – С. 116–125. DOI: 10.31677/2072-6724-2019-50-1-116-125
- Каюкова С. Н.** Эколого-физиологические особенности суккулентов Восточного Забайкалья (на примере видов рода *Orostachys* Fisch.) // Ученые записки Забайкальского гос. гуман.-пед. ун-та, 2010. – № 1(30). – С. 129–134.
- Красноборов И. М.** Толстянковые – Crassulaceae // Определитель растений Республики Алтай. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – С. 230–231.
- Куминова А. В.** Растительный покров Алтая. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – 450 с.
- Лебедева М. В., Абрамова Л. М.** Виталитетная структура ценопопуляций некоторых видов семейства Crassulaceae DC. на Южном Урале // Вестник Томского государственного университета, 2015. – № 11(400). – С. 315–321. DOI: 10.17223/15617793/400/51
- Манев А. Г.** Особенности степной растительности Юго-Восточного Алтая // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2019. – № 1(18). – С. 320–323.
- Оюунгэрэл Ш.** Изменчивость и стабильность САМ типа *Orostachys spinosa* L. // Экологические последствия биосферных процессов в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии: Труды Международн. конф. (6–8 сентября 2010 г., г. Улан-Батор). Т. 2. Стендовые доклады. – Улан-Батор: Изд-во Бэмби сан, 2010. – С. 240–245.
- Погода и климат.** Погода в Кош-Агаче. URL: http://www.pogodaiklimat.ru/history/36259_2.htm (Accessed 10 January 2024).
- Подкорытов А. Т.** Кормление и содержание овец в условиях Горного Алтая. – Ставрополь: ФГБНУ ВНИИОК, 2017. – 309 с.
- Понятовская В. М.** Учёт обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника / Ред. А. А. Корчагин, Е. М. Лавренко. – Т. 3. – М.-Л.: Наука, 1964. – С. 209–289.
- Рябинина З. Н.** Растительный покров степей Южного Урала (Оренбургская область). – Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2003. – 224 с.
- Oyungerel S., Tsendeekhuu T., Tserenkhand G.** A study to detect CAM plants in Mongolia // Mongolian Journal of Biological Sciences. – 2004. – Vol. 2, No 1. – P. 29–37.
- World Flora Online.** URL: <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 16 March 2024).