

АКАДЕМИЯ НАУК КИРГИЗСКОЙ ССР · ФРУНЗЕ · 1972

*Фрунзе*  
*Людмила*  
*Исагарашов*

# ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ ЭРОДИРОВАННЫХ СКЛОНОВ



*В. С. Шарашова, Ю. М. Землянухин, Е. П. Рубина*

## БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЭРОДИРОВАННЫХ СКЛОНОВ

Разработка биологических основ правильного ведения пастбищного хозяйства республики на современном этапе невозможна без знания экологии растений, т. е. характера взаимосвязей растительного организма и среды обитания. Большое значение как с научной, так и с хозяйственной точки зрения приобретает изучение первичной биологической продуктивности эродированных склонов, основная площадь которых относится к числу бросовых земель и представляет резерв для пастбищного использования. На обнаженных склонах имеют место ветровая и пастбищная эрозии, травостой изрежен, почвообразовательные процессы замедлены. Крутизна склонов благоприятствует поверхностному стоку, усиливая процессы ветровой и почвенной эрозий. На склонах южной и юго-восточной экспозиций слабо развит, а зачастую и вообще отсутствует снежный покров, в связи с чем подобные местообитания используются под выпас скота в раиневесенний, осенний и зимний периоды. Последнему в значительной степени благоприятствует наличие на эродированных склонах специфических жизненных форм растений, а именно: преобладание полукустарничков и кустарничков, растений с древеснеющими надземными побегами, которые могут быть использованы на корм скоту в зимнее время. Однако выпас скота по склонам с незакрепленным субстратом ведет к интенсивной пастбищной дигрессии, усиливая процессы ветровой и почвенной эрозий. Под действием перечисленных факторов медленно происходят почвообразование и гумификация растительных остатков. Поэтому большой интерес представляет изучение возможности задержания этих склонов естественной растительностью и изыскание путей получения максимального прироста надземной биомассы для пастбищного использования.

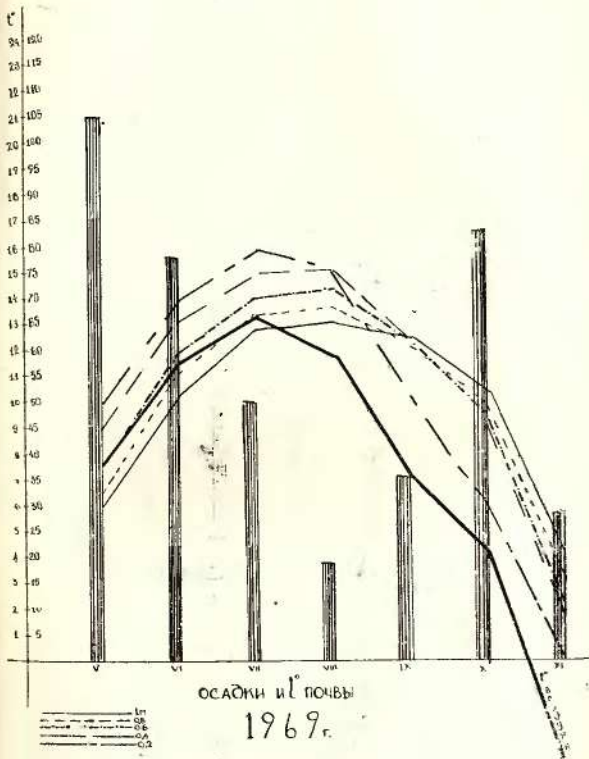


Рис. 1. Климатограмма за 1969 г.

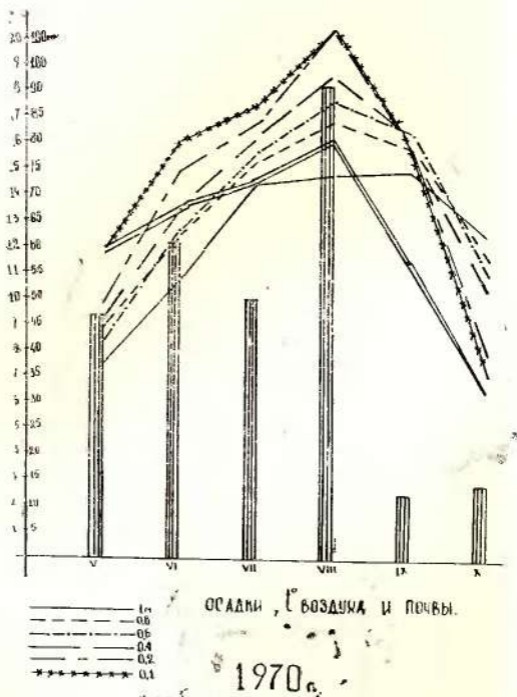


Рис. 2. Климатограмма за 1970 г.

Определение биологической продуктивности растительности мы проводили сопряженно с изучением факторов среды обитания и эколого-физиологической характеристики доминантных растений (см. статьи сборника).

Для получения данных о климатических условиях произрастания полупустынных степей и погодных особенностях в

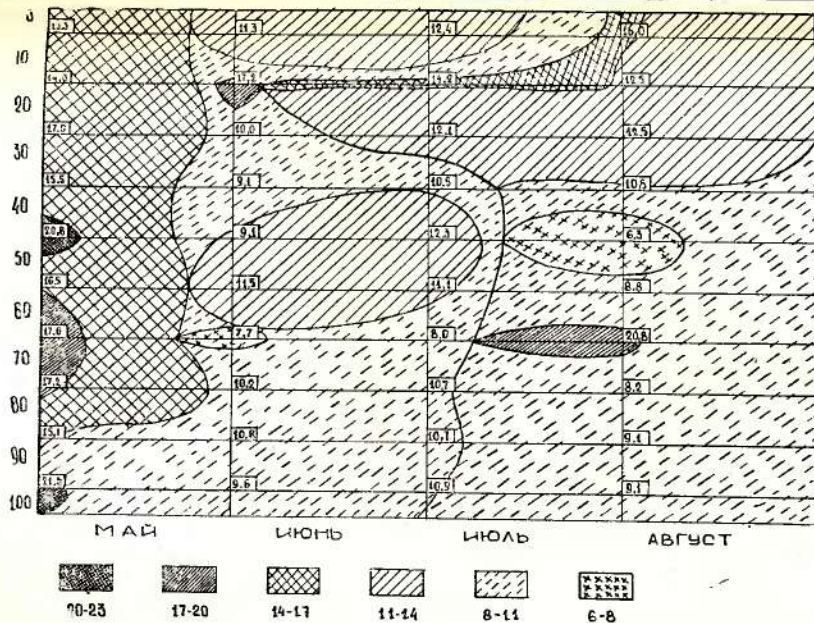


Рис. 3. Полевая влажность почвы, 1969 г.

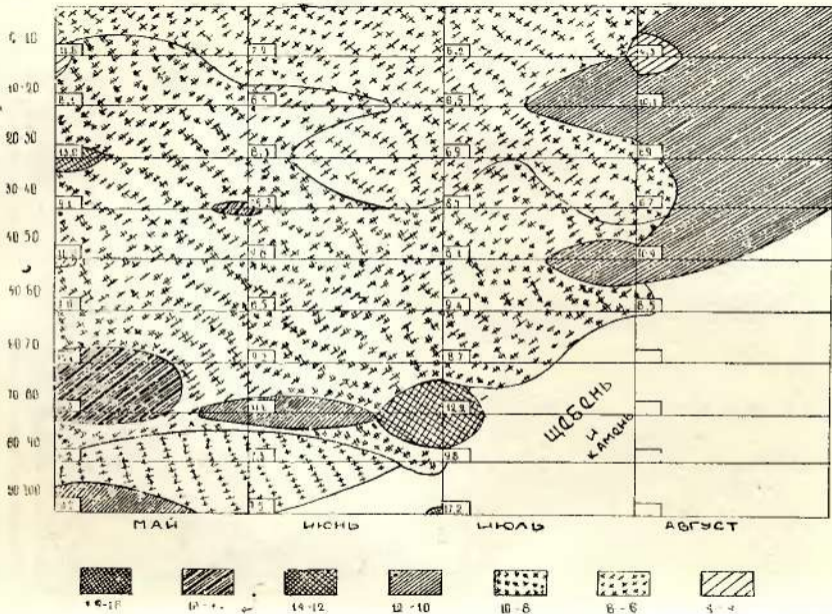


Рис. 4. Полевая влажность почвы, 1970 г.

районе функционирования стационара нами был организован пункт метеорологических наблюдений.

Стационар находился в ущелье Ала-Арча на высоте 1950 м над ур. м. По нашим данным, климат Ала-Арчинского ущелья резкоконтинентальный, характеризуется суточными амплитудами температур и достаточным увлажнением. Минимальная температура воздуха зафиксирована в октябре, а максимальная—в августе, т. е. во второй половине вегетационного сезона (рис. 1). В 1970 г. самым жарким месяцем был август (средняя месячная температура  $+16^{\circ}$ ). Заморозки в урочище наступают со второй декады октября. Основное количество осадков приходится на весну и раннее лето. Депрессия в августе совпадает с депрессией засушливого 1969 г. (рис. 2).

Наибольшие колебания температуры почвы отмечены на глубине 10—20 см, наименьшие—на глубине 40—50 см и ниже. Почва на поверхности сильнее всего нагревается к 14 час., а к вечеру успевает отдать часть тепла. На глубине 100 см температура почвы к вечеру повышается, за ночь тепло теряется, особенно велики потери в верхних горизонтах. Осенью температура поверхности почвы не устойчива, а на глубине более или менее постоянна.

Наблюдая за влажностью почвы в слое 1—100 см под эрифорово-попынной ассоциацией, какой-либо строгой закономерности распределения влаги по горизонтам, как видно из рисунков, не прослеживается (рис. 3, 4). По-видимому, это свойство характерно для почв эродированных склонов и связано с неоднородностью их механического состава.

Растения на эродированных склонах стержнекорневые. Они способны извлекать влагу из более глубоких слоев почвенного горизонта.

Из рис. 5 видно, как распределяются растения на эродированных склонах. Общее задернение почвы невелико. Значительные площади вообще не покрыты основаниями побегов, и тем не менее своими надземными частями они как бы прикрывают поверхность почвы от испарения и эрозии, образуют ассимиляционную поверхность, создают органическое вещество, способствующее почвообразовательным процессам.

Из анализа вертикальной проекции корневых систем (рис. 6) видно, что корни более или менее равномерно проникают почвенный горизонт на всю его глубину. В степных и лугостепных сообществах Тянь-Шаня (Шарашова, 1967) свыше  $2/3$  корней сосредоточено в приповерхностном 10—20-сантиметровом слое почвы, а в изучаемом нами сообществе эродированных склонов значительная доля корней расположена на глубине до метра и более. Корни проникают во все участки



Рис. 5. Горизонтально-вертикальное расположение растений на эродированных склонах а — *Artemisia dracunculoides*; б — *Artemisia santolinifolia*; в — *Eremurus fuscus*; г — *Ziziphora tenuior*.

почвы, располагаясь между камнями, и скрепляют сыпучий и легко подвижный грунт эродированных склонов, выполняя большую почвозащитную роль.

На эродированных склонах произрастает ценное растительное сырье: лекарственные, эфирномасличные, дубильные и пищевые растения, варварские заготовки которых с полиым из-



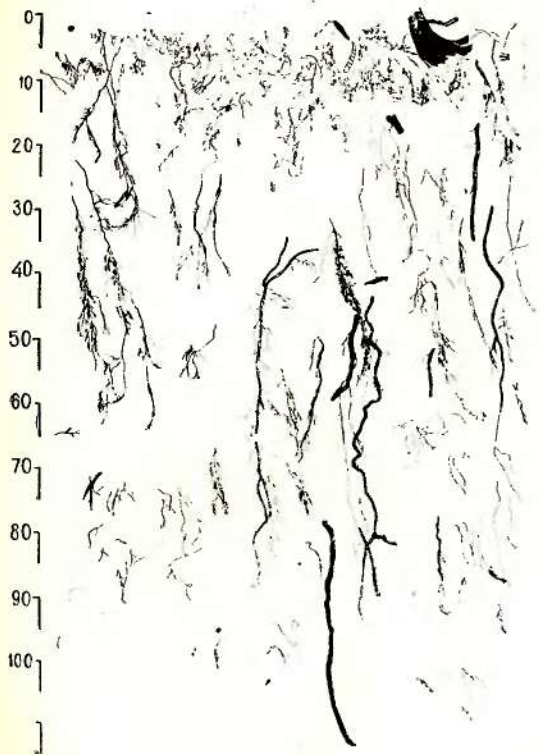


Рис. 6. Вертикальное расположение корней по почвенному разрезу.

влечением не только надземных, но и подземных частей растений ведут к усилению эрозионных процессов.

В изучаемых нами сообществах на долю сырьевых растений приходится до 80% от общей массы.

В корнях *Eremurus fuscus* имеется 3—4% чистого клеящего вещества, содержащего около 70% декстрина. Эмульгирующие свойства камеди эремуруса не уступают гуммиарабику, но обволакивающие свойства у них отсутствуют. *Ziziphora clinopodioides* содержит зизифоровое масло. Основная составная часть масла — пулегон. Кроме того, установлено содержание L-пинена, ментола, спирта  $C_{10}H_{20}O$ . Масло применяется в качестве источника пулегона, дающего при восстановлении ментол. В зеленых листьях *Artemisia dracunculifolia* есть эфирное масло (от 0,1 до 0,45%), витамин С (0,19%). Оно часто используется как пряное растение, представляет интерес как сырье для получения каротина. В листьях выявлено до 1,5 мг каротина. *Artemisia santolinifolia* содержит значительное количество эфирных масел, а также, будучи полукустарничком с частично древеснеющим стеблем, используется как корм скоту в зимнее время. Поедание полыней имеет оздоровительное (антигельминтное) значение для животных.

По химическому составу полыни по сравнению со злаками вдвое богаче жирами (6% вместо 2—3%) и не уступают им по содержанию белков. Однако этим значением полыней не ограничивается. Они проявляют широкую внутривидовую экологическую изменчивость, обладают засухоустойчивостью, выдерживают высокие летние и низкие зимние температуры, не требовательны к почвам, растут на каменистых и каменисто-щебнистых участках. Кроме того, имея чрезвычайно развитую систему, хорошо защищают склоны от эрозии.

Роа гелакха широко распространена по эродированным склонам Тянь-Шаня. Отлично поедается животными.

Несмотря на видовое разнообразие, основную массу в травостое полынно-зизифоровой ассоциации образуют несколько видов (табл. 1).

Из таблицы видно, что по обилию на первое место следует поставить *Artemisia santolinifolia*, *A. dracunculifolia*, доля которых равна 24,9 и 23,1%, по проективному покрытию им сопутствует *Eremurus fuscus*, составляющий 10,2% всей массы. Из остальных видов значительное место в строении сообщества занимает *Viola altaica* (8,0%). Заметную примесь из содомнирующих видов дает *Carex turkestanica* — 5,8%. Полыни, эремурус и зизифора в сумме составляют около 65% урожая. К третьей группе можно отнести 5 видов, доля участия каждого колеблется от 1 до 3,5% (*Capsella bursapastoris*, *Poligonum*

Таблица 1

Участие видов в травостое полынно-зизифоровой ассоциации  
(по Раункиеру), %

Растение	Проективное покрытие	Встречаемость вида
<i>Artemisia dracunculus</i>	24,90	12,70
<i>Artemisia santolinifolia</i>	23,10	11,50
<i>Eremurus fuscus</i>	10,20	5,40
<i>Viola altaica</i>	8,00	5,50
<i>Ziziphora clinopodioides</i>	6,20	6,30
<i>Carex turkestanica</i>	5,80	7,90
<i>Capsella bursapastoris</i>	3,40	1,00
<i>Polygonum aviculare</i>	2,20	5,50
<i>Poa relaxa</i>	1,80	6,10
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1,20	4,50
<i>Galium uliginosum</i>	1,20	3,30
<i>Ziziphora tenuior</i>	0,62	7,70
<i>Lonicera tianschanica</i>	0,52	0,08
<i>Thalictrum minus</i>	0,50	0,08
<i>Veronica spuria</i>	0,46	0,60
<i>Eremostachys speciosa</i>	0,45	0,64
<i>Potentilla transcaspia</i>	0,45	0,60
<i>Draba Huetii</i>	0,40	0,70
<i>Pedicularis Olgæ</i>	0,38	0,60
<i>Artemisia sericea</i>	0,38	0,19
<i>Festuca sulcata</i>	0,36	0,17
<i>Dracocephalum integrifolium</i>	0,33	—
<i>Cerastium sp.</i>	0,27	1,20
<i>Tragopogon</i>	0,21	1,50
<i>Koeleria gracilis</i>	0,17	0,22
<i>Stellaria graminea</i>	0,16	0,39
<i>Erigeron aurantiacus</i>	0,15	0,17
<i>Reum Wittrockii</i>	0,12	0,39
<i>Agropyrum repens</i>	0,07	0,29
<i>Ixiolirion tataricum</i>	0,06	0,08
<i>Hedysarum neglectum</i>	0,04	0,35
<i>Carum carvi</i>	0,04	0,11
<i>Cousinia caespitosa</i>	0,03	0,18

*aviculare*, *Poa relaxa*, *Arenaria serpyllifolia*, *Galium uliginosum*), в сумме они составляют около 10% урожая. К следующей группе относятся 22 вида. Процент участия каждого из них менее 1. Суммарный процент проективного покрытия 12.

