

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИНСТИТУТ ЕСТЕСТВЕННЫХ И СОЦИАЛЬНО-ЭКОНОМИЧЕСКИХ НАУК

Г.К. Зверева

**Биологические основы
повторного отрастания
растений степей**

(на примере Центральной Тывы)

Новосибирск
2005

Рецензенты:

доктор биол. наук, проф. *Р.Я. Пленник*,
доктор сельск.-хоз. наук *Б.А. Скуковский*,
доктор сельск.-хоз. наук, проф. *М.Д. Константинов*,
доктор сельск.-хоз. наук, проф. *М.Е. Черепанов*,
канд. биол. наук, доцент *С.А. Гижицкая*

Зверева Г.К.

3-43 Биологические основы повторного отрастания растений степей (на примере Центральной Тывы). — Новосибирск: Изд. НГПУ, 2005. — 188 с.

ISBN 5-93889-030-9

В монографии обобщены результаты многолетних стационарных исследований, проведенных в Улуг-Хемской степной котловине Центральной Тывы. В экстремальных условиях степной зоны изучено формирование надземной фитомассы растений в связи с их эколого-биологическими особенностями при разных режимах срезания побегов. Выявлены различные проявления компенсационных адаптаций в структуре ассимиляционного аппарата отрастающих листьев. Исследовано влияние усиленного выпаса на анатомо-биологические особенности растений и сопоставлено воздействие пастбищной нагрузки с изменениями при многократном срезании надземной массы.

Монография рассчитана на ботаников, экологов, физиологов растений, специалистов в области луговодства и кормопроизводства, а также преподавателей и студентов биологических факультетов вузов.

Табл. 59, рис. 54, лит. 348 наим.

ББК 41.2

© Зверева Г.К., 2005

© Новосибирский государственный педагогический университет, 2005

ISBN 5-93889-030-9

Введение

Степи Сибири характеризуются низкими запасами надземной фитомассы, что связано с неблагоприятными климатическими условиями, и, отчасти, с широким развитием пастбищной дигрессии. Экологические особенности территории способствовали развитию ксероморфных черт у степных растений. Особенно резкое проявление контрастности климата и разнообразия местообитаний, связанное с расчлененностью рельефа, имеет место в Тыве, расположенной в самом центре Азиатского материка, что обусловило не только самобытность ее флоры и распределения растительности, но и наложило отпечаток на экологию отдельных видов. Интенсивное использование степных массивов в качестве естественных кормовых угодий приводит к широкому развитию пастбищной дигрессии, при которой упрощается структура сообществ, снижается их продуктивность и видовое разнообразие. Поэтому важное значение имеет разработка теоретических основ устойчивости степных экосистем к воздействию антропогенного фактора. Частью этой большой задачи является изучение повторного отрастания растений после их скашивания (отавности) в условиях эксперимента в природной среде и выявление механизмов устойчивости отдельных видов растений к пастбищной нагрузке.

В монографии представлен комплексный анализ повторного отрастания растений, при этом сопряженно рассмотрены эколого-физиологические характеристики и особенности формирования надземной фитомассы. Дана анатомо-биологическая характеристика воздействия усиленного выпаса на степные растения и проведено сопоставление влияния пастбищной нагрузки и многократного срезания надземной массы. Обобщение полученных материалов позволило выявить направленность изменений приспособительных свойств растений к воздействию антропогенного фактора в экстремальных климатических условиях.

Глава 1

Природно-климатические условия Центральной Тывы

1.1. Рельеф

Республика Тыва расположена на юге Средней Сибири, в самом центре Азиатского материка, на территории, являющейся рубежом мирового водораздела между бассейном Северного Ледовитого океана (Енисей) и бессточной областью Центральной Азии. По характеру природных условий она относится к Алтае-Саянской горной области и частично к котловине бессточных озер Северной Монголии. Географическое положение Тывы в Центрально-Азиатском экстроконтинентальном секторе Палеарктики (Лавренко и др., 1988) определяют исключительную контрастность природных особенностей, представляющих переплетение ландшафтных элементов Сибири и Центральной Азии, сочетающих молодые и древние формы рельефа (Зятькова, 1969). Для Тывы характерны высокие горные хребты и нагорья, а также межгорные впадины, возникшие в результате неотектонических движений. Особенности рельефа котловин связаны с ярусностью и мозаичностью строения, с небольшой мощностью рыхлых отложений разного генезиса при максимальном накоплении на склоновых образованиях (Миляева, 1982). Наиболее крупная из впадин — Центральнотувинская депрессия. Она протянулась почти в широтном направлении между Западным Саяном и хр. Танну-Ола, на востоке — между хребтами акад. Обручева и Сангилен, а на западе замыкается Шапшальским хребтом и состоит из нескольких котловин различных размеров, разделенных небольшими горными хребтами и массивами. Это Хемчикская, Чаахольская, Торгалык-Шагонарская и Улут-Хемская котловины (Кушев, 1957).

Исследования проводились в Улут-Хемской котловине в центральной части Тывы. С севера она ограничивается склонами хр. Бура, восточная граница проходит по рекам Бурен и Шурмак. На юге котловины возвышается северный уступ хребта Восточный Танну-Ола, а на западе примыкают окраины возвышенности Берт-Даг. Абсолютные высоты дна котловины составляют 550–700 м. Характер рельефа — увалисто-равнинный, развивающийся на полого залегающей юрской континентальной осадочной толще (грубозернистые песчаники, конгломераты и глинистые сланцы). Окраинные части

котловины слагаются среднепалеозойскими, более дислоцированными осадочными толщами, а в восточной ее части — гранитами. В центре котловины развиты барханные пески, встречаются соленые и пресные озера.

1.2. Климат

Климат Тывы резко континентальный, с большой амплитудой абсолютных и суточных температур, что обусловлено ее географическим положением, связанным с большим удалением от морей и океанов, резкой расчлененностью рельефа и окружением основной территории высокими горными хребтами, оказывающими значительное воздействие на распределение влаги (Ефимцев, 1957).

Наибольшей континентальностью, меньшим увлажнением почвы и особенно выраженной сухостью воздуха отличается пояс низкогорья. Среднегодовое количество осадков в котловинах составляет 200–230 мм, увеличиваясь до 300 мм по их окраинам, причем выпадают они крайне неравномерно как по месяцам, так и по отдельным годам, следствием чего бывают частые весенние и летние засухи. Годовые амплитуды абсолютных температур достигают 95°C . Безморозный период длится в среднем от 95 до 120 дней, сумма положительных температур составляет $1200^{\circ}\text{--}1800^{\circ}\text{C}$, отмечается большая продолжительность солнечного сияния.

Рассмотрим характеристику климатических сезонов степных котловин Тывы как экологического фона для вегетации растений.

Зима устанавливается обычно в первой половине ноября и продолжается в среднем до начала второй декады апреля. Вследствие сильных инверсий зимы суровые и холодные, как правило, без оттепелей. Среднемесячная температура января $-30^{\circ}\text{...}-33^{\circ}\text{C}$, в наиболее холодные дни она нередко опускается до -50°C и ниже. Снежный покров незначительный, всего 10–20 см, редко достигает 30 см к концу зимы, поэтому при очень сильных морозах почва промерзает на значительную глубину и медленно оттаивает весной.

Весна наступает во второй половине апреля и продолжается до середины мая. Она характеризуется быстрым нарастанием тепла, значительными суточными колебаниями температур. Снежный покров сходит быстро и до того, как почва успеет оттаять, поэтому она получает очень мало влаги за счет таяния снега. Осадки в виде дождя в апреле-мае выпадают крайне неравномерно и в малом количестве. В мае отмечается самая низкая влажность воздуха — 42–55%, при минимуме 8–10%. Несмотря на сравнительно ранний

переход среднесуточных температур через 5° и 10°С, нормальный тепловой режим для вегетации обычно не наступает из-за частых заморозков.

Лето солнечное, жаркое. Оно длится со второй половины мая до середины сентября. Среднемесячная температура июля достигает 19°–20°С, максимальные температуры во все летние месяцы превышают 30°С. Вследствие слабой циркуляции воздуха в котловинах днем они сильно нагреваются, а ночью охлаждаются холодными воздушными массами, стекающими со склонов. В это время выпадает 60–65% годового количества осадков, но они очень неравномерны, максимальное количество приходится на июль, обильные дожди июля и августа часто носят ливневый характер.

Весной, летом, изредка осенью в котловинах, особенно в Улуг-Хемской, наблюдаются сильные ветры, которые поднимают клубы пыли и мелкого песка.

Осень короткая — с конца первой декады сентября до начала ноября. В сентябре дневные температуры сравнительно высокие, в конце сентября — начале октября устанавливается более холодная погода, резко сокращается количество осадков. В это время заметно снижается облачность, преобладает солнечная, тихая погода.

Таким образом, резкая континентальность климата во всех его проявлениях, отмеченные особенности термического режима и атмосферного увлажнения подчеркивают климатическое своеобразие района исследований.

1.3. Почвы

Сложная структура рельефа и контрастность климата определяют большое разнообразие и резкую территориальную неоднородность почвенного покрова Тывы. Об этом свидетельствуют исследования Б.Ф.Петрова (1952), М.В.Кириллова (1954), В.А.Носииа (1957, 1963) и других, уделявших большое внимание степным зонам. Водофизические особенности степных почв тувинских котловин, а также глубокое промерзание зимой и сильное иссушение в зимне-весенний и осенний периоды, малая мощность гумусового горизонта позволили В.И.Волковинцеру (1978) отнести их к особому генетическому типу почв — степным криоаридным.

В степных котловинах Тывы довольно широко распространены обыкновенные и южные черноземы, преимущественно маломощные и легкосуглинистые, однако преобладают здесь каштановые почвы, представленные темно-каштановыми, каштановыми и светло-

каштановыми подтипами. Для каштановых почв характерны малая мощность гумусового горизонта, легкий механический состав и большое количество скелета. Основными материнскими породами каштановых почв служат светлые элювиально-делювиальные или древнеаллювиальные супеси, часто переходящие в тонкие пески, а также маломощные легкие суглинки, близко подстилаемые щебнистым элювием плотных пород. Как правило, каштановые почвы не имеют гипсового горизонта, чем объясняется очень высокая их водопроницаемость и, соответственно, крайне незначительная возможность капиллярного поднятия влаги. Обменно-поглощительная способность этих почв также невысокая.

Большое значение в распределении почвенного покрова имеет экспозиция макросклонов, от которой зависит интенсивность солнечной радиации и количество выпадающих осадков. Так, северные предгорья хр. Танну-Ола Центральнотувинской депрессии покрыты луговыми черноземовидными почвами с малой мощностью горизонта А и близким залеганием галечника. Основной фон почвенного покрова средней части котловины образуют каштановые почвы, маломощные на покатых склонах, более мощные в седловинах и на ровных местах. Преобладают разновидности супесчаного механического состава, среди них довольно широко распространены щебнистые варианты. По долинам рек и окраинам озер встречаются солонцы и солончаки, в центральной части депрессии имеются значительные массивы барханных песков, оголенных или слабо закрепленных растительностью.

1.4. Растительность

В числе первых исследователей растительного покрова Тывы были П.Н.Крылов (1903) и Б.К.Шишкин (1914). Позднее К.А.Соболевской опубликованы монографии «Растительность Тувы» (1950) и «Конспект флоры Тувы» (1953), А.В.Калининой (1957) дано описание основных закономерностей распределения растительности и естественных кормовых угодий. В это время была составлена мелко-масштабная карта растительности Республики Тува (Шретер, 1957). В последние годы сотрудниками Центрального сибирского ботанического сада СО РАН выполнен большой объем работ по изучению флоры и основных закономерностей распределения структуры растительного покрова Тывы (Растительные сообщества Тувы, 1982; Определитель растений..., 1984; Растительный покров..., 1985; Намзалов, 1994 и др.).

Особые экологические условия центра Азиатского материка и история формирования растительности определили самобытность растительного покрова Тывы. На ее территории прослеживается переход в широтной дифференциации растительности: от сибирской тайги к центральноазиатским пустыням. Особенности климата и расчлененность рельефа создают широкую экологическую амплитуду местообитаний растений, что способствует формированию большого разнообразия фитоценозов, среди которых наиболее распространены принадлежащие к лесному, степному и высокогорному типам растительности.

Наиболее разнообразны степные формации: от опустыненных — при экстремальном гидротермическом режиме до криофильных — в высокогорьях. Наряду с голарктическими и евразийскими видами значительное место в них занимают виды с азиатским типом ареала. Наибольшее значение в степях имеют горно-степные и лесостепные виды при заметном снижении участия степных и пустынно-степных, что связано с горно-котловинным характером степей Тывы.

Повышенная континентальность климата в сочетании с недостаточным увлажнением придают аридный облик степным сообществам, развитие ксероморфных черт наблюдается почти во всех группах растений.

Как отмечает К.А. Соболевская (1958), основная линия эволюции флоры и растительного покрова Тывы, наметившаяся с третичного периода, связана с прогрессирующим развитием ксерофитов и криоксерофитов и угасанием очагов широколиственных лесов.

Степи Тувинской котловины также несут на себе черты переходного типа от настоящих южно-сибирских (Хакасских) степей к пустынным степям Северо-Западной Монголии (Соболевская, 1950). В центральной части и на востоке депрессии широко распространены настоящие степи и их петрофитные варианты, эдификаторами которых выступают ксерофитные дерновинные злаки: *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Helictotrichon altaicum*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* и др. Наиболее обычны в травостое *Stipa orientalis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Carex pediformis*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis* и др. Часто встречается *Caragana pygmaea*, иногда она выполняет эдификаторную роль. Биологическая продуктивность воздушно-сухой надземной массы настоящих степей — 0,4–1,5 т/га.

По берегам соленых озер, на низких террасах рек с различными вариациями солонцеватых каштановых почв имеют место чиевые солонцеватые степи с *Achnatherum splendens*. Среди других видов

выделяются *Leymus paboanus*, *Puccinellia tenuissima*, *Kochia prostrata*, *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida*.

С массивами переважаемых песков связаны песчаные злаковые степи, наиболее широко распространены колосняковые (*Leymus racemosus*), пустынножитняковые (*Agropyron desertorum*) и вейниковые (*Calamagrostis epigeios*) сообщества. В качестве содоминанта нередко отмечается *Elytrigia repens*.

На северных макросклонах хр. Танну-Ола формируются луговые степи, в травостое которых достаточно обильны дерновинные и корневищные ксеромезофильные злаки (*Stipa pennata*, *Helictotrichon altaicum*, *Avenula hookeri* subsp. *scheliana*, *Phleum phleoides* и др.), осоки (*Carex pediformis*, *C. supina*, *C. obtusata*), менее разнообразна группа бобовых (*Oxytropis campanulata*, *O. strobilacea*, *Astragalus adsurgens*), широко представлено разнотравье (*Iris ruthenica*, *Galium verum*, *Pulsatilla multifida* и др.). Урожайность луговых степей наибольшая и достигает 1,5–1,8 т/га воздушно-сухой массы.

На пологоувалистых равнинах депрессии, по пологим шлейфам южных склонов Уюкского хребта развиваются опустыненные степи — крайне аридные сообщества, характеризующиеся низкотравным, обедненным и разреженным травостоем. Среди опустыненных степей обычно встречаются галечноковыльные (*Stipa glareosa*), нанофитоновые (*Nanophyton grubovii*) и прутняковые (*Kochia prostrata*) формации. Из сопутствующих основным доминантам видов распространены *Psathyrostachys juncea*, *Koeleria cristata*, *Stipa orientalis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*. Сообщества часто слабо закустарены *Caragana pygmaea*, *Ceratoides papposa*, *Atraphaxis pyngens*, реже *Caragana bungei*. Биологическая продуктивность воздушно-сухой надземной массы таких формаций невелика — 0,2–0,5 т/га.

Нерациональное пастбищное использование степей приводит к развитию процессов деградации травостоя и эрозии почв, к появлению признаков вторичного антропогенного опустынивания.

Глава 2

Объекты и методы исследования

Исследования в республике Тыва проведены в 1984–1992 гг. в трех сообществах настоящей степи (рис.1), расположенных в центральной части Улуг-Хемской котловины и близ г.Кызыл.

Караганово-осоково-овсецовая настоящая степь расположена на правом берегу р.Хадын в центральной части Улуг-Хемской котловины на относительно выровненной поверхности со слабым уклоном восточной экспозиции. Почва темно-каштановая, очень маломощная, песчаная. Мощность гумусового горизонта — 8 см, содержание в нем гумуса — 2,3%.

Проективное покрытие — 65–75%, задернованность почвы — 15–20%. Высота травостоя — 6–60 см. Доминирует *Helictotrichon desertorum*, содоминанты — *Caragana pygmaea* и *Carex pediformis*.

Колосняково-чиевая солонцеватая настоящая степь расположена близ оз.Хадын. Почва — темно-каштановая, карбонатная, солончаковая.

Проективное покрытие — 65–80%. Высота травостоя — 30–170 см. Доминант травостоя — *Achnatherum splendens*, содоминант — *Leymus paboanus*.

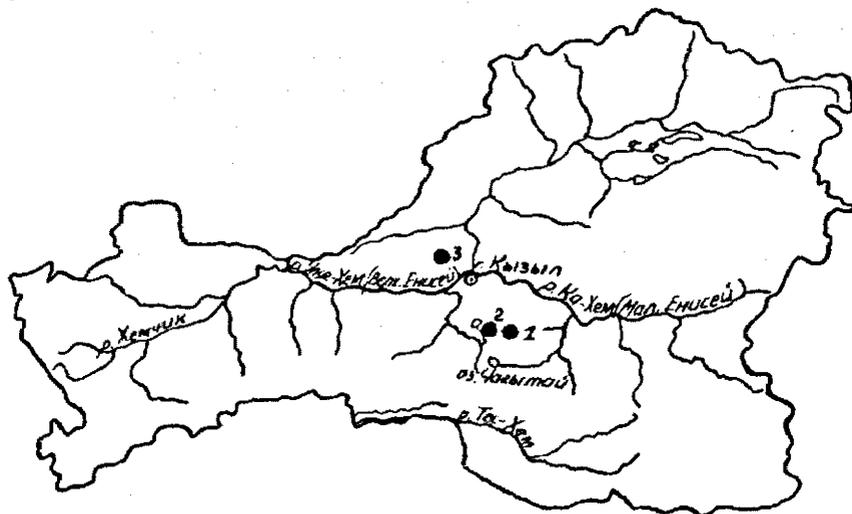


Рис.1. Схема расположения степных участков Тувинского стационара:
1 — настоящая караганово-осоково-овсецовая степь; 2 — колосняково-чиевая солонцеватая настоящая; 3 — настоящая холоднополюнно-ковыльно-типчаковая

Холоднопопынно-ковыльно-типчаковая настоящая степь расположена на северном склоне небольшого увала близ п. Сукпак Кызыльского района. Почва — светло-каштановая, маломощная супесчаная. Мощность гумусового горизонта 13 см, содержание в нем гумуса — 1,4%.

Для сообщества характерно мозаичное строение, что может быть обусловлено незначительным микрорельефом, определяющим некоторые различия в режиме увлажнения и засоления почвы. Содоминанты травостоя: *Festuca valesiaca*, *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida*. Пятна с участием *Festuca valesiaca* и *Stipa krylovii* чередуются с пятнами, где преобладает *Artemisia frigida*. Проективное покрытие — 50–60%. Высота травостоя — 7–50 см.

Способность растений к повторному отрастанию побегов после срезания разной доли надземной фитомассы изучена на примере 7 видов, типичных представителей степных сообществ, но различающихся по способам формирования отавы, степени поедаемости, кормовым качествам и строению листовых пластинок: *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis*, *Iris humilis*, *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa*. Более подробная биоморфологическая характеристика этих видов растений приведена в табл. 1.

Побеги *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* хорошо поедаются до колошения, сено этих трав среднего кормового достоинства, *Festuca valesiaca* относится к первоклассным пастбищным растениям с высоким содержанием протеина (Ларин и др., 1950; Юнатов, 1954; Горшкова, Монгуш, 1992). Хорошей поедаемостью овцами и крупным рогатым скотом, а также устойчивостью к выпасу отличается *Carex pediformis*. *Artemisia frigida* отлично поедается овцами, козами и лошадьми и считается высокопитательным ценным пастбищным растением. *Phlomis tuberosa*, напротив, расценивается как грубый корм невысокого качества, плохо и удовлетворительно поедаемый крупным и мелким рогатым скотом весной и плохо — летом. У *Iris humilis* по наблюдениям А.А. Юнатова (1954) цветки скучиваются козами, а зеленые листья не поедаются.

