

Состояние ценопопуляций бобовых (Fabaceae) на степных пастбищах Республики Алтай

© 2023. Н. А. Карнаухова¹, к. б. н., доцент, с. н. с.,
Г. К. Зверева^{2,3}, д. б. н., профессор, г. н. с.,

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Россия, г. Новосибирск, ул. Золотогорная, д. 101,

²Новосибирский государственный педагогический университет,
630126, Россия, г. Новосибирск, ул. Вилюйская, д. 28,

³Сибирский федеральный научный центр агробιοтехнологий РАН,
630501, Россия, г. Краснообск, ул. Центральная, д. 2б,
e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru, labsp@ngs.ru

Изучалось влияние выпаса сельскохозяйственных животных на виды семейства Fabaceae в степных сообществах Республики Алтай. Установлено, что на степных пастбищах среднегорий наблюдается широкое проявление признаков пастбищной дигрессии, свидетельствующих в основном о наличии интенсивного выпаса сельскохозяйственных животных. Участие бобовых растений в живой надземной фитомассе в формирующихся переходных сообществах колеблется от 25–50% в луговых степях до 5–28% в настоящих степях и до 11–17% в опустыненных ценозах, что во многом определяется особенностями их адаптации к пастбищной нагрузке и к природно-климатическим факторам. Под влиянием интенсивного выпаса на степных пастбищах Республики Алтай у большинства видов бобовых наблюдается ускоренное старение и уменьшение величины продуктивности надземной массы. Усиленный выпас отрицательно влияет как на морфометрические показатели всех изученных видов, так и на онтогенетическую структуру их ценопопуляций. Степень устойчивости к антропогенному воздействию каждого вида во многом определяется принадлежностью к той или иной жизненной форме и её лабильностью. Наименее устойчивыми к выпасу и скашиванию оказались длиннопобеговые каудексовые многолетники, которые встречаются только на начальных стадиях угнетения травостоя, так как при регулярном отчуждении побегов не образуют семена и быстро выпадают из травостоя (*Onobrychis arenaria*, *Astragalus austriacus*). Корнеотпрысковые (*Medicago falcata*) и корневищные (*Astragalus tibetanus*) виды могут удерживаться в сообществах при отсутствии семенного возобновления. Полурозеточные (*Astragalus austrosibiricus*, *Hedysarum gmelinii*) и розеточные (*Astragalus laguroides*, *A. testiculatus*, *A. dilutus*, *Gueldenstaedtia monophylla*, *Oxytropis pumila*) каудексовые стержнекорневые многолетники способны к восстановлению ценопопуляций после прекращения пастбищной нагрузки за счёт почек возобновления, сохраняющихся на многолетних частях каудекса.

Ключевые слова: Fabaceae, пастбищная дигрессия, надземная фитомасса, ценопопуляции.

Status of coenopopulations of legumes (Fabaceae) on steppe pastures of the Altai Republic

© 2023. N. A. Karnaukhova¹ ORCID: 0000-0001-8769-3142,
G. K. Zvereva^{2,3} ORCID: 0000-0001-6282-8688

¹Central Siberian Botanical Garden SB RAS,
101, Zolotodolinskaya St., Novosibirsk, Russia, 630090,

²Novosibirsk State Pedagogical University,
28, Viluiskaya St., Novosibirsk, Russia, 630126,

³Siberian Federal Scientific Center of Agrobiotechnologies of the RAS,
2b, Tsentralnaya St., Krasnoobsk, Russia, 630501,
e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru, labsp@ngs.ru

The influence of grazing on the species of the Fabaceae family in the steppe communities of the Altai Republic was studied. It was found that on the steppe pastures of the middle mountains, there is a wide manifestation of signs of pasture digression, which mainly indicate the presence of intensive grazing of farm animals. The participation of leguminous plants in living aboveground phytomass in emerging transitional communities ranges from 25–50% in meadow steppes to 5–28% in real ones and up to 11–17% in desertified cenoses, which is largely determined by the peculiarities of their

adaptation to pasture load and to natural and climatic factors. Under the influence of intensive grazing on the steppe pastures of the Altai Republic, accelerated aging and a decrease in the productivity of the aboveground mass are observed in most legume species. Enhanced grazing negatively affects both the morphometric parameters of all studied species and the ontogenetic structure of their coenopopulations. The degree of resistance to anthropogenic impact of each species is largely determined by its belonging to a particular life form and its lability. The least resistant to grazing and mowing were long-shoot caudex perennials, which are found only in the initial stages of herbage suppression, since with regular alienation of shoots they do not form seeds and quickly fall out of the herbage. Rhizomatous (*Medicago falcata*, *Astragalus tibetanus*) species can be kept in communities in the absence of seed renewal. Semi-rosette (*Astragalus austrosibiricus*, *Hedysarum gmelinii*) and rosette (*Astragalus laguroides*, *A. testiculatus*, *A. dilutus*, *Gueldenstaedtia monophylla*, *Oxytropis pumila*) tap-rooted perennials are capable of restoring cenopopulations after cessation of pasture load due to renewal buds remaining on perennial parts of the caudex. When growing conditions change (temporary cessation or reduction of pasture load, good moisture), adaptive reactions are activated aimed at the rapid growth of shoots after the removal of the negative factor.