Обобщая сказанное, можно заключить, что ведущая роль в создании наземной биомассы травостоя принадлежит полыням *Artemisia santolinifolia*, *A. dracunculus*, которые сохраняют господствующее положение в сообществах эродированных склонов.

В связи с осуществлением Международной Биологической Программы (МБП) первостепенное значение имеет выявление общего запаса как надземной, так и подземной органической массы сообщества.

Продуктивность надземной биомассы с площади определяли с 10 площадок по 0,1 м<sup>2</sup> каждая. Размещение колец по участку было случайным. Растения срезали по видам у поверхности почвы и взвешивали в сухом виде. Для определения процента усушки при каждом укосе брали образцы весом от 200 до 1000 г, одновременно устанавливали сухой вес надземной биомассы, подстилки и опада. Учет продуктивности производили ежемесячно.

Под биологической продуктивностью растений обычно понимают всю надземную и подземную массу, созданную как отдельными видами растений, так и сообществом в целом (Ларин, 1935; Морозов, 1940; Морозова, 1946; Нечаева, Семенова-Тяп-Шанская, 1960; Родни и Базилезич, 1965).

Биологическая продуктивность сообщества, ее динамика определяются ритмом развития растений в течение вегетационного периода и находятся в тесной связи с погодными условиями года.

Благоприятные условия увлажнения в первую половину вегетационного сезона способствуют энергичному росту *Elymus fuscus*, *Ziziphora tenuior* в ранневесеннее и весеннее время (табл. 2, рис. 7).

В июне из травостоя выпадают некоторые растения (*Elymus fuscus*, *Ziziphora tenuior*), в середине вегетационного периода наблюдается снижение продуктивности у отдельных умеренно развивающихся растений (*Ziziphora clinopodioides*), а побеги, образовавшиеся весной, превращаются потом в генеративные. Позднелетники *Artemisia santolinifolia*, *A. dracunculifolia* к этому времени не образуют значительной биомассы. Активный рост побегов и прирост надземной биомассы у них происходит в период бутонизации, максимум отмечен перед цветением, что совпадает по времени с осенним периодом. В фазу цветения рост замедляется и к плодоношению прекращается. К этому времени обычно иссушается почва, начинается интенсивное усыхание побегов, одревеснение их у полыни, к концу вегетационного сезона происходит снижение надземной массы. Однако к осеннему периоду резкого спада в продуктивности надземной биомассы в данном сообществе не наблюдается.

В отличие от других выше рассмотренных видов *Artemisia santolinifolia* (полукустарник) и *Ziziphora clinopodioides* (полукустарничек) сохраняют часть своей надземной массы в зим-

Таблица 2

Сухой вес основных доминантов (полюно-зизифоровая ассоциация), ц/га

Растение	Год и месяц													
	1969						1970							
	VI	VII	VIII	IX	в среднем за сезон	процент- ное соот- ношение	IV	V	VI	VII	VIII	IX	в среднем за сезон	процент- ное соот- ношение
<i>Artemisia santolinifolia</i>	2,12	1,18	4,57	4,64	2,08	24,9	0,28	2,40	2,45	4,45	7,88	7,32	4,13	46,50
<i>Artemisia dracunculus</i>	2,92	6,32	6,22	5,87	3,55	42,51	0,26	0,72	0,59	4,34	2,53	1,78	1,69	19,0
<i>Ziziphora clinopodioides</i>	0,79	1,02	3,18	2,11	1,18	14,20	0,06	0,12	0,74	1,47	0,87	0,74	0,60	8,70
<i>Poa relaxa</i>	0,77	0,57	0,81	0,01	0,36	4,30	0,07	0,55	0,30	0,86	1,37	0,05	0,53	5,90
<i>Eremurus fuscus</i>	1,04	0,47	—	—	0,25	3,0	0,23	2,11	1,08	0,66	—	—	0,68	7,10
<i>Ziziphora tenuior</i>	0,11	0,12	—	—	0,06	0,70	—	0,01	0,02	1,04	0,98	—	0,34	3,80

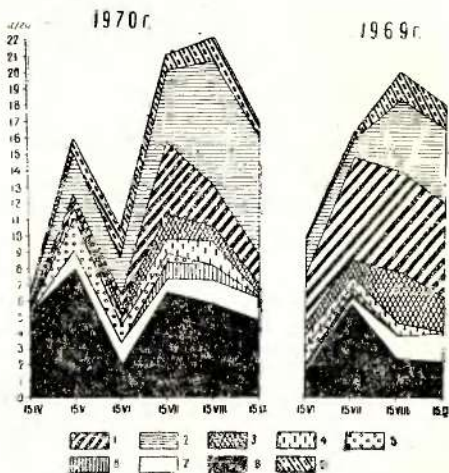


Рис. 7. Динамика накопления сухой надземной биомассы доминантов на участке полынно-зизифоровой ассоциации, 1969—1970 гг.  
 1 — *Artemisia dracunculus*; 2 — *Artemisia santolinifolia*;  
 3 — *Ziziphora clinopodioides*; 4 — *Poa relaxa*; 5 — *Eremurus fuscus*; 6 — *Ziziphora tenuior*; 7 — опад; 8 — подстилка; 9 — остальные виды.

нее время, благодаря чему являются основным кормом на этот период.

Рассматривая продуктивность основных доминантов изучаемой нами полупустыни (табл. 3), можно установить, что раннелетники *Eremurus fuscus*, *Ziziphora tenuior* образуют основную массу в весенне-раннелетний период. У *Artemisia santolinifolia*, *A. dracunculus*, наоборот, сухой вес повышается во второй половине лета.

Биомасса подстилки значительна сразу же после становления снега. По всей вероятности, гумификация опада в зимнее время не происходила.

Таблица 3

## Биологическая продуктивность полярной полупустыни, ц/га

Элемент учета	Месяц и год										Процентное соотношение			
	апрель май		июнь		июль		август		сентябрь				в среднем за сезон	
	1970	1969	1970	1969	1970	1969	1970	1969	1970	1969	1970	1969	1970	
Наземная биомасса (6 видов)	1,07	6,57	7,80	6,94	10,10	13,8	16,3	15,1	14,1	9,8	8,05	8,89	62,7	54,8
Опад	0,01	1,16	0,25	1,45	0,40	0,8	1,4	1,4	1,8	1,4	1,0	1,03	7,6	6,3
Подстилка	5,12	7,94	1,43	1,87	5,80	8,5	2,4	5,8	2,2	4,8	2,96	5,33	23,1	32,8
Остальные виды	0,27	0,65	0,05	1,76	0,42	1,0	1,5	1,5	1,5	0,7	0,87	0,98	6,8	0,6

Ежегодно в опад поступает в полупустынных степях около 8% всей биомассы. Количество опада пропорционально последней. Скорость разложения поступающих в опад растительных остатков отстает от их поступления, в силу чего на поверхности почвы образуется слой до 2—3 см и более. Однако в июле происходит резкое снижение общей биомассы органического вещества, в том числе подстилки и опада, которое связано с посыханием растений, с их весенне-раннелетним циклом развития (*Ziziphora tenuior*, *Eremurus fuscus*, *Poa gelaxa*). В этот период наблюдается резкое снижение величины подстилки. В середине июня имеет место повсеместный выпас, который ведет к сбою в первую очередь посохших растительных остатков, что крайне отрицательно, так как обнажается почва эродированных склонов на сухой летний период. В дальнейшем, во второй половине вегетационного сезона, величина подстилки возрастает, идет накопление общей биомассы у видов с позднелетним циклом развития.

В жизни растений и фитоценоза в целом подземная часть имеет не меньшее значение, чем надземная. Через корневые системы осуществляется снабжение растений водой и элементами питания. Корни, корневища, луковички в основном обеспечивают вегетативное размножение растений, накопление запасных питательных веществ и влаги. Общеизвестна роль подземной части растений и растительных сообществ в накоплении и распределении органического вещества в почве, в динамике почвенной влаги, в создании структуры почвы, в предохранении ее верхних слоев от смыва и выдувания. Изучение подземных частей растений, их соотношения между собой и надземной частью имеет большое народнохозяйственное значение в борьбе против эрозии почв (Шалыт, 1960).

Представление о количестве биомассы подземной части растений или сообществ может дать метод монолитов, предложенный Н. А. Качинским и видоизмененный впоследствии М. С. Шалытом. Суть метода заключается в том, что образцы берутся по почвенным горизонтам с определенной площади под растением и в них определяется биомасса корней. Однако для полной характеристики подземной биомассы метод монолитов оказывается недостаточным, так как не дает возможности произвести учет корневых систем отдельных растений.

Нами учитывалась по трансекту длиной в 35 м при ширине захвата до 30 см подземная биомасса доминантных растений. Корни выкапывались на глубину 30 см, отмывались на ситах с ячейками размером 0,25 мм. Так как горизонт 0—30 см является наиболее корнеобитаемым по сравнению с другими ниж-



Соотношение надзем.

Растение

*Artemisia dracunculifus*

*Artemisia santolinifolia*

*Ziziphora clinopodioides*

*Eremurus fuscus*

Род *relaxa*

ними горизонтами,  
ление о большей ча

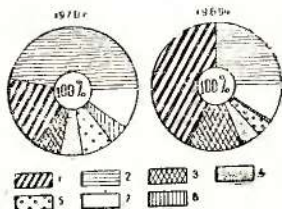
После обработк  
ные по соотношени  
ных видов эродиро

Результаты по т  
динамику нарастае  
Оба вида полдни

являются поздней  
массу надземного  
ся подземной массе

Сравнение в се  
надземной и подзе  
*dracunculifus* от вес  
сы, то у *A. santolinifolia*  
именно: уменьше  
объеме органическ  
ется хорошо выраж  
чен в юго-вост. Масса

Рис. 9. Процентное соотношение доминантов полынно-зизифоровой ассоциации, 1969—1970 гг. 1 — *Artemisia dracunculoides*; 2 — *Artemisia santolinifolia*; 3 — *Ziziphora clinopodioides*; 4 — *Poa relaxa*; 5 — *Eragrostis fuscus*; 7 — остальные виды; 8 — *Ziziphora tenuior*.



дается и сохраняется на таком уровне в осенний период. Надземная масса в октябре почти полностью отмирает.

*Eragrostis fuscus* является эфемероидом, его вегетация приурочена к весне и первой половине лета. Надземная масса самая большая в начале лета, ко второй половине сезона это растение посыхает. Подземная биомасса достигает наибольшего развития к середине — концу лета, к осени наблюдается спад.

*Poa relaxa*, будучи раннелетником, характеризуется быстрым темпом прироста надземного органического вещества и замедленным — подземного. Пик надземной биомассы отмечен в мае, подземной — в июле. К осени наступает общий спад биомассы, у растений почти прекращаются ростовые процессы и все они, за исключением молодых растений, посыхают.

Анализ характера накопления подземной и надземной биомасс у пяти доминантных видов, произрастающих на эродированных склонах, позволяет определить, какова их роль в данном сообществе. Они произрастают, сменяя по времени и хорошо дополняя друг друга. Жизнь сообщества остается на высоком уровне в течение всего вегетационного периода, спадая только к осени. В подземной части виды также дополняют один другой. Некоторые из них, имея неглубоко расположенные корневые системы, хорошо задерновывают верхние горизонты почвы (*Poa relaxa*) или способствуют гумусонакоплению (*Eragrostis fuscus*), другие, обладая глубоко идущими корневыми системами (*Artemisia dracunculoides*, *A. santolinifolia*), как бы закрепляют ползучие склоны. А так как данные полыни имеют большую по сравнению с надземной подземную биомассу, то их роль в почвообразовательном процессе очевидна.

Таким образом, образуя в подземной части ярусность, описанные виды полностью используют весь почвенный профиль, способствуют закреплению почвы, выполняют противозерозную роль на этих склонах.

При равновесном стравливании пастбищ, когда травостой начинает отрастать, а почва переувлажнена, происходит изменение поверхности почвенного покрова, разрушаются корневые системы растений, а при скользящих животных копытами сбивается верхний слой почвы вместе с корнями, травостой после этого не восстанавливается.

В сухой период года выпас приводит к распылению поверхностного слоя почвы. Последний приобретает большую подвижность, выдувается ветром, при выпадении осадков легко смывается водой. Выпас в это время нежелателен, так как влечет за собой сбой растительности и онада. В динамике накопления биомассы наблюдается депрессия (см. рис. 7). Весенне-раннелетние растения закончили свое развитие, позднелетние и осенние снизу еще не накопили достаточно органическое вещество.

Несколько менее опасен выпас в позднелетний период. К этому времени заканчивается прирост органического вещества у основных доминантных видов мольцев, растений с поздним ритмом развития. Древеснеющие побеги *Artemisia santolinifolia* и посошные части *Artemisia dracunculus*, *Ziziphora clinopodioides* и других видов поедаются животными и в зимнее время. Однако выпас нужно производить осторожно, не допуская сбой растительности и подстилки, играющей первостепенную роль в предохранении почв от эрозии, а ее разложение способствует накоплению в почве гумуса.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Базилевич Н. И. и Родин Л. Е. 1956. О роли растительности в формировании и эволюции такыров Мещ-Мессеристской аллювиально-дельтовой равнины. В сб.: Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М.
- Игнатенко И. В., Понятовская В. М., Кириллова В. П. 1968. Динамика фитомассы мелко-злаково-разнотравного сообщества. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум, СССР, 28 VIII—12.IX. 1968.
- Качинский И. А. 1925. Корневая система растений в почвах подзолистого типа. Тр. Моск. обл. с.-х. опыт. ст., 7.
- Лавренко Е. М. и Понятовская В. М. 1967. Основные вопросы изучения биологической продуктивности наземных растений и их сообществ. «Бот. ж.», 52, 11.
- Материалы отчетной сессии Института экологии растений и животных за 1968 г. УФАИ СССР. Свердловск, 1970.
- Понятовская В. М., Макаревич В. Н., Джалилова А. О. и др. Изучение первичной продуктивности луговых сообществ на опытно-научной станции ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Приозерский р-н Ленинградской обл.). «Бот. ж.», 55, 11.

- Родни Л. Е. 1961. Динамика растительных пустынь. М.—Л.
- Родни Л. Е. и Базилевич Н. И. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.—Л. «Наука».
- Рустамов И. Г. 1968. Методика учета продуктивности корневых систем в пустынных сообществах. Проблемы освоения пустынь, 6. Ашхабад.
- Шалыт М. С. 1960. Методика изучения морфологии и экологии растений и растительных сообществ. В сб.: Полевая геоботаника, т. II.
- Шарашова В. С. 1967. Структура и ритмика травостоя мелкодерновинных степей и луговых степей Тянь-Шаня. Фрунзе, «Илим».

**ИНТЕНСИВНОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ НА ЭРОДИРОВАННЫХ  
СКЛОНАХ (*ARTEMISIA DRACUNCULUS*, *A. SANTOLINIFOLIA*,  
*ZIZIPHORA CLINOPODIOIDES*, *ZIZIPHORA TENUIOR*, *POA RELAXA*,  
*EREMURUS FUSCUS*)**

Изучением водного режима растений, представляющим большой теоретический и практический интерес, занимались Н. А. Максимов (1952), Д. А. Сабинин (1955), Б. А. Рубин (1954) и др.

Н. А. Максимов (1952) указал на важность изучения водного режима для всех видов растений.

Всесторонний и углубленный анализ экологии и водного режима растений помогает вскрыть все многообразие путей приспособления растений к определенному комплексу внешних факторов и разработать мероприятия по рациональному использованию и улучшению природных кормовых угодий. Слабая изученность водного режима растений и их биологических особенностей затрудняет введение многих ценных кормовых растений в культуры, хотя известно из практики, что очень часто дикорастущие травы дают более высокие урожаи, чем их культурные аналоги. Кроме того, изучение транспирации растений и расхода воды за весь период вегетации позволяет эффективно вести работы по поверхностному улучшению пастбищ.

Отрицательные результаты при проведении опытов по поверхностному улучшению пастбищ, видимо, в большинстве случаев связаны с незнанием экологии растений и отсутствием данных по характеру водопотребления дикорастущими видами, слагающими сообщество.

В исследуемом районе транспирация растений является одним из основных факторов, накладывающим определенный отпечаток на формирование и смену растительных сообществ. Многие исследователи в первую очередь обращались именно к ней, поскольку транспирация растений — очень подвижный процесс, подвергающийся значительным отклонениям на протяжении дня и всего вегетационного периода в зависимости

от внешних условий. Процесс отдачи воды растением представляет значительный интерес и в практическом и в теоретическом отношениях.

