

Сукцессии растительности в районе Саяно-Шушенского водохранилища

А. Д. САМБУУ, Н. П. МИРОНЫЧЕВА-ТОКАРЕВА*

Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН
667007, Республика Тыва, Кызыл, ул. Интернациональная, 117а

*Институт почвоведения и агрохимии СО РАН
630099, Новосибирск, ул. Советская, 18
E-mail: nina@issa.nsc.ru

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты изучения сукцессионных процессов в растительном покрове, возникшие в ходе сукцессии, начавшейся в зоне затопления нативных экосистем под влиянием Саяно-Шушенского водохранилища.

Ключевые слова: сукцессия, растительность, видовой состав, доминирующие виды.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Саяно-Шушенское водохранилище расположено в долине верхнего Енисея на землях Улуг-Хемского и Чаа-Хольского кожуунов Тывы (см. рисунок).

В качестве объектов исследования выбраны участки Шагонарской и Чаа-Хольской долин, расположенных в зоне затопления Саяно-Шушенского водохранилища.

Исследования изменения растительности под влиянием затопления и подтопления проведены в два периода: 1989–1991 гг. (начальный этап заполнения водохранилища) и 2001–2007 гг. (постоянный режим функционирования водохранилища). Зону влияния водохранилища можно разделить на три участка:

первый находится полностью под водой – прирусловая, центральная части поймы и нижняя часть I надпойменной террасы;

второй – верхняя часть I надпойменной террасы и II надпойменная терраса затопляются сезонно, постепенно покрываясь водой с середины мая по сентябрь и освобождаясь от воды в октябре;

третий – подтопляемая коренная надпойменная терраса.

Для изучения растительности использовали общепринятые методики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным Т. В. Мальцевой [1], до затопления в долине верхнего Енисея были сосредоточены основные сенокосы и пастбища близлежащих хозяйств. На **первом исследуемом участке** растительный покров был сложен мелкодерновыми степями и гликофитными лугами на различных стадиях пастбищной дигрессии. В видовом составе улучшенных лугов преобладали корневищные злаки.

В пырейных лугах с доминированием *Elytrigia repens* на луговых почвах высококу

Самбуу Анна Доржуевна
Миронычева-Токарева Нина Петровна



Карта-схема исследуемых участков Саяно-Шушенского водохранилища: А – Шагонарская долина, Б – Чаа-Хольская долина

встречаемость имели *Poa pratensis*, *Carex enervis*, *Artemisia macrocephala*, *Agrostis gigantea*, *Bromopsis inermis*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Thermopsis lanceolata* и *Potentilla anserina*. Травостой был довольно густым, проективное покрытие составляло 80–90 %. Всего зарегистрировано 165 видов. В пырейных лугах с доминированием *Leymus chinensis* постоянными видами были *Medicago falcata*, *Artemisia macrocephala*, *Astragalus davuricus*, *Hemerocallis lilio-asphodelus*, *Artemisia laciniata*, *Bromopsis inermis*, *Galium verum*, *Potentilla bifurca*, *Sanguisorba officinalis*, *Rumex thyrsiflorus*. Травостой был густым, с проективным покрытием 70–90 %.

Колосняковые степи с *Caragana spinosa* встречались фрагментарно на пойменных остепненных карбонатных, слегка солонцеватых среднесуглинистых почвах с монодоминантом *Leymus chinensis*. Травостой был довольно редким, проективное покрытие не превышало 45–65 %. Постоянными видами были *Potentilla bifurca*, *P. acaulis*, *Festuca valesiaca*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida*, *A. annua*, *Thermopsis lanceolata*. Всего отмечен 71 вид.