Keywords: Fabaceae, pasture digression, aboveground phytomass, coenopopulations.

Современные процессы деградации и опустынивания степных экосистем свидетельствуют о значительном влиянии выпаса скота на растительный покров [1, 2]. Растительность степных сообществ Горного Алтая интенсивно используется под выпас сельскохозяйственных животных, при этом пастбищная нагрузка за последние годы увеличилась в связи с возросшим поголовьем [3]. Известно, что бессистемный выпас приводит к развитию пастбищной дигрессии, при которой наблюдается уменьшение проективного покрытия и высоты травостоя, угнетение и выпадение ценных кормовых растений, а также снижение запасов фитомассы. В результате формируются малопродуктивные вторичные ценозы, что показано для степной растительности как отечественными [4–7], так и зарубежными исследователями [8–14].

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 [15]. Виды семейства Fabaceae, произрастающие в Республике Алтай, обитают в широком диапазоне местообитаний и при различной антропогенной нагрузке [16]. Многие из них относятся к хорошим кормовым растениям. Снижение массы бобовых происходит по мере усиления дигрессии от первой стадии до третьей, например, в горных и луговых степях Северной части Центральной Монголии – в 4,1–4,7 раза [17]. Исследования устойчивости видов семейства Fabaceae к выпасу не проводились.

Для определения ответной реакции растений на неблагоприятные воздействия внешних факторов нередко используется сравнительное изучение их организменных и популяционных параметров в различных условиях произрастания [18–22].

Цель работы: изучение влияния пастбищной дигрессии на организменные и популяционные показатели бобовых в Республике Алтай.

Объекты и методы исследования

Объектами исследований являются растения и сообщества естественных пастбищ среднегорий Республики Алтай. На пастбищах с различной стадией дигрессии в 2017–2020 гг. проводили изучение структуры ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* Schischkin., *A. austriacus* Jacq., *A. brevifolius* Ledeb., *A. dilutus*, *A. laguroides* Pall., *A. rytidocarpus* Ledeb., *A. testiculatus* Pall., *A. tibetanus* Benth. ex Bunge, *Gueldenstaedtia monophylla* Fischer, *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Oxytropis pumila* Fischer ex DC и др.

Исследование состояния онтогенетической структуры ценопопуляций (ЦП) видов проведено согласно общепринятым методикам [18, 19, 23–25]. При определении пастбищной дигрессии (ПД) использованы подходы А.А. Горшковой [26]. Различали 4 стадии пастбищной дигрессии: I – естественное состояние растительности при незначительном выпасе; II – начальные стадии угнетения травостоя при постоянном выпасе; III – угнетение травостоя при усиленном выпасе; IV – сбой. Запасы надземной массы определяли укосным методом на учётных площадках размером 0,25 м² в 10-кратной повторности. Надземная фитомасса (НФМ) состоит из живой (зелёной) фитомассы (живая НФМ) и надземной мортмассы (НММ), включающей ветошь и подстилку [27].

Сбор материала осуществляли в пределах одного участка ассоциации внутри её контура в период цветения изучаемых видов. Видовой состав выявляли на площадках в 100 м². На-

Таблица 1 / Table 1

Краткая характеристика изученных степных пастбищ Республики Алтай
Brief description of the studied steppe pastures of the Altai Republic

№ ПД No. SPD	Сообщество Community	Координаты Coordinates	ОПП, % ППБ TPC, % PCL	ЖНФМ НМБ LAP AML
Луговая степь / Meadow steppe				
1 II	Тимьяново-злаково-бобовое <i>Thyme-cereals-legumes (Astragalus austrosibiricus, Onobrychi sarenaria, Stipa capillata, Festuca valesiaca, Thymus mongolicus)</i>	50°47'47,66"N 88°01'08,63"E	50–85 25–30	27,3 13,7
2 II–III	Гетеропахпусово-ковыльно-бобовое <i>Altai astra-feather-grass-legumes (Astragalus austrosibiricus, A. tibetanus, Medicago falcata, Stipa capillata, Heteropapus altaicus)</i>	50°14'50,13"N 87°42'42,35"E	40–85 25–30	35,6 8,9
Настоящая степь / Real steppe				
3 III	Копеечниково-лапчатково-ковыльное <i>Tick trefoil-quinquefoil-feather-grass (Stipa capillata, Potentilla acaulis, Hedysarum gmelinii)</i>	50°50'00,47"N 85°54'44,02"E	40–50 15–18	10,6 1,8
4 III–IV	Осоково-злаково-полынное <i>Sedge-cereals-sagebrush (Artemisia frigida, Stipa capillata, Agropyron kazachstanicum, Festuca ovina, Carex duriuscula)</i>	50°50'54,65"N 85°49'09,50"E	45–55 3	15,0 4,2
5 III–IV	Полынно-осоковое / Sagebrush-sedge <i>(Carex duriuscula, Artemisia frigida)</i>	50°46'41,41"N 88°13'59,22"E	25–40 0–0,1	14,3 Нет
6 II–III	Лапчатково-осоково-злаковое <i>Quinquefoil-sedge-cereals (Stipa capillata, Phleum phleoides, Festuca valesiaca, Carex duriuscula, C. korshinskyi, Potentilla acaulis)</i>	50°44'58,95"N 88°03'38,14"E	55–65 0–0,1	16,5 2,0
7 III	Мятликово-полынное / Bluegrass-sagebrush <i>(Artemisia frigida, Poa attenuata)</i>	50°12'29,76"N 88°02'17,53"E	30–40 0,1	9,6 0,7
Настоящая каменистая степь / Real rocky steppe				
8 II–III	Полынно-тонконогово-горноколосниковое <i>Sagebrush-June grass-Orostachys (Koeleria cristata, Orostachys spinosa, Carex duriuscula)</i>	50°00'43,68"N 88°43'07,70"E	50–75 1–8	9,4 0,5
9 III–IV	Ковыльно-полынно-лапчатковое <i>Feather-grass-sagebrush-quinquefoil (Potentilla acaulis, Artemisia frigida, Stipa capillata)</i>	50°24'33,59"N 86°45'24,09"E	50–60 0,5	8,0 0,5
Опустыненная каменистая степь / Deserted rocky steppe				
10 III	Житняково-галечневоковыльное <i>Agropyron-pebbly feather-grass (Stipa glareosa, Agropyron kazachstanicum)</i>	50°02'25,22"N 88°31'49,24"E	10–20 0–0,1	5,1 0,6
11 II–III	Бобово-галечневоковыльно-житняковое <i>Legumes-pebbly feather-grass-Agropyron (Agropyron kazachstanicum, Stipa glareosa, Astragalus dilutus, Oxytropis pumila, Astragalus laguroides)</i>	50°05'46,20"N 88°21'54,19"E	10–30 0–15	4,2 0,7