Отметим, что *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa* обладают целебными качествами (Дикорастущие полезные растения..., 1985), стебли и листья *Achnatherum splendens* перспективны для применения при изготовлении мебели (Исамбаев, 1985), поэтому изучение их отавности также представляет интерес при разработке мероприятий для рационального использования лекарственного и промышленного сырья.

Биоморфологическая характеристика изученных видов степных растений

Вид	Жизненная форма	Тип корневой системы	Тип надземного побега по продолжительности жизни	Форма роста	Экологическая группа	Местобитание
<i>Artemisia frigida</i> Willd. (Полынь холодная)	Полукустарничек	Длиннокорневичный	Озимый	Безрозеточная	Ксерофит	I; III
<i>Carex pediformis</i> C. A. Meyer (Осока стоповидная)	Поликарпическое травянистое	Короткокорневичный	Полициклический	Полурозеточная	Ксерофит	I
<i>Stipa pennata</i> L. (Ковыль перистый)	Поликарпическое травянистое	Плотнoderновичный	Полициклический	Полурозеточная	Ксерофит	I
<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski (Чий блестящий)	Поликарпическое травянистое	Плотнoderновичный	Полициклический	Полурозеточная	Гемиксерофит	II
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin (Типчак валисский)	Поликарпическое травянистое	Плотнoderновичный	Полициклический	Полурозеточная	Ксерофит	I; III
<i>Phlomis tuberosa</i> L. (Золник клубненосный)	Поликарпическое травянистое	Клубнекорневой	Полициклический	Полурозеточная	Мезофит	I
<i>Iris humilis</i> Georgi (Касатик низкий)	Поликарпическое травянистое	Короткокорневичный	Полициклический	Розеточная	Суккулент	I

Примечание: I — караганово-осоково-овсецовая настоящая;

II — колюшниково-чиевая солонцеватая настоящая;

III — холднополюнно-ковыльно-типчачовая настоящая степь.

Основной (первый) укос растений производился, главным образом, в первой декаде июня. В пределах одного варианта срезания для каждого вида этикетировалось 15–20 хорошо развитых взрослых генеративных особей. Лишь у *Phlomis tuberosa* анализировались четырехлистные вегетативные побеги. Растения отмечались колышком с порядковым номером, названием вида и вариантом срезания. В пределах опыта для одного вида колышки соединялись шпагатом, что позволяло быстро находить нужные экземпляры.

Растения срезались на половине высоты вегетативных побегов (удаление примерно 40–50% надземной фитомассы) и на высоте 1,0–2,5 см от поверхности почвы (пастбищный режим, удаление примерно 90% надземной массы), в последнем случае более высокие укусы были характерны для *Stipa pennata*, более низкие — для *Carex pediformis*. Доля отчуждаемой массы определялась предварительно. Отметим, что низкие укусы соответствуют имитации усиленного стравливания, более высокие — имитации умеренного стравливания. На примере *Artemisia frigida* и *Festuca valesiaca* также изучали влияние отчуждения 40–50% надземной фитомассы путем низкого срезания части особи.

Полученные данные для отавы сопоставляли с показателями основного укуса (первоначальный контроль), а также с характеристиками для неповрежденных растений во время анализа (текущий контроль).

Особенности повторного отрастания степных растений изучались в следующих опытах.

Опыт 1. Изучение восстановления степных растений после однократного срезания побегов на разной высоте.

Схема

1. Срезание растений на высоте 1,0–2,5 см от поверхности почвы.
2. Срезание растений на половине высоты вегетативных побегов.

Изученные виды: *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Carex pediformis*, *Artemisia frigida*, *Phlomis tuberosa*. На участке помечались 75–100 особей каждого вида, надземные побеги которых отчуждались в первой декаде июня. В дальнейшем через 5, 10, 20, 30 и 40 дней срезались по 15–20 особей, расположенных последовательно. Наблюдения проводились в 1986–1990 гг., в 1988–1990 гг. для *Stipa pennata*, *Carex pediformis* и *Artemisia frigida* они были дополнены вариантом со срезанием побегов на половине высоты. В 1990 г. ввиду сильной весенне-летней засухи растения отчуждались через 5 и 55 дней после основного укуса.

Опыт 2. Влияние низких периодических укусов в течение одного сезона вегетации на отавность степных растений.

Схема

Интервал между укусами

1. 5 дней.
2. 10 дней.
3. 20 дней.
4. 30 дней.
5. 40 дней.

Отросшие побеги отавы степных растений срезались с интервалами 5 дней до 8 раз, 10 дней — до 4 раз (частые отчуждения), 20 дней — 3 раза, 30 и 40 дней — по 2 раза.

Изученные виды: *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis*, *Iris humilis*, *Artemisia frigida*, *Phlomis tuberosa*. Годы исследований: 1984–1988 гг.

Опыт 3. Влияние высоты и частоты отчуждений на отрастание степных растений.

Схема

Фактор А (высота среза)

1. Срезание растений на высоте 1,0–2,5 см от поверхности почвы (первоначальное удаление примерно 90% надземной фитомассы особи).

2. Срезание растений на высоте половины побегов (первоначальное удаление примерно 40–50% надземной фитомассы особи).

Фактор Б (интервал между укосами)

1. 5 дней.

2. 30 дней.

3. 40 дней.

Срезание побегов с промежутком 5 дней проводили в течение 20 дней, с интервалами 30 и 40 дней — в течение 60–80 дней.

Опыт заложен в 1988 г., укосы на разной высоте с периодами 30 и 40 дней были продолжены в 1989 г., последствие укосов прослежено в 1990 г.

Изученные виды растений: *Stipa pennata*, *Carex pediformis*, *Artemisia frigida*.

Опыт 4. Влияние низких укосов в течение нескольких лет на отавность степных растений.

Схема

Интервал между укосами

1. 1 месяц (отчуждение 3 раза за сезон).

2. 2 месяца (отчуждение 2 раза за сезон).

Первая закладка опыта

Виды растений: *Stipa pennata*, *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis*, *Iris humilis*. Срезание побегов проводили в течение 3-х вегетационных сезонов с 1984 по 1986 гг.

Вторая закладка опыта

Виды растений: *Stipa pennata*, *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis*, *Iris humilis*, *Artemisia frigida*.

Срезание побегов проводили в течение 5 вегетационных сезонов с 1985 по 1989 гг. Подобное изучение позволяет сопоставить данные для растений, срезаемых в одном режиме, но разное число лет.

Опыт 5. Влияние высоты среза и количества отчуждаемой массы на отавность степных растений.

Схема

Фактор А (количество отчуждаемой массы)

1. Отчуждение побегов на высоте 1,0–2,5 см от поверхности почвы (удаление примерно 90% надземной фитомассы).
2. Отчуждение на высоте половины вегетативных побегов (удаление примерно 40–50% надземной фитомассы).
3. Отчуждение 40–50% надземной фитомассы путем низкого срезания части особи.

Фактор Б (интервал между укосами)

1. 5 дней.
2. 30 дней.
3. 40 дней.

Срезание побегов с промежутком 5 дней проводили в течение 40 дней (8 раз), с интервалами 30 и 40 дней — в течение 60–80 дней (по 2 раза).

Опыт заложен в 1991 г., укосы с периодами 30 и 40 дней были продолжены в 1992 г.

Изученные виды растений: *Artemisia frigida*, *Festuca valesiaca*.

Для *Stipa pennata*, *Carex pediformis*, *Artemisia frigida* и *Iris humilis* представлена характеристика листьев на сильно стравленном пастбище. Наблюдения проводились в караганово-осоково-овсецовом сообществе настоящей степи, которое через ряд стадий трансформируется во вторичное разнотравно-осоково-эбелековое (Горшкова, 1983). Проективное покрытие при этом снижается в 2,1 раза, число видов сокращается в 1,4 раза. Всего А.А.Горшковой было выделено четыре 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 (толока).

Пробы растений собирались в 1987–1989 гг. на первой (контроль), третьей (*Stipa pennata*) и четвертой (*Artemisia frigida*, *Carex pediformis*, *Iris humilis*) стадиях дигрессии.

Отметим, что на данном пастбище осуществлялись, главным образом, осенние и зимние выпасы, лишь в некоторые годы страдался летний травостой.

Рассмотрим изученные показатели и основные методические подходы, использованные при выполнении работы.

Биологическую продуктивность надземной фитомассы отдельных видов определяли в абсолютно сухой массе в 1987–1988 гг. срезанием побегов на уровне почвы у 20–25 особей несколько раз за сезон. На анализ отбирались взрослые генеративные особи, лишь у *Phlomis tuberosa* срезались растения в вегетативном состоянии.

Перед укосом подсчитывалось количество побегов у особи и измерялись размеры дерновинки. У *Artemisia frigida* и дерновинных злаков расчеты производились на единицу поверхности особи, у *Carex pediformis*, *Iris humilis* и *Phlomis tuberosa* — на один побег.

Накопление надземной фитомассы после низких срезов рассчитывали в процентах по отношению к массе основного укоса, для сопоставления данных после отчуждения на разной высоте продуктивность отросших побегов вычисляли в процентах к первоначальной массе растений. Расчеты проводились на абсолютно сухую массу.

Перед очередным отчуждением у опытных растений измеряли высоту и подсчитывали число побегов, отмечали фазу развития.

Один раз в 5–10 дней в течение летних периодов 1987–1990 гг. производилось измерение длины листовых пластинок у опытных и неповрежденных растений *Stipa pennata* и *Carex pediformis*. Для этого у 10–15 взрослых генеративных особей одного вида и каждого варианта срезания помечалось по два вегетативных побега, расположенных на периферии дерновинки.

Анатомические характеристики растущих листьев опытных особей сопоставляли с теми же листьями неповрежденных растений. У злаков, касатика и осоки в опыте и на контроле анализировались одни и те же участки листовых пластинок. Основные элементы анатомической структуры измеряли и подсчитывали на срезах, сделанных на свежих и фиксированных в смеси Гаммалунда листьев с 10 и более особей каждого вида и варианта опыта в 3-кратной повторности, т.е. среднее значение признака выводили из 30–50 измерений, которые велись под микроскопом МБИ-3 с помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывались в микрометры (мкм).

Число хлоропластов в клетке определяли на давленных препаратах (Possingham, Saurer, 1969) в 50–70-кратной повторности. Для таких количественных характеристик пластидного аппарата, как число

клеток и хлоропластов в единице площади листа и объема его мезофилла, использовались методические подходы, предложенные Т.Н.Годиевым и Н.С.Судник (1956), А.Т.Мокроносовым с соавторами (1974, 1978), а также лабораторией экологии растений Биологического института ЛГУ (Горышина и др., 1975) (табл.2).

Учитывая, что строение листьев рассматриваемых видов растений весьма разнообразное, применяли формулы расчета числа клеток в единице листа, исходя из их структуры. Так, в i см² дорсивентрального листа количество палисадных клеток определяли как

$$N \times ((\pi \times 10^8) / S),$$

где N — число слоев палисадных клеток на поперечном срезе;

π — число клеток в поле зрения микроскопа на продольном срезе;

S — площадь поля зрения, мкм².

Количество губчатых клеток рассчитывали по формуле

$$(P \times 10^8) / (a \times b^2),$$

где P — толщина губчатого слоя, мкм;

a и b — соответственно длина и ширина прямоугольника, описанного вокруг губчатой клетки на продольном срезе, мкм.

Таблица 2

Количественные показатели анатомического строения и ассимиляционного аппарата у степных растений

Показатель	Размерность
<i>Измеряемые характеристики</i>	
Линейные размеры клеток и тканей листьев	мкм
Содержание пигментов в листе	относительные единицы оптической плотности вытяжки
Число хлоропластов в клетке	шт.
Освещенность листьев	тыс. лк
<i>Расчетные характеристики</i>	
Число хлоренхимных клеток в единице площади листа и единице объема его мезофилла	млн/см ² тыс./мм ³
Объем клетки палисадной паренхимы	мкм ³
Объем клетки, соответствующий одному хлоропласту	мкм ³
Число хлоропластов в единице площади листа (поверхностная плотность пластид)	млн/см ²
Число хлоропластов в единице объема ассимиляционных тканей листа (объемная плотность пластид)	млн/мм ³
Содержание хлорофилла в листе	мг/г сыр. массы мг/г абс. сух. массы мг/дм ²
Содержание хлорофилла в одном хлоропласте	мг $\times 10^{-9}$ (пг) п $\times 10^9$ молекул

При этом допускали, что губчатая клетка вписана в призму с боковой стороной a и квадратным основанием со стороной b . Если клетки различных слоев столбчатой ткани оказывались не совсем одинаковыми по размерам, то пересчет делали для каждого ряда клеток отдельно.

У злаков, касатиков и осок на поперечном срезе листа можно различить повторяющиеся одинаковые фрагменты, в которые входят хлорофиллоносные ткани и проводящий пучок. Количество клеток мезофилла на 1 см^2 листа в этом случае определяли как

$$(\pi \times N \times 10^4) / d,$$

где π — число хлорофиллоносных клеток во фрагменте;

N — число фрагментов на единицу длины, 1 см ;

d — диаметр клетки на продольном срезе, мкм .

Учитывая то, что в мезофилле *Stipa pennata* часто встречаются разветвленные клетки, наподобие тех, которые обнаружены в листьях многих культурных злаков (Туап, 1962; Чопан, 1965, 1970 и др.), при расчетах показателей мезоструктуры в качестве основной единицы использовали не истинную клетку, а условную «клеточную ячейку» (Березина, Корчагин, 1987). У *Achnatherum splendens* и *Festuca valesiaca* отмечались, главным образом, неразветвленные клетки.

Содержание хлорофилла определяли спектрофотометрическим методом в модификации З.Шестака (Sestak, 1971), предварительно растительный материал консервировали горячим ацетоном в присутствии MgCO_3 (Сапожников и др., 1978). Определение хлорофилла производили на спектрофотометре «SPECOL» и рассчитывали по соответствующим формулам для ацетоновых вытяжек (Wettstein, 1957).

Количество пигментов дано в расчете на абсолютно сухую и сырую массу, на 1 дм^2 листа, на хлоропласт и пластиды одной клетки (Годнев и др., 1938, 1956, 1965; Мокроносков, Борзенкова, 1978). Это позволяет более полно рассмотреть экологические особенности фотосинтетического аппарата, так как использование какого-либо одного метода расчета содержания зеленых пигментов недостаточно при сопоставлении видов с неодинаковым строением листьев. В этом случае, как было отмечено Т.К.Горышиной с соавторами (1975), при расчете содержания хлорофилла на единицу массы или площади листа для растений с неодинаковой структурной организацией листа сравниваются расчетные единицы с разным пластидным наполнением.

Содержание воды в листьях и корневых системах определялось гравиметрическим методом в дневные часы в трех повторностях. Собранные пробы взвешивались на весах ВЛТК-500 и высушивались до постоянного веса при температуре 105°C. Помимо этого, также использовали навески листьев после истечения 3-минутной экспозиции при определении транспирации растений, их помещали в пакетик из кальки и высушивали. Содержание воды рассчитывали на сырую массу растительного материала.

Интенсивность транспирации была определена методом быстрого взвешивания побегов (Иванов и др., 1950) с 3-минутной экспозицией, экспериментально найденной для степных растений (Копытова, Горшкова, 1977). Наблюдения проводились ежечасно с 9–10 до 18–19 часов и сопровождалась измерениями температуры и относительной влажности воздуха на высоте 10 и 70 см, также следили за температурой на поверхности почвы. Расчет интенсивности транспирации сделан на сырую массу, ее величина выражалась в граммах воды, испаренной одним граммом листьев за один час (г/(г×ч)).

Реальный водный дефицит, свидетельствующий о наличии дисбаланса между поступлением и расходом воды, определяли методом Штокера (Stoker, 1929) в модификации Чатского (Čatský, 1962) в полуденные часы. Предварительно взвешенные навески листьев помещали во влажную камеру на сильно смоченный поролон, накрывали сверху несколькими слоями влажной фильтровальной бумаги. Время насыщения составляло 4–5 час, после чего листья промокали фильтровальной бумагой, снова взвешивали, а затем высушивали при температуре 105°C до абсолютно сухой массы. Расчеты производились по формуле

$$ВД = (a - b) \times 100 / (a - c),$$

где ВД — водный дефицит (%);

a — масса после насыщения;

b — масса до насыщения;

c — абсолютно сухая масса.

Для определения интенсивности расходования водного запаса срезанными побегами (Ничипорович, 1926) собранные листья немедленно помещались в полиэтиленовые мешочки и отправлялись в лабораторию, где при комнатной температуре в 3-кратной повторности проводилось первое взвешивание, затем каждая навеска взвешивалась через 0,5; 1; 2; 3 и 4 часа, иногда экспозиция доходила до 7–8 часов. После последнего взвешивания растительные пробы

высушивались до постоянной массы при температуре 105°С. Содержащие воды в листьях до опыта и по мере обезвоживания определяли на сырую и абсолютно сухую массы. Интенсивность потери воды рассчитывали в процентах по отношению как к первоначальной массе навески, так и к исходному ее водному запасу (Ничипорович, 1926; Кушниренко и др., 1970). Также нами показано изменение влажности листьев в процентах к первоначальной при пересчете на сырую и абсолютно сухую массу (снижение процентного количества влаги).

При помощи почвенного бура несколько раз за сезон определяли влажность почвы в слое 0–50 см весовым методом.

Для определения азота и растворимых углеводов в листьях и подземных органах растений в первой половине дня выкапывали 10–15 особей каждого варианта, помещали в полиэтиленовые мешки и транспортировали в полевую лабораторию. Подземные органы быстро промывали водой и по возможности удаляли отмершие побеги и корни, затем промокали фильтровальной бумагой. Отметим, что основную часть проб составляли придаточные корни, корневые клубеньки *Phlomis tuberosa* убирались.

Растительный материал фиксировали в парах спирта и сушили при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния. Водорастворимые углеводы определяли фотоколориметрически с антроновым реактивом, общее содержание азота — методом Кьельдаля (Методы биохимического исследования..., 1972). Количество вещества рассчитывалось в процентах к абсолютно сухой массе растений.

Метеорологические условия в годы наблюдений были весьма разнообразны (табл.3). Крайней засушливостью отличался вегетационный период 1990 г., в 1989 г. наблюдалась весенняя засуха, в 1987 г. — позднелетняя, в 1992 г. — раннелетняя. Так, в 1990 г. в районе опустыненных степей близ г. Кызыл с апреля по август выпало около 90 мм осадков, что в 1,7 раза меньше нормы, на 3°С повысилась средняя температура воздуха, а запасы продуктивной влаги в июне в слое почвы 0–50 см составили всего 3–6 мм. Повышенное количество осадков и более благоприятный температурный режим наблюдались в 1986 и 1991 гг. Более влажными и прохладными оказались вегетационные сезоны 1984, 1985 и 1988 гг. Так, в июне и июле 1984–1985 гг. количество осадков в лесостепной зоне превысило норму в 1,9–2,3 раза, на 2–3°С понизилась средняя температура воздуха, при этом в июне имели место заморозки.

Распределение осадков (мм) в годы наблюдений

Год	ГСМ с.Сосновка						ГСМ г.Кызыл					
	месяцы					за период вегетации	месяцы					за период вегетации
	V	VI	VII	VIII	IX		V	VI	VII	VIII	IX	
1984	32,1	89,3	108,0	47,8	16,9	294,1	22,1	108,3	134,0	53,0	28,0	345,0
1985	43,8	43,9	122,4	65,5	58,6	334,2	9,0	13,0	116,0	73,0	33,0	244,0
1986	31,8	35,5	90,0	34,0	53,8	245,1	15,0	50,0	83,0	41,0	23,0	212,0
1987	53,1	51,9	24,0	26,0	42,5	197,5	20,0	14,0	44,0	20,0	24,0	122,0
1988	36,2	60,8	84,6	21,5	30,9	234,0	10,5	35,0	54,0	13,0	15,0	127,5
1989	14,0	41,6	84,2	15,4	23,4	178,6	51,0	26,0	3,1	0	3,0	83,1
1990	11,6	43,9	40,6	70,6	53,7	220,4	1,9	24,5	25,0	29,8	34,8	116,0
1991	10,0	78,0	56,7	132,7	14,0	291,4	9,7	62,0	60,1	63,9	40,0	235,7
1992	-	-	-	-	-	-	42,0	24,0	35,0	76,0	2,1	179,1
много- летнее	34,0	35,0	52,0	50,0	23,0	194,0	10,0	33,0	52,0	48,0	22,0	165,0

Полученные данные обработаны статистически общепринятыми методами (Плохинский, 1978; Лакин, 1980; Шмидт, 1984). Стандартная ошибка измеряемых средних величин в основном составляла 3–6%, сложных средних — не превышала 10%. Приведенные различия достоверны в большинстве случаев при $\beta = 0,95$. Степень варьирования показателей оценивали с помощью коэффициента вариации (CV), который позволяет сопоставить изменчивость разноименных признаков. Для оценки взаимосвязей признаков использовали коэффициент корреляции Бравэ-Пирсона (r).