Полевищевые заболоченные луга с *Agrostis gigantea* на аллювиальных луговых почвах были широко распространены по выров-

ненным участкам долины. Травостой был сравнительно высоким (50–60 см), равномерным, с проективным покрытием 100 %. Всего отмечено 103 вида. Содоминантом выступал *Alopecurus arundinaceus*. На небольших участках двукисточниковых заболоченных лугов в сочетании с осоковыми лугами на лугово-болотных почвах зарегистрировано трехъярусное растительное сообщество с проективным покрытием 90–100 %. Постоянными видами были *Phalaroides arundinacea*, *Carex gracilis*, *Eleocharis palustris*, *Inula britannica*, *Lysimachia davurica*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*. Всего в составе этих лугов зарегистрировано 29 видов.

На начальной стадии сукцессии (1990 г.) после двукратного затопления и подтопления поймы прирусловая часть и часть центральной поймы ушли под воду. Наполнение водохранилища происходило в разные годы до разных отметок, что создавало нерегулярный режим для роста растений.

Территория до высот 530–535 м над ур. м. подвергалась позднелетнему и осеннему затоплению (август, сентябрь, октябрь) и промораживанию с водой (ноябрь); территория до высоты 540 м подверглась лишь короткому осеннему затоплению (сентябрь, октябрь)

и уходила под лед на короткий период в ноябре. Из-за разного режима затопления изменения растительности разнообразны.

После затопления растительность первого участка представляла собой смесь болотных, степных и луговых видов, располагающихся куртинами. Двукратное затопление в 1989 г. привело к смене луговой и степной растительности на сорную, где доминировал *Polygonum aviculare*. Ежегодные четырехмесячные затопления вызвали полную смену растительности волоснецовых степей, которые фактически исчезли. После первого года затопления выпали *Leymus paboanus*, *L. secalinus*, *Potentilla acaulis*, *Festuca valesiaca*. Бурно разрослись однолетники из семейств Chenopodiaceae и Cannabiaceae. В 1990 г. сухие кусты караганы и сухостой однолетников были смыты водой, свободные площади заняли заросли *Amaranthus retroflexus*, *Polygonum aviculare*, а также проростки лесолуговых, лугово-болотных и залежных видов. Третий год затопления (1991) вызвал образование ковра из *Polygonum aviculare* с проективным покрытием 90–100 %. В микропонижениях господствовали маревые со смесью лугового разнотравья, на повышениях – маревые, фрагменты степной растительности с солянками. Наблюдалось разреженное зарастание *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *Potentilla anserina*, *Atriplex littoralis*, *Salsola collina* с участием *Artemisia frigida*, которая здесь являлась коренным обитателем. Отмечено также появление или отдельными зарослями, или отдельными экземплярами сорняка *Neopallasia pectinata*. В болотистых лугах и болотах, примыкающих к Енисею, встречались проростки *Carex rostrata*, *Eleocharis* sp., *Blysmus* sp., *Luzula* sp. и *Halerpestes ruthenica*. Травостой был разреженным с проективным покрытием 20–35 %. Количество видов уменьшилось до 22, степные виды выпали почти полностью. В 1991 г. зарегистрировано высокое обилие осок (*Carex cespitosa*, *C. rostrata*), растущих в основном на сырых лугах и заболоченных участках [2].

На следующей стадии сукцессии (2001–2005 гг.) основу растительности первого участка составляли заболоченные долинные полевые, осоковые и двукисточковые луга с проективным покрытием 90–100 %. Всего зарегистрировано 28 видов.

После двадцати пяти лет сукцессии растительности под влиянием водохранилища на участке происходит частичное восстановление коренных сообществ. В травостое до сих пор велика доля рудеральных и сорных видов.

На втором участке до затопления степная растительность была представлена на выровненных поверхностях преимущественно солонцеватыми чиевыми и колосняковыми степями с доминированием *Achnatherum splendens*, *Leymus chinensis*; луговая растительность – галофитными чиевыми лугами с небольшими фрагментами бескильничевых лугов и сообществами злаково-разнотравных полидоминантных и злаково-пырейных лугов. Чиевые степи на каштановых почвах занимали значительные площади по надпойменным террасам. Иногда степи были закустарены до 10–15 % караганой колючей (*Caragana spinosa*). Обычно с *Achnatherum splendens* содоминировали *Leymus chinensis*, *L. ramosus*, занимая участки между крупными дернинами чия. Проективное покрытие варьировало от 30 до 70 %. Постоянными видами были *Thermopsis lanceolata*, *A. frigida*, *A. nitrosa*, *A. glauca*, *A. annua*, *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *Bassia dasyphylla*, *Cannabis ruderalis*. Всего в чиевых сообществах отмечен 41 вид.