Примечание: ПД – стадия пастбищной дигрессии, ОПП – общее проективное покрытие, ППБ – проективное покрытие бобовых, ЖНФМ – живая надземная фитомасса, НМБ – надземная масса бобовых (ц воздушно-сухой массы/га).

Note: SPD – stage of pasture digression, TPC – total projective cover, PCL – projective cover of legumes, LAP – live aboveground phytomass, AML – aerial mass of legumes (centner of air-dry mass/ha).

звания видов высших растений даны по сводке С.К. Черепанова [28]. Биометрические показатели обработаны статистически при помощи программ Excel и Statistica.

Результаты и обсуждение

Интенсивный выпас сельскохозяйственных животных приводит к тому, что в большинстве степных сообществ Республики Алтай выявляются черты пастбищной дигрессии, из-за чего в сообществах снижаются продуктивность и высота, а общее проективное покрытие становится неравномерным (табл. 1).

В луговых степях при умеренной пастбищной нагрузке злаки, представленные в основном *Stipa pennata* L., *S. capillata* L., *Phleum phleoides* (L.) Karsten, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski и *Festuca ovina* L., составили 8–24% от живой НФМ. Доля разнотравья изменялась от 7 до 10%, при этом местами наблюдалось разрастание *Artemisia frigida* Willd., *Potentilla acaulis* L. и *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr.

Более интенсивному выпасу подвержены сообщества настоящих степей, часто они находятся на последних стадиях ПД и отличаются выраженной мозаичностью травостоя. В качестве доминантов и содоминантов переходных ценозов нередко выступают дигрессионно устойчивые виды растений, такие как *Artemisia frigida*, *A. santolinifolia* Turcz. Ex Bess., *Potentilla acaulis* и *Carex duriuscula* С.А. Мей. Злаки составляют 18–50% от живой НФМ, среди них более всего *Festuca ovina*, *F. valesiaca* Gaudin, *Koeleria cristata* и *Agropyron kazachstanicum* (Tzvelev) Peschkova, отдельными особями встречается *Stipa capillata*. Для каменистых вариантов настоящих степей при усиленном выпасе также характерно широкое присутствие *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis* и *Carex duriuscula*, при этом значительную долю в сообществах занимают полукустарнички (*Artemisia frigida*, *Thymus mongolicus*, *Bassia prostrata* (L.) Scott) и разнотравье (*Orostachys spinosa* (L.) С.А. Мей., *Iris humilis* Georgi и др.). Среди злаков более устойчивы и часто встречаются *Koeleria cristata*, *K. altaica* (Domin) Krylov и *Agropyron kazachstanicum*.

Наиболее низкие запасы надземной фитомассы и разреженный травостой наблюдается в опустыненных каменистых степях, которые используются для выпаса преимущественно в весенне-раннелетний период. Основу продуктивности сообществ во второй половине летнего периода составляли *Stipa glareosa*

P.A. Smirn., *Agropyron kazachstanicum*, а также *Caragana pygmaea*, *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Bassia prostrata* и *Artemisia frigida*.