Первоначально о транспирации растений были самые различные мнения. Одни исследователи рассматривали этот процесс как чисто физическое явление (Срезневский, 1905), ссылаясь на то, что при значительной сухости воздуха транспирация отстает от физического испарения. Другие, наоборот, утверждали, что потеря воды растением представляет собой довольно сложный процесс, в то же время не отрицали влияния гидротермических факторов, под действием которых испарение растений воды вполне подчиняется физическим законам. При этом считалось, что главнейшими факторами необходимо признать влажность воздуха, ветер, нагревание солнцем (Тимирязев, 1948). Н. А. Максимов (1917), рассматривая влияние внешних условий на отдачу воды растением, указывал, что под воздействием этих факторов меняется не только транспирация, но и сам организм и что физический процесс испарения превращается в несравненно более сложный физиологический процесс транспирации. Водный режим растений, произрастающих в различных экологических условиях, изучен не полно. Особенно недостаточно сведений о сезонном и дневном ходе интенсивности транспирации.

Различие в интенсивности транспирации растений эродированных склонов по сравнению с видами, произрастающими в лесных сообществах, весьма незначительно. Расход воды на транспирацию растений эродированных склонов чрезвычайно мал. Однако за сезон растения предгорий транспирируют количество воды, очень близкое к общему расходу ее на транспирацию растениями нижнего яруса. Сравнительный анализ данных по интенсивности транспирации растений в различных географических пунктах показал, что в условиях предгорий эродированных склонов встречаются виды с самой различной интенсивностью транспирации, обладающие широкой экологической приспособленностью. Ограниченная влажность почвы в предгорных условиях — основной определяющий фактор потери воды растениями за вегетационный период.

Зависимость процесса транспирации от метеорологических условий отмечалась многими исследователями как для культурных растений, так и для видов, произрастающих в естественных условиях. В своей работе А. М. Алпатьев (1954) со всей полнотой подтверждает существование связи между транспирацией и климатическими факторами. Он считает, что при достаточном увлажнении эта связь выступает более отчетливо, чем в условиях, когда растение испытывает недоста-

ток влаги. Ряд исследователей (Шанко, 1938, 1940; Кузин, 1938; Попов, 1948; Иванов, 1951; и др.), изучая различные сельскохозяйственные культуры и дикорастущие виды, делали попытки выразить зависимость влияния метеорологических факторов на процесс транспирации математически или же установить коэффициент корреляции между влажностью почвы, температурой воздуха и транспирацией. Однако эти расчеты не получили широкого применения из-за недостаточной изученности потери воды растениями в естественных условиях произрастания.

Поскольку метеорологические условия оказывают большое влияние на интенсивность транспирации, исследования необходимо проводить в естественных условиях. Только в этом случае может быть составлено наиболее объективное суждение о физиологической характеристике растений (Максимов, 1944).

Остановимся на работах, которые в какой-то мере отображают процесс потери воды растениями в зависимости от различных внешних условий.

В числе первых наиболее крупных работ назовем исследование Бриггса и Шанца (1916). Авторы пришли к выводу, что суточный ход транспирации в общих чертах повторяет суточный ход таких важных метеорологических факторов, как температура воздуха, солнечная радиация и влажность воздуха. Однако ими было отмечено, что, несмотря на общность в ходе кривых интенсивности транспирации и метеорологических элементов, все же полный параллелизм не наблюдается.

Зависимость интенсивности транспирации от метеорологических условий подчеркивали еще в 1877 г. Визнер и в 1891 г. Алони (по Н. А. Максиму, 1926). Ими отмечено усиление транспирации под действием как прямого, так и рассеянного света.

Н. А. Максимов отмечал, что главнейший фактор транспирации — солнечная радиация, достигающая своего максимума в полуденные часы, степень же сухости воздуха играет лишь второстепенную роль. Зависимость транспирации от светового фактора наблюдали Н. Н. Киселев и А. П. Осипова (1933), Н. А. Максимов (1916, 1926, 1929, 1944) и др.

Исследования Максимова опровергли мнение ряда авторов, согласно которому ксерофиты характеризуются пониженной отдачей воды по сравнению с мезофитами. По данным Максимова и его учеников, большинство ксерофитов отличаются не пониженной, а повышенной интенсивностью транспирации, чему способствует их ксероморфная структура, так как

большая сеть жилок и большое число устьиц способствуют лучшему водообмену.

Интересные исследования в Центральном Казахстане (район Джезказгана) были проведены в 1933—1940 гг. Л. В. Климочкиной. По ее данным, небольшая амплитуда интенсивности транспирации в течение суток отмечалась весной, с наступлением летней засухи она была незначительной. Максимум потери воды у большинства исследованных растений сдвинут на предполуденные часы, что свидетельствует о наличии постоянного водного дефицита в ассимилирующих органах.

В Кызылкумах этим вопросом занималась О. Н. Гранитова (1937), которая вслед за С. И. Кокшиной и другими пришла к выводу, что галофиты характеризуются пониженной интенсивностью транспирации.

Над изучением интенсивности транспирации травянистых растений степных районов Бурят-Монгольской АССР работали А. А. Горшкова и В. М. Буркова (1955). Они установили, что расход воды на транспирацию увеличивается по мере усиления солнечной радиации и повышения температуры воздуха к 12, 13 и 14 часам, а затем, к вечеру, постепенно понижается. Наибольшая интенсивность транспирации наблюдается в июле и августе, т. е. в период максимального количества тепла, тогда как в районах Европейской территории СССР, особенно в аридной зоне, максимум потери воды падает на период с наибольшим увлажнением почвы. Поверхностный слой почвы начинает оттаивать только в конце апреля — начале мая.

По водному режиму высокогорных растений можно отметить исследования Г. Плющевиковой и В. А. Боголюбовой (1925), которые являются одними из первых в этой области. Авторы наблюдали транспирацию растений в различных условиях Средней Азии на высотах 1430—2500 м над ур. м. с 7 часов утра до 7 часов вечера.

В результате исследований было установлено, что большинство растений имеют максимум транспирации с 11 до 14 часов, когда интенсивность солнечной радиации наибольшая.

Транспирацию растений высокогорных пустынь Памира изучала В. М. Свешникова (1956, 1957, 1962). Ею установлено влияние метеорологических факторов на осмотическое давление, интенсивность транспирации, увлажнение почвы и испарение с ее поверхности. Исследования позволили определить основные элементы водного режима почв, составляющие водный баланс в целом. Указанные обстоятельства дали возможность обнаружить заметные различия в ходе интенсивности целого ряда основных физиологических процессов у видов,



установить характер водопотребления и выявить типы растений по их водному режиму.

П. А. Генкель (1946), специально занимавшийся изучением ксерофитов, исследовал водный режим некоторых дикорастущих растений и пришел к выводу, что они приспособлены и устойчивы к засухе. При этом транспирация, являясь крайне подвижным процессом, дает несколько максимумов и минимумов. Генкель связывает колебания в течение дня с влиянием внешних и внутренних факторов. В зависимости от условий погоды ход кривой интенсивности транспирации изменяется: в ясные дни он выражен резче, а в облачную погоду — плавней, синхронен ходу напряжения исоляции.

В Закавказье Н. Н. Бейдеман (1946, 1947, 1949, 1953, 1952 и др.), А. Т. Рахмаиной (1952), З. Г. Беспаловой (1962) сделана попытка установить значение транспирации растений в общем балансе суши и выявить влияние ее на режим грунтовых вод.

Н. Н. Бейдеман пришла к выводу, что при достаточном количестве воды в почве, доступной растениям (близкие грунтовые воды), и глубоком проникновении корневых систем транспирация изменяется в течение сезона вегетации в зависимости от изменения температуры воздуха: чем выше температура воздуха, тем выше интенсивность транспирации.

Интенсивность транспирации и расход воды в пустынных условиях Казахстана изучал С. А. Бедарев.

Из приведенного обзора некоторых работ, посвященных изучению одного из основных показателей водного режима растений — транспирации — видно, что хотя полнота исследований, проводимых в разное время и различными авторами, зависела от конкретных задач, все эти работы в какой-то мере раскрывают биоэкологические особенности растений и их связь с внешней средой. Чем сложнее среда, тем разнообразнее жизненные формы растений.

В условиях эродированных склонов Киргизского хребта основными по биомассе являются *Artemisia dracunculus*, *A. santolinifolia*, *Ziziphora clinopodioides*, *Z. tenuior*, *Poa gelaxa*.

Изучаемые нами виды растений занимают весьма обширные территории, покрывая склоны преимущественно южной экспозиции с мелкоземистыми, щебнистыми и каменистыми почвами, и отсутствуют обычно на особо крутых каменистых участках и осыпях.

Климат (особенно взаимоотношение тепла и влаги) является ведущим экологическим фактором распределения и произрастания полыни в Киргизском хребте.

Влияние, с одной стороны, горных условий, а с другой жаркой Чуйской впадины приводит к неустойчивости климата. Самым холодным месяцем в условиях предгорий является январь, а самым теплым — июль. Среднемесячная температура января — 6,8°, а июля +22,4°. В отдельные годы наблюдаются резкие отклонения температуры воздуха от средней. Интенсивность транспирации растений эродированных склонов изучалась нами на следующих растениях: *Artemisia dracunculifolia*, *A. santolinifolia*, *Eremurus fuscus*, *Ziziphora clinopodioides*, *Z. tenuior*, *Poa relaxa*.

В Ала-Арчинском ущелье транспирационный процесс растений весьма чувствителен к условиям эродированных склонов. В течение дня содержание воды в листьях менялось в соответствии с изменением транспирации: с повышением транспирации снижалось количество воды в листьях. Все это говорит о том, что снижение транспирации при повышении почвенной влажности явление закономерное.

Мы считаем, что величина интенсивности транспирации растений зависит прежде всего от запаса воды в почве: чем больше запас воды, тем быстрее и больше ее поступает в корни растений. Затруднение поступления воды в корневую систему при недостатке ее в почве приводит в действие внутриклеточную регуляцию водного режима растений, которая выражается в изменении соотношения форм воды. По нашим данным, период наиболее интенсивного расходования воды на транспирацию наблюдается с 11 до 15 часов. Характер дневного хода интенсивности транспирации различных видов растений не одинаков.

Таблица

Дневной ход интенсивности транспирации *Artemisia santolinifolia* (1969), г/г

Часы	Дата					
	28.VI	1.VII	5.VII	12.VII	21.VII	31.VII
7—8	1,53	0,85	0,96	1,21	0,92	1,52
9—10	2,03	1,21	0,85	1,00	1,53	1,49
11—12	3,10	1,35	1,48	0,97	1,35	1,48
13—14	2,19	1,48	1,53	1,62	1,37	1,32
15—16	2,21	1,38	1,41	0,87	1,30	1,27
17—18	1,51	0,93	0,87	0,75	1,03	0,48
19—20	1,43	0,81	0,68	0,69	0,79	0,37

Наибольшая интенсивность транспирации отмечалась у *Artemisia dracunculifolia*. Средняя дневная величина интенсивности ее транспирации равнялась в 1969 г. 350 г/г в час, менее

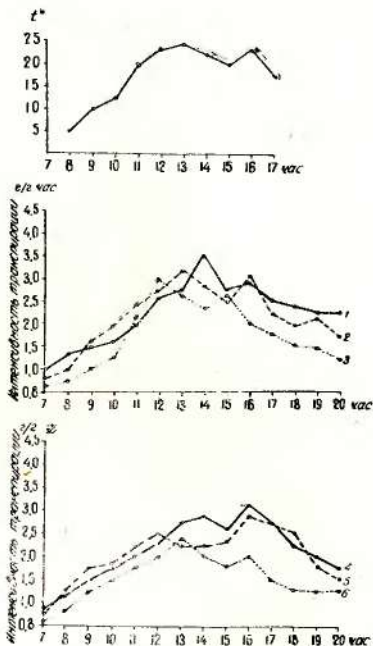


Рис. 1. Дневной ход температуры воздуха и интенсивности транспирации. 1 — *Artemisia dracunculus*; 2 — *Artemisia santolinifolia*; 3 — *Eremurus fuscus*; 4 — *Ziziphora clinopodioides*; 5 — *Poa relaxa*; 6 — *Ziziphora tenuior*.

высокая интенсивность наблюдалась у *Artemisia santolinifolia*, *Eremurus fuscus*, *Poa relaxa*.

Средняя дневная величина интенсивности транспирации у *Eremurus fuscus* была в пределах 270 г/г сырого веса в час. Наиболее низкая интенсивность транспирации отмечена у

*Ziziphora tenuior*, *Z. clinopodioides*. Средняя величина ее в 1969 г. составляла 240 г/г сырого веса в час. Дневной ход транспирации выражен довольно резко. Кривые интенсивности транспирации обычно одновершинны, только иногда двувершинны (рис. 1).

В самые жаркие летние месяцы — июле и августе — подъемы и депрессии в интенсивности транспирации в течение дня становятся наиболее резкими. Дневной максимум наблюдается большей частью в 13, реже — в 16 и совсем редко — в 11 часов.

Два максимума (14 и 16 часов) у полыни отмечены в конце августа и начале сентября, когда уже начинаются утренние заморозки. Самая большая потеря воды в течение дня приходится в осеннее время большей частью на ранние часы (10 часов). Основной максимум бывает от 11 до 13 часов, второй — между 15 и 16. Как у луговых, так и у пустынных растений в течение дня отмечаются большие отклонения в интенсивности транспирации в зависимости от погодных условий каждого года. Время наступления дневного максимума транспирации у растений, обитающих в разных географических зонах, весьма неодинаково.

В смягченных условиях северных пустынь (Елисеев, 1939; Евтушенко, Евдокимова, Айзина, 1947) и на территории полупустынной зоны (Максимов, 1916б; Гордеева, 1952; Бейдеман, 1947; Матвеев, 1953) дневной максимум интенсивности транспирации приходится на поздние утренние часы (от 10 до 12) и ее изменения оказываются более тесно связанными с ходами температуры и психрометрической разностью.

По интенсивности транспирации, на основе среднемесячных данных (рис. 2) у всех шести растений ход кривых неравномерный. Транспирация, являющаяся важнейшей составной частью водного баланса, зависит, с одной стороны, от жизненной формы растения, т. е. от его морфологических и экологических особенностей, с другой — от окружающей его среды. Наличие многовершинности в среднемесячном ходе кривых у всех шести видов в большей мере связано с действием погодных условий. Однако погодные условия оказывают влияние не только на ход, но и на величину интенсивности транспирации.

Сезонный ход интенсивности транспирации у растений различных экологических групп оказывается неодинаковым, хотя абсолютные величины довольно близки (рис. 3). Весной, от апреля к июню, вслед за увеличением температуры воздуха интенсивность транспирации растений возрастает. В этот период растения расходуют зимние запасы влаги в почве, ско-

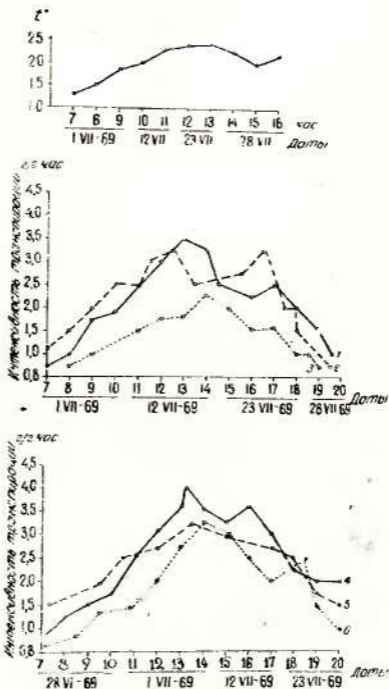


Рис. 2. Месячный ход температуры воздуха и интенсивности транспирации 1 июля 1969 г. 1 — *Artemisia dracunculus*; 2 — *Artemisia santolinifolia*; 3 — *Eremurus fuscus*; 4 — *Ziziphora clinopodioides*; 5 — *Poa relaxa*; 6 — *Ziziphora tenuior*.

рость расхода воды зависит от температуры воздуха. К концу июня запасы воды в почве иссякают, кратковременные дожди смачивают лишь поверхностные горизонты и влага быстро испаряется. Скорость транспирации снижается, несмотря на

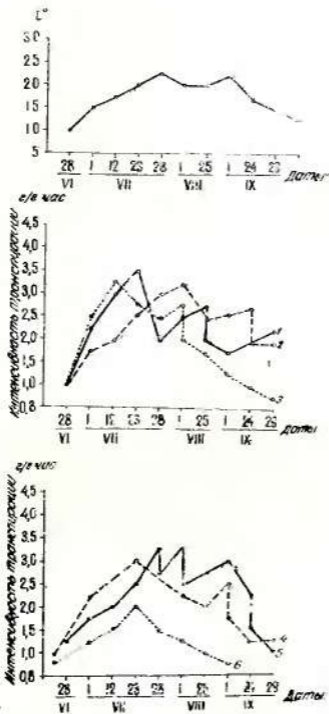


Рис. 3. Сезонный ход температуры воздуха и интенсивность транспирации. 1 — *Artemisia dracunculus*; 2 — *Artemisia santolinifolia*; 3 — *Eremurus fuscus*; 4 — *Ziziphora clinopodioides*; 5 — *Poa relaxa*; 6 — *Ziziphora tenuior*.

