

**Структура и продуктивность
травянистых растительных сообществ
в условиях Красноярской лесостепи**

© 2022. Н. А. Кононова, м. н. с.,

Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук,
660036, Россия, г. Красноярск, ул. Академгородок, д. 50, стр. 50,
e-mail: nata_slyusar@mail.ru

На примере вторичных по происхождению травянистых растительных сообществ Красноярской лесостепи (юг Средней Сибири, левобережье р. Енисей, 56°35'12''N, 93°01'20''E) показана их структурная организация и динамика накопления надземной фитомассы в течение вегетационного сезона. На территории исследования в качестве ведущего растительного сообщества выделен зональный суходольный остепнённый луг ассоциации *Bromus inermis* (Leyss.) Holub + heteroherbae. На южных склонах отмечена лугово-степная ассоциация *Stipa pennata* L. + heteroherbae. Изученные сообщества являются слаборазрушенными с низкой степенью пастбищной дигрессии. В настоящее время территория представляет собой залежные земли поздней стадии восстановления возрастом около 15–20 лет. Внедрение лесных видов (*Anemone sylvestris* L.) и кустарников (*Rosa acicularis* Lindl.) свидетельствует о восстановлении зональной растительности. В начале сентября за счёт активного развития высокого разнотравья на суходольном лугу формируется максимальная продуктивность зелёной и сухой массы за сезон, которая составляет 224,8 и 111,9 г/м² соответственно. В перистоковыльной луговой степи максимальная продуктивность отмечена в июне и составляет 338 г/м². Структура фитомассы простая. Преобладающими хозяйственно-ботаническими группами являются злаки и разнотравье. Изученные растительные сообщества являются продуктивными, имеют сложную структуру фитомассы и могут быть использованы в качестве ценных кормовых угодий.

Ключевые слова: лесостепь, продуктивность, флористический состав, структура фитомассы.

**Structure and productivity of herbaceous plant communities
of the Krasnoyarsk forest-steppe**

© 2022. N. A. Kononova ORCID: 0000-0002-9253-2113

Institute of biophysics SB RAS,
50/50, Akademgorodok, Krasnoyarsk, Russia, 660036,
e-mail: nata_slyusar@mail.ru

Forest-steppes zone was often regarded as a passing zone between the forest and steppe types. However, floristic studies conducted in recent years made it possible to identify the forest-steppe as an independent type with characteristic structural features of vegetation cover. On the example of secondary by origin herbaceous plant communities of the Krasnoyarsk forest-steppe (the South of Middle Siberia, left bank of the Yenisei river, 56°35'12''N, 93°01'20''E), their structural organization and dynamics of accumulation of aboveground phytomass during the growing season are shown. The formation of grass stand depends on the type and intensity of anthropogenic influence. On the territory of the research, the zonal upland meadow of the *Bromus inermis* (Leyss) Holub + heteroherbae association was identified as the leading plant community. On the southern slopes, the meadow-steppe *Stipa pennata* L. + heteroherbae association is noted. The analysis of the species composition of the study area showed that almost the whole territory belongs to long-fallow lands of the late recovery stage. It is indicated by the dominance of the terminal species of meadow steppes *Bromus inermis*, as well as the absence of weed species among the dominants. At the beginning of September, due to active development of high grasses in the upland meadow, the maximum productivity of green and dry mass for the season is formed, which is 224.8 and 111.9 g/m², respectively. In the feather grass meadow steppe, the maximum productivity 338 g/m² was recorded in June. The structure of phytomass is simple. The predominant botanical groups are cereals and various grasses. Introduction of forest species (*Anemone sylvestris* L.) and shrubs (*Rosa acicularis* Lindl.) indicates the restoration of zonal vegetation, as by decrease of the anthropogenic pressure, conditions for formation of productive meadow communities, and for further reforestation, occur.

Keywords: forest-steppe, productivity, species composition, phytomass structure.

Природная зона лесостепей долгое время не была выделена в самостоятельный тип растительности и зачастую расценивалась как переходная зона между лесным и степным типом [1–3]. Однако проведённые в последние годы флористические исследования позволили идентифицировать лесостепь как самостоятельный тип с характерными структурными особенностями растительного покрова. Сложность выделения характерных черт растительности лесостепей обусловлена, прежде всего, их изменчивостью в широтном направлении, а также антропогенной нарушенностью. Кроме того, состав и структура лесостепной растительности в Европе существенно отличается от лесостепей Азии [4]. Плодородные почвы способствуют интенсивному сельскохозяйственному освоению, а открытые пространства и относительно равнинный рельеф интересны с точки зрения строительства дорог и населённых пунктов, что приводит к изменению структуры растительности [5–6].