Доля бобового компонента в живой НФМ деградированных сообществ луговых степей составила 25–50% и включала преимущественно *Astragalus austrosibiricus*, *A. tibetanus*, *Onobrychis arenaria* и *Medicago falcata*. Весовое участие бобовых в ценозах настоящих степей колебалось от 7 до 28%, среди них более часто встречались *Astragalus austrosibiricus*, *A. tibetanus*, *A. testiculatus*, *Hedysarum gmelinii*, *Medicago falcata*. В структуре живой НФМ настоящих каменистых степей масса бобовых составила 5–8%, среди них рассеяно присутствовали *Caragana pygmaea*, виды рода *Astragalus*: *A. brevifolius*, *A. laguroides*, *A. austrosibiricus* и *A. testiculatus*. В сообществах опустыненных каменистых степей на фоне низкой продуктивности доля бобовых растений изменялась от 11 до 17%, более адаптированными к этим условиям оказались *Astragalus laguroides*, *A. dilutus* и *Oxytropis pumila*.

В луговых степях при слабой пастбищной нагрузке многие бобовые (*Onobrychis arenaria*, *Medicago falcata*, *Astragalus austrosibiricus*, *Hedysarum gmelinii*) имеют хорошие морфометрические показатели и накапливают значительную надземную массу (табл. 2). Наибольшие показатели отмечены у особей *A. austrosibiricus*, так как при незначительном выпасе (I стадия ПД) их каудекс слабо разбивается и разрастается до 10–20 см, из его почек может отрастать от 20 до 60 побегов. При усилении нагрузки скота все биометрические показатели астрагала уменьшаются, особенно резко для надземной части и числа побегов на особь.

На начальных стадиях ПД в луговых степях структура ЦП многих видов нормальная, полночленная (*Astragalus austrosibiricus*, *Hedysarum gmelinii*) или неполночленная (*Astragalus tibetanus*, *Onobrychis arenaria* и др.). Так, у *Medicago falcata* и *Onobrychis arenaria* она неполночленная с преобладанием генеративных растений (100–86,6%). У *M. falcata* это связано с большим количеством генеративных парциальных образований и отсутствием семенного размножения из-за скашивания растений во время цветения (табл. 3, № 2). Наличие подростка из виргинильных особей *O. arenaria* (табл. 3, № 1) свидетельствует о неравномерности семенного возобновления или отсутствии его в последние годы, которое также может быть связано с отчуждением ге-

Таблица 2 / Table 2

Продуктивность надземной массы и размеры бобовых на изученных степных пастбищах Горного Алтая (на особь, парциальный куст или побег) / The productivity of the aboveground mass and the size of legume species on the studied steppe pastures of Gornyy Altai (per individual, partial bush or shoot)

Вид, № участка, ПД Species name, plot No., SPD	НМБ, г AML, g	Высота растения, см Plant height, cm	Число побегов Number of shoots	Число листьев Number of leaves	Длина листа, см Sheet length, cm	Число соцветий Number of inflorescences
<i>Onobrychis arenaria</i> 1, II	32,5±13,9	32,4±1,3	17,3±4,3	14,9±1,2	10,3±0,4	2,4±0,3
<i>Medicago falcata</i> 2, I-II 3, III	42,7±6,9 1,5±0,2	58,6±3,5 11,1±0,9	18,9±2,8 3,8±0,4	191,6±20,9 12,7±2,3	4,5±0,4 1,6±0,1	11,0±0,5 2,2±0,3
<i>Astragalus austrosibiricus</i> I 4, II	48,6±4,4 16,1±3,2	21,6±1,1 18,1±1,2	29,4±6,8 27,6±1,3	5,7±0,4 7,1±0,4	6,9±0,6 11,3±0,5	2,0±0,1 1,7±0,3
6, II-III	9,4±3,4	19,2±0,9	24,8±5,2	4,6±0,4	8,4±0,4	1,4±0,2
5, III-IV	2,2±0,4	8,8±0,7	6,1±1,0	5,9±0,4	3,0±0,1	1,4±0,2
8, IV	1,4±0,3	6,8±0,5	1,3±0,6	5,9±0,4	3,0±0,1	1,4±0,2
<i>A. austriacus</i> III	8,0±3,2	26,6±1,2	16,0±5,5	20,5±3,1	5,1±0,6	8,2±1,9
<i>A. dilutus</i> 11, II-III	4,2±0,5	6,7±0,5	8,9±0,9	7,0±0,9	5,3±0,5	1,7±0,3
<i>A. laguroides</i> 8, II-III	1,1±0,1	5,9±0,3	4,2±0,4	7,8±0,4	3,7±0,3	7,0±1,1
11, II-III	3,7±0,4	6,7±0,7	4,1±0,4	10,6±1,0	3,1±0,2	8,9±1,0
10, III	5,0±1,2	6,7±0,8	3,4±0,6	12,2±1,3	4,2±0,4	5,4±1,2
<i>A. tibetanus</i> I-II	3,6±0,1	22,4±1,8	1,4±0,1	15,0±1,4	7,8±0,3	5,4±0,8
7, III	1,2±0,1	13,7±0,4	1,2±0,1	9,3±1,8	6,6±0,2	1,3±0,3
<i>A. testiculatus</i> III	5,0±1,2	13,7±0,4	7,8±1,4	9,3±1,8	4,2±0,2	1,3±0,3
7, III	4,1±0,3	6,0±0,4	7,2±1,3	15,8±2,7	3,9±0,1	3,8±0,7
9, IV	4,8±0,4	5,8±0,5	8,0±1,4	7,7±1,2	3,7±0,2	3,8±0,7
<i>Hedysarum gmelinii</i> II	16,0±2,7	26,0±1,2	14,0±1,6	6,5±0,5	7,2±0,7	2,3±0,2
3, III	1,2±0,1	13,7±0,7	11,0±3,6	5,8±0,9	6,7±1,2	1,5±0,1
<i>Gueldenstaedtia monophylla</i> 9, III-IV	1,3±0,2	8,2±0,4	1,0±0,0	5,6±0,4	3,8±0,2	1,0±0,0
<i>Oxytropis rumila</i> 11, II-III	3,6±0,4	6,1±0,5	2,3±0,7	15,1±5,0	5,4±0,5	5,0±0,9