Глава 3

Способность растений к повторному отрастанию

В естественных условиях существования пастбищные растения, подвергаемые объеданию и вытаптыванию, практически не обходятся без включения регенерационных процессов, которые входят в их онтогенез как страхующие механизмы (Юсуфов, 1982). Отметим, что к регенерации растений относятся процессы, ведущие к восстановлению поврежденных участков тела путем новообразования структур и к формированию целого организма из изолированных органов, тканей и клеток (Кренке, 1928; Синиот, 1963; Юсуфов, 1972).

Многократное использование естественной растительности основано на отавности растений, т.е. на их способности восстанавливать в той или иной степени отчужденную путем скашивания или стравливания надземную массу (Конюшков, 1947). Таким образом, отавность — это биологическое свойство растений и рассматривать ее следует как частное проявление регенерации в определенных экологических условиях.

Ввиду большого хозяйственного значения изучению отавности посвящено множество работ. При этом в большинстве исследований основное внимание уделялось количественной стороне этого явления. Так, изучалось влияние на урожай отавы сроков и высоты скашивания травостоя (Конюшков и др., 1935; Вошинин, 1935; Гусельников, 1936; Никитина, 1936; Болодон, 1937; Власюк, 1937; Андреев, 1937; Орлов, 1938), количества возможных укусов в течение вегетационного периода (Ганфильев, 1939; Тужихин, 1939 и др.).

Началу установления взаимосвязей между отавностью и эколого-биологическими особенностями растений было положено работами И.В.Ларина (1936а, 1937 и др.), С.П.Смелова (1936, 1937а и др.). В дальнейшем у отрастающей отавы разных видов более подробно изучались особенности побегообразования и распределения ассимиляционной поверхности, динамика запасных питательных веществ, изменения в корневой системе.

Многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют об угнетающем воздействии на последующее отрастание растений более низких срезов (Robertson, 1933; Ларин, 1935; Вошинин, 1935; Болодон, 1937; Смелов, 1947; Ларин, Гордеева, 1958; Julander, 1968 и др.) и более коротких периодов между укусами (Ларин, 1938; Евсеев, Слугина, 1938; Тужихин, 1939; Kreil et al., 1968; Motazedian, Sharrow, 1986 и др.). Вместе с тем отмечалось, что для наиболее выровненного и

часто максимального выхода пастбищной массы лучше срезать растения на переменную величину (Крячко, 1969; Джексон, 1977).

В целом отава образуется за счет продолжения роста срезанных побегов или образования новых, при этом Т.А.Работновым (1974) различалось 4 типа отрастания травянистых растений.

Однократное отчуждение надземной массы увеличивает скорость побегообразования у злаков и осок (Евсеев, 1954; Борисова-Гуленкова, 1959; Diemer, Pfadenhauer, 1987), трехлетняя дефолиация, напротив, уменьшает число побегов (Busso et al., 1989). Не стимулировало побегообразование и частое скашивание в течение сезона (Coughenour et al., 1985a, б). При этом способ отрастания у злаков зависит от уровня среза: если укос выше или проходит через генеративный орган осевого побега, то его рост продолжается, если ниже — прекращение роста сопровождается наступлением процессов кущения (Смелов, 1937б). Срезание генеративных побегов бобовых и разнотравья (Борисова-Гуленкова, 1959; Лихачев, 1959) на ранних стадиях развития вызывает прекращение их роста и начало ветвления, при укосах в фазу созревания семян и позднее они постепенно отмирают. В.Г.Барышниковым (1949) отмечалось также, что приспособление пастбищных злаков к периодическим отчуждениям выражается в увеличении числа побегов, каждый из которых в данный момент имеет небольшое число листьев, так как при довольно значительном общем количестве листовых зачатков растения развивают их по одному, чтобы не потерять сразу большую часть своей ассимиляционной поверхности.

Интенсивность отрастания отавы зависит также от степени сохранения фотосинтетических органов после скашивания, которая различна у разных видов (Смелов, 1937а), от ритмов сезонного развития и биоморфологии растений, от времени срезания травостоя (Калинина, 1954; Борисова-Гуленкова, 1959; Гордеева, Ларин, 1965; Горшкова, 1966 и др.).

При анализе работ по влиянию скашиваний на корневые системы растений С.П.Смеловым (1966) было показано, что отчуждения надземной массы задерживают их рост и углубление, уменьшают диаметр корней. Степень этих изменений зависит от высоты и частоты срезаний. Вместе с тем, имеются данные (Richards, 1984), что приостановление роста корневой системы свойственно более устойчивым видам, так как связано с интенсивным восстановлением зеленой поверхности в отличие от менее устойчивых, рост корней которых продолжается, но в следующем сезоне их гибель возрастает.

Удаление части надземной фитомассы вызывает перестройку практически всех процессов в растительном организме, степень которой часто определяется величиной этого изъятия.

На изменение работоспособности листа после отчуждения разной доли листовой поверхности одним из первых обратил внимание В.Н.Любименко. В опытах с редисом и желтым люпином им было установлено (Любименко, 1921; Любименко, Петелина, 1922) возрастание ассимиляционной деятельности растений после уменьшения листовой поверхности и высказано предположение о том, что нормальное развитие растений совершается при определенном функциональном равновесии между органами, но основанном не на полном, а на частичном исполнении работоспособности каждого органа. Нарушение этого равновесия вызывает так называемую физиологическую регенерацию, когда функциональная энергия отдельных органов используется в большей мере, что необходимо для их восстановления и достижения нового гармоничного состояния. Об изменении корреляционных отношений между надземными и подземными органами у растений после отнятия части зеленой массы свидетельствуют также последующие работы (Кренке, 1928; Синнот, 1963; Гупало, 1969; Казарян, 1969 и др.).

Многие исследователи также показали, что снижение урожая при частичной дефолиации растений не пропорционально сокращению ассимиляционной поверхности из-за возрастания продуктивности оставшихся листьев (Эйдельман, 1933; Шевченко, 1933; Барьетас, 1961; Карпилов, 1962; Taylor, 1972 и др.). Работа удаленных листьев частично компенсируется за счет усиления фотосинтеза у оставшихся, на что не раз обращалось внимание в литературе (Щеглова, Чернышева, 1933; Эйдельман, Банкул, 1933; Коссович, 1936; Карпилов, 1962; Sweet, Wareing, 1966; Wareing et al., 1968; Мокроносов, Багаутдинова, 1970 и др.). У растений сенокосов и пастбищ медленное восстановление фотосинтеза наблюдалось у отрастающей отавы злаков (Лиф и др., 1977; Бехаех, 1977), его возрастание имело место при частом скашивании *Poa pratensis* (Krans, Beard, 1985) и после удаления 60% листьев разными способами у *Agropyron desertorum* (Gold, Caldwell, 1990). Частичная компенсация накопления биомассы зависит от величины изъятия, она возможна при уменьшении площади листьев на 10–50%, после удаления 70–80% листовой поверхности наблюдается депрессия фотосинтеза (Мокроносов, Иванова, 1971).

При восстановлении утраченной зеленой массы после дефолиации важная роль в активизации физиологических процессов, в частности,

белок-синтезирующей системы, принадлежит цитокининам и другим регуляторным веществам, поступающим из корней (Мокронос, Иванова, 1971; Борзенкова, Мокронос, 1976; Багаутдинова, 1978). Известно, что цитокинины способны стимулировать синтез или предотвращать распад хлорофилла (Якушкина, Пушкина, 1971; Volfova et al., 1978). В корнях также синтезируются порфирированные предшественники зеленых пигментов (Рубин, Германова, 1956, 1959, 1960 и др.), поэтому активность образования хлорофилла в надземных органах тесно связана и зависит от деятельности корневых систем (Казарян, 1966; Казарян, Давтян, 1967; Казарян, Акопова, 1972 и др.).

Увеличение корнеобеспеченности растений после удаления 25–30% листовой поверхности способствовало возрастанию хлорофилла у кукурузы (Карпилов, 1962), подсолнечника (Казарян, 1969), тополя (Казарян, Чилингарян, 1972). Повышенным количеством хлорофилла отличались растения клевера лугового третьего укоса (Агаев и др., 1988). В опытах Н.Н.Гортиковой (1940) постепенное сокращение ассимиляционной поверхности периллы не вызывало изменений в концентрации хлорофилла. Неоднозначную реакцию на содержание зеленых пигментов после 50% дефолиации горошка однопарного и купены душистой отмечает В.А.Давыдов (1986). В то же время уменьшение содержания хлорофилла наблюдалось у кукурузы после удаления шести листьев во время цветения и плодоношения (Коитиро и др., 1967), в листьях деревьев, регулярно подвергавшихся обрезке (Казарян и др., 1958), в стеблях и листовых пластинках луговых растений, отрастающих после скашивания, по сравнению с данными до укоса (Куренкова, 1982). Нередко снижение уровня пигментов сопровождалось усилением фотосинтеза (Казарян и др., 1958; Давыдов, 1986).

Сопоставление удаления 25 и 50% листьев у тополя в течение 12 дней после дефолиации выявило более низкое содержание хлорофилла у растений во втором случае (Казарян, Чилингарян, 1972; Казарян, 1990), что по мнению авторов связано с энергичным восстановлением утраченных частей, с использованием не только запасных, но и некоторых конституционных элементов живой клетки, в том числе и пигментов.

Таким образом, количественные изменения хлорофилла после дефолиации обусловлены деятельностью корневых систем и зависят от количества удаляемой надземной массы, видовых особенностей растений и условий произрастания.

В немногочисленных работах отмечены также некоторые изменения водного режима растений после удаления части надземной фитомассы.

Значительное возрастание оводненности верхних листовых пластинок табака после удаления нижних наблюдали С.Д. Львов и Л.Н. Березнеговская (1934), что объяснили устранением конкуренции со стороны ниже расположенных листьев. Улучшение водообеспеченности листьев имело место также у деревьев и кустарников после обрезки и прореживания кроны (Княшко, 1951; Коломиец, 1957; Казарян и др., 1958), через 10 дней после удаления надземных почек у томатов (Гупало, 1969). Обогащение водой оставшихся листовых пластинок происходило довольно быстро, так, увеличение оводненности верхних листьев пузыреплодника наблюдалось уже спустя 30 минут после срезания нижних (Гезалян, 1970). Удаление разного количества ветвей у абрикоса выявило повышенное содержание общей воды в оставшихся листьях после более глубокой обрезки (Казарян, Есаян, 1961). У подвергнутых обрезке деревьев наблюдается преобладание доли свободной воды над связанной, что свидетельствует об их менее напряженном водном режиме, обусловленном относительно меньшей листовой поверхностью при сохранении общей сосущей массы и возросшей поглощательной способности корней (Казарян, Карапетян, 1964; Казарян, 1969; Казарян, Чилингарян, 1972). Высокая водообеспеченность деревьев после обрезки обуславливает и их повышенную транспирацию (Изюмский, 1955; Казарян, 1969). У обрезанных особей двух видов *Agropyron* неповрежденные и частично срезанные листья одного возраста практически не различались по интенсивности транспирации (Nowak, Caldwell, 1984).

Таким образом, рассмотренные работы в основном свидетельствуют о том, что отчуждение части надземной фитомассы улучшает водный режим оставшихся листьев и тем самым активизирует жизнедеятельность обрезанных растений. Отметим, что основные наблюдения проводились на древесных растениях, при этом рассматривалось, главным образом, изменение их оводненности и транспирации.

Растения с частичной дефолиацией характеризуются тенденцией к усиленному восстановлению утраченной ассимиляционной поверхности, которая может реализоваться через отрастание новых листьев, а также через некоторое увеличение площади имеющихся листовых пластинок.

В ряде опытов были показаны более быстрые темпы увеличения листовой поверхности у растений после удаления части листьев (Любименко, 1921; Гортикова, 1940 и др.) Вместе с тем, интенсивность отрастания зависит от количества удаленной надземной массы. Так, срезание части листа у луговых злаков не влияет на скорость его дальнейшего роста (Киришин, 1977). Не стимулируются к росту после частичной дефолиации листья злаков после образования лигулы (Begg, Whight, 1962). Ускорение роста оставшихся листьев отмечалось после удаления третьей части растущих и всех закончивших рост листьев у *Pinus radiata* (Sweet, Wareing, 1966), после 50% дефолиации картофеля (Багаутдинова, 1985). Повышенной скоростью роста отличались молодые листья морского растения *Thalassia testudinum* после удаления остальных (Tomasko, Dawes, 1989), побеги *Heterotheca subaxillaris* после 28% дефолиации (Mihaliak, Lincoln, 1989). Вместе с тем, более низкие приросты наблюдались у новых побегов отавы злаков по сравнению с весенним травостоем (Бехаех, 1977).

Активизация ростовых процессов в листе двудольных происходит за счет повышения интенсивности как деления, так и растяжения клеток, что определяется его возрастом. Увеличение площади клеток верхней эпидермы у листьев плодовых деревьев после их сильной весенней обрезки наблюдал П.И.Княшко (1951). П.П.Изюмским (1955) было замечено, что после пятилетней обрезки нижних ветвей укрупнение листьев деревьев сопровождалось более плотным, без межклетников, расположением палисадных клеток по сравнению с контрольными растениями. Разрастание пластинки листа у абрикоса не сопровождалось более или менее заметным изменением характера и густоты нервации (Казарян, Есаян, 1961), что авторы объясняют развитием мезофильной структуры.

Однократная дефолиация картофеля вызывает укрупнение устьиц и клеток эпидермы и тем самым сокращает их число в единице поверхности листа, при многократном удалении ассимиляционной массы наблюдались противоположные изменения (Иванова, 1978). Во всех случаях величина диффузионного сопротивления снижалась, что способствовало активизации фотосинтеза.

Изучение дефолиации у картофеля показало (Багаутдинова и др., 1973, 1976; Багаутдинова, 1978, 1985), что изменение структуры листа при репарации утраченной фотосинтетической поверхности зависит от возраста растений. После дефолиации в период активного роста картофеля наблюдалось, главным образом, усиление деления клеток

и, в меньшей степени, увеличение их растяжения. У взрослых растений объем палисадных клеток возрастал в 2,5 раза и не сопровождался, в отличие от первого случая, повышением в них числа хлоропластов. При этом у опытных растений изменялись пластидно-плазменные отношения, более заметно у закончивших рост особей. В целом, автор заключает, что независимо от количества удаленной зеленой массы возрастание фотосинтеза 1 дм² листа обусловлено, как правило, более высоким числом пластид в единице листовой площади у дефолированных растений по сравнению с контролем.

Возрастание количества хлоропластов в клетке после удаления половины листьев у горошка однопарного и купены душистой В.А. Давыдов (1986) рассматривает как проявление одного из компенсаторных механизмов, направленных на усиление фотосинтеза.

При возобновлении растений после отчуждений важным источником энергии служат запасные вещества, они дополняют энергию фотосинтеза отавы.

В обзоре работ отечественных и зарубежных исследователей, выполненном С.П. Смеловым (1966), подчеркивается, что подавляющее большинство авторов выявили снижение количества запасных веществ у растений после срезания их надземной массы, причем с возрастанием частоты отчуждений содержание углеводов снижалось более интенсивно. Подобное связано с тем, что уменьшение листовой поверхности ограничивает накопление нового пластического материала в процессе фотосинтеза и увеличивает затраты на восстановление утраченной надземной массы. В связи с этим, по накоплению запасных веществ устанавливают сроки хозяйственного использования травостоя. Так, в листьях и корнях луговых злаков количественное восстановление углеводов наступает через 15–20 дней после срезания растений (Морозов, 1958), их скашивание лучше проводить в фазу кущения, когда надземные органы наиболее богаты запасными веществами (Смелов, Морозов, 1939б).

Мы обратили основное внимание на содержание водорастворимых углеводов у срезаемых растений, как на составную и наиболее динамичную часть запасных веществ.

Отметим, что большинство авторов наблюдало снижение уровня сахаров у растений после удаления части их зеленой массы. Так, через разные сроки после укуса содержание растворимых углеводов уменьшалось у луговых трав (Козлова, 1962б), а также в листьях пустынных эфемеров и полыней (Некрасова, 1949). Через 8–10 дней

после срезания побегов верхового злака костреца безостого и низового — мятлика лугового — содержание сахаров в корневищах снизилось у первого вида и немного возросло у второго (Смелов, 1937в). Отмеченные изменения автор связывает с наличием оставшихся после среза зеленых органов у мятлика, которые своей работой в известной степени уменьшают использование готовых ресурсов. Сопоставление режимов отчуждений выявило более заметное уменьшение количества растворимых углеводов у растений после более частых укусов (Смелов, 1947; Paulsen, Smith, 1968), а также после срезов по пастбищному типу по сравнению с трехкратным скашиванием (Bowden et al., 1968). Снижением фотосинтетического образования растворимых углеводов, усилением их использования на вторичные синтезы объясняет Ю.С.Карпилов (1960, 1962) пониженную концентрацию сахаров у кукурузы после удаления 30% листовой поверхности. Восстановление уровня растворимых углеводов в корнях люцерны наблюдалось только через 2–3 недели после скашивания надземных побегов (Rapport, Travis, 1984).

Как показали опыты А.Т.Мокроносова и Н.А.Ивановой (1971) на редисе и картофеле, существенной особенностью фотосинтеза растений с уменьшенной площадью листьев является снижение синтеза свободных сахаров и усиление образования аминокислот. При повреждении листьев растворимые углеводы становятся фактором, лимитирующим прирост, их концентрация в тканях по сравнению с неповрежденными растениями падает (Куперман, Куприянов, 1973).

В то же время срезание части листьев подсолнечника не вызвало существенных изменений в содержании разных форм углеводов (Казарян, Давтян, 1966). Напротив, удаление 4–6 листьев нижних ярусов 4 раза за сезон способствовало уменьшению крахмала и возрастанию количества сахаров в оставшихся листьях табака (Львов, Березнеговская, 1934). Высокое содержание растворимых углеводов наблюдалось в отаве злаков Республики Саха (Абрамов, 1986). В листьях деревьев, обрезанных на разную глубину, обнаруживалось, преимущественно, возрастание уровня как водорастворимых углеводов, так и общего их содержания (Казарян и др., 1958; Казарян, 1990), причем более интенсивное при обрезке 50% листьев по сравнению с удалением 25% листовой поверхности (Казарян, Чилингарян, 1972). Авторы связывают это с сокращением объема запасной паренхимы и со значительным ослаблением перемещения ассимилятов из листьев.

Таким образом, большинство исследователей наблюдало количественное снижение сахаров у растений после удаления различной доли их ассимиляционной поверхности, но в целом не было однозначной характерной реакции изменения растворимых углеводов в ответ на воздействие среза, что, вероятно, связано с видовыми особенностями углеводных обменов (Рейнус, 1960; Сабилов, 1971), а также с величиной, сроками и частотой отчуждения надземной фитомассы.

Большое значение при отрастании дефолированных растений принадлежит азоту и изменения его содержания после укусов, как и концентрации сахаров, неоднозначны.

Удаление части надземных органов вызывает в основном накопление азотистых веществ в оставшихся листьях как у древесных (Казарян и др., 1958; Казарян, Есаян, 1961; Казарян, Чилингарян, 1972; Казарян, 1990), так и травянистых видов (Карпилов, 1960, 1962; Мокронос, Иванова, 1971). Авторы отмечают интенсификацию синтеза аминокислот и белок-синтезирующей системы и связывают это с увеличением поступления в листья минерального азота и регуляторных веществ корневого гормонального комплекса.

Увеличение концентрации азота в листьях и снижение в корнях наблюдалось на лугах Танзании у двух видов *Sporobolus* после сильной дефолиации (McNaughton, 1985). При частых укусах в растениях содержится больше протеина, чем при более редких (Бегучев, 1930; Евсеев, 1954; Клапп, 1961). Повышенное количество протеина во всей надземной массе отавы (Ларин и др., 1950; Чепикова, 1964) часто связано с уменьшением в ней числа генеративных побегов и возрастанием хорошо облиственных вегетативных.