В литературе описаны различные варианты лесостепных сообществ Алтая [7] и Центрально-чернозёмного района [1]. Лесостепные участки, как элементы высотной поясности на хребтах Южной Сибири, рассмотрены в работе [8]. Структурная организация и флора лесных и луговых растительных сообществ юга Средней Сибири исследована многими авторами. В 1960–70-х гг. изучена растительность правобережной части Енисея вдоль Енисейского кряжа и его южных отрогов [9]. В работе [10] детально охарактеризованы исходные травяные леса и вторичные суходольные луга. Ландшафтно-экологические закономерности переходной зоны между тайгой и степью рассмотрены коллективом Института географии СО РАН [11]. После указанных экспедиций на протяжении последующих 30 лет обширных исследований внутриконтинентальных островных лесостепей Средней Сибири не проводилось. Тем не менее, благодаря современным комплексным исследованиям [12–13] получен обширный геоботанический и флористический материал, включающий инвентаризацию видового состава растений и сообществ, целостных и единых в естественно-историческом отношении.

При изучении растительности в лесостепной зоне особое значение приобретает анализ формирования растительности на территориях, ранее занятых лесными сообществами. При снижении антропогенного пресса возникают условия для формирования продуктивных луговых сообществ [14], а в дальнейшем, ве-

роятно, и лесовосстановления [10, 15]. Кроме того, в результате прекращения сельскохозяйственной деятельности на брошенных землях происходит быстрое изменение структуры растительных сообществ и их границ. В связи с этим определение текущего состояния природных систем является важной задачей с точки зрения оценки перспектив восстановления зональной растительности.

Целью работы является анализ современного состояния и продуктивности травянистых растительных сообществ различного происхождения в природно-климатических условиях Красноярской лесостепи.

Объекты и методы исследования

Территория исследования относится к Красноярской лесостепи (юг Средней Сибири) и расположена в 40 км на север от г. Красноярска в окрестностях деревни Погорелка Емельяновского района. Тестовый участок представляет собой верхнюю террасу реки Сухой Бузим, занятой травянистой растительностью (56°35'12" N, 93°01'20" E). Рельеф участка равнинный с участием микропонижений. Северная и южная стороны заняты лесными участками, преимущественно состоящими из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L. (территория Погорельского бора) и берёзой повислой (*Betula pendula* Roth) на окраинах.

Территория исследований относится к луговому сообществу, поэтому размер пробных площадей для геоботанических описаний выбран 100 м². Площадки закладывали в форме квадрата 10 м × 10 м. При проведении геоботанических описаний определены: структура фитоценозов, проективное покрытие травостоя (общее и отдельных видов), экологическая группа. Также проведён сбор встречающихся на участке исследования видов растений с целью гербаризации. Латинские названия приведены по [16].

В пределах каждой пробной площадки определена сухая надземная фитомасса. Для определения величины фитомассы были взяты укусы с 1 м² (1 м × 1 м) в четырёхкратной повторности. Для учёта количества общей сухой массы пробы (укусы) просушивали до воздушно-сухого состояния, после чего было проведено повторное взвешивание [17]. Все полученные результаты пересчитывали в г/м². Полученные данные обработаны статистически с использованием пакета MS Excel 2013. Данные о фитомассе представлены

средним арифметическим с доверительным интервалом. Степень сходства видового состава рассчитана с помощью коэффициента Чекановского-Съёренсена [18].

Результаты и обсуждение

Изучаемые растительные сообщества являются вторичными по происхождению, образованы на участке, занятом ранее лесным сообществом. Чёткие границы северной и южной частей территории обусловлены вырубкой лесной растительности. Участок, вероятно, использовался под сельскохозяйственные посеы и в настоящее время представляет собой залежные земли поздней стадии восстановления возрастом около 15–20 лет [19, 20].