Примечание: I-II – номера участков (соответствуют таблице 1), II-IV – стадии пастбищной дигрессии.
Note: I-II – section numbers (correspond to Table 1), II-IV – stage of pasture digression.

Таблица 3 / Table 3

Онтогенетическая структура ценопопуляций некоторых видов бобовых (%)
Ontogenetic structure of cenopopulations of some legume species (%)

Вид, № участка, ПД Species name, plot No., SPD	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>ss</i>	<i>s</i>	
<i>Onobrychis arenaria</i> 1, II	0	0	13,4	13,3	40,0	33,3	0	0	
<i>Medicago falcata</i> 2, II	0	0	0	61,5	23,1	15,4	0	0	
	4, III–IV	0	0	1,5	4,5	7,5	40,3	29,9	16,4
<i>Astragalus austrosibiricus</i> 1, II	13,9	2,8	25,0	5,6	22,2	19,4	8,3	2,8	
	6, II–III	0	9,1	0	18,2	45,5	27,3	0	
	5, III–IV	8,0	4,0	4,0	0	4,0	36,0	32,0	12,0
	8, II–III	0	0	35,1	2,7	2,7	8,1	35,1	16,2
<i>A. austriacus</i> 2, II	0	0	7,6	37,9	24,2	1,5	13,6	15,2	
<i>A. dilutus</i> 11, II–III	0	8,7	34,8	17,4	0	30,4	8,7	0	
<i>A. laguroides</i> 8, II–III	9,7	14,0	21,5	36,6	11,8	5,4	1,1	0	
	11, II–III	9,1	9,1	21,2	21,2	27,3	6,1	3,0	3,0
<i>A. tibetanus</i> 2, II–III	2,9	0	3,6	17,9	11,4	0,7	6,4	7,1	
	7, III	2,5	11,3	41,3	7,5	12,5	11,3	7,5	6,3
<i>A. testiculatus</i> 7, III	0	11,4	28,6	20,0	8,6	8,6	8,6	14,3	
	II	34,8	15,7	13,5	7,9	5,6	11,2	7,9	3,4
<i>Hedysarum gmelinii</i> 3, III	2,5	12,7	22,8	8,9	1,3	10,1	30,4	11,4	
	9, III–IV	5,0	7,5	10,0	7,5	20,0	20,0	17,5	12,5
<i>Oxytropis pumila</i> 11, II–III	0	20,0	33,3	20,0	0	20,0	6,7	0	

Примечание: 1–11 – номера участков (соответствуют таблице 1); II–IV – стадии пастбищной дигрессии; *j*, *im*, *v*, *g₁*, *g₂*, *g₃*, *ss*, *s* – онтогенетическое состояние особей.

Note: 1–11 – section numbers (correspond to Table 1), II–IV – stage of pasture digression; *j*, *im*, *v*, *g₁*, *g₂*, *g₃*, *ss*, *s* – ontogenetic state of plant individuals.

неративной части побегов при постоянном выпасе или заготовке сена. При усилении выпаса *O. arenaria* быстро выпадает и фактически не встречается в степных сообществах со значительной пастбищной нагрузкой. *Medicago falcata* устойчивее, часто присутствует на пастбищах с III–IV стадией ПД, но значительные изменения претерпевают как морфометрические показатели, так и структура ЦП. Например, на пастбище в копецниково-лапчатково-ковыльном сообществе настоящей степи масса надземной части, высота растений и остальные признаки значительно уменьшаются и становятся минимальными. Из-за постоянного стравливания и разбивания каудекса копытами животных растения быстро стареют и находятся в угнетённом состоянии. Об этом же свидетельствует и онтогенетическая структура ЦП *M. falcata* (табл. 3, № 4): она неполноценная, правосторонняя, с преобладанием старых особей (86,6%). Такая картина характерна для всех ЦП *Medicago falcata* степных сообществ Горного Алтая, подверженных сильной пастбищной нагрузке.

В настоящих степях при увеличении стадии ПД до III–IV у *Astragalus austrosibiricus* также, как и в предыдущем случае, особи выглядят очень угнетёнными и быстро ста-

реют. Их морфометрические характеристики достигают минимальных значений. Онтогенетическая структура ЦП *A. austrosibiricus* становится неполноценной, правосторонней. Основной пик численности этого вида в настоящих степях приходится на старые генеративные, а в каменистой степи – на особи постгенеративного периода.