С доминированием *Achnatherum splendens* встречались как степные, так и луговые сообщества. По сравнению с чиевыми степями чиевые луга на луговых солончаковых почвах отличались по составу травостоя. На лугах заметное участие принимали лугово-степные бобовые *Oxytropis glabra*, *Medicago falcata* и др. Роль мезофитного, устойчивого к засолению разнотравья *Plantago maritima*, *Halerpestes ruthenica*, *Saussurea amara*, *Puccinella tenuiflora* была выше, чем злаков. Всего в составе чиевых лугов отмечено 67 видов.

В злаково-разнотравных полидоминантных лугах на аллювиальных почвах травостой был густым, невысоким, проективное покрытие составляло 80–95 %. Доминантами были *Elytrigia repens*, *Agrostis gigantea*, *Viccia multicaulis*, *Potentilla anserina*, *Filipendula ulmaria*, *Bromopsis inermis*, *Ranunculus borealis*, *Galium verum*. Всего во флоре этих лугов было 98 видов.

В изучаемых растительных сообществах за 1989–1991 гг. произошли резкие изменения. Так, в чиевых степях с караганами после первого года затопления количество видов

резко увеличилось за счет сорного разнотравья. В то же время полностью выпали *Caragana bungei*, *C. pygmaea* и *Achnatherum splendens*. В последующие годы произошло снижение видового разнообразия во всех фитоценологических группах. Степная растительность, представленная *Artemisia frigida*, *Carex duriuscula*, *Festuca valesiaca* и другими видами, встречалась фрагментарно, небольшими куртинами. После двукратного затопления образовались заросли однолетников с высоким (1–2 м) и мощным травостоем. После трехлетнего затопления на фоне сорной растительности степные растения еще встречались в виде небольших куртин. Луговые ассоциации находились в зачаточном состоянии и, казалось, не имели тенденции к развитию. Подавление степной и луговой растительности связано с тем, что очень большое количество ветоши, образованной однолетниками из семейств *Chenopodiaceae*, *Urticaceae* и *Cannabiaceae*, создало неблагоприятные условия для распространения степных и луговых видов.

Сорная растительность представлена 32 видами. Среди них не было ядовитых, но было много непоедаемых, таких как *Polygonum hydropiper* L. и *Tribulus terrestris*. Основную часть сорной растительности составляли 5 видов мари с преобладанием *Chenopodium album*, которые составили 60–70 % фитомассы. Пятнами встречались *Atriplex littoralis*, *Salsola collina*, *Corispermum krylovii*, *Ceratocarpus arenarius*, *Artemisia frigida*, *A. annua*, *Potentilla acaulis*. Примерно 5–10 % территории, занятой сорняками, находилось под *Cannabis ruderalis*.

Основу луговой растительности составляли осоковые и волоснецово-чиевые луга с *Leymus secalinus*, *Elytrigia repens*, *Carex enervis*, *Potentilla anserina*, *Achnatherum splendens*, стравленные в различной степени. Фрагментами встречались участки остепненных лугов, небольшие пятна чиевых лугов с *Achnatherum splendens*, *Leymus secalinus*, *L. raboanus*, *Potentilla anserina*, *Medicago falcata* и осоково-пырейных лугов с *Carex enervis*, *Bromopsis inermis*, *Medicago falcata* и *Elytrigia repens*.