дальнейшее возрастание температуры воздуха. Однако летом, после осадков, при высокой температуре воздуха растения транспирируют более энергично, чем весной и осенью при том же и даже большем запасе воды в почве, но невысокой температуре.

Данные температуры воздуха, полученные с помощью приборов-самописцев, показывают, что средние суточные температуры не превышают 10—15°, вместе с тем температуры припочвенного слоя воздуха колеблются от 10 до 30°. В течение дня идет постепенный подъем температур. Так, в начале вегетации максимум приходится на 12—13 час., а в конце — на 14—15 час. Максимальные среднесуточные температуры наблюдаются в июле. На это же время приходится и период цветения растений.

Особенности климата исследуемого района не могут не сказываться на растительности. Для большинства изученных видов характерны сравнительно высокие показатели интенсивности транспирации, сохраняющиеся на протяжении вегетационного периода. Изменения в сезонном ходе интенсивности транспирации растений выражены достаточно ясно. У всех видов идет сужение транспирации от начала вегетации к концу ее. Максимальные величины отмечаются в конце июля — начале августа и совпадают с периодами наиболее активного роста растений. Сезонный ход интенсивности транспирации растений наиболее сухих местообитаний характеризуется значительными колебаниями величин транспирации в течение вегетации. Растения с ползущими корневищами, имеющие неглубокую корневую систему (*Poa telaha*, *Ziziphora tenuiflora*), дают довольно слабые колебания величины транспирации в течение вегетационного периода.

Внешние условия оказывают большое влияние на характер вегетационных изменений транспирации. Она связана в большей степени с циклом жизни самих растений. Отмечено интенсивное повышение транспирации в период цветения и снижение ее в момент плодоношения и завядания.

Как показали наши наблюдения, интенсивность транспирации растений эродированных склонов в большей степени зависит от содержания воды в почве, особенно в верхних ее горизонтах (0—50 см). В связи с этим можно выделить две группы растений. Имеющие неглубокую корневую систему (*Eremurus fuscus*, *Poa telaha*), интенсивность транспирации которых полностью отражает ход влажности в верхнем горизонте почвы (0—10 см). У *Artemisia dracunculoides*, *A. santoliiifolia*, *Ziziphora clinopodioides* интенсивность транспирации связана с ходом влажности более глубоких горизонтов почвы, в

пределах которых распространена основная масса корней этих растений. Наиболее высока интенсивность транспирации и резки ее колебания у эродированных растений, произрастающих на более прогреваемых и сухих почвах. Наименьшие величины колебаний и плавный характер кривых сезонного хода транспирации имеют растения с приповерхностной корневой системой (*Ziziphora tenuior*). Дневной ход интенсивности у *Artemisia santolinifolia* ниже, чем у *Artemisia dracuncululus* и характеризуется двувершинностью с максимумом в различные часы дня, чаще всего наибольшие подъемы отмечаются в полуденные и послеполуденные часы. Vegetация *Artemisia santolinifolia* начинается рано, и в середине мая потеря воды имеет большие величины с максимумом в 15 часов. В летний период дневной ход транспирации у остальных видов, кроме *Ziziphora tenuior*, также может быть представлен двувершинной кривой с максимумом в большинстве случаев в полуденные часы и только в некоторые сроки пики сдвигаются на 11 часов.

*Artemisia dracuncululus* характеризуется высокой интенсивностью транспирации. При хорошей обеспеченности водой у рассматриваемого вида полны интенсивно идут ассимиляционный и транспирационный процессы, в результате образуется большая надземная масса (мощные кусты). А у *Ziziphora tenuior* — растения с неглубокой корневой системой — изменения величины транспирации в течение дня и вегетационного периода довольно слабые. Вместе с тем каждому из рассмотренных видов растений свойственна своя изменчивость скорости расхода воды как на протяжении сезона (во времени), так и в пространстве в разных местообитаниях.

В сезонном ходе транспирация растений всех видов в Ала-Арчинском ущелье изменяется синхронно погодным условиям, находясь в прямой зависимости от температуры воздуха, а в начале вегетационного сезона — от ритма осадков. Изменения в сезонном ходе интенсивности транспирации растений выражены достаточно ясно. У всех видов идет снижение транспирации от начала вегетации к концу ее.

Таким образом, нами рассмотрена интенсивность транспирации и расход воды основными растениями — эдификаторами. Одни виды экономно расходуют влагу и в то же время дают большую надземную массу (*Artemisia dracuncululus*, *A. santolinifolia*). При достаточном обеспечении их влагой они могут увеличивать урожай надземной массы по крайней мере в два—три раза. Чтобы эффективно решить проблему, связанную с освоением и рациональным использованием естественных кормовых угодий эродированных склонов, необходимо



дальнейшее комплексное стационарное изучение биологии и экологии растений в тесной увязке их с водным режимом почв, климатическими и другими факторами среды.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алпатыев А. М. 1951. Благооборот культурных растений. Л., Гидрометеиздат.
- Бедарев С. А. 1968, 1969. Транспирация и расход воды растительностью аридной зоны Казахстана. Часть I, II. Л., Гидрометеиздат.
- Бейдеман И. Н. 1947. Сезонный ход интенсивности транспирации некоторых растений в условиях полупустынного климата Северной Мугани. Докл. АН Азербайджан. ССР, т. 3, № 7.
- Бейдеман И. Н. 1946. Роль растительного покрова в водно-слоевом режиме почв. «Почвоведение», № 7.
- Бейдеман И. Н. 1949. Роль растительного покрова в водно-слоевом режиме почв. «Почвоведение», № 7.
- Бейдеман И. Н. 1953. Эколого-биологические основы смен растительного покрова (на примере изменности Восточного Закавказья). «Бот. ж.», т. 38, № 4.
- Бейдеман И. Н., Беспалова З. Г., Рахманина А. Г. 1962. Расход воды растительностью и способы ее расчета. В сб.: Эколого-геоботанические и агрометеорологические исследования в Кура-Араксинской изменности Закавказья. М.—Л., Изд. АН СССР.
- Горшкова А. А., Буркова В. М. 1955. Интенсивность транспирации у степных растений Бурят-Монгольской АССР. «Бот. ж.», № 5.
- Гранитова О. Н. 1937. Эпюды по физиологии некоторых пустынных растений. Бюлл. САГУ, № 22.
- Генкель П. А. 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. V, вып. 1.
- Гордеева Г. К. 1952. Интенсивность транспирации растений комплексной полупустыни междуречья Волга—Урал. «Бот. ж.», т. 37, № 4.
- Евтушенко Г. А. 1951. Опыт полевого определения расхода воды растениями на транспирацию. Тр. Бюл. ин-та Киргиз. филиала АН СССР, вып. 4.
- Евдокимова Л. Н. 1955. Особенности расходования воды джутом на транспирацию в зависимости от водного режима. Тр. Ин-та ботаники Киргиз. ССР, вып. 2.
- Елисеев Л. В. 1939. Транспирация древесных пород в полевых условиях Туркменской ССР. «Лесное хоз-во», вып. 5.
- Иванов Л. А., Сивина А. А., Жмур Д. Г., Цельникер Ю. Л. 1951. Об определении транспирационного расхода древесной. «Бот. ж.», т. 36, № 1.
- Кузип П. С. 1938. Об испарении с поверхности почвы. Тр. ГГИ, вып. 7.
- Климочкина Л. В. 1948. Водный режим пустынных растений Центрального Казахстана. «Эксперим. бот.», № 6.
- Киселев Н. Н., Осипов А. П. 1934. Водный режим хондриллы и некоторых других растений песков. Изв. АН СССР, сер. VII, № 7.
- Максимов Н. А. 1952. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Избранные работы по засухоустойчивости и морозоустойчивости растений, т. I. М.
- Максимов Н. А. 1917. К вопросу о суточном ходе и регулировке транспирации у растений. Тр. Тифлисского бот. сада, 19.

- Максимов Н. А. 1926. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Тр. по прикл. бот., генетике и селекции. Прилож. 26.
- Максимов Н. А. 1944. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. Тимирязевские чтения, IV. Ин-т физиологии растений. М.—Л. Изд. АН СССР.
- Матвеев М. И. 1953. Водный режим некоторых древесных растений горного Таджикистана. Сталинабад, Изд-во АН Тадж. ССР.
- Пинов В. Г. 1948. Баланс влаги в почве и показатели степени сухости климата УССР. Зап. Киевского Гос. ун-та, т. VII, вып. 1.
- Свешникова В. М. 1956. К изучению водного режима растений Восточного Памира. «Бот. ж.», т. 41, № 8.
- Свешникова В. М. 1957. О некоторых типах водного режима растений пустынь. Тезисы докл. делегатского съезда Всесоюз. бот. об-ва (май 1957 г.), вып. VII. Л.
- Свешникова В. М. 1962. Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. Тр. Памирской биол. станции. Бот. ин-та АН Тадж. ССР, т. XIX.
- Сабитов Д. А. 1955. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР.
- Срезневский Б. И. 1905. Об испарении с поверхности человеческого тела и растений. Тр. 2-го съезда по климатологии и гидрографии, бальнеологии, т. 1.
- Тимирязев К. А. 1948. Земледелие и физиология растений. Соч., т. 11. М., Сельхозгиз.
- Шашко Д. И. 1940. Расход воды на транспирацию разными сельскохозяйственными культурами. «Метеорология и гидрология», № 8.
- Шашко Д. И. 1958. К вопросу о методе количественного учета транспирации. «Метеорология и гидрология», № 1.
- Briggs L. S. and Schantz H. Z. 1916. Hourly transpiration rate on clear days as determined by cyclic environmental factors, Journ. of Agr., Res. 5.

**Э. Турдукулов**

**АССИМИЛЯЦИОННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ  
ЭРОДИРОВАННЫХ СКЛОНОВ КИРГИЗСКОГО АЛА-ТОО**

Исследования фотосинтетической интенсивности растений в разных географических зонах особенно бурно развивались после классических работ С. П. Костычева и его сотрудников (Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; и др.).

В настоящее время накопилось достаточное количество материалов, посвященных вопросу фотосинтетической активности растений различных жизненных форм в зависимости от условий среды.

Для того, чтобы объяснить влияние тех или иных факторов на ход дневных и сезонных изменений фотосинтеза, исследователи проводили опыты с растениями, произрастающими в суровых условиях. Особенно показательны в этом отношении опыты Костычева с сотрудниками, сделанные в Средней Азии и в Закавказье (1930), Заленского с сотрудниками — на Восточном Памире (Заленский 1941, 1955; Филиппова и Глаголева, 1965), Алексеева — Средней Азии (Алексеев, 1923, 1924) и др.

О. В. Заленский (1941, 1944, 1955) на основании своих многолетних данных приходит к выводу, что в условиях резкоконтинентального климата высокогорий наблюдается повышение интенсивности фотосинтеза, четко выражаются дневные колебания его и отмечается резкая дифференциация между видами по их ассимиляционной способности.

П. А. Глаголева и Л. А. Филиппова (1965), изучившие особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира, указывают на еще более высокую интенсивность фотосинтетических процессов в этом районе.

При этом светолюбивые растения обладают способностью усваивать углекислоту при малых ее концентрациях и широком диапазоне температур окружающей среды.

Среди факторов, обуславливающих колебания интенсивности фотосинтеза, существенную роль играет температура воздуха. По мнению О. В. Заленского, именно температура является причиной ограничения вертикального распространения растительности.

Заленский (1954) подчеркивает, что с континентальностью климата максимальная интенсивность фотосинтеза возрастает, достигая своего наивысшего значения у растений пустынь и высокогорий.

Такого же мнения придерживается и А. А. Ничипорович (1956), который считает, что высокая ассимиляционная способность характерна только горным растениям, светолюбивым и обладающим признаками ксероморфизма.

Изучив фотосинтез и водный режим растений Гиссарского высокогорья, Ю. С. Насыров и К. П. Рахманина (1965) пришли к следующему выводу: количественные изменения фотосинтеза и водообмена растений определяются не только внешними условиями, но и экологическим типом растений. По их данным, мезофильные субальпийские луга характеризуются сравнительно активной ассимиляцией и транспирацией. Наиболее высокая интенсивность ассимиляции обнаружена у ксеромезофитов. Растения с резко выраженной ксероморфной структурой имеют низкую ассимиляцию и транспирацию.

Дневной ход интенсивности фотосинтеза растений средних зон и высокогорий также весьма специфичен.

А. И. Алексеев (1923), изучая дневной ход интенсивности фотосинтеза у одного и того же вида горных растений в зависимости от местообитания, обнаружил тесную связь хода ассимиляции со степенью открытости устьиц. Он установил, что у растений сухих обитаний устьица открываются несколько позже в связи с чем у них максимум фотосинтеза наблюдается в более поздние часы.

Мезофиты показывают большую интенсивность ассимиляции в сравнении с ксерофитами.

Он же, исследуя горные ксерофиты, показал, что наиболее интенсивный фотосинтез наблюдается у ксерофитов в 12 часов, после этого быстро снижается.

Более детальные исследования по дневной динамике интенсивности фотосинтеза провели Костычев с сотрудниками (Костычев, Кардо-Сысоева, 1930). Они изучили фотосинтез у растений пустынь на незасоленных почвах Средней Азии. Результаты показали, что суточный выход органических веществ в пересчете на единицу листовой площади исследованных злаков клевера и хлопчатника чрезвычайно велик. Интересные данные были получены у винограда: в некоторые дни у этого

растения фотосинтеза совсем не было заметно, тогда как в другие получались многовершинная кривая.

Почти все растения довольно интенсивно ассимилировали и в послеполуденные часы. Снижение интенсивности фотосинтеза имело место только у клевера.

Несколько иные результаты дали опыты, проведенные у ксерофитов на богарных участках. Дневные колебания интенсивности ассимиляции здесь достигали крайних пределов. Кратковременные подъемы чередовались полным прекращением его, а в отдельные часы наблюдались интенсивные выделения углекислоты на свету. Кроме того, при пересчете на всю массу растения продуктивность фотосинтеза значительно меньше чем у поливных культурных растений.

Подводя итоги исследованиям фотосинтеза у ксерофитов, авторы пришли к выводу, что ход фотосинтеза этих растений неравномерен: наряду с активизацией процесса наблюдается резкая депрессия с выделением углекислоты. Такая кривая ассимиляции обуславливает сравнительно невысокое количество биомассы при пересчете на все растение.

В другой работе этих же авторов (Костычев, Берг, 1930) приводятся данные о фотосинтезе некоторых растений Закавказья. Исследовали *Trifolium repens*, *Campanula trachelium*, *Erisedium colchicum*, *Bambusa auricoma* и др.

Интенсивность фотосинтеза, за исключением бамбука, почти у всех растений очень низкая. Некоторые опытные листья фотосинтезируют только в течение двух или трех утренних часов. Изучаемые виды очень чувствительны к изменению температуры. Поэтому максимальная величина интенсивности фотосинтеза чаще приходится на первую половину дня. В отдельных экспозициях у изученных растений были высокие показатели, но все же вследствие прекращения фотосинтеза в послеполуденные часы продуктивность фотосинтеза оказалась в среднем ниже, чем у растений Центральной Азии.

Рассматривая результаты исследования С. П. Костычева и ряда других ученых, проф. Д. А. Сабинии (1955) делает следующий вывод: ход интенсивности фотосинтеза в течение дня крайне неравномерен, суточная динамика ассимиляции выражается кривыми двух основных типов — первый имеет максимум в околополуденные часы, для второго характерно два максимума, приходящиеся на до- и послеполуденный периоды.

Изменение фотосинтетической способности растений на разных фазах развития в настоящее время рассматривается как одна из самостоятельных проблем.

Впервые зависимость фотосинтеза растений от роста и развития наиболее ярко была показана в работах В. М. Катун-

ского (1939, 1941). Он установил, что развитие растений накладывает определенный отпечаток на их фотосинтетическую активность и, в частности, переход от вегетации к периоду репродукции сопровождается усилением или ослаблением интенсивности фотосинтеза.

По его мнению, сущность онтогенетических изменений интенсивности ассимиляции у растений состоит в том, что величина ее постепенно нарастает с момента начала вегетации и достигает максимума обычно к периоду образования репродуктивных органов, а затем снижается.

В качестве объекта исследования Катунский взял яровую пшеницу и в процессе ее развития установил, что изменения интенсивности фотосинтеза у этого растения имеет два максимума: один в период колошения, а другой во время налива зерна. В фазу цветения наблюдается довольно резкая временная депрессия.

К аналогичному выводу пришли О. А. Вальтер, М. Ф. Лилиенштерн и З. А. Чижевская (1939). Изучая энергию фотосинтеза у мужских и женских растений конопля, они установили, что различия фотосинтеза у двудольных растений конопля тесно связаны с развитием.

На основании своих экспериментальных данных Г. С. Горбунова (1956) отметила, что в большинстве случаев максимальные величины фотосинтеза и содержание хлорофилла наблюдаются в период цветения, но в зависимости от меняющихся на протяжении вегетационного сезона условий среды положение максимума может сдвигаться в сторону более ранней или поздней фазы развития растений.