На территории исследования в качестве ведущего растительного сообщества на высокой террасе реки Сухой Бузим выделен разнотравно-костровый остепнённый луг, относящийся к классу формаций суходольных лугов (ассоциация *Bromus inermis* (Leyss.) Holub + heteroherbae). На южных склонах террасы отмечена перистоковыльно-разнотравная луговая степь, относящаяся к формации ковыльной (с ковылём перистым) луговой степи (ассоциация *Stipa pennata* L. + heteroherbae).

Для разнотравно-кострового (Ф.1) сообщества характерен равномерный растительный покров с локальными изменениями структуры в микропонижениях. Флористический состав включает 36 видов высших сосудистых растений. Преобладают представители семейств Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Rosaceae. По жизненным формам доминируют многолетние травянистые стержнекорневые и корневищные виды, из кустарников единично отмечен *Rosa acicularis* Lindl.

Экологический состав видов характерен для умеренно влажных местообитаний (луговая степь, остепнённый луг) [21] и представлен главным образом мезофитами (*Festuca pratensis* Huds., *Geranium pratense* L., *Bromus inermis* (Leyss.) Holub, *Vicia cracca* L. и др.) и мезоксерофитами (*Fragaria viridis* (Duchesne) Weston, *Potentilla tanacetifolia* Wild. Ex Schldl).

Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя варьирует в течение вегетационного сезона от 30 до 60%. Основным доминантом является многолетний длиннокорневищный злак *B. inermis*, проективное покрытие (ПП) которого составляет 20–25%. Бобовые встречаются единично и представлены, главным образом, остролодочником шишковидным

(*Oxytropis strobilacea* Bunge) и горошком мышиным (*V. cracca*). Единично отмечены выраженные монодоминантные пятна, занятые ценопопуляциями ветреницы лесной (*Anemone sylvestris* L.). Диаметр пятен около 2 м. В составе фитоценоза более 50% видов могут быть приурочены к залежным и сорным местообитаниям, что связано с антропогенной нагрузкой в виде выпаса крупного рогатого скота. Участок имеет низкую степень пастбищной дигрессии, выбитые участки отсутствуют.

Перистоковыльно-разнотравное сообщество (Ф.2) имеет довольно чёткую границу с Ф.1, что связано с антропогенным происхождением границ последнего и изменением рельефа (крутизна склона под фитоценозом возрастает). Следов выпаса не отмечено. Видовой состав перистоковыльно-разнотравного фитоценоза включает 27 видов высших сосудистых растений, которые относятся к 9 семействам. Преобладают представители семейств Asteraceae, Rosaceae, Fabaceae, Poaceae. По жизненным формам доминируют многолетние травянистые стержнекорневые (69% от общего числа видов) и многолетние корневищные виды (27% от общего числа видов).

По отношению к фактору увлажнения преобладающей экогруппой являются мезофиты (*Artemisia vulgaris* L., *A. millefolium*, *Geranium pratense* L.) и мезоксерофиты (*S. pennata*, *Trifolium lupinaster* L.). Заметно участие мезогигрофита лабазника вязолистного *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.

Общее проективное покрытие травостоя составляет 60–80%. Доминирующее разнотравье представлено лапчаткой рябинколистной, лапчаткой вильчатой, ПП которых составляет 10 и 5% соответственно. Распространёнными являются бобовые: клевер люпиновый (ПП 2–3%), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) (ПП 5–7%), мышиный горошек (*V. cracca*) (ПП 2–3%). Высокая доля бобовых свидетельствует о более благоприятных эдафических условиях и о низком антропогенном влиянии. Злаковую основу составляет типичный доминант луговой степи ковыль перистый (*S. pennata*) [22] с ПП до 25%, а также мятлик луговой (*Poa pratensis* L.) и овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.) с ПП 10 и 5% соответственно.

Видовой состав вышеописанных растительных сообществ имеет значительную степень сходства. Сообщества имеют 20 общих видов, коэффициент сходства Чекановского-Съёренсена составляет 73%.