После первого года наполнения водохранилища в злаково-пырейном лугу с *Elytrigia repens* резко снизилось участие *Medicago falcata*, *Puccinellia tenuissima*, увеличилось

обилие *Leymus raboanus*. В травостое появились виды, свидетельствующие о переувлажнении почвы (*Carex acuta*, *C. karoii*) и засорении. В 1990 г. месячное затопление территории значительно изменило видовой состав сообществ, из него почти полностью выпали *Caragana bungei*, *C. pygmaea*, резко снизилось участие *Glycyrrhiza uralensis*, *Poa pratensis*, отмерли кусты *Achnatherum splendens*. В 1991 г. ценные кормовые травы при затоплении лугов были вытеснены сорняками *Atriplex littoralis*, *Lappula echinata*, *Urtica cannabina*, *Polygonum aviculare*. В то же время наблюдалось восстановление *Achnatherum splendens* из старых дернин или сплошными участками молодых растений. В травостое появились виды, характерные для болот: *Juncus bufonius*, *Blysmus rufus*, а также сорный вид *Atriplex littoralis*.

Таким образом, ранее степные и богато-разнотравные луговые экосистемы после трехкратного затопления замещаются зарослями сорных растений, которые составляют основу травостоя. Возникает сложная мозаика из фрагментов лугов, болот и сорных растений.

С 2001 по 2007 г. в растительном покрове второго участка преобладали злаково-разнотравные полидоминантные луга с густым травостоем и проективным покрытием 70–95 %. Доминировали *Calamagrostis epigeios*, *Agrostis gigantea*, *Bromopsis inermis*, *Potentilla anserina*, *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus repens*, *Elytrigia repens*, *Galium verum* с небольшим участием сорных видов *Atriplex littoralis*, *Lappula echinata*, *Polygonum aviculare*. Обширные заросли формирует *Cannabis ruderalis* высотой 30–120 см. Постоянными видами являются *Poa pratensis*, *Carex enervis*, *Equisetum palustre*, *Ranunculus* sp., *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum simplex*, *Trifolium repens*, *Inula britannica*, *Senecio ambraceus*, *Taraxacum officinale*, *Plantago major*, *Scutellaria galericulata*. Во флоре этих лугов отмечено 68 видов. Впервые *Calamagrostis epigeios* формирует небольшие чистые заросли, что не отмечено до и после затопления.

После 28 лет сукцессии на втором участке полностью исчезают ранее занимавшие значительные площади волоснецово-чиевые степи, восстанавливаются злаково-разнотравные полидоминантные луга.

На третьем участке до затопления основу степной растительности составляли чиевые и волоснецовые степи с *Caragana spinosa*. Доминантами были *Achnatherum splendens*, *Leymus paboanus*, *Alopecurus arundinaceus*. Постоянными видами были *Thermopsis lanceolata*, *Artemisia nitrosa*, *A. frigida*, *A. glauca*, *A. macrocephala*, *Convolvulus ammannii*, *Potentilla bifurca*. Травостой был высоким, с проективным покрытием 30–70 %. Всего в чиевых сообществах отмечено присутствие 41 вида.

Основу луговой растительности составляли галофитные чиевые, волоснецово-чиевые, волоснецово-ячменные луга, разнотравно-злаково-мятликовые и остепненные разнотравно-злаковые луга с караганами. Луга включали комплекс различных ассоциаций злаково-мятликовых с разнотравьем, разнотравно-злаковые с *Alopecurus arundinaceus* и др., которые представляли ценность для хозяйств района как высокопродуктивные пастбища и сенокосы.

Третий участок испытал наименьшее воздействие затопления, которое наблюдалось в 1989–1991 гг. в течение не более двух месяцев. На начальной стадии сукцессии остепненные и мезофильные луга заменились злаково-осоковыми и разнотравно-злаково-хвощевыми, т. е. менее ценными в кормовом отношении. Кроме сильного выпаса на коренной террасе проводилась распашка луговых участков с последующим посевом трав. Через два года травостой посевов изреживался и продуктивность резко снижалась, в связи с чем участки забрасывались. На их месте появились большие залежи. Общее количество видов в 1990 г. составляло 39, из них 51 % – сорные и залежные, 26 – степные и 23 % – луговые и лугово-степные.