В то же время не отмечалось существенных изменений в содержании общего азота после удаления части листьев в полярно расположенных метамерных органах подсолнечника (Казарян, Давтян, 1966), а также в корнях двух видов житняков, срезавшихся несколько раз за сезон (Bukey, Weaver, 1939). Е. В. Никитиной (1940) было показано, что у луговых и степных растений Киргизского Алатау с увеличением числа отчуждений запасы белка снижаются более медленно по сравнению с углеводами, которые расходуются в первую очередь. Пониженное содержание азота имели побеги *Glyceria* весной после двукратного скашивания в предыдущий сезон (Sundblad, Robertson, 1988). Под влиянием срезания количество азота также падает у райграса и ежи сборной, причем в большей степени в стерне, в меньшей — в корнях (Sullivan, Sprague, 1953).

В заключение можно сказать, что изменения в структуре и метаболизме растений после дефолиации зависят от степени, частоты и сроков воздействия, при этом проявляются их видовые особенности. Важное значение при формировании отавы имеют также региональные особенности климата, поэтому отавность растений изучалась в разных природных зонах (Михеев, 1936; Никитина, 1936; Максимов, 1937; Евсеев, Слугина, 1938; Макаров, 1940; Евсеев, 1954; Гордеева, Ларин, 1965; Мирошниченко, 1973 и др.). И.В.Лариным (1960) была отмечена тенденция к снижению отавности растений по мере продвижения их с севера на юг, от местообитаний с достаточным увлажнением к более засушливым. Б.Д.Абатуров и В.Н.Лопатин (1985) пришли к выводу, что интенсивность нарастания отавы определяется климатическим фактором, который в наибольшей степени ограничивает фотосинтез в условиях произрастания и рассмотрели возможную реакцию растений на отчуждение при недостатке света, тепла и доступной влаги.

На территории Сибири наблюдения за отавностью растений естественных травостоев немногочисленны и проводились они на лугах лесной зоны (Гусельников, 1936), в лесостепи (Мусатова, 1939), а также в степных районах Забайкалья (Горшкова, 1962; Полюшкин, Горшкова, 1979; Горшкова, Полюшкин, 1983), Тувы (Ревякина, 1982; Горшкова, Монгуш, 1992), Алтая (Елесова, 1992). Исследования выявили среднюю и пониженную отавность степных видов, что определяется в основном недостаточным увлажнением и краткостью вегетационного периода. При этом подчеркивалось, что способность растений к повторному отрастанию в условиях Тувы выражена значительно слабее, чем в Забайкалье.

В целом, при изучении отавности мало внимания уделялось эколого-физиологическим аспектам повторного отрастания растений, произрастающих в разных природных регионах. Основные изменения структуры и метаболизма после дефолиации выявлялись преимущественно на примере культурных видов. Ввиду этого, нам представляется важным более детальное исследование экологических особенностей повторно отрастающих степных растений на фоне изменений их продуктивности в условиях резко континентального и засушливого климата. Сопоставление формирования надземной фитомассы и эколого-биологических характеристик срезанных растений также может способствовать получению дополнительной информации для рационального ведения пастбищного хозяйства.

Глава 4

Низкие периодические укусы и повторное отрастание степных растений

4.1. Динамика надземной фитомассы

Для степных сообществ Тывы характерно интенсивное нарастание надземной фитомассы весной и в начале лета, затем часто наступает депрессия и последующие летние осадки приводят к формированию максимальной продуктивности травостоя к середине июля (Дымина, 1982; Горшкова, 1986, 1990). При этом возможны пятикратные различия по урожайности между засушливыми и влажными годами.

Изученные виды растений наибольшей массы достигают чаще всего во второй половине лета, преимущественно к концу июля, что соответствует пику продуктивности большинства сообществ (Зверева, 1994). На примере *Stipa pennata* также показано, что к этому сроку формируется максимальная ассимиляционная поверхность побегов. Засухи заметно снижают интенсивность ростовых процессов и уменьшают число развернувшихся листьев в побеге.

Рассмотрим некоторые особенности повторного отрастания после однократного низкого среза у пяти видов степных растений, различающихся по экологии: *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Carex pediformis*, *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa*.

У *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca* и *Carex pediformis* после основного укуса хорошо отрастают листовые пластинки отчуждаемых вегетативных побегов. При этом отава *Stipa pennata* формируется, главным образом, за счет роста ранее срезанных листовых пластинок третьего листа и постепенного появления листьев четвертого порядка. У *Festuca valesiaca* также первыми отрастают в основном срезанные листья третьего порядка, но уже через месяц после низкого отчуждения примерно третью часть дерновины составляли вновь отросшие неповрежденные листья. Отметим, что в это время у опытных побегов тилчака развитые четвертые листья встречались чаще, чем в контроле, но формирующиеся, еще не вышедшие из «трубки» пятые листья, реже, что свидетельствует об отрастании уже сформированных листьев. У *Carex pediformis* основной прирост зеленой массы образуется за счет роста листовых пластинок, начиная с 3–4 порядка и выше.

Для полукустарничка *Artemisia frigida* характерна пониженная энергия отрастания, основная часть ее побегов формируется из пазушных почек на нижних листьях, меньшая часть — из укороченных озимых побегов (Полюшкин, Горшкова, 1979). После укуса клубнекорневого полурозеточного монокарпического растения *Phlomis tuberosa* сначала в рост трогается терминальная почка, которая должна была весной дать побег, а затем спящие почки, расположенные ниже на корневище (Ревакина, 1982).

В целом, через 40 дней после низкого отчуждения высота побегов с листьями у изученных видов в средние по погодным условиям годы не достигает исходных размеров. При этом только у *Carex pediformis* отрастают практически все побеги, у злаков их количество составило 75–90%, у *Phlomis tuberosa* — 60–80%, у *Artemisia frigida* число развивающихся побегов постепенно возрастало от 15–20 до 60–70% от первоначальных.

В результате наибольшее отрастание отавы — до 70–80% — в течение четырех декад после низкого среза наблюдалось в отдельные годы у *Stipa pennata* и *Carex pediformis*; у *Artemisia frigida* оно было меньше — 45–52%, а у *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa* прирост составлял 24–40% от основного укуса (рис.2). Следует подчеркнуть, что высокие темпы накопления зеленой массы в первые 5 дней после срезания отмечались у всех видов, кроме *Artemisia frigida*, причем у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* они сохранялись и в дальнейшем, а для *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa* было характерно постепенное их убывание. У полукустарничка *Artemisia frigida* слабое отрастание отавы в первую декаду заметно усиливается в последующем.

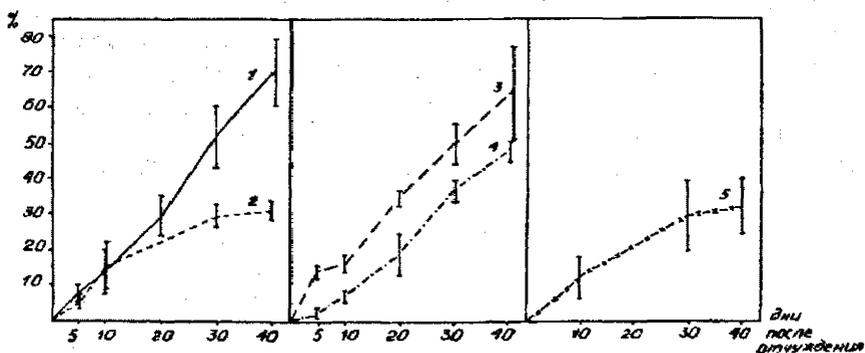


Рис.2. Накопление массы отавы у степных растений после низкого отчуждения побегов (% к основному укусу, абс. сух. вещество, среднее за 1986–1989 гг.).

Виды растений: 1 — *Stipa pennata*; 2 — *Festuca valesiaca*;
3 — *Carex pediformis*; 4 — *Artemisia frigida*; 5 — *Phlomis tuberosa*

Сильное воздействие на продуктивность отрастающих побегов оказывают метеорологические условия отдельных вегетационных сезонов. Из изученных видов в течение 1986–1989 гг. менее подверженной условиям внешней среды оказалась отава *Carex pediformis* в первые 20 дней после низкого среза ($CV = 12\text{--}17\%$), у остальных видов коэффициент вариации составил 29–50%.

Рассмотрим отрастание надземной фитомассы после низкого отчуждения растений с периодами 5, 10, 20, 30 и 40 дней в течение вегетационного сезона.

После частых низких укусов с периодами 5 и 10 дней, проведенных в течение четырех декад, продуктивность последней отавы у всех исследуемых видов была меньше или чуть превышала один процент от первоначальной массы растений. Вместе с тем, при формировании отав за столь короткие промежутки проявились видовые особенности растений (рис.3, 4). Так, у злаков наблюдалось более равномерное снижение продуктивности отав от укуса к укусу: у *Stipa pennata* — от 8–10 до 0,5–1,0% при 5-дневных интервалах и от 24 до 2% — при 10-дневных; у *Festuca valesiaca* — от 15–17 до 1–2% при декадных перерывах между отчуждениями. Уменьшение массы отавы происходило за счет снижения числа и высоты отрастающих побегов, при этом отмечались значительные колебания этих показателей по годам. Например, после 8 укусов при 5-дневных перерывах количество растущих побегов снижалось у *Stipa pennata* в 1,8–5,6 раза, у *Festuca valesiaca* — в 2,6–5,2 раза, но не отросших дерновин практически не наблюдалось.

Учитывая, что с возрастанием числа укусов количество отрастающих побегов снижается, мы рассчитали их массу на единицу поверхности. В этом случае изменение продуктивности отав отражало в основном уменьшение высоты побегов, поэтому было выявлено более медленное снижение накопления зеленой массы у обоих видов по сравнению с учетами ее общего запаса. В целом высота побегов *Stipa pennata* сократилась в 4–8 раз, *Festuca valesiaca* — в 3,8–5,7 раза.

Сопоставление развитости побегов после проведенной серии отчуждений с периодами 5 дней в 1988 г. показало, что столь частые низкие укусы подавляют формирование очередных листьев у обоих видов. Отрастание злаков после укусов происходило за счет роста ранее срезанных листовых пластинок, длина которых уменьшилась у *Stipa pennata* в 4,1 раза, у *Festuca valesiaca* — в 2,5 раза.

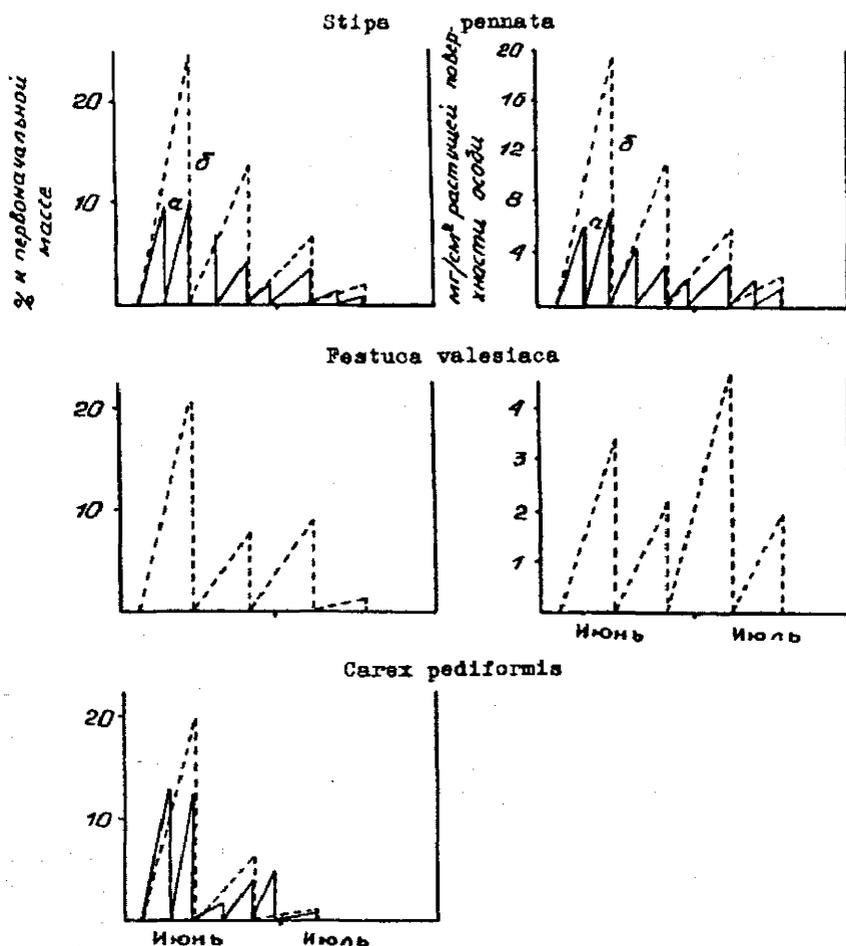


Рис. 3. Динамика накопления массы отавы у злаков и осоки при частом низком отчуждении надземных побегов, 1987 г. (абс. сух. вещество).
Периодичность укосов: а — 5 дней; б — 10 дней

Частое отчуждение плотнокустовой корневищной осоки *Carex pediformis* вызвало более заметное нарастание продуктивности — до 12–14% — в первой и иногда во второй отавах при 5-дневных интервалах между укосами и до 20% в первой отаве при 10-дневных, масса последующих отав снижалась в 3–6 раз. Число отрастающих побегов у *Carex pediformis* в целом снижается в меньшей степени, чем у злаков. Так, в 1988 г. после 8 отчуждений через 5 дней не

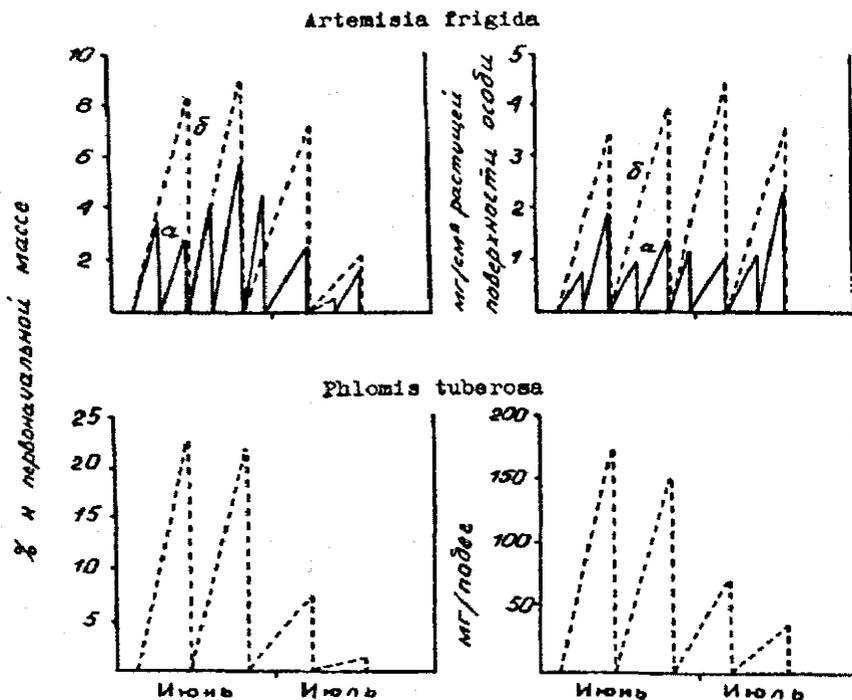


Рис. 4. Динамика накопления зеленой массы у *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa* при частом низком отчуждении побегов, 1987 г. (абс. сух. вещество).
Периодичность укосов: а — 5 дней; б — 10 дней

отросло 25% побегов, в то же время при подобных укосах в 1987 г. отмечалось приостановление роста побегов после шести отчуждений. Высота побегов при этом сокращается в 5,4–7,7 раза.

При частых укосах у *Carex pediformis* отрастают, в основном, основания ранее срезанных листовых пластинок, которые, например, в 1988 г. после серии отчуждений с интервалом 5 дней составили 84% от всех листьев.

У полукустарничка *Artemisia frigida* отрастание отавы через 5 дней после основного укоса очень незначительно, в пределах 3–6%, такое же количество зеленой массы сохраняется в течение трех-пяти отчуждений, последующие срезы ведут к дальнейшему снижению продуктивности опытных побегов в 2–4 раза. При укосах через 10 дней уровень отрастания 7–10% удерживался у трех отав, продуктивность четвертой отавы снизилась в 3,5 раза. Незначительное образование надземной продукции за столь короткие интервалы

между отчуждениями обусловлено, главным образом, медленным ростом побегов *Artemisia frigida*, основное сокращение высоты которых происходило после первого укуса, в последующих отавах отмечалось небольшое последовательное ее уменьшение. Поэтому после частых укусов продуктивность на единицу поверхности особи, занятой растущими побегами, более стабильна, чем изменения общего запаса зеленой массы, при которых имеет значение также снижение числа отрастающих побегов. К этому следует добавить, что к концу опыта 30–40% особей не отрастало полностью, у остальных отросшие побеги были немногочисленны.

У травянистого многолетника *Phlomis tuberosa* при укусах через 10 дней в более благоприятном 1987 г. масса первой и второй отавы достигали 18–20%, продуктивность третьей отавы снизилась почти в 3 раза, а четвертая составила только 1,2%. При подобных срезах в 1988 г. накопления надземной фитомассы *Phlomis tuberosa* были очень незначительны. Но в обоих летних сезонах практически не наблюдалось отрастания после отчуждения с интервалом 5 дней. Сокращение массы отавы у *Phlomis tuberosa* связано со снижением числа отрастающих побегов, количество которых к концу опыта уменьшается в 2,5–4,4 раза. Постепенное понижение массы растущих побегов обусловлено уменьшением их высоты, числа и размеров развивающихся листьев. Так, размеры листьев растений четвертой отавы уступали контролю в 3,7–5,8 раза, длина их черешков сократилась почти в 13 раз.

Сопоставление абсолютно сухой фитомассы, полученной за разное число укусов в течение четырех декад в 1987 г. и двух декад в 1988 г. показало (табл. 4), что частое низкое отчуждение, особенно

Таблица 4

Продуктивность отавы у степных растений Тывы
после низкого отчуждения побегов с различной периодичностью

Вид	Фитомасса (% к первоначальной абсолютно сухой массе) после отчуждения с периодом				
	1987 г. (40 дней)			1988 г. (20 дней)	
	5 дней, 8 отав	10 дней, 4 отавы	40 дней, 1 отава	5 дней, 4 отавы	20 дней, 1 отава
<i>Stipa pennata</i>	37,3	45,5	50,0	18,6	21,9
<i>Festuca valesiaca</i>	–	37,3	30,6	12,5	16,1
<i>Carex pediformis</i>	34,8	27,5	41,3	28,6	34,6
<i>Artemisia frigida</i>	25,3	26,9	32,8	5,0	10,9
<i>Phlomis tuberosa</i>	–	53,4	51,4	–	–

с периодом 5 дней, способствует меньшему суммарному нарастанию отавы по сравнению с интервалами в 20 или 40 дней. Вероятно, столь частое удаление ассимиляционной поверхности оказывает также дополнительное отрицательное воздействие.

При укосах через 20 дней практически у всех изученных видов данные второй отавы приближались к первой и колебались в разные годы от 10 до 34% от первоначальной массы растений, при этом наибольшие значения — до 22–34% — наблюдались у *Carex pediformis* и *Stipa pennata*. Продуктивность третьей отавы в основном незначительна и составляла 3–10%. Число отросших в ней побегов уменьшалось у *Stipa pennata* и *Festuca valesiaca* в 1,7–2,0 раза, у *Artemisia frigida* — в 2,6–4,0 раза, у *Phlomis tuberosa* трогались в рост лишь единичные особи, при этом опытные побеги уступали по высоте контрольным в 2,6–6,2 раза.

При более длинных периодах между отчуждениями — в 30 или 40 дней — у большинства растений основное количество надземной массы — 22–63% — получали в первой отаве, во второй ее было значительно меньше — 4–17%. При этом число отросших побегов во второй отаве у злаков сокращалось в 1,4–1,7 раза, у *Artemisia frigida* — в 2,1–2,5 раза, у *Phlomis tuberosa* они составляли лишь 10–15% от первоначальных. К концу лета опытные растения были в 1,7–5,2 раза ниже неповрежденных, наименьшие значения отмечены у *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa*.

В целом, сумма абсолютно сухой массы степных растений после трех отчуждений с периодом 20 дней была близка к данным, полученным после двух укосов через 30 дней (табл.5). Отметим также, что большое влияние на скорость повторного отрастания побегов оказывают погодные условия отдельных лет. Так, среди

Таблица 5

Продуктивность отавы у степных растений Тывы после низкого отчуждения побегов с периодами 20 и 30 дней (средняя за 1985–1988 гг.)