С целью оценки функционального состояния растительных сообществ выполнена оценка их биологической продуктивности. Величина сухой надземной фитомассы изучаемых растительных сообществ соответствует зоне луговых степей Западной Сибири [23]. В начале вегетационного сезона (29 мая) в разнотравно-костровом сообществе отмечается большая доля ветоши (56%), что является закономерным для слаборазрушенных травянистых сообществ с доминированием злаков [20]. Продуктивность сухой массы равна 33,7 г/м² (рис. 1). Основу травостоя составляет вегетативная масса доминанта ковра безостого. В связи с обильными осадками в мае и температурой воздуха в пределах средней многолетней нормы, в июне отмечается увеличение зелёной массы злаков в 3 раза. В начале сентября за счёт активного развития высокого разнотравья, а также сохранения побегов второй генерации и плодоношения в разнотравно-костровом сообществе формируется максимальная продуктивность зелёной и сухой массы за сезон, которая составляет 224,8 и 111,9 г/м² соответственно. Умеренная антропогенная нагрузка не приводит к изъ-

тию органического вещества из сообщества, что способствует накоплению прошлогодней мортмассы (ветоши) в начале вегетационного сезона.

В перистоковыльно-разнотравном фитоценозе (Ф.2) отмечается увеличение общей продуктивности по сравнению с Ф.1. Существенные отличия заметны при накоплении сырой фитомассы, максимальная величина которой формируется в июне и составляет 338 г/м².

Изменения, происходящие в растительных сообществах под влиянием природно-климатических и антропогенных факторов, отражаются на структуре фитомассы и зависят от доли участия видов различных ботанических групп в травостое. Структура фитомассы разнотравно-кострового сообщества простая. Преобладающими хозяйственно-ботаническими группами являются злаки и разнотравье (рис. 2). Доминант костёр безостый и другие злаки относятся к хорошо поедаемым растениям. В составе разнотравья ядовитых видов не обнаружено.