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 площади обитания. Кроме *Cannabis ruderalis* высокие обилие имели *Atriplex littoralis*, *Lappula echinata* и *Urtica cannabina*. Количество видов увеличилось до 43 за счет возрастания доли луговых и лугово-степных видов. Проективное покрытие увеличилось до 80–90 %. Произошла смена доминантов: степные виды *Cleistogenes squarrosa* и *Artemisia frigida* замести-

лись характерными для луговых фитоценозов *Elytrigia repens*, *Equisetum pratense*, *Calamagrostis epigeios* и *Carex enervis*. Количество однолетников было невелико: в 1989 г. оно составило 38 %, в 1990 г. их доля уменьшилась до 28 % и в 1991 г. – еще на 3 % [2].

В настоящее время на третьем участке степная растительность представлена чиево-волоснецовыми степями с караганами, где доминируют *Leymus chinensis*, *Achnatherum splendens*, *Alopecurus arundinaceus*. Постоянными видами являются *Potentilla bifurca*, *P. acaulis*, *Thermopsis lanceolata*, *Artemisia frigida*, *A. glauca*, *A. macrocephala*, *Convolvulus ammannii*, *Caragana pygmaea*, *C. spinosa*. Травостой высокий, проективное покрытие 25–60 %. Всего в чиевых сообществах выявлено 38 видов.

В результате воздействия водохранилища на исследуемых участках изменились не только структура и видовой состав растительности, но и структура доминирования. Говоря о доминировании, мы могли сравнивать 1978 и 1990, 2007 гг. условно. В 1978 г. доминанты выделялись по доле проективного покрытия. Наше понимание доминантов совпадает с определением Дж. Грайма [3], который называл доминантами виды, постоянно присутствующие в сообществе, дающие основной вклад в общую фитомассу, захватывающие ресурсы и влияющие на другие виды благодаря изменению воздушных, почвенных и биотических условий. Мы считаем доминантами виды, вклад которых в зеленую фитомассу (G) и/или в живые подземные органы (B) превышает 10 % от общей фитомассы. В число содоминантов входят виды с соответствующим вкладом от 10 до 1 %, в число минорных – виды с вкладом <1 % [4]. Цель данного раздела – определение доминантов в над- и подземной сферах сообщества (см. таблицу).

В надземной фитомассе первого участка в 1978 г. доминировали 10 видов, на первой стадии затопления (1990 г.) – 8. Как уже говорилось выше, расхождение в количестве видов-доминантов возможно за счет разного подхода к определению доминирования. Вклад семи доминантов из восьми в надземную фитомассу одинаков – 10–12 %, и только доле-вое участие *Agrostis gigantea* составляет 15 %.

В 2007 г. в надземной фитомассе доминируют 7 видов. *Bromopsis inermis*, *Equisetum*

Долевое участие доминантов в сложении общей надземной G и подземной B фитомассы на исследуемых участках, %