Вид	Продуктивность (% к первоначальной абсолютно сухой массе) после отчуждения с периодом			
	20 дней, 3 отавы	Коэффициент вариации (CV, %)	30 дней, 2 отавы	Коэффициент вариации (CV, %)
<i>Stipa pennata</i>	44,7±7,64	24,2	54,1±7,50	24,0
<i>Festuca valesiaca</i>	36,8±2,55	9,8	34,0±0,70	2,9
<i>Carex pediformis</i>	61,6±14,67	33,7	53,4±11,69	37,9
<i>Artemisia frigida</i>	39,4±7,68	27,6	40,3±5,55	23,9
<i>Phlomis tuberosa</i>	—	—	40,9±13,2	45,9

изученных видов наибольшая вариабельность продуктивности отав по годам была отмечена у *Phlomis tuberosa*, в наименьшей степени метеорологические условия отразились на количестве отрастаемой массы у *Festuca valesiaca*.

Таким образом, низкое отчуждение степных растений, проводимое несколько раз за сезон, вызывает снижение массы отав, имеют значения также погодные условия отдельных лет.

Многократное отрастание степных растений после отчуждения во многом определяет устойчивость разных типов пастбищ к выпасу. Отмечается, что более устойчивы к интенсивному стравливанию типчаковые пастбища, промежуточное положение занимают ковыль-ные, а менее устойчивы — овсецовые (Горшкова, 1989а).

Число возможных отчуждений зависит от места произрастания растений. Так, в условиях Ростовской области (Танфильев, 1939) за два вегетационных сезона ковыли выдерживали 9–12 отчуждений, при этом 50–70% их дерновин погибло; овсяницы срезались до 7–8 раз, число погибших дерновин у них составило 35–60%. В Забайкалье (Полюшкин, Горшкова, 1979) особенно устойчивой к многократным срезаниям оказалась *Carex pediformis*, выдержавшая за 3 года 7 отчуждений, при этом все особи сохранили жизнеспособность, в то же время, например, ковыль байкальский выдерживал не более 3–4 укосов. В Центральной Тыве степные растения в основном выдерживают не более трех срезаний за сезон (Ревякина, 1982; Горшкова, Монгуш, 1992). В связи с этим мы попытались выявить степень отрастания степных растений этого района после отчуждений в течение нескольких лет.

Низкому срезанию побегов с интервалами один (I вариант) и два месяца (II вариант) в течение 1985–1989 гг. подвергались пять видов растений: *Stipa pennata*, *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis*, *Iris humilis* и *Artemisia frigida*.

Отчуждение побегов в течение первых двух лет исследований привело к значительному снижению продуктивности отав у всех видов, особенно это было характерно для *Artemisia frigida*, *Stipa pennata* и *Iris humilis* (табл. 6, 7).

К началу лета 1987 г. у *Artemisia frigida* при обоих режимах срезания половина особей не отросла, а к концу сезона в первом варианте наблюдалось только 12% отросших особей, во втором — 33%, причем от опытных растений росли лишь единичные побеги. Высота опытных растений в первые два года снизилась в 3,6–4,6 раза у первого варианта и в 1,6–2,8 раза — у второго, в течение третьего

Таблица 6

**Продуктивность степных растений Тывы
при многократном низком отчуждении побегов с периодом один месяц**

Вид	Продуктивность отавы, % к абсолютно сухой массе основного укоса												
	1985 г.			1986 г.			1987 г.			1988 г.			1989 г.
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й	11-й	12-й	
<i>Stipa pennata</i>	24,3	14,1	9,5	7,2	4,2	1,2	1,1	0,1	0,4	0,3	0,1	0	
<i>Achnatherum splendens</i>	20,8	23,7	9,8	30,0	19,6	4,7	14,6	9,7	3,1	4,4	1,6	0,3	
<i>Carex pediformis</i>	16,6	8,6	13,9	4,6	6,0	7,9	1,9	1,4	6,2	3,1	1,7	11,3	
<i>Iris humilis</i>	13,6	4,5	30,9	2,7	5,2	12,6	1,8	0,4	10,3	3,1	0,7	0,5	
<i>Artemisia frigida</i>	22,3	34,2	8,0	0,6	2,5	0,1	0,1	0	0	0	0	0	

Таблица 7

**Продуктивность степных растений Тывы
при низком отчуждении побегов с интервалом два месяца**

Вид	Продуктивность отавы, % к абсолютно сухой массе основного укоса								
	1985 г.		1986 г.		1987 г.		1988 г.		1989 г.
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	
<i>Stipa pennata</i>	21,4	8,2	5,5	2,6	1,1	1,7	0,2	0	
<i>Achnatherum splendens</i>	31,9	14,2	40,6	8,2	36,1	8,4	13,0	5,4	
<i>Carex pediformis</i>	18,7	20,5	13,3	8,7	3,3	10,8	6,2	20,5	
<i>Iris humilis</i>	16,7	53,3	3,3	9,1	1,1	7,0	5,4	4,3	
<i>Artemisia frigida</i>	35,7	9,3	9,1	0,2	0	0	0	0	

сезона они уже уступали контролю в 7,4–8,5 раза и различий между вариантами не наблюдалось. К началу четвертого сезона все опытные особи погибли.

У злаков с возрастанием числа отчуждений наблюдалось последовательное снижение количества отросших побегов в дерновине, при этом сократилась доля вновь формирующихся побегов, более быстро у *Stipa pennata*. К началу сезона 1987 г. у *Stipa pennata* еще не наблюдалось погибших особей (табл.8), отросшие побеги составили 6–15% от первоначальных и были примерно в 2 раза ниже контрольных, в результате продуктивность отав уменьшилась до 1–3% от основного укоса. Дальнейшее отчуждение этого года вызвало постепенное снижение числа отросших дерновин у растений первого варианта. В течение четвертого года наблюдений от опытных дерновин *Stipa pennata* отрастало в среднем 1–5 побегов, уступающих по высоте контролю в 3,3–3,5 раза, причем количество погибших особей возросло до 70% в первом варианте и до 33% — во втором.

Число отросших дерновин при многократном низком срезании побегов, %

Вид	Число отчуждений											
	с интервалом один месяц						с интервалом два месяца					
	1987 г.			1988 г.			1989 г.	1987 г.		1988 г.		1989 г.
	7	8	9	10	11	12	13	5	6	7	8	9
<i>Stipa pennata</i>	100	90	70	50	50	30	0	100	100	89	67	0
<i>Achnatherum splendens</i>	100	100	100	100	100	100	10	100	100	100	100	80

Примечание. Основной укос проведен 26 июня 1985 г.

К началу 1989 г. все опытные дерновины *Stipa pennata* оказались погибшими.

У *Achnatherum splendens* в течение четырех лет исследований при обоих режимах срезания не отмечалось погибших дерновин, снижение продуктивности отав происходило за счет уменьшения числа и высоты отросших побегов. Так, при отчуждении через месяц к концу второго года отросла четверть опытных побегов, а к концу четвертого — только 13%, при этом их высота уменьшилась в 3,7 раза. Отметим, что отавы формировались, преимущественно, за счет роста ранее срезанных побегов. Четырехлетнее отчуждение *Achnatherum splendens* с периодом два месяца снизило количество растущих вегетативных побегов в 2,3 раза, их высоту — в 1,7–2,4 раза, у особей наблюдалось развитие единичных более низких генеративных побегов. К этому добавим, что укосы в первые два года на 70–75% состояли из нетронутых срезом листьев более высоких порядков, в дальнейшем их доля уменьшилась и достигла 54% к концу четвертого сезона. К середине июня 1989 г. среди дерновин первого варианта только у двух наблюдалось по одному выросшему побегу, а при отчуждении через два месяца отросло 80% особей, причем число побегов у них составило 5–20% от первоначальных.

У *Iris humilis* постепенное снижение продуктивности отав в течение опыта сопровождалось небольшим возрастанием зеленой массы опытных растений весной, в период их интенсивного роста и цветения, чуть более заметным при укосах с интервалом два месяца. К концу четвертого сезона наблюдений среди опытных особей *Iris humilis* не отросло всего 10% в первом варианте и 20% — во втором. Число побегов в отаве снизилось примерно в 2 раза, при этом отрастали, главным образом, ранее срезанные побеги, доля которых составила 90,9%. Их облиственность была в 1,5 раза меньше контроля. Отметим также уменьшение в 1,9–2,3 раза ширины листьев в опыте.

Постепенное сокращение количества отросших побегов наблюдалось и в отавах *Carex pediformis*. Так, к началу лета 1987 г. их было 74% у растений первого варианта и 84% — у второго, к середине июня 1988 г. они составляли соответственно 44 и 71%, а к началу лета 1989 г. — только 33 и 59%.

В целом, следует отметить хорошую жизнеспособность опытных особей *Carex pediformis*, среди которых к пятому сезону наблюдений только одна погибла. Отрастание отавы происходило преимущественно за счет ранее срезанных листовых пластинок, которые к этому времени составляли две трети листьев побега. При этом опытные побеги уступали контролю по высоте в 1,6–2,1 раза.

Таким образом, к началу пятого года исследований наблюдалось лишь небольшое отрастание опытных растений *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis* и *Iris humilis*, причем у двух последних видов погибло наименьшее количество особей. Заметим, что засухи: позднелетняя в 1987 г. и весенне-летняя — в 1989 г., способствовали более заметному снижению продуктивности отав и выявили различную чувствительность растений к перенесению неблагоприятных условий.

Это подтверждается также данными, полученными после низкого отчуждения побегов *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa* в 1988–1989 гг. с периодами 30 и 40 дней 3 раза за сезон. Наблюдения за растениями продолжались и в сильно засушливом 1990 г., когда укусы уже не проводились.

К концу второго года опыта масса отавы *Festuca valesiaca* была меньше основного укуса на 86–93% (табл.9), происходило это, главным образом, за счет уменьшения высоты и числа растущих побегов. В 1990 г. срезаемые ранее побеги *Festuca valesiaca* в 1,8–2,0 раза уступали контрольным по высоте, но погибших дерновинов в опыте не наблюдалось.

Низкое отчуждение *Phlomis tuberosa* уже в первый год уменьшило количество растущих побегов на 87–93%. Засуха следующего года резко затормозила формирование отавы после раннелетнего отчуждения, но последующие затяжные дожди способствовали быстрому отрастанию новых побегов к концу сезона. К середине лета 1990 г. от опытных особей *Phlomis tuberosa* отросла лишь пятая часть побегов после отчуждения с интервалом 30 дней и третья часть — после срезов с периодом 40 дней. Отметим уменьшение размеров листьев в 2,1–2,2 раза в первом случае и в 1,4–1,8 раза — во втором по сравнению с неповрежденными растениями.

Продуктивность отав у *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa*
при низком отчуждении побегов (% к абсолютно сухой массе основного укоса)

Вид	Продуктивность отавы				
	1988 г.		1989 г.		
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Интервал между укосами — 30 дней					
<i>Festuca valesiaca</i>	26,3	12,3	10,8	7,5	11,9
<i>Phlomis tuberosa</i>	7,7	0,9	0,5	0	44,3
Интервал между укосами — 40 дней					
<i>Festuca valesiaca</i>	28,0	7,4	17,2	13,1	13,8
<i>Phlomis tuberosa</i>	2,0	0,1	0,4	17,2	40,8

Таким образом, периодическое низкое отчуждение степных растений Тывы в течение нескольких сезонов вегетации привело к резкому снижению продуктивности опытных особей, выявило степень их устойчивости к подобным укосам. Дополнительное отрицательное воздействие оказали неблагоприятные погодные условия отдельных лет. Среди изученных видов более жизнеспособными оказались *Carex pediformis*, *Festuca valesiaca* и *Iris humilis*, промежуточное положение занял *Achnatherum splendens*, менее устойчивыми были *Artemisia frigida*, *Stipa pennata* и *Phlomis tuberosa*.

4.2. Анатомическое строение и структура пластидного аппарата листьев

У листьев растений аридных и полуаридных местообитаний имеется целый ряд приспособлений, направленных на уменьшение транспирации и сохранение водного запаса.

Существенным и наиболее общим признаком, возникающим в процессе эволюционного приспособления к засушливым условиям среды, является редукция площади листа. В.К.Василевской (1938, 1950, 1954) показано, что уменьшение размеров листовой пластинки у пустынных растений обусловлено в процессе онтогенеза короткой стадией деления клеток и быстрой дифференциацией тканей. Сокращение листовой поверхности ведет к снижению транспирации (Солонько, 1974). Слоистость мезофилла при этом у растений, не имеющих специализированной хлорофиллоносной обкладки проводящих пучков, увеличивается, особенно сильно развивается палисадная ткань, что позволяет растению противостоять, прежде всего,

почвенной засухе (Василевская, 1941, 1965а). Увеличение числа слоев и плотности столбчатых клеток до некоторой степени компенсирует малую площадь листа (Василевская, 1954). По мнению Л.И.Липаевой (1952), большая сомкнутость тканей пустынных эуксерофитов связана с лучшей их приспособленностью к иссушению и чрезмерной транспирации. Вследствие увеличения мезофилла толщина листа у растений сухих и солнечных мест обычно больше, чем у обитателей влажных участков (Варминг, 1902; Баранов, 1925; Василевская, 1938, 1950; Липаева, 1955; Вознесенская, 1958). Исходя из этих изменений, одним из наиболее отличительных признаков ксероморфного листа многие авторы считают низкие отношения его поверхности к объему (McDougall, Penfound, 1928; Weaver, Clements, 1929; Вознесенская, 1958 и др.). Для ксерофитов характерны более мелкие клетки верхней эпидермы, наружная стенка которых по сравнению с мезофитами несколько утолщена (Баранов, 1923, 1925), причем устьица преобладают на верхней стороне листа, их погруженность встречается как исключение, в массе своей они располагаются вровень с эпидермой.

В целом, растения аридных местообитаний очень разнообразны по строению и адаптация к климатическому режиму у них осуществляется разными путями, что не раз отмечалось в литературе (Заленский, 1922; Генкель, 1946; Shields, 1950; Липаева, 1952, 1954; Василевская, 1954; Григорьев, 1955, 1968; Гасанов, 1959; Николаевский, 1970 и др.). Вместе с тем, основные направления структурных адаптаций листьев ксерофитов связывают с развитием плотной упаковки клеток мезофилла (пикноморфное), склеренхимной обкладки пучков прокамбиального происхождения (склероморфное) и большого объема водоносной паренхимы (суккулентное) (Бутник, 1984).

При комплексном изучении листа большое место занимают вопросы организации его фотосинтетического аппарата.

Исследование ассимиляционного аппарата на клеточном и тканевом уровнях — его мезоструктуры, по терминологии А.Т.Мокроносова (1978), — проводится методами сетевой микроскопии в сочетании с функциональной оценкой активности единицы поверхности листа, отдельных хлоропластов и т.д. При этом особое внимание привлекает исследование пластидного аппарата как элемента структурной регуляции фотосинтеза (Кахнович, Климович, 1971; Мокроносов и др., 1973; Цельникер, 1973, 1975, 1978; Kariya, Tsunoda, 1972, 1973; Prioul, 1975; Горьшина, 1978 и др.).

Большой интерес для понимания адаптационных процессов фотосинтеза представляет также анализ ассимиляционного аппарата

растений разных экологических групп. Судя по имеющимся в литературе данным, сопоставление растений из разных местообитаний выявило существенные различия в организации их пластидной системы (Ракицкая и др., 1973, 1974; Багаутдинова и др., 1975; Горышина и др., 1975, 1977, 1980, 1982, 1983; Дьяченко, 1978; Мокронос, Шмакова, 1978; Горышина, 1987; Пьянков и др., 1993).

Анализ основных параметров фотосинтетического аппарата листа у большого числа видов растений из различных местообитаний, проведенный Т.К.Горышиной (1989), позволил выявить его большую экологическую пластичность на разных уровнях организации. При этом у растений, обитающих в близких условиях увлажнения и освещения, наблюдались общие черты структурных адаптаций пластидного аппарата.

Большое разнообразие структуры ассимиляционного аппарата у растений разных экологических групп выявляется на тканевом уровне организации, что связано, прежде всего, с особенностями их анатомического строения. Так, сходные системы распределения пластид в листьях двудольных, относящихся к одному анатомическому типу, наблюдали Ю.В.Гамалей и Т.Р.Милашвили (1986). В то же время М.Г.Бариновым (1988) отмечается, что систематическое положение и особенности жизненных форм отдельных видов оказывают существенное влияние на мезоструктуру фотосинтетического аппарата.

Значимость таких показателей, как поверхностная плотность хлоропластов (их число в 1 см^2 листа) и объемная плотность хлоропластов (их количество в 1 мм^3 мезофилла без учета покровных тканей), связана с тем, что работа фотосинтетического аппарата определяется, в частности, изменением в листе количества пластид. Оказалось, что у растений тенистых местообитаний заполненность листа хлоропластами невелика. Так, у кустарников и травянистых видов под пологом ельников и дубрав $4\text{--}17 \text{ млн/см}^2$ хлоропластов (Чеснейшая, 1975; Киселева, 1977, 1980; Фролов, 1978; Пружина, 1978; Горышина и др., 1982), значительно большая густота пластид у хорошо освещенных ранневесенних эфемероидов листопадных лесов и высокогорных растений — $20\text{--}50 \text{ млн/см}^2$, достигая у отдельных видов до $80\text{--}90$ и даже $100\text{--}120 \text{ млн/см}^2$ (Горышина и др., 1975, 1978, 1980; Горышина, 1989). Очень высокая насыщенность листа хлоропластами у ксерофитов степей и пустынь (до $80\text{--}95 \text{ млн/см}^2$), что достигается, преимущественно, за счет плотной упаковки мелких клеток (Мокронос, Шмакова, 1978; Горшкова, Зверева, 1988).

Их фотосинтетическая активность осуществляется, главным образом, за счет очень большой концентрации пластид в листе. Листья же мезофитов, напротив, отличаются более активными хлоропластами, но их число на единицу площади значительно меньше.

Следует также отметить, что сформированные при интенсивной солнечной радиации мелкие хлоропласты с низким содержанием пигментов представляют однородную рассеивающую среду, которая лучше гасит свет, чем среда с крупными пластидами (Цельникер, Хазанов, 1971).

Анатомическое строение листьев изученных степных многолетников весьма разнообразно (рис.5, 6).

Так, среди двудольных у *Phlomis tuberosa* дорсивентральный тип мезофилла, у *Artemisia frigida* — изопалисадный. Для дерновинных злаков и осоки (*Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Achnatherum splendens* и *Carex pediformis*) характерен плотногомогенный тип мезофилла, для *Iris humilis* — суккулентный изолатеральный.

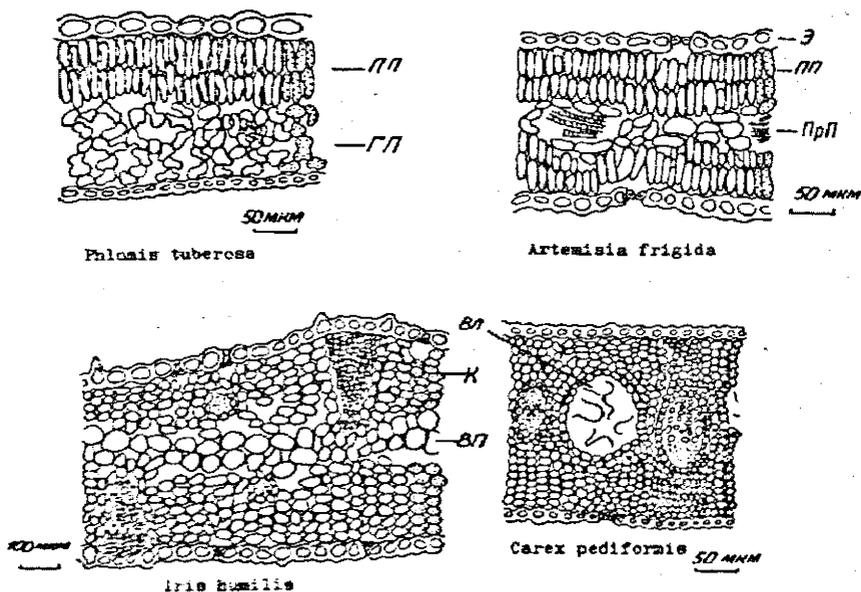


Рис.5. Анатомическое строение листьев у некоторых изученных видов растений.