Для перистоковыльно-разнотравного фитоценоза характерна более высокая ве-

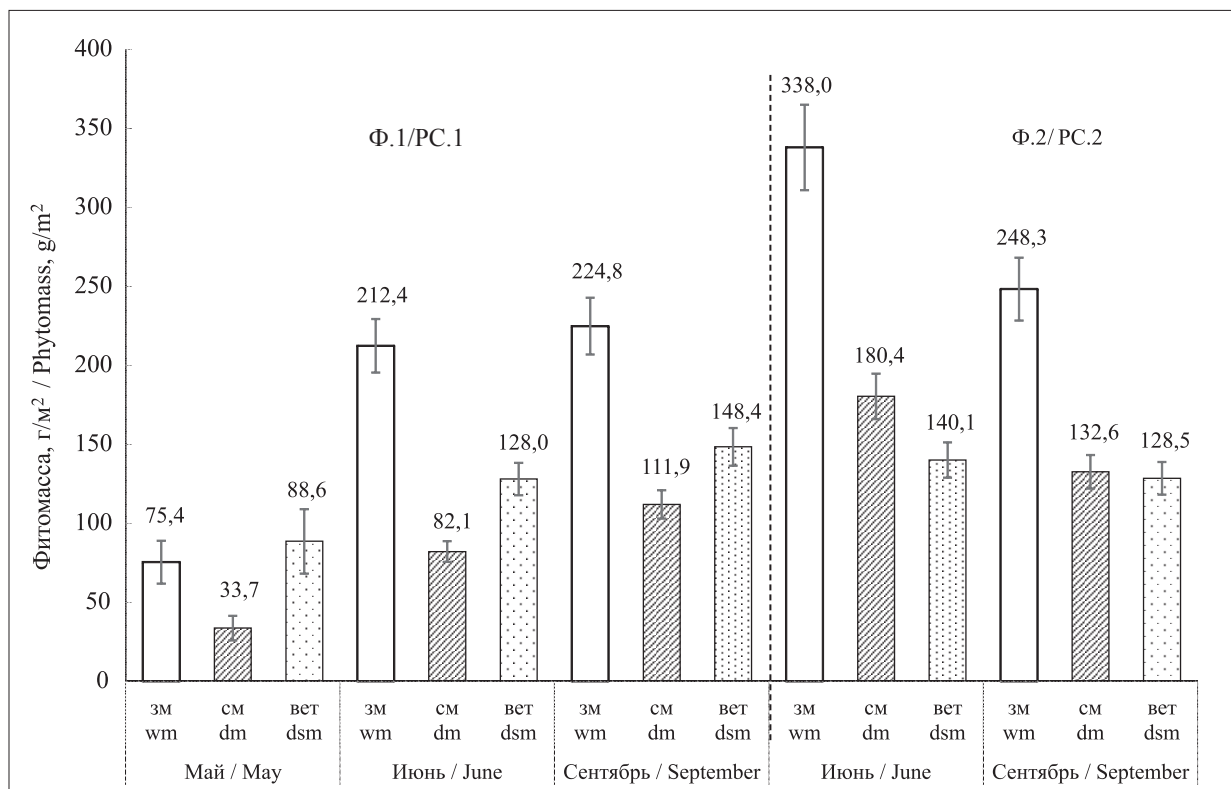


Рис. 1. Надземная фитомасса сообществ (2017 г.): зм – зелёная масса; см – сухая масса; вет – ветошь. Данные представлены в виде средней арифметической с доверительными интервалами ($n = 4$). Обозначения Ф.1 и Ф.2 приведены в тексте
Fig. 1. Above-ground phytomass of plant communities (2017): wm – wet mass; dm – dry mass; dsm – dead standing phytomass. On the X-axis – season (month); on the Y-axis – above-ground phytomass, g/m². Data is presents as mean with confidence interval ($n = 4$). The designations PC.1 and PC.2 are given in the text

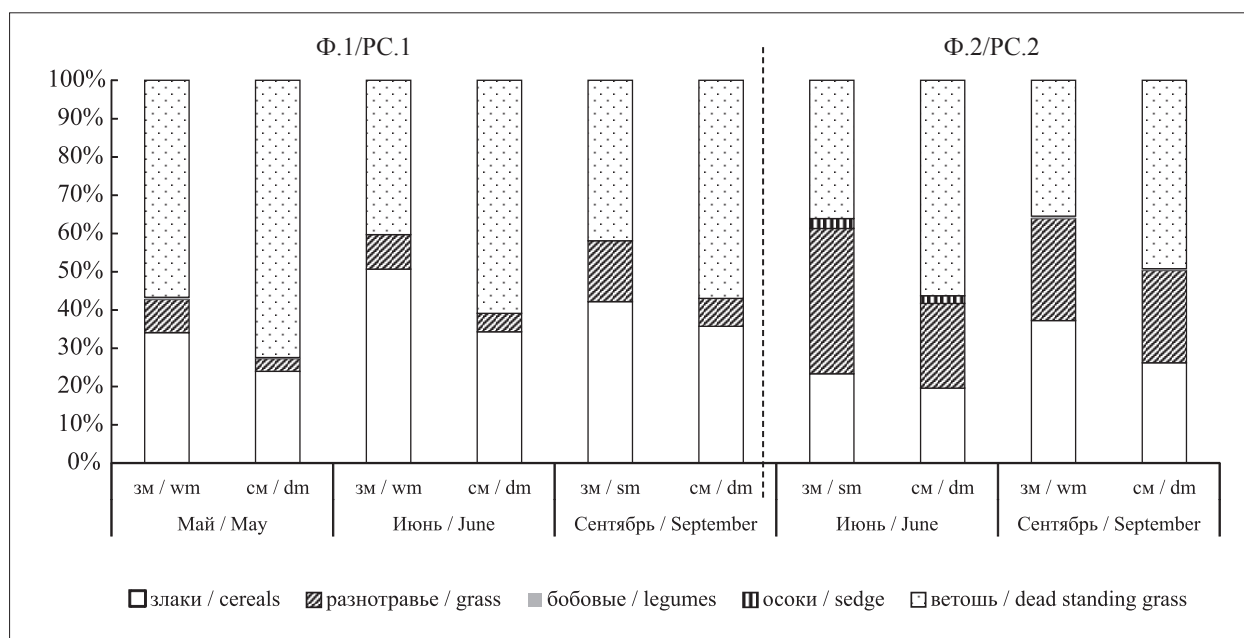


Рис. 2. Структура надземной фитомассы травянистой растительности (2017 г.): зм – зелёная масса; см – сухая масса. Обозначения Ф.1 и Ф.2 приведены в тексте
Fig. 2. The structure of above-ground phytomass vegetation (2017): wm – wet mass; dm – dry mass. The designations PC.1 and PC.2 are given in the text

личина фитомассы за счёт доминирующего разнотравья, а также высокого ПП злаков-субдоминантов. Структура фитомассы более сложная, чем у Ф.1. Заметно участие бобовых, суммарное ПП которых составляет 11%. Хозяйственно-ценными видами являются клевер луговой, клевер люпиновый и горошек приятный.