№	Доминанты	Участок 1				Участок 2				Участок 3			
		1978 г.		2007 г.		1978 г.		2007 г.		1978 г.		2007 г.	
		G	B	G	B	G	B	G	B	G	B	G	B
1	<i>Agrostis gigantea</i>	+	15	12	20	+	15	20	20				
2	<i>Alopecurus arundinaceus</i>		10	10	18	+				+	10	12	10
3	<i>Achnatherum splendens</i>	+				+				+	13	20	20
4	<i>Artemisia frigida</i>					+				+			
5	<i>Blysmus</i> sp.						10						
6	<i>Bromopsis inermis</i>	+	10		11	+		12	10			10	10
7	<i>Carex gracilis</i>	+											
8	<i>Carex cespitosa</i>			18	10								
9	<i>C. enervis</i>	+		10				15	12	+	10	12	10
10	<i>Calamagrostis epigeios</i>												
11	<i>Cleistogenes squarrosa</i>									+			
12	<i>Cannabis ruderalis</i>		10	10	5	+	10	10	5		10	10	5
13	<i>Chenopodium album</i>						15				10		
14	<i>Eleocharis palustris</i>		10	15	12								
15	<i>Elytrigia repens</i>	+	12	12	13	+	12	12	10	+	10	10	15
16	<i>Equisetum palustre</i>		10								10	10	5
17	<i>Elymus mutabilis</i>									+			
18	<i>Glycyrrhiza uralensis</i>	+				+				+	10		
19	<i>Hatierpestes ruthenica</i>					+				+			
20	<i>Leymus paboanus</i>	+				+				+			
21	<i>L. secalinus</i>	+				+				+			
22	<i>Potentilla bifurca</i>					+	10	7	10			5	10
23	<i>P. anserina</i>	+						15	10				
24	<i>P. acaulis</i>					+							
25	<i>Polygonum aviculare</i>		10				10	6	10		10	6	10
26	<i>Stipa krylovii</i>					+	10	6	10	+			

palustre, *Polygonum aviculare* выпали из числа доминантов, появилось два новых – *Carex cespitosa* и *C. enervis*. Долевое участие доминантов стало более пестрым. В подземной фитомассе доминируют 6 видов. Кроме *Agrostis gigantea* и *Alopecurus arundinaceus* все остальные виды в подземной фитомассе имеют близкое долевое участие. *Bromopsis inermis* доминирует в подземной сфере, несмотря на то что его нет в числе доминантов наземного яруса.

На втором участке в 1978 г. было самое большое количество доминантов (14). Видовой состав в 1990 г. включал 8 доминантов и относительный вклад каждого вида в зеленую фитомассу был почти одинаков. Важно отметить, что пять из восьми доминантов доминировали и в 1978 г. В состав доминантов вошли сорные виды *Blysmus* sp., *Polygonum aviculare*, *Chenopodium album*. На 28-й год сукцессии в растительности участка происходит дальнейшая смена доминантов. Из числа старых доминантов сохранили свое долевое участие *Agrostis gigantea* и *Elytrigia repens*. Ранее (1990 г.) доминировавшие в наземной сфере *Stipa krylovii* и *Potentilla bifurca* остались в их числе, но только в подземном ярусе. Четыре вида с *Potentilla anserina* являются доминантами в обоих ярусах сообществ.

На третьем участке до затопления было 10 доминантов, после (1990 г.) – 9. Из числа доминантов выпадают степные *Artemisia frigida*, *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa krylovii* и луговые виды *Elymus mutabilis*, *Leymus paboanus*, *L. secalinus*, их замещают сорные *Cannabis ruderalis*, *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, луговой *Glycyrrhiza uralensis* и болотный *Equisetum palustre* виды.

После 28 лет сукцессии растительности в над- и подземной сферах растительных сообществ преобладают с примерно одинаковым долевым участием (кроме *Achnatherum splendens*) старые доминанты: *Alopecurus arundinaceus*, *Achnatherum splendens*, *Carex enervis* и *Elytrigia repens*. Появляются и новые – *Bromopsis inermis* с равным долевым участием в зеленой и подземной фитомассе и два степных вида *Stipa krylovii*, *Potentilla bifurca*, доминирующих в подземной сфере. Сорные виды выпадают из числа доминантов.

Elytrigia repens – постоянный доминант на всех стадиях сукцессии во все годы исследования – вносит почти равный относительный вклад в над- и подземную (в 2007 г.) фитомассу. Этот вид имеет широкую экологическую амплитуду, в силу чего в пойме *Elytrigia repens* занимает довольно неоднородные местообитания и входит во многие разнообразие по составу и структуре сообщества. *Agrostis gigantea* доминирует на первом и втором участках до (1978 г.) и после (1991 г.) затопления с почти равным долевым участием в зеленой (12–20 %) и подземной (20 %) фитомассе.