На последних стадиях ПД у всех исследованных бобовых трав (*Hedysarum gmelinii*, *Astragalus tibetanus*, *A. testiculatus*, *A. brevifolius*, *A. dilutus*, *Oxytropis pumila* и др.) сохраняется тенденция к минимизации морфометрических показателей растений и изменению онтогенетической структуры ЦП в сторону выпадения некоторых стадий прегенеративного периода, быстрого старения генеративных особей и их быстрому отмиранию. Считается, что усиление партикуляции, уменьшение массы, сокращение количества и длины побегов у особей на пастбищах во многом напоминают ускоренное старение растений [29]. Нами показано, что у степных растений Тувы под влиянием интенсивного выпаса наблюдается сочетание признаков ускоренного старения и адаптивных реакций, направленных на быстрое отрастание побегов после снятия повреждающего фактора [30].

В каменистых степях у многих низкорослых розеточных каудексовых многолетников (*Astragalus laguroides*, *A. testiculatus*, *A. dilutus*, *Gueldenstaedtia monophylla*, *Oxytropis pumila* и др.) под прикрытием камней появляются дополнительные возможности для сохранения надземной части и семян, они могут успешно прорасти и развиваться в периоды достаточного увлажнения. Так, морфометрические параметры средневозрастных особей *A. laguroides* в условиях опустыненной каменистой степи выше, чем в настоящей степи. В отдельных местообитаниях произрастает редкий вид *G. monophylla*, который хорошо выдерживает пастбищную нагрузку за счёт распластанных между камней плоских широких листьев, накопления питательных веществ в утолщённой части стержневого корня и сохранения спящих почек на втянутом в почву каудексе. Например, он довольно обилен в ковыльно-полынно-лапчатковом сообществе настоящей каменистой степи (10,7 шт./м²). Пастбищная нагрузка приводит к сдвигу вправо в структуре его ЦП: старые растения генеративного и постгенеративного периодов начинают преобладать и занимают 50% от всего состава ЦП. При временном прекращении или снижении пастбищной нагрузки и достаточном количестве осадков происходит резкий рост числа молодых особей в популяции, возможностей семенного возобновления и морфометрических показателей.

Заключение

На степных пастбищах среднегорий Республики Алтай наблюдается широкое проявление признаков ПД, свидетельствующих в основном о наличии интенсивного выпаса сельскохозяйственных животных. Участие бобового компонента в живой НФМ формирующихся переходных сообществ колеблется от 25–50% в луговых степях до 5–28% – в настоящих, и до 11–17% – в опустыненных ценозах, что во многом определяется особенностями адаптации бобовых растений к пастбищной нагрузке и к природно-климатическим факторам.

Под влиянием интенсивного выпаса на степных пастбищах Республики Алтай у большинства бобовых растений наблюдается ускоренное старение и уменьшение надземной массы. Наименее устойчивыми к выпасу и скашиванию оказались длиннопобеговые каудексовые многолетники *Onobrychis arena-ria* и *Astragalus austriacus*. Они встречаются

только на начальных стадиях угнетения травостоя, так как при регулярном отчуждении побегов не образуют семена и быстро выпадают из травостоя. *Medicago falcata* в условиях выпаса часто образует корневые отпрыски, что позволяет удерживаться в сообществах при отсутствии семенного возобновления. Длиннокорневищный *Astragalus tibetanus* также удерживается при III–IV стадиях ПД за счёт вегетативного размножения. Полурозеточные (*Astragalus austrosibiricus* и *Hedysarum gmelinii*) и розеточные (*Astragalus laguroides*, *A. testiculatus*, *A. dilutus*, *Gueldenstaedtia monophylla*, *Oxytropis pumila*) каудексовые стержнекорневые многолетники способны к восстановлению ценопопуляций после прекращения пастбищной нагрузки за счёт почек возобновления, сохраняющихся на многолетних частях каудекса. Ещё одним приспособлением к выпасу, особенно в каменистой степи, можно считать розеточную жизненную форму и минимизацию размеров у растений, позволяющую «прятаться» за камнями.

Таким образом, ПД отрицательно влияет как на морфометрические показатели бобовых трав, так и на онтогенетическую структуру их ЦП. В результате постоянного вытаптывания и объедания соцветий у них наблюдается уменьшение или прекращение семенного возобновления, которое приводит к постоянному отсутствию подроста, старению ценопопуляции и её выпадению из сообщества. При изменении условий произрастания (временное прекращение или уменьшение пастбищной нагрузки, хорошее увлажнение) включаются адаптивные реакции, направленные на быстрое отрастание побегов после снятия негативного фактора и происходит улучшение как организменных, так и популяционных показателей многих исследованных видов семейства Fabaceae.

Работа выполнена в рамках государственных заданий ЦСБС СО РАН по проекту АААА-А21-121011290025-2, ФГБОУ ВО НГПУ № 01.980006331, Сибирского федерального научного центра агробιοтехнологий РАН № 533-2021-0008. Работа по сбору материала выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ и Правительства Республики Алтай № 20-44-040002 p_a «Биологический потенциал, состояние и рациональное использование растений семейства Fabaceae на природных и сеяных кормовых угодьях Горного Алтая» № АААА-А20-120052990004-4.

Литература

1. Кобышев И.В., Назаров А.Г. Эволюция представлений о восстановлении земель. Часть I. Древний мир // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 2. С. 65–71.