Заключение

Современное состояние и структура растительного покрова определяется в очень большой степени природно-климатическими условиями территории. Ранее показано, что влияние межгодовых изменений количества осадков в совокупности с отсутствием древесного яруса в лесостепной зоне приводит к более долгосрочным и межгодовым изменениям в видовом составе и структуре травянистых сообществ. Особая роль в формировании травостоя принадлежит виду и интенсивности антропогенного влияния в настоящее время и предшествующие годы [24]. Анализ видового состава участка лугово-степной растительности в окрестностях д. Погорелка показал, что почти вся территория относится к залежным землям поздней стадии восстановления. Об этом свидетельствует доминирование терминального вида луговых степей костра безостого, а также отсутствие сорных видов в числе доминантов [20]. Появление во влажный 2017 г. луговых и лесных видов, таких

как ветреница лесная, земляника зелёная, а также кустарника шиповника иглистого, позволяет говорить о формировании зонального сообщества. Кроме того, снижение антропогенной нагрузки, согласно литературным данным, будет способствовать дальнейшему внедрению луговых видов с постепенным преобладанием кустарников и древесной растительности [15]. Увеличение ПП лесных видов и кустарников позволит увеличить биоразнообразие сообществ и повысит продуктивность пастбищ естественным способом без участия человека [25, 26]. Перистоковыльно-разнотравное сообщество, произрастающее на южном склоне речной террасы, является слаборазрушенным и естественным по происхождению. Здесь не обнаружено видов, типичных для восстановительных стадий на залежных землях, а также следов выпаса. Обилие ветоши в начале и конце вегетационного сезона способствует формированию естественного продукционного процесса на участке.

Проведённый анализ современного состояния растительных сообществ луговых степей, сформированных в природно-климатических условиях Красноярской лесостепи, показал, что сообщества являются слаборазрушенными, с низкой степенью пастбищной дигрессии. Внедрение лесных видов и кустарников свидетельствует о восстановлении зональной растительности. Лугостеп-

ные сообщества являются продуктивными, имеют сложную структуру фитомассы, в связи с чем могут быть использованы в качестве ценных кормовых угодий.