Некоторые виды доминируют только в сообществах в наземном (*Cannabis ruderalis*) или в подземном (*Bromopsis inermis*) ярусе во все годы исследования. При высоких (47–85 см) маловетвистых стеблях с крупнозубчатыми листьями *Cannabis ruderalis* имеет слабые, хилые корни и поэтому доминирует только в наземной сфере, а *Bromopsis inermis* – наоборот, с мощными длинными корневищами и многочисленными побегами занимает доминирующее положение в подземной сфере. Степные виды *Stipa krylovii* и *Potentilla acaulis* сохраняют свое господство в подземном ярусе, что является показателем устойчивости степных экосистем к внешним воздействиям, даже таким, как избыточное увлажнение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сукцессионные процессы в травяных экосистемах, вызванные стрессующими факторами, такими как затопление и переувлажнение, связанными с вводом в эксплуатацию Саяно-Шушенской ГЭС, трансформируют растительность, вызывая замещение степных экосистем луговыми, луговых – заболоченными участками. За 28-летний период сукцессии растительности под влиянием затопления на первом участке наблюдается полная смена фитоценозов, в растительном покрове сохраняются только сообщества заболоченных лугов.

На втором участке наблюдается другой дигрессионный ряд: в 1978 г. здесь господствовали злаково-пырейные, злаково-разнотравные полидоминантные, чиевые луга с

небольшими фрагментами бескильнищевых лугов, чиевые и волоснецовые степи; после затопления происходит почти полная смена фитоценозов с выпадением степных и луговых сообществ и появлением заболоченных участков.

Для третьего участка характерны полное сохранение коренных сообществ на начальной стадии сукцессии и формирование новых сообществ гликофитных лугов, участков заболоченных лугов, зарослей сорных растений, выпадение остепненных разнотравно-злаковых лугов и чиево-волоснецовых степей с караганами. После 28 лет сукцессии количество сообществ увеличивается до шести, восстанавливаются чиево-волоснецовые степи. Это самый пестрый и богаторазнотравный участок.

Наблюдаемые смены сопровождаются, с одной стороны, обеднением видового состава в результате затопления, выпадения многих видов, а с другой – внедрением и разрастанием не свойственных исходным сообще-

ствам видов. Важно отметить, что после периода деградации происходит восстановление части коренных растительных сообществ.

Водохранилища – управляемые объекты, однако непосредственно и полностью человек управляет только запасами воды, а экосистемой – частично или косвенно. Равноправным фактором выступает устойчивость видов и их сообществ к меняющимся условиям.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мальцева Т. В. Растительность долины р. Улуг-Хем // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 29–44.
2. Миронычева-Токарева Н. П. Сукцессии растительности под влиянием Саяно-Шушенского водохранилища / Материалы докл. V Междунар. Убсу-Нурской конф. Москва – Кызыл, 1997. С. 11–19.
3. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester, UK: John. Wiley and Sons, 1979. 222 p.
4. Титлянова А. А., Косых Н. П., Миронычева-Токарева Н. П., Романова И. П. Подземные органы растений в травяных экосистемах. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1996. 128 с.

Plant Successions in the Region of Sayan-Shushenskoye Reservoir

A. D. SAMBUU, N. P. MIRONYCHEVA-TOKAREVA*

*Tuva Institute of Integrated Development of Natural Resources SB RAS
667007, Republic of Tyva, Kyzyl, Internatsional'naya str., 117a*

**Institute of Soil Science and Agricultural Chemistry SB RAS
630099, Novosibirsk, Sovetskaya str., 18
E-mail: nina@issa.nsc.ru*

Reservoir construction on large rivers drastically changes the environment of flood-plain. Plant succession and rapid change of plant species start in the flooded zone. The results of investigation of succession processes in the plant cover arising in the area of flooded native ecosystems under the impact of the Sayan-Shushenskoye reservoir are presented.

Key words: succession, vegetation, species composition, dominating species.