Л. А. Филиппова (1958), изучая дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира, обнаружила следующее: «У всех изученных видов интенсивность ассимиляции в течение вегетационного сезона закономерно изменяется, причем, несмотря на ведущую роль температуры, сезонный максимум ассимиляции не приходился на более теплый период лета».

Почти у всех растений максимальные величины фотосинтеза наблюдаются во второй половине вегетации.

В опытах зарубежных исследователей М. Д. Томаса и Г. К. Хилла фотосинтез достигал максимума в период цветения. В. Ногутти же обнаружил, что интенсивность ассимиляции у риса возрастает к началу цветения, а в дальнейшем снижается.

Необходимо остановиться на работах А. А. Рихтера с сотрудниками (Рихтер, Остапенко и Сухоруков, 1945а, 1945б), которые изучали интенсивность фотосинтеза у растений са-

харной свеклы и пришли к противоречивым выводам. По их данным, интенсивность ассимиляции в течение дня не изменяется, а между фазами развития растений и усвоением ими углекислоты функциональной связи не существует.

Таким образом, в литературе сложились разные мнения по вопросу о связи фотосинтеза с фазой развития растений, но все же факт наличия зависимости интенсивности фотосинтеза от фазы развития растений подтверждается имеющимися многочисленными данными.

Из совокупности приведенных литературных данных мы видим, что процесс фотосинтеза в основном изучался у культурных растений, развитие которых происходит в более или менее благоприятных условиях, создаваемых агротехникой возделывания и ухода. Поэтому особое значение представляет дальнейшее исследование интенсивности процесса фотосинтеза у дикорастущих представителей различных жизненных форм и экологических групп, произрастающих в сильно инсолируемых и ардных условиях.

Нами была предпринята попытка изучить интенсивность фотосинтеза у доминирующих видов эродированных склонов, а также проследить за сезонным и дневным изменением фотосинтеза в связи с основными экологическими факторами, что дало бы возможность определить физиологический характер приспособления изучаемых видов.

**Объекты и методика исследований.** Наши исследования проводились в 1970 г. на стационарном участке лаборатории экологии растений Института биологии АН Киргизской ССР, расположенном в ущелье Ала-Арча (северный склон Киргизского хребта) на высоте 1950 м над ур. м.

Климатические условия ущелья резкоконтинентальные с резкими суточными колебаниями температур, высокими инсоляциями и довольно большим количеством осадков, выпадающих в основном в раннелетний и осенний периоды.

Вегетация начинается в конце марта, когда в связи с таянием снега в почве наблюдается довольно высокое содержание влаги, которую используют растения, особенно эфемеры. Сведения о влажности почвы на разной глубине почвенного слоя приводятся ниже (по данным 1970 г., %):

0—10 см	15,1	10,5	11,8	16,5
10—20 см	14,6	15,7	10,8	15,3
20—30 см	13,5	11,0	9,3	14,3
30—40 см	12,0	8,7	8,1	13,2
40—50 см	12,0	9,7	9,0	13,5
50—60 см	9,9	10,8	8,6	8,9
60—70 см	7,4	8,8	8,1	15,3

70—80 см	7,4	13,6	8,1	9,8
80—90 см	5,7	13,3	7,0	12,0
90—100 см	7,1	7,8	5,5	11,3

Среднемесячная температура воздуха приводится в табл. 1.

В качестве основных объектов были взяты следующие растения: полынь эстрагон (*Artemisia dracunculus* L. Bess.) позднелетник, мезоксерофит; полынь сантолинолистная (*A. santolinifolia* Turcz. ex), вегетирующая до поздней осени. ксерофит; эремурус загорелый (*Eremurus fuscus* Uved.), уско-

Таблица 1

Среднемесячная температура воздуха, 1970 г.

Температура воздуха	Месяц					
	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
Абсолютная минимальная	8,0	9,2	11,1	12,5	9,7	6,4
Абсолютная максимальная	16,1	17,2	18,2	20,5	15,5	5,7
Средняя за месяц	11,9	13,5	14,6	16,2	11,7	6,4

ренно развивающийся корневищный многолетник; зизифора пахучковидная (*Ziziphora clinopodioides* Lam.), полукустарник, мезоксерофит; мятлик расползающийся (*Poa tetala* Ovez), раннелетник, ксерофит; змееголовник цельнолистный (*Dracosephalum integrifolium* Bge.), полукустарник, мезоксерофит; типчак (*Festuca sulcata* Hack.), раннелетник, типичный ксерофит.

Все перечисленные виды обильно растут на восточных и юго-восточных склонах и являются исключительно ценными кормовыми и сырьевыми растениями.

Интенсивность фотосинтеза изучали на протяжении дня и в разные сроки вегетационного периода.

Определение интенсивности фотосинтеза производили в токе атмосферного воздуха с помощью кондуктометрического аппарата, сконструированного В. Л. Вознесенским в отделе экологии и физиологии растений ботанического института им. Комарова АН СССР.

Все опыты проводили на неотрезанных листьях, взятых из среднего яруса.



Определяя ассимиляцию, мы наблюдали за влажностью почвы, температурой воздуха и освещенностью.

Температуру почвы до глубины 20 см определяли термометром Савинова, а на глубине до одного метра — методом термомпара. Пробы на влажность почвы отбирали почвенным буром типа БП-44 и высушивали до абсолютно сухого веса в течение 6 часов при 105°C.

Интенсивность фотосинтеза выражена в мг CO<sub>2</sub> на 1 г сухого веса за один час. Поскольку большинство исследуемых видов имеют мелкие и сильнорасчлененные листья, определение величины листовой поверхности не проводилось.

**Дневные изменения фотосинтеза.** Изучение ассимиляционного процесса в течение дня и в разных фазах развития растения позволяет охарактеризовать амплитуду изменений и установить максимальные величины, свойственные данному виду растений в определенных экологических условиях.

Вегетационный сезон 1970 г. был достаточно влажным, ясных солнечных дней насчитывалось мало. Часто во второй половине дня наблюдалась пасмурная погода. В ясные дни освещенность достигала до 80 тыс. лк, а в пасмурные дни снижалась до 10 тыс. лк.

В табл. 2 приведены погодные данные в дни, когда проводилось определение интенсивности фотосинтеза.

Таблица 2

Состояние погоды в дни определения фотосинтеза (1970 г.)

Дата	Средняя температура		Погода в момент наблюдения	
	до 14 ч.	после 14 ч.	до 14 ч.	после 14 ч.
20.IV	20	16	Облачная	Пасмурная
12.V	22	15	Малооблачная	—»—
25.V	22	20	—»—	—»—
10.VI	24	25	Ясная	Малооблачная
20.VI	28	23	—»—	Пасмурная
30.VI	21	18	Малооблачная	—»—
10.VII	25	22	Ясная	Ясная
13.VIII	24	18	—»—	—»—
10.IX	26	19	—»—	—»—

Результаты дневных изменений интенсивности фотосинтеза иллюстрируются на рисунках 1—3, на которых кривые дневного хода фотосинтеза показывают, что производительность

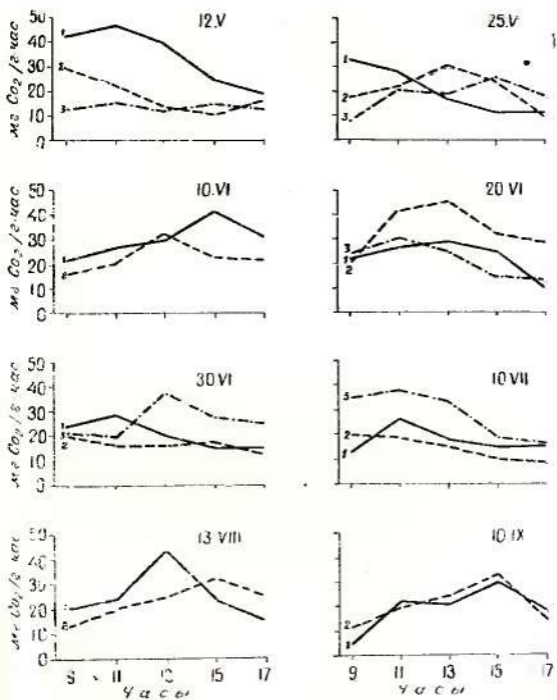


Рис. 1. Дневные изменения интенсивности фотосинтеза. 1 — *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess.; 2 — *A. dracunculus* L.; 3 — *Poa relaxa* Ovcz.

листьев растений на протяжении вегетационного периода неравномерна.

Сопоставляя кривые рисунков 1—3 с данными таблицы нетрудно заметить, что в изменении дневного хода ассимиля-

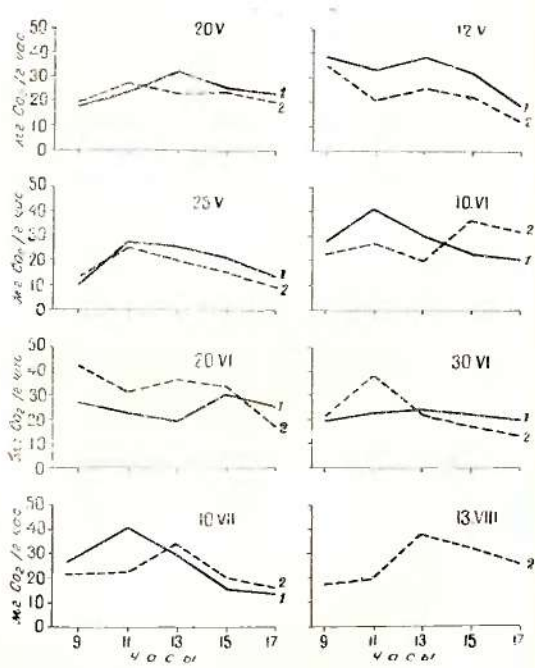


Рис. 2. Дневные изменения интенсивности фотосинтеза. 1 — *Eremurus fuscus* Vved.; 2 — *Ziziphora clinopodioides* Lam.

ции существенную роль играют внешние факторы. Так, в опыте, проведенном 12 мая, когда стояла пасмурная погода, почти у всех растений фотосинтез шел более или менее равномерно, за исключением *Ziziphora clinopodioides* и *Artemisia santolinifolia*, которые в утренние часы энергично ассимилировали, а во второй половине дня интенсивность фотосинтеза за-

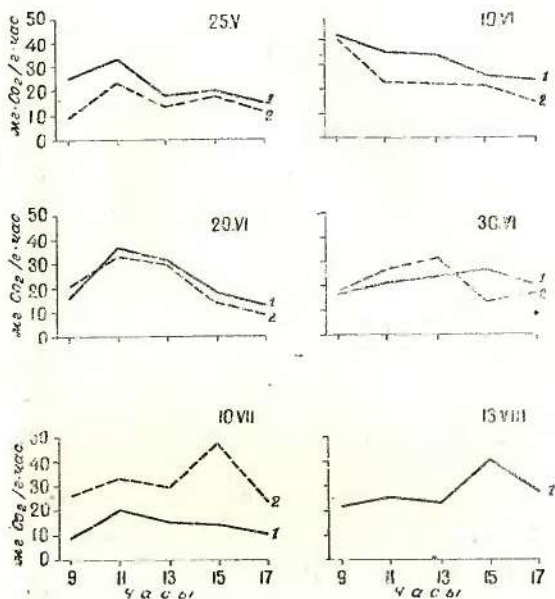


Рис. 3. Дневные изменения интенсивности фотосинтеза. 1 — *Dracoscephalum integrifolium* Bge.; 2 — *Festuca sulcata* Hack.

метно снижалась. Такая же картина наблюдалась и в опыте от 30 июня.

Дневной ход интенсивности фотосинтеза различен у изучаемых растений: листья *Eremurus fuscus*, *Artemisia dracunculus*, *A. santolinifolia* и *Festuca sulcata* наиболее энергично ассимилируют утром между 9 и 11 часами, остальные виды — в середине дня.

Такая видовая специфика особенно ярко проявляется в ясные солнечные дни. Например, в опыте от 10 июня, когда ожи-

далась ясная безоблачная погода, листья вышеуказанных растений в утренние часы ассимилировали лучше, чем в остальное время.

У растений *Ziziphora clinopodioides* (рис. 2), *Poa tetala* (рис. 1) и *Festuca sulcata* (рис. 3) несколько иной ход ассимиляционной кривой. Максимальная величина интенсивности фотосинтеза чаще всего приходится на дневные часы. Колеблущаяся ассимиляционная кривая этих видов прежде всего показывает, что их максимум в середине дня соответствует максимуму радиации и максимальной температуре воздуха.

Различия в ходе рассматриваемых кривых необходимо искать и в индивидуальных отличиях растений, в различном физиологическом состоянии изучаемых видов.

Обратимся к результатам опыта от 20 апреля. В это время *Ziziphora clinopodioides* и *Egeria fuscus* только начинают вегетировать. Ход интенсивности фотосинтеза носит более равномерный характер, не наблюдается никаких подъемов или резких спадов.

В опыте от 10 июня (рис. 2) картина резко изменяется. Ход интенсивности ассимиляции выражается у *Egeria fuscus* одновершинной кривой с максимумом в 11 час., а у *Ziziphora clinopodioides* — слабовыраженной двухвершинной кривой с максимумом в 15 час.

Представляют интерес фотосинтетические показатели этих видов в опыте от 30 июня. У *Egeria fuscus*, который уже заканчивает цикл развития, фотосинтез идет почти без изменений, тогда как у *Ziziphora clinopodioides*, находящейся в фазе цветения, отмечается ярковыраженная одновершинная кривая. Можно предполагать, что в данном случае решающим было сезонное состояние этих видов.

Необходимо отметить, что у *Artemisia dracunculus* и *A. santolinifolia* в конце вегетационного сезона дневной ход ассимиляции носит несколько иной характер. Интенсивность фотосинтеза почти всегда приходится на вторую половину дня.

Если в начале вегетационного периода в утренние часы интенсивность фотосинтеза доходит у *Artemisia santolinifolia* до 48 мг  $\text{CO}_2$  на 1 г/час, то в конце сезона в это время величина фотосинтеза снижается до 6 мг  $\text{CO}_2$  г/час, причем во второй половине дня она резко повышается. Такой ход ассимиляции, на наш взгляд, связан прежде всего с понижением температуры воздуха ночью. В августе и сентябре пониженная температура воздуха ночью и ранним утром тормозит ассимиляционную активность листьев. Поэтому график фотосин-

теза у *Artemisia santolinifolia* носит ярковыраженный одновершинный характер с максимумом в послеполуденные часы.

Эта закономерность не раз отмечалась другими исследователями (Глаголева, Филиппова, 1965; Заленский, 1944).

По-видимому, широкая амплитуда интенсивности фотосинтеза в течение дня обуславливается колебаниями температуры и освещенности. Эти факторы имеют немалое значение для изменения величины фотосинтеза особенно в условиях эродированных юго-восточных склонов, где растительность разрежена.

Наиболее высокую чувствительность к температуре проявляет *Artemisia dracunculifolia*. Смена относительно низкой утренней температуры на высокую дневную при непрерывно ярком освещении или снижении утренних температур при внезапном похолодании вызывают у нее провалы в поглощении углекислоты.

Характеризуя дневной ход фотосинтеза, необходимо отметить и ассимиляционную способность изучаемых растений.

Наиболее высокие величины фотосинтеза имеют мезоксерофиты — *Ziziphora clinopodioides*, *Dracocephalum integrifolium* и ксерофит *Artemisia santolinifolia*.

Следует отметить, что *Ziziphora clinopodioides*, произрастающая в наших условиях, резко отличается по ассимиляционной величине от этого же вида, обитающего в условиях высокогорного курорта Ак-Су Иссык-Кульской котловины.

Если в условиях ущелья Ала-Арча у *Ziziphora clinopodioides* в фазе цветения ассимиляционная величина равнялась 37—45 мг СО<sub>2</sub> на 1 г/час, то в условиях курорта Ак-Су в этой фазе развития 66 мг СО<sub>2</sub> на 1 г/час. Наблюдение проводилось 29 августа 1970 г. По-видимому, здесь сказались какие-то весьма благоприятные для фотосинтеза условия общего режима природных факторов Иссык-Кульской котловины.

Довольно высокие показатели фотосинтеза наблюдались и у *Artemisia dracunculifolia*, которая по накоплению биомассы значительно превосходит *A. dracunculifolia*, произрастающей в условиях Ала-Арчи. Величина интенсивности ассимиляции нередко доходит здесь до 40—50 мг СО<sub>2</sub> на 1 г/час.

Следует отметить, что высокая фотосинтетическая деятельность способствовала накоплению большой биомассы у растений, их прекрасной облиственности и в целом интенсивным ростовым процессам и обильному кущению.

Наименьшие величины фотосинтеза зафиксированы у растений *Artemisia dracunculifolia* и *Rosa gallica* в условиях ущелья Ала-Арча, хотя в отдельные дни и часы наблюдается довольно интенсивный фотосинтез (до 30—35 мг СО<sub>2</sub> на 1 г/час), но

в целом эти виды по ассимиляционной способности уступают вышеуказанным растениям.