Э — эпидерма; ПП — палисадная паренхима; ГП — губчатая паренхима;
ПрП — проводящий пучок; Х — хлоренхима; ВЛ — водоносная паренхима;
ВЛ — воздухоносная лакуна

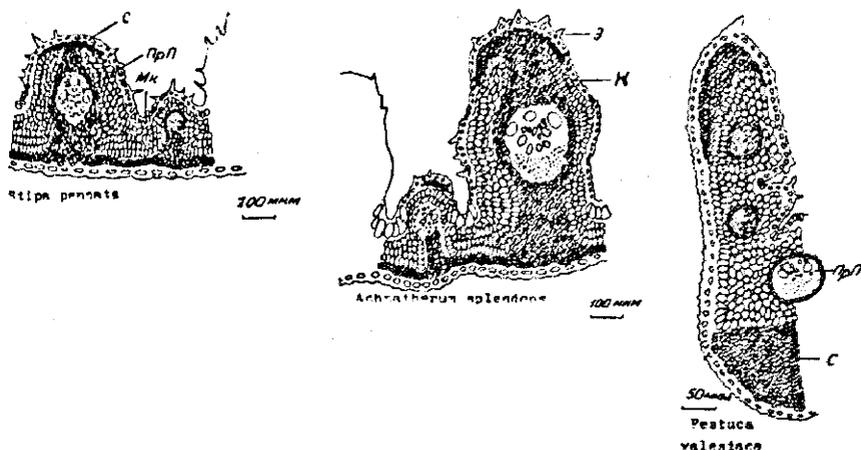


Рис. 6. Анатомическое строение листьев злаков.

с — склеренхима; Мк — моторные клетки (остальные обозначения см. рис. 5)

Листовая пластинка *Phlomis tuberosa* — широкая, с хорошо развитой эпидермой и устьицами на обеих сторонах листа. Палисадная паренхима представлена одним или двумя рядами клеток, у которых высота в 3–4 раза превышает ширину. Губчатый мезофилл имеет развитую сеть межклетников. Отношение толщины палисадной ткани к губчатой, в основном, чуть больше единицы, что в целом характерно для световых листьев. Сеть жилок не густая, на поперечном срезе она составила 5–10%.

Одним из наиболее общих признаков ксерофитизации считается мощное развитие палисадной паренхимы (Баранов, 1923, 1925; Василевская, 1940, 1965а и др.), которая является высокопроизводительным типом ткани и вносит основной вклад в фотосинтез листа (Мокроносков и др., 1973). Вероятно поэтому, сильное ее развитие до некоторой степени компенсирует малую листовую площадь ксерофитов.

У ксерофита *Artemisia frigida* листья мелкие, густо опушенные, слоистость палисадной ткани составляет 3–5 рядов клеток. Между верхним и нижним столбчатым мезофиллом расположены один, иногда два слоя слегка вытянутых клеток, напоминающих палисадные.

Известно, что для ксерофитов весьма характерно развитие в той или иной степени водоносной паренхимы (Василевская, 1954). Л.И.Липаева (1952) считает, что эта ткань обладает значительной водоудерживающей силой и совместно с другими анатомическими

особенностями ксерофитов (такими, как негустые сети жилок, сильное опушение или утолщенные стенки эпидермальных клеток и др.) способствует сокращению расхода воды на транспирацию в засушливые периоды вегетации. Водозапасающая паренхима может функционировать как временный резервуар, адсорбирующий воду в ночное время и отдающий ее мезофиллу в течение дня (Гамалей, 1984).

Так, среди рассматриваемых нами видов слой водоносной паренхимы окружает проводящий пучок, расположенный в центре листа *Artemisia frigida* (Воронина, 1969).

Центральную часть листа *Iris humilis* также занимает водоносная паренхима. Клетки мезофилла крупные, но достаточно плотно сомкнуты. Эпидерма листа крупноклетчатая, с тонкими наружными оболочками, но устьица мелкие и несколько погруженные.

В центре листа *Carex pediformis* располагается бесцветная паренхима, которая постепенно разрушается и образует воздухоносные лакуны. Хлоренхима, представленная мелкими и плоскосомкнутыми клетками, заполняет пространство между проводящими пучками, окаймляя по периферии воздухоносные полости. Склеренхимная обкладка проводящих пучков хорошо развита, причем сверху и снизу больших пучков она усилена склеренхимными тяжами. Адаксиальные эпидермальные клетки выпше, чем абаксиальные. Утолщение эпидермы составляет почти половину ее высоты. Устьица мелкие и непогруженные, расположены они на абаксиальной эпидерме.

Известно, что структура листьев осок засушливых мест имеет много общего с луговыми и болотными осоками (Радкевич, 1934; Янишевский, 1937; Вихирева-Васильева, 1972 и др.). В процессе адаптации к засухе степные осоки приобрели способность к высокому водообмену и повышенной устойчивости к перегреву, но продолжают оставаться чувствительными к обезвоживанию тканей (Колпиков, 1971).

Строение листьев дерновинных злаков отличается мелкоклеточностью, сопровождающейся исключительно сильным развитием процессов склерификации (Василевская, 1954). Усиление защитной функции против засухи здесь также достигается за счет толсто-стенной нижней эпидермы, наличия ребер и бороздок, куда погружены устьица, способности листовой пластинки к сворачиванию. Структурные приспособления злаков к аридным условиям очень разнообразны (Николаевский, 1970, 1972; Николаевский, Николаевская, 1972).

У рассмотренных нами дерновинных злаков узкие, постоянно сложенные и сворачивающиеся во время засухи листовые пластинки. У всех видов хорошо выражена ребристость верхней поверхности листа, на которой имеются выросты в виде волосков или небольших шпиков. Наибольшей высоты сосудисто-волокнистые пучки достигают у *Achnatherum splendens*. Эпидерма представлена сравнительно мелкими клетками, ее наружная стенка значительно более развита у клеток абаксиальной эпидермы. Устьица расположены на верхней стороне листа, здесь же, на дне бороздок, имеются хорошо развитые моторные, или двигательные клетки, способствующие свертыванию листовой пластинки.

У всех злаков сильно развита склеренхима. В листьях ковыля и чия механическая ткань образует мощные тяжи у проводящих пучков и сплошной или прерывистой полосой проходит под нижней эпидермой, тем самым, усиливая ее защитную функцию.

Разнообразие анатомического строения во многом определяет значительные колебания количества хлоропластов в клетке и единице поверхности и объема листа (табл.10).

Рассмотрим особенности формирования структуры листа степных растений при повторном отрастании.

Таблица 10

Показатели структуры листьев степных растений в связи с особенностями их строения

Вид	Число ассимиляционных клеток		Толщина наружной стенки по отношению к высоте эпидермы, %		Число хлоропластов		
	в 1 мм ³ мезофилла, тыс.	в 1 см ² листа, млн	адаксиальной	абаксиальной	в клетке мезофилла	в 1 см ² листа, млн	в 1 мм ³ мезофилла, млн
<i>Phlomis tuberosa</i>	63,0	0,98	21,8	—	38,8±0,72*	36,2	2,3
<i>Artemisia frigida</i>	149,3	2,52	25,1	—	21,5±0,46*	54,2	3,2
<i>Iris humilis</i>	27,3	0,86	—	12,8	39,9±1,33	34,3	1,1
<i>Carex pediformis</i>	330,7	6,13	—	56,6	12,7±0,37	77,9	4,2
<i>Stipa pennata</i>	—	5,49	—	48,0	14,0±0,58	76,9	—
<i>Festuca valesiaca</i>	—	1,51	—	35,8	19,9±0,61	30,2	—
<i>Achnatherum splendens</i>	—	6,49	—	39,6	13,4±0,24	87,0	—

Примечание: * — в палисадной клетке.

Через 5 дней после низкого отчуждения ранее срезанные, но растущие листья *Stipa pennata* и *Festuca valesiaca* состоят из клеток чуть меньшего диаметра, чем на уровне среза до укоса. У *Stipa pennata* на 9–15% уменьшается толщина листа в проводящих пучках. В дальнейшем по мере отрастания листьев у обоих видов формируются более крупные клетки мезофилла. В целом, за три года наблюдений их концентрация в листе в течение месяца после отчуждения изменялась у *Stipa pennata* от 7,0 до 9,7 млн/см², у *Festuca valesiaca* — от 1,4 до 2,3 млн/см², превышая контроль в первую декаду на 6–65%.

Более мелкие клетки, сокращение расстояния между большими проводящими пучками в первые 10 дней после укоса наблюдались и в отрастающих листьях *Carex pediformis*. При этом насыщенность клетками единицы поверхности листа *Carex pediformis* возрастает в 1,3–1,6 раза, а объем мезофилла — в 1,5–2,2 раза по сравнению с данными до срезания. Затем по мере удлинения листовой пластинки формируются более крупные клетки, их концентрация снижается до контрольного уровня.

Толщина эпидермы листьев отавы рассматриваемых видов была близка к контролю, в то же время отметим небольшое снижение толщины ее наружной оболочки (рис. 7).

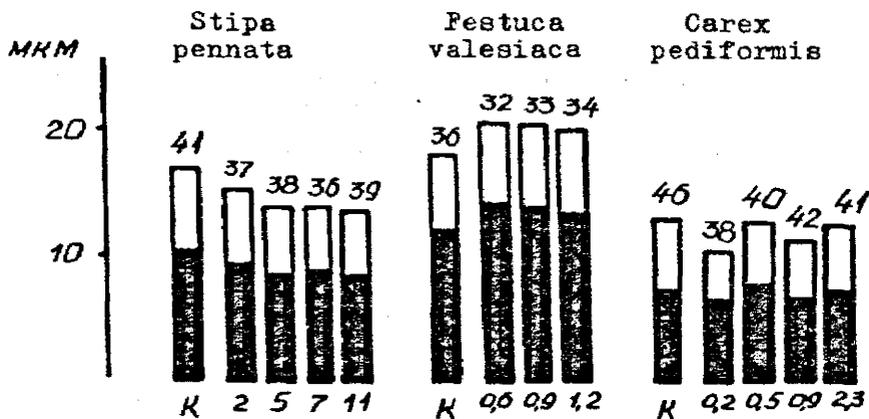


Рис. 7. Толщина нижней эпидермы и ее наружной стенки у злаков и осоки через месяц после низкого отчуждения побегов, 1987 г.

По оси абсцисс: К — контроль (основание листовой пластинки);

цифрами показано место изучения отрастающих листьев после укоса, см от верхушки.

По оси ординат: высота колонки соответствует толщине эпидермы;

ее незаштрихованная часть — толщине наружной стенки; число под колонкой означает утолщение наружной оболочки эпидермы по отношению к высоте ее клеток, %

Число хлоропластов в клетке растущих листьев злаков и осоки колеблется незначительно и изменения поверхностной плотности пластид определяется в основном неодинаковой концентрацией мезофильных клеток.

Через месяц после отчуждения выросшая листовая пластинка третьего листа *Stipa pennata* более узкая в верхней, поврежденной и базальной частях и чуть расширяется к середине. Ширина отрастающих листьев *Carex pediformis* увеличивается к основанию. При этом вниз от верхушки возрастают размеры ассимиляционных клеток, их число в единице поверхности листа постепенно снижается (табл. 11, 12).

Отмеченные особенности отрастающих срезанных листьев степных злаков и осоки, вероятно, свидетельствуют о первоначальном преобладании процессов деления клеток над их растяжением.

После отчуждения побегов *Artemisia frigida* развивающиеся листья отавы быстро достигают прежних размеров по площади, более длителен рост в толщину, который происходит, преимущественно,

Таблица 11

Некоторые показатели структуры листа злаков через месяц после низкого отчуждения побегов, 1987 г.

Место изучения листовой пластинки, см от верхушки	Диаметр клетки мезофилла, мкм	Толщина листа в области пучков, мкм		Число клеток в 1 см ² листа, млн	Число хлоро- пластов в 1 см ² листа, млн
		больших	малых		
<i>Stipa pennata</i> (третий лист)					
Основание срезанного листа (контроль)	10,8±0,23	341,2±2,44	151,1±7,31	7,92	107,3
Отрастающая часть листа после отчуждения:					
1,7	9,5±0,26	288,0±11,28	134,8±6,37	8,19	108,11
5,0	10,5±0,16	293,4±12,17	146,4±8,33	7,73	102,04
7,0-8,0	10,2±0,41	331,9±5,16	144,6±5,04	8,10	105,30
10,0-11,0 (основание)	12,4±0,22	284,2±7,63	138,0±4,77	7,08	94,04
<i>Festuca valesiaca</i> (третий лист)					
Основание срезанного листа (контроль)	15,9±0,35	131,3±3,82	-	1,51	30,15
Отрастающая часть листа после отчуждения:					
0,6	12,2±0,24	131,2±4,37	-	2,27	42,90
0,7-1,1	12,5±0,33	138,4±2,70	-	1,79	33,74
1,2-1,3 (средняя часть)	15,0±0,44	130,0±4,10	-	1,64	30,83

Количественные показатели анатомического строения листа
Carex pediformis через месяц после низкого отчуждения побегов, 1987 г.

Место изучения листовой пластинки, см от верхушки	Диаметр клетки мезофилла, мкм	Толщина попереч- ного среза, мкм	Число клеток в листе, млн		Число хро- пластов в 1 см ² листа, млн
			в 1 см ² поверхности	в 1 мм ³ мезофилла	
Основание срезанного листа (контроль)	12,5±0,28	210,6±4,47	4,45	0,25	55,18
Отрастающая часть листа после отчуждения:					
0,2-0,3	9,7±0,19	180,6±3,19	7,12	0,46	85,44
0,4-0,6	11,8±0,26	205,8±1,38	5,59	0,32	67,86
0,8-0,9	12,1±0,45	194,0±4,20	5,65	0,34	68,37
1,5-1,8	12,5±0,22	180,0±2,90	4,66	0,32	51,26
2,1-2,4 (основание)	13,3±0,28	201,3±5,20	4,66	0,27	53,59

за счет увеличения высоты палисадных клеток (табл. 13). Поэтому в первую декаду после укуса отмечалось небольшое возрастание концентрации клеток в отрастающих листьях *Artemisia frigida*, особенно в единице объема их ассимиляционных тканей. Это способствовало более густому заполнению листьев хлоропластами, хотя практически не было различий между опытом и контролем по содержанию пластид в клетке. В дальнейшем, по мере роста клеток хлоропласты и увеличения межклеточного пространства насыщенность ими и пластидами листа снижается и примерно через 20 дней после отчуждения приближается к исходному уровню.

Отметим, что ко второй декаде отрастания у многих особей *Artemisia frigida* часто укрупняются нижние несрезаемые листья. Их увеличенные размеры связаны с разрастанием палисадных клеток в ширину. Концентрация клеток и хлоропластов в таких листьях понижена.

Крупная листовая пластинка *Phlomis tuberosa* развивается значительно медленней, чем у *Artemisia frigida*, и через месяц после отчуждения еще не достигает исходных размеров. Так, через 5 дней после отчуждения развернувшийся лист *Phlomis tuberosa* имеет низкий коэффициент палисадности и состоит из одного ряда небольших столбчатых и 3-4 рядов губчатых клеток, плотное расположение которых приводит к их высокой концентрации (табл. 14). Высота эпидермы близка к контролю, но толщина ее наружной стенки меньше его в 1,9 раза.

Количественные характеристики структуры листьев
Artemisia frigida после низкого отчуждения надземной массы, 1987 г.

Дни после отчуждения	Толщина, мкм			Палисадная клетка (1-й ряд), мкм			Число клеток, $n \times 10^5$		Число хлоропластов, млн	
	эпидермы	наружной стенки эпидермы	поперечного среза	высота	диаметр	объем (гус. мкм ³)	в 1 см ² листа	в 1 мм ³ ассим. тканей	в 1 см ² листа	в 1 мм ³ ассим. тканей
Контроль (до укуса)	19,3± 1,65	5,0± 0,33	222,8± 5,32	43,9± 0,99	15,5± 0,53	7,3	13,8	0,60	30,4	1,32
5*	15,4± 0,35	4,5± 0,24	163,2± 5,83	33,1± 0,80	15,1± 0,29	5,0	14,3	1,27	32,2	2,86
10*	18,3± 0,48	7,0± 0,54	173,1± 4,24	31,6± 0,96	14,7± 0,59	4,5	14,9	1,09	35,3	2,58
20*	20,7± 1,32	5,5± 0,20	190,8± 7,17	37,3± 0,79	15,5± 0,43	6,1	12,2	0,82	28,1	1,88
20**	19,0± 0,53	5,1± 0,27	194,2± 7,09	38,0± 1,07	18,5± 0,45	8,5	11,6	0,74	21,5	1,37
30**	18,1± 0,83	7,1± 0,38	190,6± 3,66	36,8± 0,79	14,6± 0,35	5,3	12,2	0,79	26,8	1,74

Примечание. Листья: * — средних ярусов; ** — нижние, не тронутые укусом.

Дальнейший рост листа сопровождается утолщением палисадной и губчатой тканей. Столбчатые клетки увеличиваются больше в длину, чем в ширину, часть их делится поперек с образованием местами двурядной паренхимы. Губчатые клетки быстрее палисадных достигали прежних размеров и последующее утолщение губчатой паренхимы происходило, главным образом, за счет разрастания межклетников. С увеличением размеров листовой пластинки *Phlomis tuberosa* возрастают число пластид в клетке и объем клетки, приходящийся на один хлоропласт, а концентрация хлоропластов в листе постепенно снижается (рис.8). Следует при этом отметить более быстрое восстановление количества пластид в клетке, чем объема самой клетки.

Таким образом, при развитии листа *Phlomis tuberosa* после низкого срезания побегов проявляются общие закономерности, характерные для растений с дорсивентральным строением листьев (Брандт, Тагеева, 1967; Цельникер, 1973; Мокроносков, Багаутдинова и др., 1973).

Анатомическая характеристика листьев
Phlomis tuberosa, отрастающих после низкого отчуждения побегов, 1987 г.

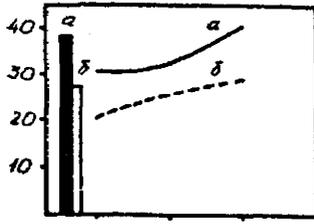
Дни после отчуждения	Лист, см		Толщина, мкм			Отношение палисадной паренхимы к губчатой	Размеры клеток, мкм					Число клеток в 1 см ² листа, n × 10 ⁹
	длина	ширина	палисадной паренхимы	губчатой паренхимы	всего листа		палисадной			губчатой		
							диаметр	высота	объем, тыс. мкм ³	длина	ширина	
Контроль (до укуса)	15,2± 1,09	11,3± 0,95	79,6± 3,12	75,0± 5,03	195,0± 4,3	1,06	14,2± 0,01	49,3± 1,32	6,9	43,5± 2,12	34,0± 1,81	9,75
5	0,8± 0,09	0,5± 0,04	25,8± 0,52	41,3± 1,63	101,0± 2,4	0,62	7,7± 0,27	25,8± 0,52	1,1	25,0± 2,62	16,4± 1,05	22,97
10	3,3± 0,28	2,0± 0,16	47,1± 1,63	52,1± 1,92	135,0± 8,5	0,90	8,5± 0,24	32,8± 1,22	1,7	30,0± 1,69	20,6± 1,49	20,16
20	4,1± 0,28	2,6± 0,17	41,2± 0,89	55,6± 2,17	132,0± 3,0	0,74	8,7± 0,20	38,9± 2,27	3,3	44,7± 1,85	32,4± 2,47	16,63
30	9,1± 0,67	6,2± 0,34	62,0± 3,03	62,6± 2,61	160,0± 4,2	0,99	11,6± 1,36	48,8± 1,21	4,7	43,8± 1,60	30,7± 1,27	10,91

В целом, после однократного низкого срезания побегов в отрастающих листьях рассматриваемых видов наблюдается первоначальное возрастание концентрации клеток из-за уменьшения их размеров. Степень этих изменений зависит от строения листовой пластинки.

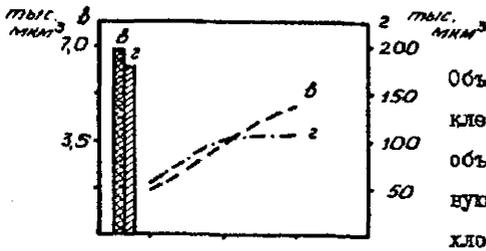
Важным дополнением к изучению адаптации повторно отрастающих пастбищных растений являются сведения об особенностях формирования внутренней структуры листьев степных видов после нескольких отчуждений в течение вегетационного сезона.

Нами изучено влияние низкого срезания побегов с интервалами 5, 10, 30 и 60 дней. Первоначально рассмотрим, насколько изменчивы структурные характеристики отрастающих листьев трех степных злаков: *Stipa pennata*, *Ahnatherum splendens* и *Festuca valesiaca*.