2. Гунин П.Д., Микляева И.М. Современные процессы деградации и опустынивания экосистем Восточно-азиатского сектора степей и лесостепей // Современные глобальные изменения природной среды. М.: Научный мир, 2006. Т. 2. С. 389–412.

3. Подкорытов А.Т. Кормление и содержание овец в условиях Горного Алтая. Ставрополь: ФГБНУ ВНИИОК, 2017. 309 с.

4. Гаджиев И.М., Королюк А.Ю., Титлянова А.А., Андриевский В.С., Баяртогтох Б. Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 299 с.

5. Горшкова А.А. Пастбища Забайкалья. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1973. 157 с.

6. Горчаковский П.Л., Рябинина З.Н. Степная растительность Урало-Илекского междуречья, её антропогенная деградация и проблемы охраны // Экология. 1981. № 3. С. 9–23.

7. Рыбашлыкова Л.П. Динамика растительности фитомелиорированного очага дефляции на территории Республики Калмыкия // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 2. С. 152–158.

8. Bestelmeyer B.T., Trujillo D.A., Tugel A.J., Havstad K.M. A multi-scale classification of vegetation dynamics in arid lands: what is the right scale for models, monitoring and restoration? // J. Arid. Env. 2006. V. 65. P. 296–318.

9. Hester A.J., Scogings P.F., Trollope W.S.W. Long-term impacts of goat browsing on bush-clump dynamics in a semi-arid subtropical savanna // Plant Ecol. 2006. V. 183. P. 277–290.

10. Hester A.J., Bergman M., Iason G.R., Moen R. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics // Large herbivore ecology and ecosystem dynamics / Eds. K. Danell, R. Bergstrom, P. Duncan, J. Pastor. Cambridge: Cambridge Univ Press, 2006. P. 97–141.

11. McIntyre S., Tongway D. Grassland structure in native pastures: links to soil surface condition // Ecol Manage Restor. 2005. No. 6. P. 43–50.

12. Sonnier G., Shipley B., Navas M.-L. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities // J. Veg. Sci. 2010. V. 21. No. 6. P. 1014–1024.

13. Troy S., Tsolmon R., Middleton N., Thomas D. Tracking desertification on the Mongolian steppe through NDVI and field-survey data // International Journal of Digital Earth. 2011. V. 4. No. 1. P. 50–64.

14. Ward D. Long term effects of herbivory on plant diversity and functional types in arid ecosystems // Large herbivore ecology and ecosystem dynamics / Eds. K. Danell, R. Bergstrom, P. Duncan, J. Pastor. Cambridge: Cambridge Univ Press, 2006. P. 142–169.

15. Кононова Н.А. Структура и продуктивность травянистых растительных сообществ в условиях Красноярской лесостепи // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 1. С. 91–96.

16. Зверева Г.К., Сыева С.Я., Карнаухова Н.А. Оценка состояния растительности на природных кормовых угодьях Горного Алтая // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). 2019. № 1(50). С. 116–125.

17. Уртнасан М., Любарский Е.Л. Пастбищная дигрессия в степях Центральной Монголии // Учёные записки Казанского университета. Т. 155. Кн. 1. Естественные науки. 2013. С. 158–170.

18. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.

19. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

20. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.

21. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

22. Исаева А.У., Ешибаев А.А., Саданов А.К., Акынова Л.А. Влияние различных фракций нефти на морфометрические параметры растений // Теоретическая и прикладная экология. 2008. № 2. С. 51–54.

23. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

24. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Т. 1. С. 465–483.

25. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения фитоценозов как систем ценологических популяций // Журнал общей биологии. 1982. Т. 43. № 2. С. 168–174.

26. Горшкова А.А. Основные черты пастбищной дигрессии в степных сообществах Сибири // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 1983. № 4. С. 51–54.

27. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.

28. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

29. Кожевникова Н.Д., Трулевич Н.В. Сухие степи Внутреннего Тянь-Шаня (Влияние выпаса на растительность и возрастной состав популяций основных растений). Фрунзе: Илим, 1971. 211 с.

30. Зверева Г.К. Сравнительная оценка воздействия выпаса и периодического срезания на степные растения Тувы // Экология. 2004. № 4. С. 410–414.