**Сезонные изменения фотосинтеза.** Прежде всего необходимо отметить, что все изучаемые растения имеют неодинаковый цикл развития.

Среди растений, произрастающих на эродированных склонах ущелья Ала-Арча, по ритмике развития можно выделить три группы: с ускоренным, сближенным и растянутым циклами развития.

Из исследованных нами видов к первой группе относятся *Eremurus fuscus*, эфемероид из семейства лилейных и злаки *Poa relaxa*, *Festuca sulcata*.

*Eremurus fuscus* начинает свою вегетацию ранней весной — в апреле. Используя весеннюю влагу в конце апреля, растение усиливает темп роста и в связи с этим увеличивается площадь питания.

На рисунках 4—5 приведены средние показатели по изменению интенсивности фотосинтеза в течение вегетационного периода.

Уже в первой половине мая *Eremurus fuscus* энергично усваивает углекислоту. Величина интенсивности ассимиляции доходит до 33 мг  $\text{CO}_2$  на 1 г/час. Однако 25 мая кривая заметно снижается. Возможно, это связано с тем, что в тот день

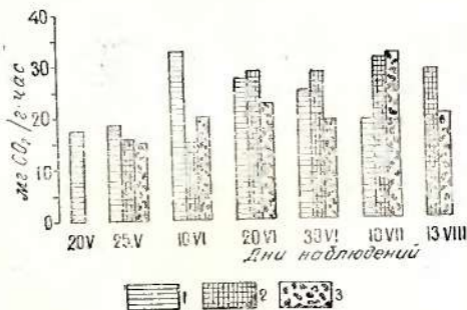


Рис. 4. Сезонные изменения интенсивности фотосинтеза. 1 — *Ziziphora clinopodioides* Lam.; 2 — *Artemisia dracunculus* L.; 3 — *A. santolinifolia* Turcz. ex Bess.

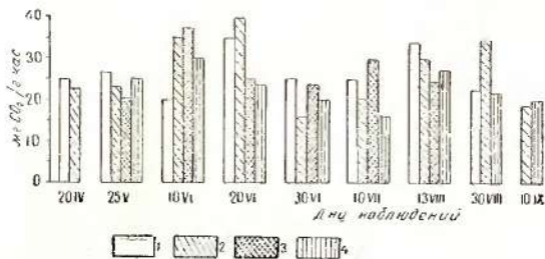


Рис. 5. Сезонные изменения интенсивности фотосинтеза. 1—*Eremurus fuscus* Vved.; 2 — *Poa relaxa* Ovcz.; 3 — *Festuca sulcata* Hack.; 4 — *Dracocephalum integrifolium* Bge.

была пасмурная неблагоприятная погода.

Максимум интенсивности ассимиляции наблюдается и в первой декаде июня, когда растение находится в фазе бутонизации.

Следует отметить, что с наступлением фазы цветения, ассимилирующие листья начинают отмирать, а интенсивность фотосинтеза снижается.

Таким образом, кривая сезонных изменений фотосинтеза *Eremurus fuscus* двухвершинная с максимумом в середине мая и в первой половине июня — фаза бутонизации, т. е. максимум фотосинтеза сопровождается усиленным накоплением надземной биомассы.

Что касается злаков — *Festuca sulcata* и *Poa relaxa*, то у них максимальные величины фотосинтетической способности отмечались в наиболее активные фазы их развития, во время цветения (см. рис. 4); у последнего активный ход интенсивности фотосинтеза продолжается почти до наступления плодоношения. Несколько иной характер имеет сезонная кривая фотосинтеза *Festuca sulcata*. Интенсивность фотосинтеза у этого вида к моменту цветения умеренно снижается, а в фазу плодоношения повышается.

Вторую группу составляют растения из семейства губоцветных *Ziziphora clinopodioides* и *Dracocephalum integrifolium*.

Сезонная кривая этих видов носит слабовыраженный двухвершинный характер. Первый максимум приходится на бутон-



низацию (середина июня), затем кривая интенсивности ассимиляции падает. Однако с наступлением цветения (середина июля) фотосинтетическая активность растений вновь восстанавливается. Необходимо отметить, что вышеупомянутые растения проявляют довольно высокую ассимиляционную способность на протяжении почти всего вегетационного периода, что, по-видимому, связано с их систематическим положением, поскольку известно, что наряду с семейством бобовых у некоторых представителей губоцветных интенсивность ассимиляции часто выше, чем у растений, принадлежащих к другим семействам.

К третьей группе относятся ксерофиты из семейства сложноцветных — *Artemisia dracunculus* и *A. santolinifolia*.

По ритмике развития эти виды несколько отличаются от других, уже изученных. Вегетация начинается несколько позже и продолжается до поздней осени. У *Artemisia santolinifolia* рост надземных побегов в начале вегетации идет медленно. Затем, начиная с июня, ускливается. Уже в середине мая у этого вида наблюдаются довольно интенсивный процесс фотосинтеза (до 35 мг СО<sub>2</sub> на 1 г час). После этого ход интенсивности ассимиляции носит более или менее равномерный характер. Однако с наступлением бутонизации фотосинтетическая активность заметно повышается.

Сезонный ход у *Artemisia dracunculus* несколько отличается от *A. santolinifolia*. Этот вид начинает вегетировать позже других. В апреле и мае уровень ассимиляции не так высок, как, например, у *Artemisia santolinifolia*. Наиболее высокие величины интенсивности фотосинтеза у полыни эстрагона были зафиксированы в середине июня. Второй максимум, как и у *Artemisia santolinifolia*, наблюдается в фазе бутонизации. Интенсивность фотосинтеза у *Artemisia santolinifolia* и *A. dracunculus* снижается в начале сентября, когда эти виды находятся в фазе цветения.

По-видимому, это связано с резким снижением ростовых процессов к фазе цветения позднелетне-осенних растений (Катульский, 1936, 1941).

Немаловажное значение имеет и температурный фактор. В сентябре утренние похолодания нередко подавляют интенсивность фотосинтеза.

Таким образом, изученные нами виды растений имеют различную величину интенсивности ассимиляции.

Высокой интенсивностью фотосинтеза обладают мезоксерофиты — *Ziziphora clinopodioides*, *Dracocephalum integrifolium*, ксерофит *Artemisia santolinifolia* и эфемероид *Eremurus fuscus*.

Характер дневных изменений фотосинтеза у растений эродированных склонов обуславливается влиянием внешних экологических факторов и условиями обитания.

Кривые дневных изменений фотосинтеза изученных растений носят различный характер; почти все виды имеют одновершинную форму с максимумом в утренние часы или в середине дня.

У ускоренно развивающихся растений с ритмичкой, приуроченной к весеннему периоду (*Eremurus fuscus* и др.), наблюдается одновершинная кривая сезонной ассимиляции с максимумом в мае — в фазе бутонизации.

Различия в дневном ходе фотосинтеза наиболее ярко проявляются в ясные дни и в середине вегетации растений.

Сезонные изменения интенсивности зависят от цикла развития и продолжительности вегетационного сезона. Растения с растянутыми фазами развития (*Artemisia santolinifolia* и *A. dracunculus*) имеют двухвершинную кривую с максимумами в начале вегетации и в фазе бутонизации.

У представителей губоцветных (*Ziziphora clinopodioides*, *Dracoscephalum integrifolium*) наблюдается двухвершинная кривая с максимумами в середине вегетации и в фазе цветения и у злаков — одновершинная с максимумами в фазе цветения (*Poa relaxa* и *Festuca sulcata*).

Характерно, что у ранневесенника *Eremurus fuscus* при коротком цикле развития продуктивность фотосинтеза достигает довольно высокой степени.

Продуктивность фотосинтеза растений эродированных склонов Киргизского хребта в целом ниже, чем у растений аналогичных местообитаний Прииссыккуля.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. И. 1923. Суточный ход ассимиляции и ее интенсивность у различных групп горных растений. Бюлл. САГУ, 1.
- Алексеев А. И. 1924. Дневной ход ассимиляции у горных растений в зависимости от обитания. Бюлл. САГУ, 7.
- Вознесенский В. Л. 1967. Кондуктометрический прибор для определения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. Л., «Наука».
- Глаголева Т. А. и Филиппова Л. А. 1965. Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. В сб.: Проблемы ботаники, вып. VII М.—Л.
- Горбунова Г. С. 1956. Изменения фотосинтеза и некоторых других физиологических процессов в онтогенезе растений в связи с различными условиями среды. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, вып. II.
- Заленский О. В. 1959. Обзор метода изучения фотосинтеза наземных растений. В кн.: Полевая геоботаника, т. I. М.—Л.
- Заленский О. В. 1955. Фотосинтез и морозоустойчивость сельскохозяй-

- зайственных растений в условиях высокогорного Памира. Тр. БИН  
АН СССР, сер. IV, вып. 10.
- Заленский О. В. 1941. О фотосинтезе растений на больших высотах.  
Докл. АН СССР, т. XXXI, 1.
- Заленский О. В. 1954. Фотосинтез растений в естественных условиях.  
В сб.: Вопросы ботаники, вып. 1. М.—Л.
- Катунский В. М. 1939. Об изменении фотосинтетической деятельности  
растений в процессе их роста и развития в связи с проблемой  
углеродного питания. Изв. АН СССР, серия биол., 1.
- Катунский В. М. 1941. Интенсивность фотосинтеза как основной по-  
казатель углеродного питания растений. В сб.: Работы по физиоло-  
гии растений памяти К. А. Тимирязева. М.—Л.
- Костычев С. П. и Кардо-Сысоева Е. К. 1930. Исследование над  
суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. Изв. АН СССР,  
сер. III, отд. физ.-мат., 6.
- Насыров Ю. С., Рахманна К. П. 1965. Фотосинтез и водный ре-  
жим растений Гиссарского высокогорья. В сб.: Проблемы ботаники,  
вып. IV. М.—Л.
- Ничипорович А. А. 1956. Световое и углеродное питание растений.  
М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Рихтер А. А., Сухоруков К. Т. и др. 1945. Фотосинтез и развитие  
растений, ДАН СССР, т. 46, 1.
- Рихтер А. А. и Сухоруков К. Т. 1945. Ассимиляция  $CO_2$  в расту-  
щих органах растений, ДАН СССР, т. 46, 7.

## *В. С. Шарашова и А. Ф. Печерская*

### СОСТАВ И СТРУКТУРА

### ЗЛАКОВО-ПОЛЫННО-РОГАЧЕВО-ПРУТНЯКОВОЙ ПОЛУПУСТЫНИ

Изучение видового и популяционного состава имеет большое значение для вскрытия структуры и динамики растительных сообществ.

Советские фитоценологи В. Н. Сукачев, А. П. Шенников, Г. И. Поплавская, И. В. Ларин, Т. А. Работнов и другие посвятили немало работ этому вопросу.

На территории Киргизии, начиная с 1919 г., существовали многочисленные стационары по изучению растительности Тянь-Шаня и разработке мероприятий по рациональному использованию и улучшению угодий. За 1956—1960 гг. Институтом биологии АН Киргизской ССР (под руководством В. С. Шарашовой) было предпринято исследование структуры сообществ по высотному профилю хр. Таласский Ала-Тоо (урочище Кара-Гөни).

Таласский хребет, протяженность которого около 200 км, является отрогом Западного Тянь-Шаня. Климат бассейна Таласской долины засушливый, континентальный. Средние годовые температуры воздуха по данным Управления Гидрометслужбы выше  $+25^{\circ}$ . Абсолютные максимумы доходят до  $+39^{\circ}$  летом,  $+18^{\circ}$  зимой, а абсолютные минимумы — до  $-31^{\circ}$ . Осадков выпадает небольшое количество: в долине до 300 мм, а в горах до 420 мм в год. В течение года они распределяются неравномерно. Наибольшее количество их бывает в весенние месяцы, наименьшее — во второй половине лета и зимой.

Структура ценоза подвержена значительной изменчивости в течение сезона и под влиянием погоды. Особенно резко эта изменчивость выражена в условиях аридного климатического режима Таласского хребта. На абсолютных высотах (900—1500 м) распространены пустынные сообщества, в ко-

торых имеет место ветровая эрозия. Мы попытались выявить основные черты строения травостоя злаково-полынно-рогачево-прутняковой полупустыни и увязать их с сезонной периодичностью и многолетней изменчивостью. Структура и первичная продуктивность изучались в течение двух вегетационных сезонов (1956—1960 гг.) в два срока — весенний и осенний.

1959 г. явился благоприятным для вегетации растительности. Ранняя и влажная весна, в летний период обильные дожди чередовались с ясной солнечной погодой. Значительное количество осадков выпало в осенний период. Для данного вегетационного сезона характерно энергичное отрастание почти всех видов травостоя.

Весна 1960 г. была поздняя и сухая, большое количество осадков выпало во вторую половину вегетации. В связи с неблагоприятной весной растения развивались медленно, и большинство из них в течение всего сезона находились в вегетативном состоянии, однолетние злаки почти незаметны, но зато обильны рогозавник, осока, полыни.

Растительность сообщества имеет два ясно выраженных цикла развития: весенний и летне-осенний. Весенняя флора представлена главным образом эфемерами и эфемероидами. В составе травостоя господствует зизифора (*Ziziphora tenuior*), рогозавник (*Ceratocephalus orthoceras*), пажитник (*Trigoneila orthoceras*), осока (*Carex stenophylloides*). В качестве сопутствующих растений следует отметить эремурус (*Eremurus fuscus*), астрагал (*Astragalus gytilobus*), ирис (*Iris Kolpakowskiana*), липучку (*Lappula microcarpa*), песчанку (*Arenaria serpyllifolia*). По всему травостою разбросаны крупные экземпляры молочая (*Euphorbia alata*). Летне-осеннюю растительность образуют полынь (*Artemisia serotina*), кохия (*Kochia prostrata*), гиргенсония (*Girgensohnia oppositiflora*), рогач (*Ceratocarpus utriculosus*).

Из злаков широко представлены ковыли (*Stipa kirghisorum*, *S. capillata*), мятлик (*Poa bulbosa*).

Ниже приведен флористический состав злаково-полынно-рогачево-прутняковой полупустыни (по данным 1959—1960 гг.):

<i>Euphorbia alata</i>	Молочай алтайский
<i>Artemisia tianschanica</i>	Полынь тьянь-шанская
<i>Stipa kirghisorum</i>	Ковыль киргизский
<i>Stipa capillata</i>	Ковыль-волосатик
<i>Kochia prostrata</i>	Кохия стелющаяся
<i>Carex stenophylloides</i>	Осока многолистная

Ziziphora tenuior	Зизифора тонкая
Ceratocarpus utriculosus	Эбелек, рогач сумчатый
Festuca sulcata	Овсяница бороздчатая
Poa bulbosa	Мятлик луковичный
Lappula microcarpa	Липучка мелкоплодная
Agropyrum repens	Пырей ползучий
Potentilla orientalis	Лапчатка восточная
Geranium collinum	Герань холмовая
Roegneria tianschanica	Регнерия тянь-шанская
Astragalus tibetanus	Астрагал тибетский
Galium verum	Подмаренник настоящий
Nepeta ucrainica	Котовник украинский
Sedum Alberti	Очиток Альберта
Eremurus fuscus	Эремурус загорелый
Girgensohnia oppositiflora	Гиргенсония супротивно-цветковая
Dracocephalum nodulosum	Змееголовник узловатый
Lasiagrostis caragana	Чий раскидистый
Iris Kolpakowskiana	Ирис Колпаковского
Allium turkestanicum	Лук туркестанский
Ixiolirion tataricum	Иксиолирион татарский
Alyssum desertorum	Бурачок пустынный
Ceratocephalus orthoceras	Рогоглавник пряморогий
Arenaria serpyllifolia	Песчанка темьянолистная
Barbarea arcuata	Сурепка дуговидная
Polygonum aviculare	Горец птичий
Trigonella orthoceras	Пажитник пряморогий
Draba Fedtschenkoi	Крупка Федченко
Cerastium cerastoides	Ясколка трехстолбиковая
Androsace maxima	Проломник большой

Структура и флористический состав травостоя резко меняются по сезонам и годам. Весной он больше насыщен видами, благодаря наличию эфемеров (20,2%), эфемероидов (19,8%), а осенью характеризуется низкой видовой насыщенностью, так как эфемеры и эфемероиды выпадают из него. На смену им приходят многолетние злаки (28,1%), а затем позднелетники и осенники (31,9%). Общая первичная продуктивность полупустыни 8,8 ц/га.

Все фазы развития растения весенне-раннелетней флоры проходят сжато. Цветут в апреле, хотя у большинства из них цветение продолжается и в мае; в начале июня они отмирают.

Представители позднелетней и осенней флоры развиваются значительно медленнее, генеративные фазы развития у них сдвинуты на вторую половину сезона. Цветут они обычно в

конце июня—первой половине июля, когда большинство эфемеров и эфемероидов заканчивают вегетацию. В конце июля—в августе растения летне-осеинного периода обсеменяются и в сентябре отмирают. Растительный покров полупустынного сообщества складывают растения, разные по типам и ритмике развития. Причины подобных различий связаны с экологией и историей происхождения отдельных видов.