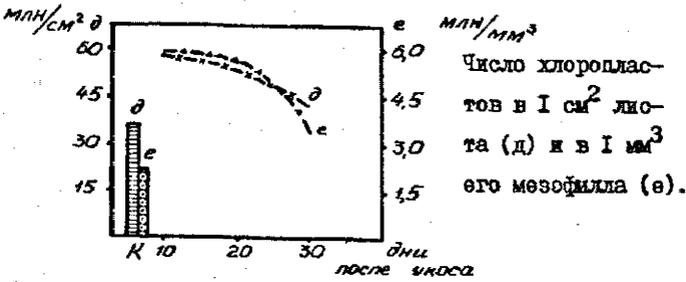
Частые укусы быстро отрастающего ксерофита *Stipa pennata* вызывают уменьшение толщины абаксальной эпидермы в среднем на 12–16%, толщины ее наружной стенки — на 41–54% (табл.15). Вероятно, столь небольшой срок недостаточен для ее полного формирования. Высота ребер снижается на 26–28%, в основном немного сокращается и диаметр клеток мезофилла. Близкие количественные изменения размеров клеток и тканей при частом



Число хлоропластов в палисадной (а) и губчатой (б) клетках.



Объем палисадной клетки (в) и ее объем, соответствующий одному хлоропласту (г).



Число хлоропластов в 1 см² листа (д) и в 1 мм³ его мезофилла (е).

Рис. 8. Динамика структурных характеристик пластидного аппарата листьев *Phytolacca tuberosa* при отрастании после низкого отщуждения надземной массы, 1987 г. К — показатели растений до укуса.

срезании ковыля перистого наблюдались также в средние по увлажнению, но разные годы (табл. 16).

Частые срезы подавляют формирование четвертого листа *Stipa pennata*, но темпы роста третьего листа в основном не снижаются и уменьшение размеров клеток может свидетельствовать о преобладании процесса деления над процессом растяжения.

При интервалах срезания в один и два месяца в течение одного вегетационного сезона размеры клеток мезофилла и проводящих пучков опытных особей *Stipa pennata* приближались к таковым у

Показатели структуры листьев *Stipa pennata*
при низком отчуждении побегов в течение сезона вегетации

Дата укуса	Номер отавы	Толщина, мкм					Диаметр клетки мезофилла	Число		
		эпидермы		наружной стенки абаксиальной эпидермы	листа в сосудисто-волокнистых пучках			клеток в 1 см ² листа, млн	хлоропластов	
		адаксиальной	абаксиальной		больших	малых			в клетке	в 1 см ² листа, млн
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1987 год										
04.VI	Основной укус (контр.)	10,0± 0,49	13,7± 0,74	6,9± 0,49	312,0± 4,3	152,0± 0,6	10,7± 0,18	7,19	13,6± 0,54	97,78
Интервал между укусами 5 дней										
09.VI	1	9,0± 0,36	14,5± 0,49	5,7± 0,25	295,0± 3,6	130,0± 5,6	9,5± 0,28	8,36	12,9± 0,44	107,84
14.VI	2	10,1± 0,55	15,9± 0,41	5,4± 0,38	300,0± 5,5	135,0± 7,0	9,6± 0,38	7,46	13,3± 0,57	99,22
19.VI	3	9,0± 0,35	13,4± 0,25	3,7± 0,25	270,0± 4,9	120,0± 5,9	10,1± 0,30	7,16	14,4± 0,67	103,10
25.VI	4	10,5± 0,27	13,5± 0,47	4,6± 0,30	258,0± 3,6	120,0± 3,1	8,9± 0,25	7,49	10,7± 0,57	80,14
29.VI	5	10,0± 0,26	13,7± 0,74	4,0± 0,23	231,0± 6,7	109,0± 3,5	8,5± 0,19	7,84	12,3± 0,41	96,43
07.VII	6	10,0± 0,25	12,2± 0,33	3,6± 0,22	237,0± 7,6	124,0± 6,3	10,7± 0,30	6,53	11,7± 0,34	76,40
12.VII	7	10,2± 0,25	12,4± 0,61	3,6± 0,41	237,0± 4,8	112,0± 3,9	10,2± 0,25	6,70	12,4± 0,34	83,08
17.VII	8	8,9± 0,30	12,0± 0,39	3,2± 0,16	231,0± 5,3	109,0± 2,9	8,9± 0,21	7,86	13,2± 0,46	103,75
Интервал между укусами 10 дней										
14.VI	1	10,1± 0,36	15,4± 0,38	5,5± 0,25	328,0± 9,9	142,0± 4,9	10,2± 0,23	7,43	12,5± 0,38	92,88
25.VI	2	9,4± 0,26	14,6± 0,30	5,5± 0,17	276,0± 5,6	117,0± 2,4	9,3± 0,18	7,26	-	-
07.VII	3	9,7± 0,25	13,0± 0,50	4,6± 0,28	256,0± 6,6	121,0± 4,2	9,8± 0,25	7,23	-	-
17.VII	4	8,9± 0,24	11,5± 0,36	4,1± 0,25	239,0± 5,3	110,0± 2,7	9,7± 0,22	7,57	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1985 год										
26.VI	Основ- ной укос (контр.)	9,1± 0,22	14,3± 0,35	5,9± 0,17	314,0± 7,1	153,0± 3,5	10,1± 0,33	7,21	14,1± 0,61	102,00
Интервал между укусами один месяц										
24.VII	1	9,1± 0,23	12,0± 0,30	5,3± 0,20	268,0± 7,3	139,0± 4,0	8,6± 0,19	7,96	11,5± 0,40	91,70
29.VIII	2	11,9± 0,37	12,7± 0,39	4,5± 0,17	288,0± 4,4	137,0± 2,3	11,0± 0,29	7,86	12,4± 0,33	97,78
Интервал между укусами два месяца										
29.VIII	1	9,9± 0,33	13,4± 0,30	6,9± 0,22	272,0± 5,5	128,0± 3,4	11,6± 0,35	7,15	12,6± 0,27	90,38

контрольных растений. Вместе с тем, наблюдалось уменьшение толщины наружной стенки клеток абаксиальной эпидермы в листьях второй отавы, срезаемой с периодом один месяц.

Низкое отчуждение *Achnatherum splendens* в течение сезона вегетации приводит к чуть меньшему, чем у *Stipa pennata*, сокращению толщины наружной стенки абаксиальной эпидермы, диаметра клеток мезофилла и толщины листа в проводящих пучках (табл.17). Вероятно, мощная корневая система *Achnatherum splendens*, достигающая грунтовых вод и обеспечивающая бесперебойное снабжение растений влагой, способствует более быстрому восстановлению структуры листьев. Через один и два месяца после укуса размеры

Таблица 16

Размеры анатомических структур листьев *Stipa pennata*
при частом низком срезании побегов (% к данным основного укуса)

Год	Толщина					Диаметр клетки мезофилла
	эпидермы		наружная стенка абакси- альной эпидермы	листа в сосудисто- волоконистых пучках		
	адакси- альной	абакси- альной		больших	малых	
Четвертая отава после укусов с периодом 5 дней						
1987	105,0	98,5	66,7	82,6	78,9	83,2
1988	95,3	89,8	50,2	84,2	86,6	99,3
Вторая отава после укусов с периодом 10 дней						
1984	116,0	85,3	69,3	85,2	96,1	92,8
1986	84,7	89,0	-	85,2	82,3	81,6
1987	94,0	106,6	79,7	88,7	76,6	86,9

Характеристики структуры листьев *Achnatherum splendens*
при низком отчуждении побегов в течение сезона вегетации

Дата укуса	Номер отавы	Толщина, мкм					Диаметр клетки мезофилла, мкм	Число		
		эпидермы		наружной стенки абаксиальной эпидермы	листа в проводящих листьях			клеток мезофилла в 1 см ² листа, млн	хлоропластов	
		адаксиальной	абаксиальной		больших	малых			в клетке	в 1 см ² листа, млн
Частое отчуждение, 1984 год										
25.VI	Основной укос (контр.)	9,4± 0,23	20,2± 0,60	6,5± 0,26	520,0± 9,0	199,0± 5,4	8,5± 0,36	7,43	13,6± 0,29	101,57
12.VII	1	9,6± 0,27	20,0± 0,47	6,3± 0,20	551,0± 19,4	186,0± 4,7	7,8± 0,37	9,19	13,7± 0,32	126,36
21.VII	2	-	-	-	495,0± 18,8	185,0± 3,9	7,4± 0,28	9,18	12,0± 0,29	110,16
26.VII	3	9,5± 0,31	17,7± 0,44	5,0± 0,16	476,0± 8,1	184,0± 4,1	7,8± 0,31	8,80	12,2± 0,23	107,36
Отчуждение с интервалом один месяц, 1985 год										
24.VI	Основной укос (контр.)	9,4± 0,33	18,4± 0,43	7,4± 0,23	568,0± 12,4	217,0± 3,7	11,4± 0,40	6,49	13,4± 0,24	86,97
24.VII	1	8,9± 0,21	15,2± 0,35	5,3± 0,18	527,0± 11,6	190,0± 4,5	10,4± 0,36	7,83	12,4± 0,19	97,33
04.IX	2	-	-	-	446,0± 6,8	167,0± 3,0	9,4± 0,23	6,69	11,5± 0,26	76,94
Отчуждение с интервалом два месяца, 1985 год										
04.IX	1	-	-	-	508,0± 9,9	181,0± 4,7	9,7± 0,21	6,59	11,6± 0,32	-

анатомических структур у опытных особей были немного меньше, чем у контрольных.

Частое срезание медленно растущего ксерофита *Festuca valesiaca* практически не изменяет толщину адаксиальной эпидермы и всего листа (табл.18). Наружная стенка клеток абаксиальной эпидермы сокращается на 16–24%, это меньше, чем у *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens*. Таким образом, низкие темпы роста листьев *Festuca valesiaca* сочетаются с более быстрым формированием их анатомических структур. Вместе с тем, изученные виды злаков были близки по максимальному сокращению диаметра мезофилльных клеток.

Характеристики структуры листьев *Festuca valesiaca*
при частых низких укосах побегов в течение сезона вегетации

Дата укоса	Номер отавы	Толщина, мкм				Диаметр клетки мезофилла, мкм	Число		
		эпидермы		наружной стенки абаксиальной эпидермы	листа в боковом лроводящем пучке		клеток мезофилла в 1 см ² листа, млн	хлоропластов	
		адаксиальной	абаксиальной					в клетке	в 1 см ² листа, млн
Интервал между укосами 5 дней, 1988 год									
07.VI	Основной укос (контр.)	9,9± 0,18	17,9± 0,53	6,4± 0,21	125,0± 3,8	15,9± 0,35	1,51	20,0± 0,55	30,20
12.VI	1	9,8± 0,27	19,3± 0,44	5,7± 0,23	136,0± 2,7	16,6± 0,15	1,39	17,1± 0,51	23,77
21.VI	2	9,4± 0,28	17,8± 0,49	6,1± 0,25	132,0± 4,1	14,4± 0,33	1,73	17,1± 0,47	29,58
26.VI	3	9,2± 0,33	17,5± 0,74	5,4± 0,22	133,0± 3,9	13,5± 0,38	1,69	17,6± 0,54	29,81
Интервал между укосами 10 дней, 1987 год									
04.VI	Основной укос (контр.)	10,1± 0,08	19,8± 0,63	8,4± 0,27	131,0± 4,2	15,2± 0,34	1,32	19,9± 0,49	26,27
14.VI	1	10,3± 0,28	20,3± 0,61	6,7± 0,30	138,0± 2,7	12,5± 0,33	1,79	18,9± 0,56	33,74
25.VI	2	11,1± 0,35	19,4± 0,38	7,2± 0,33	139,0± 2,1	12,2± 0,25	1,87	—	—
07.VII	3	10,3± 0,27	17,5± 0,5	7,4± 0,33	123,0± 3,1	12,2± 0,25	1,95	19,9± 0,64	38,74
17.VII	4	10,5± 0,27	17,8± 0,49	7,6± 0,22	137,0± 2,8	12,7± 0,28	1,86	15,3± 0,55	28,38

В целом, под действием низкого срезания побегов в течение сезона наибольшим изменениям у злаков подвергается толщина наружной стенки клеток нижней эпидермы, затем высота ребер и диаметр клеток мезофилла. Более устойчива к этому фактору толщина верхней эпидермы. При этом наименьшие отклонения от контроля наблюдались у *Festuca valesiaca*, наибольшие — у *Stipa pennata*.

Количество хлоропластов в клетках листьев отавы злаков в основном немного меньше контроля, хотя под влиянием срезания

побегов снижение числа пластид нередко сменяется его возрастанием, более отчетливо это проявилось у *Stipa pennata* при частых укусах.

У часто срезаемой отавы злаков уменьшение размеров ребер и диаметра хлоренхимных клеток сопровождается сокращением расстояния между двумя соседними большими проводящими пучками. Число клеток в таких фрагментах у *Achnatherum splendens* и *Festuca valesiaca* практически не изменяется, а у *Stipa pennata* — в основном немного снижается. В результате плотность заполнения листа отав клетками возросла: у *Festuca valesiaca* — на 15–48%, у *Achnatherum splendens* — на 18–23%, у *Stipa pennata* — на 16–20%. В то же время насыщенность листьев хлоропластами из-за небольшого снижения числа пластид в клетках изменялась в основном незначительно.

При 30-дневных интервалах между укусами в результате сокращения числа мезофильных клеток и расстояния между проводящими пучками, а также пониженного количества хлоропластов в клетке происходят небольшие колебания концентрации пластид в листьях отав *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens*.

Таким образом, частые низкие укусы степных злаков в большинстве случаев способствуют более густому заполнению отрастающих листьев ассимиляционными клетками, двукратное срезание отавы через месяц вызывает подобные же, но менее выраженные изменения. При этом поверхностная площадь хлоропластов изменяется слабо.

При частом отчуждении *Carex pediformis* отклонения от контроля по высоте эпидермальных клеток и их пластидному наполнению незначительны, наружная оболочка абаксиальной эпидермы и диаметр хлоренхимной клетки уменьшаются, максимально на 15–26% (табл. 19). На 21–30% сокращаются размеры воздухоносных лакун. С увеличением числа укусов в отрастающих листьях *Carex pediformis* уменьшается как расстояние, так и число клеток мезофилла между двумя большими проводящими пучками. В результате наблюдались небольшие колебания концентрации клеток и хлоропластов на единицу листовой поверхности. При интервалах между укусами в один и два месяца размеры мезофильных клеток, а также густота хлоропластов в листьях отав *Carex pediformis* были близки к контролю.

Хлоренхимные клетки *Iris humilis* значительно крупнее, чем у злаков и осоки, и для их растяжения требуется больше времени. Вероятно, поэтому наибольшие изменения в листьях отав *Iris humilis*

Характеристики структуры листьев *Carex pediformis*
при низких отчуждениях побегов в течение сезона вегетации

Дата укуса	Номер отавы	Толщина, мкм				Диаметр клетки мезофилла, мкм	Число			
		эпидермы		наружной стенки абаксимальной эпидермы	поперечного среза		клеток мезофилла в 1 см ² листа, млн	хлоропластов		
		адаксимальной	абаксимальной					в клетке	в 1 см ² листа, млн	в 1 мм ³ ассимиляционных тканей, млн
1	2	3	4	4	6	7	8	9	10	11
Интервал между укусами 5 дней, 1987 год										
04.VI	Основной укус (контр.)	17,4± 0,66	13,4± 0,25	5,4± 0,20	200,0± 3,9	13,2± 0,35	4,99	12,2± 0,23	60,88	3,60
09.VI	1	18,6± 0,36	12,6± 0,33	5,0± 0,32	206,0± 1,4	11,8± 0,26	5,59	12,1± 0,31	67,64	3,87
14.VI	2	17,9± 0,41	12,2± 0,75	5,2± 0,13	211,0± 4,7	12,0± 0,30	4,72	12,3± 0,49	58,06	3,10
19.VI	3	18,7± 0,74	12,8± 0,43	4,5± 0,30	228,0± 4,9	11,2± 0,29	4,91	11,7± 0,37	57,45	2,92
25.VI	4	17,2± 0,44	12,6± 0,33	4,6± 0,23	219,0± 5,9	11,3± 0,30	6,85	10,2± 0,41	69,87	3,70
29.VI	5	20,4± 0,52	13,6± 0,30	4,5± 0,21	217,0± 5,0	11,4± 0,27	4,48	11,4± 0,38	51,07	2,79
Интервал между укусами 10 дней, 1986 год										
09.VI	Основной укус (контр.)	22,0± 0,47	14,9± 0,28	—	214,0± 5,6	12,8± 0,28	4,64	12,2± 0,43	56,61	3,19
20.VI	1	16,1± 0,36	12,4± 0,41	—	188,0± 5,5	11,6± 0,31	4,61	11,0± 0,33	50,71	3,18
28.VI	2	18,2± 0,50	12,6± 0,38	—	195,0± 2,7	12,0± 0,21	5,35	11,7± 0,23	62,60	3,81
09.VII	3	18,8± 0,33	13,2± 0,36	—	178,0± 2,8	12,6± 0,22	4,97	11,8± 0,39	58,65	4,01
Интервал между укусами один месяц, 1985 год										
26.VI	Основной укус (контр.)	—	12,3± 0,28	5,5± 0,18	179,0± 3,3	11,3± 0,33	5,79	11,9± 0,22	68,90	4,64
24.VII	1	—	15,1± 0,63	5,8± 0,23	203,0± 2,9	11,5± 0,40	5,35	10,6± 0,26	56,71	3,12

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
29.VIII	2	-	-	-	181,0± 4,3	11,4± 0,40	4,72	10,7± 0,25	50,50	-
Интервал между укусами два месяца, 1985 год										
29.VIII	1	-	-	-	196,0± 3,6	11,7± 0,38	5,32	11,3± 0,31	60,12	-

под воздействием частого срезания связаны с уменьшением размеров клеток мезофилла (табл.20). Нами отмечалось сокращение их диаметра на продольном срезе на 18–34%, при этом на 9–13% уменьшалась толщина листа. В итоге плотность мезофилльных клеток в листьях отав возросла почти в два раза, что явилось основной причиной достаточно резкого увеличения в них концентрации хлоропластов, так как по наполнению клеток пластидами больших различий между опытом и контролем не наблюдалось.

Отрастающие в течение одного и двух месяцев после отчуждения листа *Iris humilis* по всем изученным показателям были близки к данным контрольных растений.

На интенсивное восстановление утраченной ассимиляционной поверхности направлено быстрое формирование листьев степного полукустарничка *Artemisia frigida* после укусов. Удаление 90% зеленой массы ее особой вызывает как образование новых листьев из боковых почек, так и усиленное развитие нижних, несрезаемых листьев.

Интервалы между укусами в 5 и 10 дней оказались достаточными для формирования такого же числа слоев клеток, как и у взрослого листа. Опытные и контрольные растения также были близки по толщине эпидермы и ее наружной стенки. Вместе с тем, с ростом числа отчуждений наблюдалось постепенное сокращение объемов палисадных клеток, в основном, за счет уменьшения их длины (табл.21). Отметим, что срезание побегов *Artemisia frigida* в течение четырех декад с периодами 5 и 10 дней приводят к примерно равному сокращению объемов палисадных клеток в 1,6–1,8 раза.

Не тронутые укусами нижние листья *Artemisia frigida* выделялись крупными размерами, что связано с увеличением как высоты, так и диаметра палисадных клеток.

В 1988 г. нами было дополнительно проведено несколько полных отчуждений надземной массы *Artemisia frigida* с интервалом 5 дней. Отрастающие при этом листья отличались мелкими палисадными клетками, например, их объемы у третьей отавы составили 67% от

Количественные показатели структуры листьев *Iris humilis* при низком отчуждении побегов в течении сезона вегетации

Дата укоса	Номер отавы	Толщина, мкм			Диаметр клетки мезофилла, мкм	Число			
		абаксиальной эпидермы	наружной стенки абаксиальной эпидермы	поперечного среза листа		хлоропластов			
						клеток мезофилла в 1 см ² листа, млн	в клетке	в 1 см ² листа, млн	в 1 мм ² ассимиляционных тканей, млн
Частое отчуждение, 1984 год									
25.VI	Основной укос (контр.)	42,2± 1,25	8,7± 0,33	479,0± 12,1	39,7± 0,95	0,73	39,9± 2,22	29,18	0,74
12.VII	1	37,9± 1,35	5,9± 0,20	438,0± 9,9	32,4± 0,90	1,03	39,5± 1,21	40,65	1,13
21.VII	2	47,2± 1,51	8,2± 0,42	415,0± 12,4	29,6± 0,77	0,95	43,7± 1,05	41,49	1,35
26.VII	3	35,4± 1,42	4,8± 0,30	390,0± 8,8	26,1± 0,81	1,43	37,6± 1,12	53,84	1,74
Отчуждение с интервалом один месяц, 1985 год									
26.VI	Основной укос (контр.)	38,2± 1,33	6,8± 0,21	482,0± 11,4	37,1± 0,88	0,81	42,5± 1,13	34,43	0,85
24.VII	1	30,4± 1,18	5,2± 0,16	455,0± 9,6	35,3± 0,91	0,80	40,8± 1,65	32,60	0,83
29.VIII	2	-	-	442,0± 10,2	37,3± 0,79	0,93	40,5± 1,48	37,62	-
Отчуждение с интервалом два месяца, 1985 год									
29.VIII	1	-	-	428,0± 11,8	38,5± 0,92	0,88	37,3± 1,39	32,75	-

данных при удалении 90% зеленой массы и были в 2 раза меньше контроля.