References

1. Bobrovskaya N.I., Kazantseva T.I., Pashchenko A.I., Tishchenko V.V. Vegetation of meadow steppes of Central Chernozem Region (Kamennaya Steppe) and its dynamics // *Botanicheskiy zhurnal*. 2018. V. 103. No. 3. P. 382–395 (in Russian). doi: 10.1134/S0006813618030079
2. Mordkovich V.G. West siberian forest-steppe is a cluster of biodiversity, a universal biome, and a reserve of forthcoming biogeographic reconstructions // *Contemporary Problems of Ecology*. 2012. V. 5. No. 1. P. 17–22. doi: 10.1134/S199542551201002X
3. Bergmeier E., Petermann J., Schröder E. Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: diversity, threats and conservation // *Biodivers. Conserv.* 2010. V. 11. P. 2995–3014. doi: 10.1007/s10531-010-9872-3
4. Bátori Z., Erdős L., Kelemen A., Deák B., Valkó O., Gallé R., Bragina T.M., Kiss P.J., Kröel-Dulay G., Tölgyesi C. Diversity patterns in sandy forest-steppes – a comparative study from the western and central Palaearctic // *Biodivers. Conserv.* 2018. V. 27. P. 1011–1030. doi: 10.1007/s10531-017-1477-7
5. Berzin A.M., Polosina V.A., Semenov V.I. Agricultural and physical factors of leached chernozem fertility in the Krasnoyarsk forest steppe // *Vestnik KrasGAU*. 2012. No. 5. P. 141–147 (in Russian).
6. Zharinova N.Yu., Yamskikh G.Yu. The morphology of the floodplain soils of Krasnoyarsk forest-steppe // *Vestnik Kemerovskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 2015. V. 4–3 (64). P. 146–151 (in Russian).
7. Makunina N.I. Moderately cold forest-steppe of Altai Mountains // *Turczaninowia*. 2012. V. 15. No. 1. P. 108–124 (in Russian).
8. Namzalov B.B., Kholboeva S.A., Baskhaeva T.G., Tsirenova M.G., Korolyuk A.U., Mongush A.M. Features of structure in zonal forest-steppe ecotone of South Siberia and Central Asia // *Arid Ecosystems*. 2012. V. 2. No. 2. P. 78–85. doi: 10.1134/S2079096112020072
9. Vegetation of the right bank of the Yenisei / Ed. A.V. Kuminova. Novosibirsk: Nauka, 1971. 380 p. (in Russian).
10. Pavlova G.G. Upland meadows of the south of Central Siberia. Novosibirsk: Nauka, 1980. 216 p. (in Russian).
11. Bessolicina E.P., Kakareka S.V., Krauklis A.A., Kremer L.K. Geosystem of taiga/steppe contacts: south of Central Siberia. Novosibirsk: Nauka, 1991. 217 p. (in Russian).
12. Antipova E.M. Flora of inland continental island forest-steppes of Central Siberia. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University, 2012. 662 p. (in Russian).
13. Antipova E.M. Vegetation of the northern forest-steppes of Central Siberia. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University, 2016. 300 p. (in Russian).
14. Novikova L.A., Pankina D.V., Mironova A.A. The dynamics of the Central Russian meadow steppes and the problem of their preservation // *Biology Bulletin*. 2017. V. 44. No. 5. P. 506–510. doi: 10.1134/S1062359017050120
15. Luza A.L., Carlucci M.B., Hartz S.M., Duarte L.D.S. Moving from forest vs. grassland perspectives to an integrated view towards the conservation of forest-grassland mosaics // *Natureza & Conservação*. 2014. V. 12. No. 2. P. 166–169. doi: 10.1016/j.ncon.2014.09.005
16. Cherepanov S.K. Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR). Sankt-Peterburg: World and Family, 1995. 992 p. (in Russian).
17. Zorkina T.M. Fitotsenologiya. Abakan: Khakasskiy gosudarstvennyy universitet im. N.F. Katanova, 2003. 48 p. (in Russian).
18. Lakin G.F. Biometrics. Moskva: Vysshaya Shkola, 1990. 351 p. (in Russian).
19. Shevyrnogov A.P., Pisman T.I., Kononova N.A., Botvich I.Yu., Larko A.A., Vysotskaya G.S. Seasonal dynamics of vegetation on fallow lands in Krasnoyarsk forest steppe according to terrain and satellite data // *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*. 2019. V. 55. No. 9. P. 1353–1361. doi: 10.1134/S0001433819090470
20. Titlyanova A.A., Sambuu A.D. Succession in Grasslands. Novosibirsk: Siberian Branch, 2016. 191 p. (in Russian).
21. Malaya Yu.I. Ecological features of ecotone “forest-steppe–steppe” // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2012. V. 14. No. 1–6. P. 1489–1492 (in Russian).
22. Korolyuk A.Ju., Makunina N.I. Meadow steppes of Altai-Sajan mountain area. A general characteristic // *Krylovia*. 2000. V. 2. No. 1. P. 26–37 (in Russian).
23. Rodin L.E., Bazilevich N.I. Dynamics of the organic matter and biological turnover of ash elements and nitrogen in the main types of the world vegetation. Moskva: Nauka, 1965. 253 p. (in Russian).
24. Kertész M., Aszalós R., Lengyel A., Ónodi G. Synergistic effects of the components of global change: increased vegetation dynamics in open, forest-steppe grasslands driven by wildfires and year-to-year precipitation differences // *PloS One*. 2017. V. 12. Article No. e0188260. doi: 10.1371/journal.pone.0188260
25. Kelemen A., Tölgyesi C., Kun R., Molnár Z., Vadász C., Tóth K. Positive smallscale effects of shrubs on diversity and flowering in pastures // *Tuexenia*. 2017. V. 37. P. 399–413. doi: 10.14471/2017.37.009
26. Erdős L., Ambarli D., Anenkhonov O.A., Bátori Z., Cserhalmi D., Kiss M., Kröel-Dulay Gy., Liu H., Magnes M., Molnár Zs., Naqinezhad A., Semishchenkov Y.A., Tölgyesi Cs., Török P. The edge of two worlds: a new review and synthesis on Eurasian forest-steppes // *Appl. Veg. Sci*. 2018. V. 21. P. 345–362. doi: 10.1111/avsc.12382