В первую половину вегетационного сезона развиваются эфемеры и эфемероиды, мезофильное, бореальное в своей основе ядро полупустынной флоры; во второй половине сезона и осенью в травостое господствуют типичные эуксерофиты, пустышные элементы.

Погодные особенности вегетационных сезонов нашли отражение в структуре и продуктивности травостоя.

Таблица 1

Продуктивность наземной биомассы злаково-полюнно-рогачево-прутняковой полупустыни, ц/га

Растение	1959 г.		1960 г.	
	22—25.V	24.VIII	8.VI	16.VIII
<i>Stipa kirghisorum</i>	1,05	5,92	0,50	0,58
<i>Artemisia tianschanica</i>	0,74	0,80	0,42	0,48
<i>Ceratocarpus utriculosus</i>	1,46	1,09	0,28	0,22
<i>Kochia prostrata</i>	0,21	0,48	0,24	0,45
<i>Ziziphora tenuior</i>	0,02	0,01	0,14	0,08
<i>Festuca sulcata</i>	0,11	0,36	0,08	0,06
<i>Carex stenophylloides</i>	0,10		0,26	0,01
Итого	3,69	3,31	1,94	1,87
Остальные виды	4,36	0,63	1,52	0,34
Общий урожай	8,05	3,94	3,45	2,22
Всего за сезон	11,9		5,67	

Сравнивая показатели двух лет (табл. 1), можно видеть, что в 1959 г. урожай был 11,9 ц/га, а в 1960 г. — 5,6 ц/га, т. е. он снизился вдвое. При этом на долю весеннего учета приходится 8,5 ц/га, осеннего — 3,9 ц/га.

Весенние осадки для этого типа растительности играют решающую роль. Это наглядно видно из рисунков 1 и 2. Экземплярная численность и густота травостоя — величны более стабильные (рисунки 3—4).

Помимо флористической характеристики растительного сообщества весьма существенное значение имеют данные анализа относительного обилия доминантов и количественные соотношения между отдельными показателями обилия. Из табл. 1 видно, что несмотря на значительное преобладание в

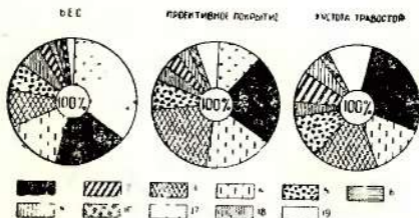


Рис. 1. Процентное соотношение показателей обилия доминирующих видов злаково-полянно-рогачево-прутняковой полупустыни (22—25.V 1959 г.).

1 — *Ceratocarpus utriculosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia tianschanica*; 4 — *Stipa kirghisorum*; 5 — *Stipa capillata*; 6 — *Stipa caucasica*; 7 — *Lasiagrostis caragana*; 8 — *Festuca sulcata*; 17 — *Euphorbia alata*; 18 — *Roeqneria tianschanica*; 19 — Остальные виды.

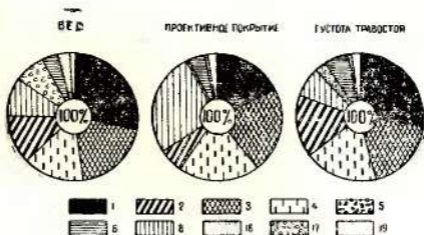


Рис. 2. Процентное соотношение показателей обилия доминирующих видов злаково-полянно-рогачево-прутняковой полупустыни (24.VIII 1959 г.).

1 — *Ceratocarpus utriculosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia tianschanica*; 4 — *Stipa kirghisorum*; 5 — *Stipa capillata*; 6 — *Stipa caucasica*; 8 — *Festuca sulcata*; 16 — *Girgensohia oppositiflora*; 17 — *Lasiagrostis caragana*; 19 — Веточья.

травостое в весеннее время эфемеров и эфемерондов, основную надземную массу образуют несколько доминантных видов. На первое место следует поставить *Stipa kirghisorum*, доля весового участия которого равна 17,4% (по средним показателям



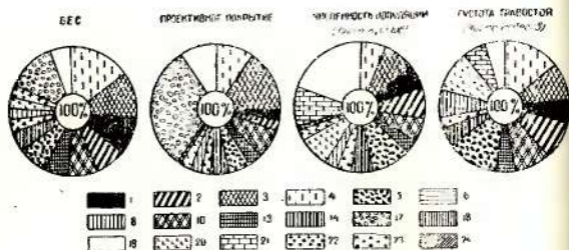


Рис. 3. Процентное соотношение показателей обилия доминирующих видов злаково-полянно-рогачево-прутьяковой полупустыни (8.VI 1960 г.). 1 — *Ceratocarpus utriculosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia tianschanica*; 4 — *Stipa kirghisorum*; 5 — *Stipa capillata*; 6 — *Stipa caucasica*; 8 — *Festuca sulcata*; 10 — *Carex stenophylloides*; 13 — *Ceratocephalus orthoceras*; 14 — *Ziziphora tenuior*; 17 — *Euphorbia alata*; 18 — *Roegneria tianschanica*; 19 — Остальные виды; 20 — *Poa bulbosa*; 21 — *Poa* sp.; 22 — *Lappula microcarpa*, 23 — *Agropyrum repens*; 24 — *Barbarea arcuata*.

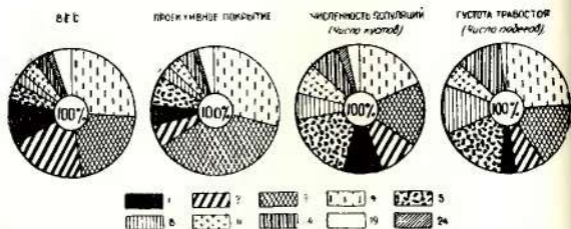


Рис. 4. Процентное соотношение показателей обилия доминирующих видов злаково-полянно-рогачево-прутьяковой полупустыни (16.VIII 1960 г.). 1 — *Ceratocarpus utriculosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia tianschanica*; 4 — *Stipa kirghisorum*; 5 — *Stipa capillata*; 8 — *Festuca sulcata*; 11 — Злаки; 14 — *Ziziphora tenuior*; 19 — Остальные виды; 24 — *Barbarea arcuata*.

1959—1960 гг.), ему сопутствуют *Ceratocarpus utriculosus* (16,2%), *Artemisia tianschanica* (15,8%). Значительную роль в строении сообщества играют *Kochia prostrata* (10,4%), *Stipa*

*capillata* (5,8%). Заметную примесь дают *Carex stenophylloides* (1%), *Ziziphora tenuior* (2,1%), *Festuca sulcata* (1,8%).

К особой группе можно отнести 9 видов, доля участия которых колеблется от 1 до 3% (*Ceratocarpus utriculosus*, *Girgensohnia oppositiflora*, *Poa bulbosa*, *Polygonum aviculare*, *Lappula microcarpa*, *Trigonella orthoceras*, *Roegneria tianschanica*, *Barbarea arcuata*, *Agropyrum repens*).

Следующую группу составляют 18 видов, доля участия каждого из которых менее 1%. Это в основном эфемеры и эфемероиды. Они образуют весеннюю синузию и на определенный период могут маскировать доминирующие растения.

Выраженное в процентах относительное обилие компонентов сообщества показывает соотношение между видами и степень преобладания одних над другими. Для изучения относительного участия компонентов мы заложили методом случайных чисел 25 учетных площадок по 0,25 м<sup>2</sup>. На каждой из них определяли проективное покрытие вида, его вес, численность побегов и кустов. Цифровой материал обработали статистически (таблицы 2, 3, 4, 5). Определили достоверные средние по весу, проективному покрытию, численности побегов и кустов для доминантных растений. Процентное соотношение основных показателей обилия отображено графически (см. рисунки 1—4). *Euphorbia alata* в начале вегетационного сезона дает наибольшую биомассу (вес — 33,7%, проективное покрытие — 30,8%) при малой численности (0,04%), но уже к середине лета молочай засыхает и в августе выпадает из травостоя.

Среди злаков доминируют ковыль киргизский (*Stipa kirghisicum*) — крупно-дерновинный злак летнего цветения, дает значительный прирост биомассы к осеннему периоду; ковыль-волосатик (*Stipa capillata*) — позднелетник, наибольшее накопление надземной массы которого сдвинуто на позднелетний сезон. *Kochia prostrata* при большой численности имеет сравнительно небольшую долю участия по весу и покрытию.

К поздноразвивающимся растениям относятся *Ceratocarpus utriculosus*, который при небольшой численности популяции характеризуется усиленным вегетативным размножением, благодаря чему создается мощный «куст», дающий высокие показатели проективного покрытия и веса растений. К осени численность побегов уменьшается в 2 раза, тогда как весовые показатели и проективное покрытие увеличиваются вдвое. У *Artemisia tianschanica* наибольшее количество побегов образуется к середине вегетационного сезона. Энергичное кущение наступает во второй половине июня. Полюнь зацветает в августе и держится в травостое дольше разнотравья и даже зла-

Численность доминантных популяций (число экземпляров) злаково-полинно-рогачево-  
прутняковой полупустыни (с 0,25 м<sup>2</sup>)

Таблица 2

Растение	1959 г.				1960 г.			
	22—25.V		24.VIII		8.VI		16.VIII	
	M±m	P	M±m	P	M±m	P	M±m	P
<i>Stipa kirghisorum</i>	3,2±0,4	15,2	3,2±0,5	15,0	2,0±0,7	22,0	3,9±1,3	32,0
<i>Artemisia tianschanica</i>	3,4±0,7	16,7	3,0±0,7	22,0	3,2±0,8	16,0	4,0±0,8	20,5
<i>Ceratocarpus utriculosus</i>	1,4±0,3	22,0	1,0±0,0	0,0	2,8±0,4	12,5	1,5±0,2	11,7
<i>Kochia prostrata</i>	2,0±0,4	20,0	2,7±0,6	22,0	2,7±0,6	18,0	1,6±0,2	12,7
<i>Ziziphora tenuior</i>	1,0±0,0	0,0	—	—	2,0±0,3	13,1	1,2±0,1	5,0
<i>Carex steiophylloides</i>	1,1±0,1	2,9	—	—	2,0±0,6	17,2	—	—
<i>Festuca sulcata</i>	2,7±0,4	16,3	—	—	—	—	—	—

Примечание. В данной таблице и последующих M—средняя, m—ошибка средней, P—коэффициент точности опыта.

Таблица 3

Густота травостоя (число побегов) злаково-полюнно-рогачево-прутняковой полупустыни (с 0,25 м<sup>2</sup>)

Растение	1959 г.				1960 г.			
	22—25.V		24.VIII		8.VI		16.VIII	
	M±m	P	M±m	P	M±m	P	M±m	P
<i>Stipa kirghisorum</i>	248,0±38,9	15,0	93,0±62,0	66,0	114,0±22,7	19,8	105,9±39,0	36,8
<i>Artemisia transchanica</i>	183,0±41,4	38,3	98,0±28,0	28,5	78,0±13,7	17,6	80,0±28,3	35,5
<i>Ceratocarpus utriculosus</i>	314,0±41,0	13,0	131,0±9,6	7,3	45,0±7,5	16,6	6,6±1,0	21,7
<i>Kochia prostrata</i>	69,0±4,6	6,6	88,0±14,0	15,0	6,0±10,1	16,8	27,5±44,8	163,3
<i>Ziziphora tenuior</i>	19,0±3,0	16,0	—	—	32,0±3,5	10,9	11,9±2,1	10,9
<i>Festuca sulcata</i>	136,0±40,0	29,0	—	—	—	—	—	—
<i>Carex stenophylloides</i>	16,6±40,0	24,0	—	—	62,0±15,5	26,0	—	—

Таблица 4

Проективное покрытие доминантных и характерных видов злаково-полынно-рогачево-прутняковой полупустыни

Растение	1959 г.				1960 г.			
	22—25.V		24.VIII		8.VI		16.VIII	
	M±m	P	M±m	P	M±m	P	M±m	P
<i>Stipa kirghisorum</i>	9,0±1,5	16,0	1,7±0,4	23,0	1,88±0,4	22,5	1,54±0,6	35,7
<i>Artemisia tianschanica</i>	6,3±1,8	27,3	2,0±0,6	35,0	1,70±0,6	35,3	2,00±0,8	40,0
<i>Ceratocarpus utriculosus</i>	7,0±1,3	18,0	1,7±0,3	15,0	0,41±0,1	19,5	0,48±0,2	50,0
<i>Kochia prostrata</i>	1,0±0,2	21,0	0,7±0,2	22,0	0,48±0,1	16,7	0,30±0,0	0,6
<i>Ziziphora tenuior</i>	0,1±0,0	20,0	—	—	0,61±0,1	15,6	0,19±0,0	10,5
<i>Carex stenophylloides</i>	1,2±0,39	24,0	—	—	1,32±0,3	19,6	—	—
<i>Festuca sulcata</i>	1,6±0,7	24,0	—	—	—	—	—	—

Таблица 5

Весовое участие отдельных видов злаково-полюнно-рогачево-прутняковой полупустыни  
(вес в г с 0,25 м<sup>2</sup>)

Растение	1959 г.				1960 г.			
	22—25.V		24.VIII		8.VI		16.VIII	
	M±m	P	M±m	P	M±m	P	M±m	P
<i>Stipa kirghisorum</i>	4,66±0,9	16,7	1,54±0,4	23,7	1,48±0,3	22,3	2,30±0,7	28,3
<i>Artemisia tianschanica</i>	2,58±0,71	27,0	2,00±0,6	30,0	1,40±0,3	18,6	2,12±0,7	34,9
<i>Cerafocarpus utriculosus</i>	3,70±0,6	16,0	2,70±0,3	11,0	0,68±0,1	17,8	0,72±0,1	18,0
<i>Kochia prostrata</i>	0,58±0,2	31,0	1,43±0,3	22,0	0,62±0,1	17,8	0,95±0,2	23,2
<i>Ziziphora tenuior</i>	0,09±0,1	96,0	—	—	0,31±0,0	12,7	0,24±0,0	14,0
<i>Carex stenophylloides</i>	0,46±0,1	19,5	—	—	0,69±0,1	19,5	—	—
<i>Festuca sulcata</i>	0,76±0,3	42,0	—	—	—	—	—	—

ков, и поэтому дает значительную надземную биомассу в осенний период.

*Ceratocarpus utriculosus*, *Artemisia tianschanica* медленно развиваются с весны, энергичный прирост и цветение наблюдаются во второй половине лета, эти растения накапливают основную надземную биомассу в позднелетне-осенний сезон.

Значительное место в травостое занимает рогозлавник. Это ядовитое растение; наиболее токсичной для скота фазой является период цветения (с конца марта до середины апреля), тогда обычно происходит отравление овец, но и после отцветания растение остается опасным для скота своими колючими плодами, которые ранят животных и засоряют шерсть. Рогозлавник относится к числу вредных для скота растений.

*Carex stenophylloides*, *Ziziphora tenuior* в отличие от позднелетников *Artemisia tianschanica*, *Ceratocarpus utriculosus* имеют высокую численность в первую половину лета.

Проективное покрытие большинства доминирующих видов к осени увеличивается. Так, *Ceratocarpus utriculosus* 22—25 мая 1959 г. имел проективное покрытие 24,3%, а к 24 августа того же года — 17,8%; *Artemisia tianschanica* — соответственно 20,5 и 22,2; *Stipa kirghisorum* — 16 и 19,9; *Kochia prostrata* — 3,77 и 6,34; *Festuca sulcata* — 2,6 и 2,6; *Ziziphora tenuior* — 0,35 и 0,01%.

Весовое обилие доминантов двух сроков учета 1959 и 1960 гг. также возросло к осени. Для типчака характерна стабильность всех показателей обилия.

Наряду с проективным покрытием и весом, количественным показателем обилия является численность особей или побегов на единицу площади. Мы убеждаемся, что показатели численности основных доминантов возрастают к осени соответственно срокам (22—25 мая и 24 августа):

<i>Ceratocarpus utriculosus</i>	— 27,9 и 26,8%;
<i>Artemisia tianschanica</i>	— 16,3 и 19,1;
<i>Stipa kirghisorum</i>	— 13,4 и 18,9;
<i>Kochia prostrata</i>	— 6,9 и 16,5;
<i>Festuca sulcata</i>	— 5,2 и 7,4;
<i>Ziziphora tenuior</i>	— 1,5 и 0,5%

Для *Ceratocarpus utriculosus* весовое обилие и проективное покрытие находятся в отрицательной зависимости от численности. У остальных доминантов злаково-полынно-рогозчево-прутняковой полупустыни все показатели обилия имеют между собой положительную коррелятивную связь (Шарашова, 1970).