References

1. Konishev I.V., Nazarov A.G. Evolution of ideas of soil reconstruction. Part I. Ancient Time // Theoretical

- and Applied Ecology. 2010. No. 2. P. 65–71 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2010-2-065-071
2. Gunin P.D., Miklyaeva I.M. Modern processes of degradation and desertification of ecosystems of the East Asian sector of steppes and forest-steppes // Modern global changes in the natural environment. Moskva: Nauka, 2006. V. 2. P. 389–412 (in Russian).
 3. Podkorytov A.T. Feeding and keeping of sheep in the conditions of Gorny Altai. Stavropol: FGBNU VNIIOK, 2017. 309 p. (in Russian).
 4. Gadzhiev M., Korolyuk A.Yu., Titlyanova A.A., Andrievsky V.S., Bayartogtokh B. Steppes of Central Asia. Novosibirsk: Publishing house of the SB RAS, 2002. 299 p. (in Russian).
 5. Gorshkova A.A. Pastures of Transbaikalia. Irkutsk: Vostochno-Sibirskoe knizhnoe izdatelstvo, 1973. 157 p. (in Russian).
 6. Gorchakovskiy P.L., Ryabinina Z.N. Steppe vegetation of the Ural-Ilek interfluvium, its anthropogenic degradation and conservation problems // Ecology. 1981. No. 3. P. 9–23 (in Russian).
 7. Rybashlykova L.P. Dynamics of vegetation of the phytomeliorated deflation zone on the territory of the Republic of Kalmykia // Theoretical and Applied Ecology. 2022. No. 2. P. 152–158 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-2-152-158
 8. Bestelmeyer B.T., Trujillo D.A., Tugel A.J., Havstad K.M. A multi-scale classification of vegetation dynamics in arid lands: what is the right scale for models, monitoring and restoration? // J. Arid. Env. 2006. V. 65. P. 296–318. doi: 10.1016/j.jaridenv.2005.06.028
 9. Hester A.J., Scogings P.F., Trollope W.S.W. Long-term impacts of goat browsing on bush-clump dynamics in a semi-arid subtropical savanna // Plant Ecol. 2006. V. 183. P. 277–290. doi: 10.1007/s11258-005-9039-6
 10. Hester A.J., Bergman M., Iason G.R., Moen R. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics // Large herbivore ecology and ecosystem dynamics / Eds. K. Danell, R. Bergstrom, P. Duncan, J. Pastor. Cambridge: Cambridge Univ Press, 2006. P. 97–141.
 11. McIntyre S., Tongway D. Grassland structure in native pastures: links to soil surface condition // Ecol Manage Restor. 2005. No. 6. P. 43–50.
 12. Sonnier G., Shipley B., Navas M.-L. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities // J. Veg. Sci. 2010. V. 21. No. 6. P. 1014–1024. doi: 10.1111/j.1654-1103.2010.01210.x
 13. Troy S., Tsolmon R., Middleton N., Thomas D. Tracking desertification on the Mongolian steppe through NDVI and field-survey data // International Journal of Digital Earth. 2011. V. 4. No. 1. P. 50–64. doi: 10.1080/17538940903506006
 14. Ward D. Long term effects of herbivory on plant diversity and functional types in arid ecosystems // Large herbivore ecology and ecosystem dynamics / Eds. K. Danell, R. Bergstrom, P. Duncan, J. Pastor. Cambridge: Cambridge Univ Press, 2006. P. 142–169. doi: 10.1017/cbo9780511617461.007
 15. Kononova N.A. Structure and productivity of herbaceous plant communities of the Krasnoyarsk forest-steppe // Theoretical and Applied Ecology. 2022. No. 1. P. 91–96 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-091-096
 16. Zvereva G.K., Syeva S.Ya., Karnaukhova N.A. Assessment of the state of vegetation on natural forage lands of Gorny Altai // Vestnik NGAU. 2019. V. 50. No. 1. P. 116–125 (in Russian).
 17. Urtnasan M., Lyubarskiy E.L. Pasture digression in the steppes of Central Mongolia // Scholarly Notes of Kazan University. 2013. V. 155. Book 1. Natural sciences. P. 158–170 (in Russian).
 18. Plant cenopopulations (basic concepts and structure). Moskva: Nauka, 1976. 215 p. (in Russian).
 19. Cenopopulations of plants (essays on population biology). Moskva: Nauka, 1988. 184 p. (in Russian).
 20. Smirnova O.V. The structure of the grass cover of broad-leaved forests. Moskva: Nauka, 1987. 207 p. (in Russian).
 21. Zhukova L.A. Population life of meadow plants. Yoshkar-Ola: Lanar, 1995. 224 p. (in Russian).
 22. Isaeva A.U., Eshibaev A.A., Sadanov A.K., Akynova L.A. Influence of various oil fractions on morphometric parameters of plants // Theoretical and Applied Ecology. 2008. No. 2. P. 51–54 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2008-2-051-54
 23. Uranov A.A. Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes // Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki. 1975. No. 2. P. 7–34 (in Russian).
 24. Rabotnov T.A. Questions of studying the composition of populations for the purposes of phytocenology // Problems of botany. 1950. V. 1. P. 465–483 (in Russian).
 25. Rabotnov T.A. Some issues of studying phytocenoses as systems of cenotic populations // Journal of General Biology. 1982. V. 43. No. 2. P. 168–174 (in Russian).
 26. Gorshkova A.A. The main features of pasture digression in the steppe communities of Siberia // Siberian Herald of Agricultural Science. 1983. No. 4. P. 51–54 (in Russian).
 27. Bazilevich N.I. Biological productivity of ecosystems in Northern Eurasia. Moskva: Nauka, 1993. 293 p. (in Russian).
 28. Cherepanov S.K. Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR). Sankt-Peterburg: Mir i semya, 1995. 992 p. (in Russian).
 29. Kozhevnikova N.D., Trulevich N.V. Dry steppes of the Inner Tien Shan (Influence of grazing on vegetation and age composition of populations of the main plants). Frunze: Ilim, 1971. 211 p. (in Russian).
 30. Zvereva G.K. Comparative assessment of the impact of grazing and periodic cutting on the steppe plants of Tuva // Ecology. 2004. No. 6. P. 410–414 (in Russian).