Мы кратко охарактеризовали некоторые доминантные популяции, составляющие основу травостоя. Что касается про-

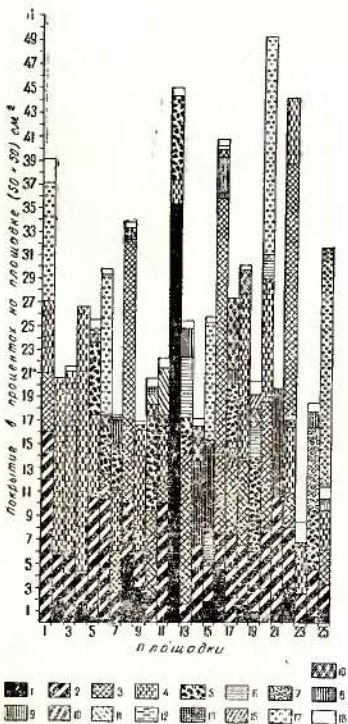


Рис. 5 Пресекившее покрытие видов в травостое злаково-полюнно-эфемеровой полупустыни (22—25.V 1959 г.).

1 — *Ceratocarpus urticulosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia tianschanica*; 4 — *Stipa kirghisicum*; 5 — *Stipa capillata*; 6 — *Stipa caucasica*; 7 — *Lastagrostis caragana*; 8 — *Festuca sulcata*; 9 — *Roegneria tianschanica*; 10 — *Carex stenophylloides*; 11 — *Polygonum aviculare*; 12 — *Dracocephalum nodulosum*; 13 — *Ceratocephalus orthoceras*; 15 — *Barbarea arcuata*; 16 — *Euphorbia alatavica*; 17 — *Girgensohnia oppositiflora*; 18 — Остальные виды.



чих видов сообщества, то показатели обилия в весенне-раннелетний период выше, чем в осенний. Если весной численность сопутствующих видов составляла 1,8%, то осенью — 0,26, проективное покрытие — соответственно 2,08 и 1,03, весовое обилие — 1,23 и 0,2%.

В полупустынном сообществе наблюдается один максимум накопления надземной массы. Большая часть урожая полупустыни приходится на весенне-раннелетний период, который является лучшим сроком скармливания данных угодий, однако допустимо и осеннее использование, основу пастбищного корма в этом случае составляет синюзия позднелетне-осенних растений.

Анализ процентного соотношения отдельных показателей обилия ведущих видов травостоя не дает еще возможности вскрыть особенности структуры сообщества и определить степень его гомогенности. Располагая данными по встречаемости, проективному покрытию, весу надземной биомассы и численности побегов и кустов всего видового состава на каждой из 25 площадок, мы считаем не лишним проанализировать имеющиеся в нашем распоряжении материалы.

Рис. 5 дает возможность судить о проективном покрытии видов в злаково-полынно-рогачево-прутняковой полупустыни. Обращает внимание большое колебание величины покрытия по отдельным учетным площадкам, которое свидетельствует о неоднородности и мозаичности травостоя, связанных, в свою очередь, с наличием парцел, характеризующихся сочетанием определенных экофитоценологических элементов.

Высокую встречаемость имеют некоторые пустынные виды как, например, *Kochia prostrata* (100%), однако степень ее проективного участия по отдельным площадкам фитоценоза колеблется в пределах от 1,5 до 15%, но это растение не проявляет никаких заметных тенденций к сопряженной встречаемости с другими видами. Аналогичную тенденцию имеет другое растение пустыни — *Ceratocarpus utriculosus*, встреченный на 16 из 25 площадок; покрытие этого растения в среднем от 2 до 8% и лишь на единичных площадках — 35%. *Artemisia tianschanica* встречена на 15 площадках. Ее покрытие 2—20%.

Представители пустынной флоры в фитоценологическом отношении не проявляют своей доминирующей роли и легко уживаются со степными элементами, встречаемость которых ниже, а колебания в величине покрытия менее значительны. Так, *Stipa kirghisorum* произрастает на 16 из 25 площадок, давая 2—12% покрытия, *Stipa capillata* — на 13 при покрытии 1—8%; *Roegneria tianschanica* — на 5 при покрытии 4,1%, а *Festuca sulcata* — на 6 площадках, давая 3,3% покры-

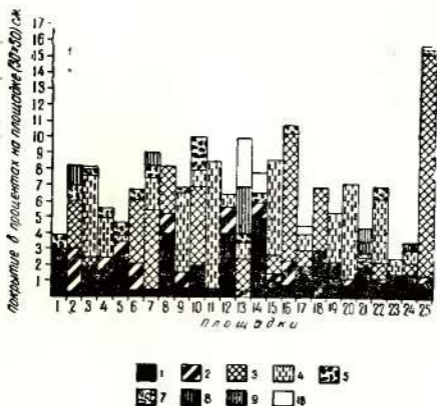


Рис. 6. Проективное покрытие видов в травостое злаково-полынно-эфемерово-й полупустыни (24.VIII 1959 г.).  
 1 — *Ceratocarpus utriculosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia tianschanica*; 4 — *Stipa kirghisorum*; 5 — *Stipa capillata*;  
 7 — *Lasiagrostis caragana*; 8 — *Festuca sulcata*; 9 — *Roegneria tianschanica*; 18 — Остальные виды.

тия. Среди степных видов уже можно выявить определенную тенденцию к сопряженной встречаемости. Ковыли, например, редко произрастают совместно с типчаком и рагнерией. На фоне пустынных элементов они образуют степные парцеллы.

Своеобразную роль в структуре сообщества играет *Euphorbia alata*, типично антисоциальное растение, которое встречается в виде отдельных высокорослых крупных экземпляров, производя на фоне низкорослого травостоя впечатление саванноидной растительности. Она зарегистрирована на 5 из 25 площадок. Покрытие ее более или менее постоянно (10—20%).

Эфемеры и эфемероиды *Ceratocephalus orthoceras*, *Arenaria serpyllifolia*, *Barbarea arcuata*, *Ziziphora tenuior*, *Draba fedtschenkoi*, *Alyssum desertorum*, *Iris kolpacowskiana*, *Allium turkestanica*, *Ixiolirion tataricum* имеют относительно высокий процент встречаемости и в той или иной сопряженной комбинации произрастают на каждой из учетных площадок. Высту-

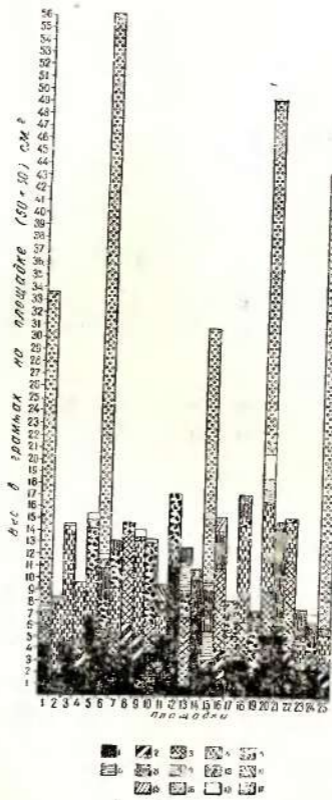


Рис. 7. Весовое участие видов в травостое злаково-полынно-эфемеровой полупустыни (22-25.V 1939 г.).  
 1 — *Ceratocarpus utriculosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia tianshanica*; 4 — *Stipa kirghisorum*; 5 — *Stipa capillata*; 6 — *Stipa caucasica*; 8 — *Festuca sulcata*; 9 — *Roegneria tianshanica*; 10 — *Carex stenophylloides*; 11 — *Polygonum aviculare*; 15 — *Barbarea arcuata*; 16 — *Girgensohnia oppositiflora*; 17 — *Euphorbia alata*; 18 — Остальные виды.

пая в качестве индикаторов на микроусловия среды, они в то же время занимают определенную экологическую нишу в структуре сообщества полупустыни. Так, *Ceratocephalus orthoceras*, как правило, занимает наиболее инсолируемые и как бы оголенные участки, свободные от выше перечисленных видов. Эфемероиды, напротив, предпочитают более увлажненные местообитания и селятся под пологом *Euphorbia alata* vicia, а в совокупности они образуют нижний ярус, использующий особенности среды приземного слоя. Во влажные сезоны с более запоздалой и прохладной весной среди эфемеров обильно встречается *Barbarea arguata*, резко снижается участие *Erysimum canescens*, но зато разрастаются северные бореальные элементы флоры *Poa bulbosa*, *Festuca sulcata*, *Carex stenophylloides* и особенно *Polygonum aviculare*. Ко второй половине вегетационного сезона все эфемеры и эфемероиды выпадают из травостоя (рис. 6). Общее проективное покрытие снижается примерно втрое, резко уменьшается величина ассимиляционной поверхности и у многолетников как пустынной, так и степной природы. У позднелетника *Artemisia tianschanica* к концу августа покрытие снижается вдвое по сравнению с учетом в конце мая. Указанное обстоятельство говорит о том, что в рассматриваемом сообществе ясно выявляется тяготение к эфемеризации даже у видов с позднелетним циклом развития, т. е. ощущается влияние общеклиматического режима западного Тянь-Шаня. И это яснее всего проявляется на величине проективного покрытия или ассимиляционной поверхности растений.

Если теперь попытаться проанализировать данные по весовому участию отдельных видов в травостое (рис. 7), то здесь наряду с общей закономерной для всех показателей обилия неоднородностью травостоя обращает внимание резкое преобладание по биомассе *Euphorbia alata* vicia при ее относительно небольшой встречаемости (20%) в фитоценозе. Интересно отметить, что именно весовое участие дает возможность рельефнее выявить черты структуры этого типа растительности. Даже при беглом взгляде на рис. 7 можно уловить его саванноидную природу (единично разбросанные пышные экземпляры *Euphorbia alata* vicia довлеют по биомассе над совокупностью прочих видов). По проективному покрытию эта закономерность не проявляется столь рельефно (сравните рисунки 5 и 7). Проективное покрытие дает возможность в определенной мере судить о фотосинтезирующей активности растений, их способности разносторонне использовать все экологические ниши среды обитания. Естественно, проективное покрытие не может довлеюще преобладать у одного и при том изредка раз-

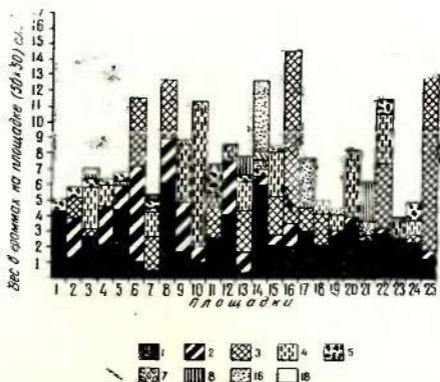


Рис. 8 Весовое участие видов в травостое злаково-полынно-зфемерово-й полупустыни (24.VIII 1959 г.).

1 — *Ceratocarpus utriculosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia transchianica*; 4 — *Stipa kirghisorum*; 5 — *Stipa capillata*; 7 — *Lasiaagrostis caragana*; 8 — *Festuca sulcata*; 16 — *Girgensohnia oppositiflora*; 18 — Остальные виды.

брошенного растения. Это дискредитировало бы в принципе идею взаимного сосуществования и утилизации солнечной энергии. Биомасса же — величина более совокупная, отражающая не столько характер использования того или иного фактора среды, сколько результативность эколого-фитоценологических взаимосвязей составных частей сообщества в связи с чем она и более рельефно характеризует особенности его структуры.

Сравнивая рисунки 8 и 6, резкой разницы в конфигурации не выявим. Травостой стабилизируется к позднелетнему периоду, более того, высыхают частично или полностью отдельные виды, фотосинтезирующая активность затухает. Таким образом, учет и весьма тщательный, какой имел место в настоящем, довольно трудоемком исследовании, дает возможность выявить черты динамики сообщества.

Рисунки 9 и 10 показывают густоту травостоя и относительную численность его ведущих популяций, вернее их способность расселяться и занимать экотоп. На рис. 9 совершен-

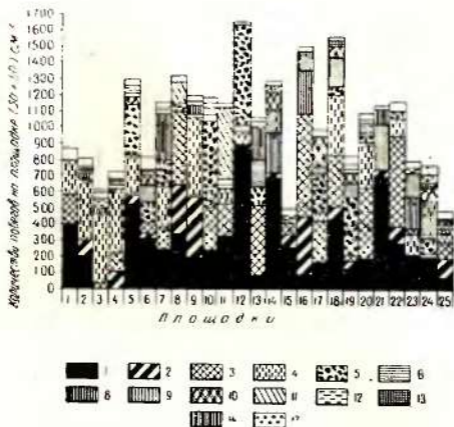


Рис. 9. Густота травостоя злаково-полянно-эфемеровой полупустыни (22—25.V 1959 г.).

1 — *Ceratocarpus utriculosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia tianschanica*; 4 — *Stipa kirghisorum*; 5 — *Stipa capillata*; 6 — *Stipa caucasica*; 8 — *Festuca sulcata*; 9 — *Roegneria tianschanica*; 10 — *Carex stenophylloides*; 11 — *Polygonum aviculare*; 12 — *Dracocephalum nodulosum*; 13 — *Ceratocephalus orthoceras*; 14 — *Ziziphora tenuior*; 17 — *Euphorbia alatavica*.

но отсутствует *Euphorbia alatavica* в связи с тем, что ее суммарная численность на 25 площадках была равна 5 экземплярам, но зато весьма существенна роль вегетативно размножающихся растений как пустынной, так и степной природы, причем довлеют последние, а именно: злаки и полынь. Резкого снижения в густоте травостоя и численности ведущих популяций к осеннему периоду не наблюдается. Так, если проективное покрытие травостоя и его биомассы с мая по август уменьшились приблизительно втрое, то густота травостоя снизилась всего в 1,5 раза, что еще раз подтверждает ранее высказанную нами мысль о том, что густота травостоя и тем более численность его ведущих популяций являются наиболее стабильными

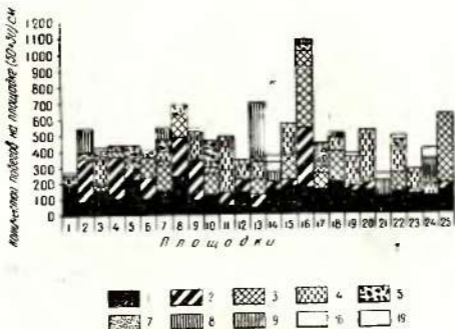


Рис. 10. Густота травостоя злаково-пыльно-эфемерово-пустыни (24.VIII 1959 г.).

1 — *Ceratocarpus urticulosus*; 2 — *Kochia prostrata*; 3 — *Artemisia tianschanica*; 4 — *Stipa kirghisorum*; 5 — *Stipa capillata*; 7 — *Euphorbia aialavica*; 8 — *Festuca suicata*; 9 — *Roegneria tianschanica*; 16 — *Girgensohnia oppositiflora*; 19 — Остальные виды.

величинами из всех показателей обилия и черт структуры сообщества (Шарашова, 1967).

Вместе с тем густота травостоя позволяет выявить насыщенность сообщества видами растений ведущих популяций и определить способность к вегетативному размножению и расселению. Сравнение весенних и осенних дат учета показывает, что в рассматриваемом сообществе активизация ростовых процессов (развертывание почек возобновления, новообразование побегов) приурочена к весенне-раннелетнему периоду.

Пустыня весной приобретает облик мезофильного сообщества, благодаря развитию эфемеров и эфемерондов, использующих весенне-раннелетний максимум осадков. Следует отметить, что в Таласском хребте эта сингузия особенно пышно развита и отражает черты западно-тянь-шанской флоры.

К осеннему периоду ростовые процессы затухают, выпадают полностью мезофильные растения, в травостое господствуют исключительно позднелетние пустынные эуксерофиты.

Анализ структуры и особенностей ритмики подобных сообществ подтверждает правомочность выделения их в особый тип растительности полупустыни, специфичный для нижнего пояса гор, подверженных воздействию среднеазиатского режима осадков.

Полупустынные сообщества в отличие от типичных пустынь сложены растительностью двух резко контрастных по эколого-биоморфологическим признакам синузий, что позволяет использовать их дважды за сезон: весной, в период развития эфемеров и эфемероидов, и осенью, а в условиях бесснежных зим частично и зимой. Основу пастбищного корма на это время составляет полынь, прутняк, изень, позднелетне-осенние растения, способные как бы консервировать на корню свою надземную биомассу.

Интенсивность использования угодий не только в весенний, но и осенний периоды определяется количеством весенних осадков.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бажецкая А. А. 1970. Биология доминантов степных и лугостепных фитоценозов северного склона хребта Таласский Ала-Тоо. Фрунзе, Автореф.
- Гордеева Т. К. и Ларин И. В. 1955. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М.—Л.
- Полятовская В. М. 1964. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. Полевая геоботаника, т. III. М.—Л.
- Рокицкий П. Ф. 1967. Биологическая статистика. М.
- Шарашова В. С. 1958. Некоторые данные по стационарному изучению растительности пастбищ Сусамыра Центрального Тянь-Шаня. Фрунзе, Тр. Ин-та бот. АН Киргиз. ССР, вып. IV.
- Шарашова В. С. 1967. Структура и ритмика травостоев мелкодериовинных степей и лугостепей Тянь-Шаня. Фрунзе.
- Шарашова В. С., Землянухин Ю. М. 1970. Корреляция основных показателей обилия вида и сообщества. «Изв. АН Киргиз. ССР», № 5.