При двукратном срезании отавы через месяц отмечалось небольшое уменьшение высоты палисадных клеток, отрастание побегов в течение двух месяцев после укоса сблизило контрольные и опытные показатели.

В целом, под влиянием отчуждения в течение одного сезона вегетации колебания размеров палисадных клеток у *Artemisia frigida* оказались достаточно велики (рис.9). При этом их высота отличалась

Количественные показатели структуры листьев *Artemisia frigida*
при низком отчуждении побегов в течение сезона вегетации

Дата укоса	Номер отавы	Толщина, мкм			Размеры палисадной клетки, мкм			Число			
		адак- силь- ной эпи- дермы	наруж- ной стенки адак- силь- ной эпи- дермы	всего листа	объем, тыс. мкм ³	диа- метр	вы- сота	клеток в 1см ² листа, млн	хлоропластов		
									в клетке	в 1 см ² листа, млн	в 1 мм ² мезо- Филла, млн
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Интервал между укосами 5 дней											
04.VI	Основ- ной укос (контр.)	19,3± 1,65	5,0± 0,39	222,0± 5,3	7,3	15,5± 0,53	43,9± 0,99	1,38	22,0± 0,78	30,36	1,32
Отрастающие новые листья (I)											
19.VI	3	20,6± 1,10	6,2± 0,38	177,0± 3,3	5,5	16,2± 0,40	32,2± 0,85	1,26	20,8± 1,23	26,27	1,94
25.VI	4	18,7± 1,07	5,6± 0,41	172,0± 4,2	6,5	17,8± 0,41	32,0± 1,24	1,04	22,5± 0,79	23,42	1,74
29.VI	5	17,8±0 0,80	5,9± 0,36	151,0± 2,3	4,5	16,1± 0,38	27,4± 0,96	1,08	18,5± 0,72	19,93	1,79
07.VII	6	16,8± 0,85	5,5± 0,30	168,0± 0,8	4,1	13,6± 0,27	32,7± 0,88	1,56	-	-	-
17.VII	8	19,9± 1,46	4,6± 0,33	189,0± 4,9	4,5	13,5± 0,25	36,4± 1,21	1,45	22,7± 0,87	32,85	2,20
Нижние несрезаемые листья (II)											
09.VI	1	19,4± 1,18	5,7± 0,23	242,0± 7,3	8,7	15,7± 0,61	49,5± 1,68	1,24	25,4± 0,68	31,51	1,55
14.VI	2	21,1±0 0,80	5,4± 0,41	223,0± 8,8	10,4	18,7± 1,04	44,1± 1,13	1,04	27,6± 0,81	28,73	1,27
Интервал между укосами 10 дней, 1987 год (I)											
14.VI	1	18,3± 0,48	7,0± 0,54	166,0± 4,2	4,5	14,7± 0,59	31,6± 0,96	1,49	23,7± 0,74	35,30	2,58
25.VI	2	19,4± 0,96	6,2± 0,61	167,0± 8,1	4,7	15,0± 0,33	31,4± 0,96	1,64	-	-	-
07.VII	3	20,2± 0,66	5,8± 0,21	184,0± 2,8	4,1	13,0± 0,23	34,9± 0,80	1,64	-	-	-
17.VII	4	19,6± 0,85	4,4± 0,30	172,0± 3,1	4,0	13,4± 0,29	32,8± 1,15	1,47	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Интервал между укусами один месяц, 1985 год (I)											
26.VI	Основной укус (контр.)	18,3± 0,50	5,2± 0,25	173,0± 6,9	5,1	14,1± 0,27	37,7± 1,18	1,69	22,0± 0,60	37,18	2,76
24.VII	1	15,6± 0,62	4,1± 0,17	183,0± 4,6	4,4	14,0± 0,45	33,5± 0,87	1,70	21,9± 0,54	37,23	2,46
29.VIII	2	—	—	—	4,3	14,5± 0,40	30,7± 0,59	1,71	21,9± 1,23	37,45	—
Интервал между укусами два месяца, 1985 год (I)											
29.VIII	1	—	—	—	4,7	13,7± 0,27	36,8± 0,96	1,65	22,2± 0,57	36,63	—

значительно большей вариабельностью по сравнению с диаметром. Объем клеток изменялся от 2,7 до 10,4 тыс. мкм³.

Частое низкое отчуждение побегов *Artemisia frigida* не вызывает заметных изменений содержания зеленых пластид в клетке, лишь у нижних несрезаемых листьев имело место небольшое их возрастание.

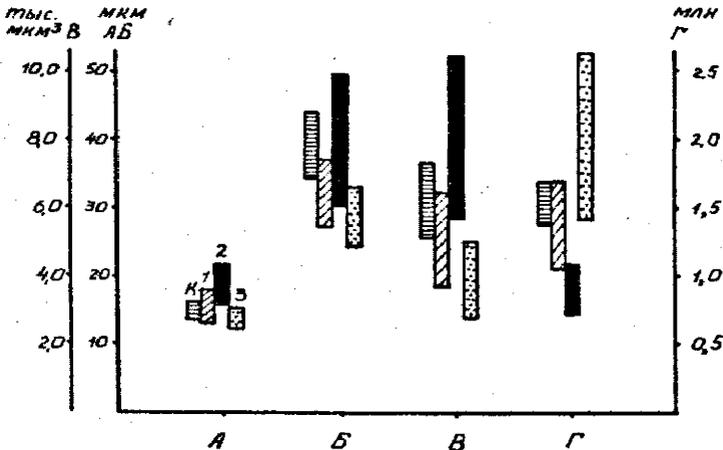


Рис. 9. Размах колебаний структурных показателей листьев *Artemisia frigida* при низком отчуждении побегов в течение сезона вегетации (1985-1988 гг.). Размеры палисадных клеток (1-го ряда): А — диаметр; Б — высота; В — объем; Г — число клеток в 1 см² листа. Показатели: К — для неповрежденных растений; 1, 2 — для особей после отчуждений 90% надземной массы (1 — вновь отрастающие листья, 2 — нижние, неотчуждаемые листья); 3 — для особей после отчуждений 100% надземной фитомассы с интервалом 5 дней

Широкие пределы колебания поверхностной плотности хлоропластов — от 14,6 до 46,6 млн/см² — определяются, главным образом, большим размахом размеров клеток в листьях отав. Максимальная насыщенность листа пластидами и самые мелкие клетки наблюдаются у особей после полных укусов, а наименьшая концентрация хлоропластов и наиболее крупные клетки были характерны для нижних, несрезаемых листьев при частом удалении 90% надземной массы.

В связи с сокращением размеров клеток уменьшается и толщина вновь отрастающих листьев, что приводит к возрастанию содержания пластид в единице объема их мезофилла в 1,3–2,6 раза. При этом объем палисадной клетки, соответствующий одному хлоропласту, уменьшается в среднем в 1,2–1,6 раза. Вместе с тем отметим, что изредка в листьях часто срезаемой отавы наблюдалось увеличение ширины клеток и снижение поверхностной плотности пластид.

Таким образом, изменения в количественной структуре листьев *Artemisia frigida* под действием низкого отчуждения побегов в течение одного сезона направлены на компенсацию сократившейся зеленой массы и связаны, главным образом, с колебаниями размеров ассимиляционных клеток. Частичное возмещение убыли листовой поверхности происходит за счет первоначального возрастания объемной плотности хлоропластов у вновь образующихся листьев и за счет разрастания в высоту и ширину палисадных клеток при увеличении их пластидного наполнения у несрезаемых листьев.

При частом низком отчуждении многолетника *Phlomis tuberosa* с хорошо развитыми листовыми пластинками отрастающие листья не успевают полностью сформироваться, они тоньше, так как содержат пониженное число слоев мелких, плотно сомкнутых клеток. Их столбчатая ткань представлена одним рядом клеток, а губчатая — 3–4 слоями, тогда как у тех же листьев несрезаемых особей палисадные клетки почти всегда располагаются в 2 ряда, а губчатые — в 4–5 слоев.

Размеры палисадных клеток листьев четвертой отавы *Phlomis tuberosa* сократились в 1,4–1,5 раза, а губчатых — в 2,2–2,4 раза по сравнению с контрольными (рис. 10), что способствовало возрастанию их плотности в листовой пластинке, преимущественно, за счет увеличения числа последних. Здесь, вероятно, имеет значение более раннее прекращение процессов деления клеток в губчатой ткани по сравнению с палисадной (Эзау, 1980).

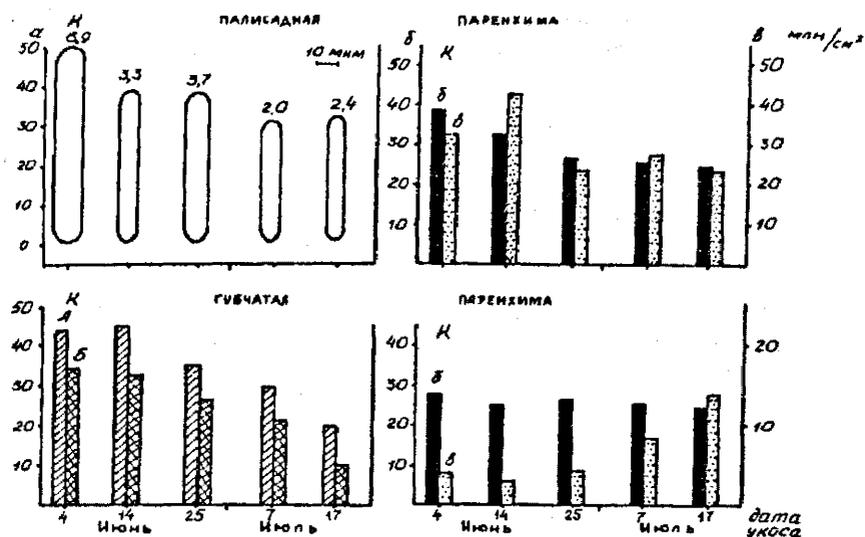


Рис. 10. Размеры (а, мкм), их пластидное наполнение (б) и количество хлоропластов в 1 см^2 палисадной и губчатой паренхим (в) у листьев *Phlomis tuberosa* при частом низком отчуждении побегов, 1987 г.

Цифры над рисунками палисадных клеток — их объемы (тыс. мкм^3).

Губчатая клетка на продольном срезе: А — длина; Б — ширина.

К — показатели для особей до укусов

Эпидермальные клетки отрастающих листьев *Phlomis tuberosa* при частых укусах достигают своих первоначальных значений, но отличаются менее развитой наружной стенкой (табл. 22). Количество хлоропластов в столбчатых клетках понижено, а в губчатых — приближается к контролю, что можно объяснить более продолжительным периодом новообразования пластид в палисадной паренхиме по сравнению с губчатой (Цельникер, 1973). В результате поверхностная плотность пластид в палисадной ткани в основном не достигала контрольного уровня, а в губчатой, напротив, часто превышала его, что в конечном счете сблизило срезаемые и несрезаемые растения по насыщенности хлоропластами единицы листовой площади. Объемная плотность пластид в листьях отав из-за сокращения их толщины возросла в 1,2–2,1 раза.

Таким образом, частые укусы *Phlomis tuberosa* способствуют формированию мелких, более тонких листьев с плотноупакованными клетками и близкой к контролю поверхностной плотностью пластид.

Подводя итоги, можно сказать, что низкое срезание степных растений с периодами 5 и 10 дней в течение полутора месяцев

Показатели анатомического строения листьев *Phlomis tuberosa* при частом низком срезании побегов, 1987 год

Дата укоса	Номер отавы	Лист, см (длина, ширина)	Толщина, мкм						П / Г	Число, млн	
			эпидермы		наружной стенки верхней эпидермы	палисадной ткани (П)	губчатой ткани (Г)	всего листа		клеток в 1см ² листа	хлоропластов в 1см ² листа
			нижней	верхней							
04.VI	Основной укос (контр.)	14,9±0,69 10,8±0,51	22,1±0,80	14,6±0,33	5,7±0,24	79,6±3,12	75,1±5,03	191,0±4,3	1,06	0,98	36,2
14.VI	1	4,2±0,22 2,4±0,10	20,8±0,44	14,4±0,38	5,3±0,41	41,3±0,89	55,6±2,17	132,0±3,0	0,74	1,43	45,7
25.VI	2	4,4±0,16 2,2±0,08	21,1±0,91	14,8±0,38	3,2±0,26	45,7±1,7	51,7±1,65	133,0±3,0	0,88	1,08	27,4
07.VII	3	4,0±0,13 1,9±0,06	19,6±0,27	13,4±0,36	3,3±0,22	31,1±1,11	44,1±1,07	108,0±3,1	0,70	1,42	36,3
17.VII	4	1,6±0,05 1,3±0,04	21,1±0,69	14,8±0,44	3,5±0,36	32,5±0,69	52,0±2,31	120,0±2,9	0,63	1,47	37,2

вызывает уменьшение размеров ассимиляционных клеток и во многих случаях возрастание плотности хлоропластов в листьях отав, но полной компенсации убыли пластид при этом не происходит. При более длительных интервалах между укосами — один и два месяца — опытные показатели приближались к контрольным, тем не менее в листьях второй отавы, срезаемой через месяц, нередко наблюдались отмеченные выше изменения, но менее выраженные.

Периодическое срезание надземной массы основное воздействие оказало на размеры структур, развивающиеся более длительное время. У всех видов большей изменчивостью отличались толщина наружной стенки эпидермы и размеры хлоренхимных клеток. В листьях злаков также снижается высота листа в области сосудисто-волоконистых пучков. У *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa* наибольшие

изменения под действием укусов связаны с уменьшением палисадных клеток. Отметим, что последовательное сокращение размеров ассимиляционных клеток с возрастанием числа укусов через равные промежутки времени также свидетельствует о постепенном замедлении темпов их растяжения у опытных растений.

Изучение срезания растений в течение нескольких сезонов вегетации позволяет лучше познать последовательность структурных изменений в листовых пластинках при выпасе.

Нами рассмотрено влияние низких укусов с интервалом примерно один месяц на показатели структуры отрастающих листьев *Stipa pennata*, *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis*, *Iris humilis* и *Artemisia frigida*. Наблюдения за растениями проводились в двух закладках опыта: с 1984 по 1986 гг. и с 1985 по 1988 гг., т.е. в течение 1985–1986 гг. имелась возможность сопоставления показателей для одних и тех же видов, отчуждавшихся в одном режиме, но разное количество лет.

В отрастающих листьях злаков с ростом числа укусов постепенно уменьшаются размеры клеток и тканей (рис.11). Так, наибольшее сокращение толщины абаксиальной эпидермы по отношению к контролю наблюдалось в начале четвертого года опыта и достигло

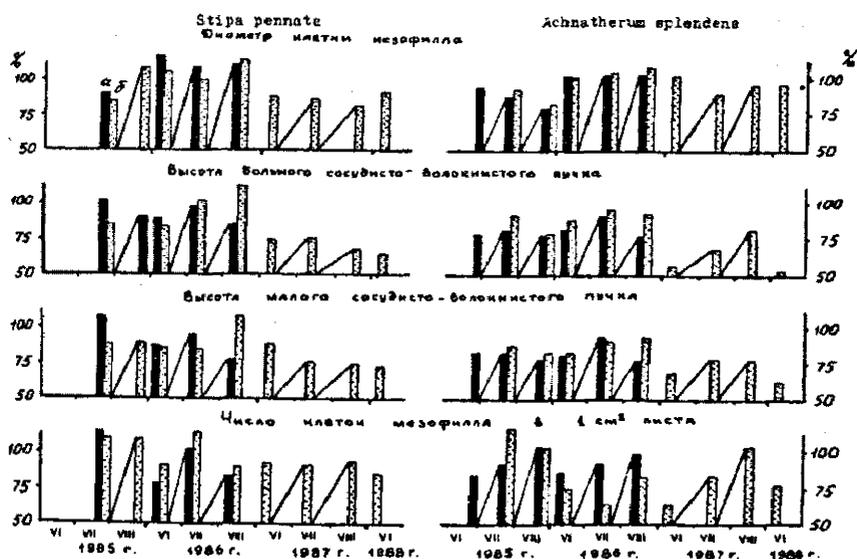


Рис. 11. Показатели структуры листа злаков при низких укусах с периодом один месяц (% к данным для неповрежденных растений в текущем году).

Растения: а — срезанные с июня 1984 г.; б — срезанные с июня 1985 г.

15% у *Stipa pennata* и 9% — у *Achnatherum splendens*. Клетки мезофилла к концу третьего — началу четвертого сезона исследований уменьшились в диаметре у первого вида на 10–18%, у второго — на 5–10%.

Длительное воздействие укусов вызывает уменьшение ребристости листьев злаков, при этом толщина листа в сечении через большие сосудисто-волокнистые пучки снижается интенсивнее, чем в сечении через малые. К началу четвертого сезона наблюдений толщина листа в сечении через большие проводящие пучки в опыте была у *Stipa pennata* на 35%, а у *Achnatherum splendens* — почти в 2 раза меньше, чем у контрольных растений. У этих же видов в опыте 1984–1986 гг. наблюдались подобные, но менее выраженные изменения в количественной структуре отрастающих листьев, на что, вероятно, оказали влияние более благоприятные погодные условия.

С уменьшением ребристости листа злаков сокращаются расстояние и число клеток мезофилла между двумя соседними большими проводящими пучками. Наблюдается также небольшое снижение наполнения клетки пластидами (рис.12). В итоге плотность клеток в листьях опытных особей становится меньше контроля у *Stipa pennata* на 10–14%, у *Achnatherum splendens* — на 17–35%, а насыщенность хлоропластами единицы листовой поверхности понизилась у обоих видов на 30–35%.

Таким образом, после нескольких лет низкого отчуждения опытные особи *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* отличались от неповрежденных меньшими размерами листьев со слабо развитой ребристостью и более мелкими клетками хлоренхимы. Пониженная

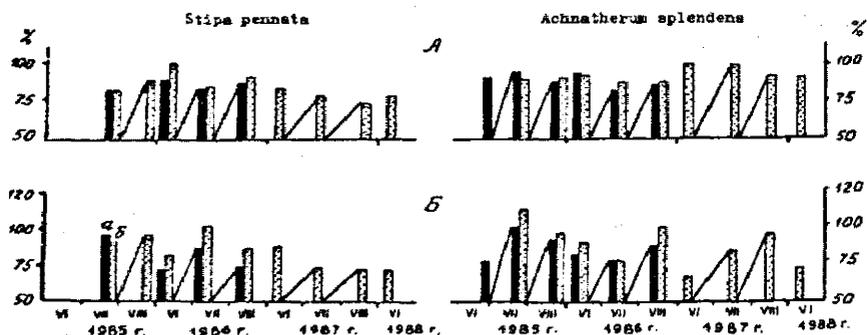


Рис.12. Число хлоропластов в клетке (А) и в 1 см² листа (Б) у злаков при низком отчуждении побегов с периодом один месяц в течение нескольких лет (% к тем же показателям у неповрежденных растений в текущем году). Растения: а — срезанные с июня 1984 г.; б — срезанные с июня 1985 г.

поверхностная плотность пластид свидетельствует об обеднении хлоропластами немногочисленных развивающихся побегов.

У устойчивой к выпасу степной осоки *Carex pediformis* снижение продуктивности отав при многократных низких укусах сопровождалось менее заметными количественными изменениями в структуре листьев по сравнению со злаками. Так, с ростом числа отчуждений уменьшение диаметра хлоренхимных клеток составило 9–14% (рис. 13), снижение высоты адаксиальной эпидермы — 13–17%, сокращение размеров воздушных лакун достигло 25–28%. В связи

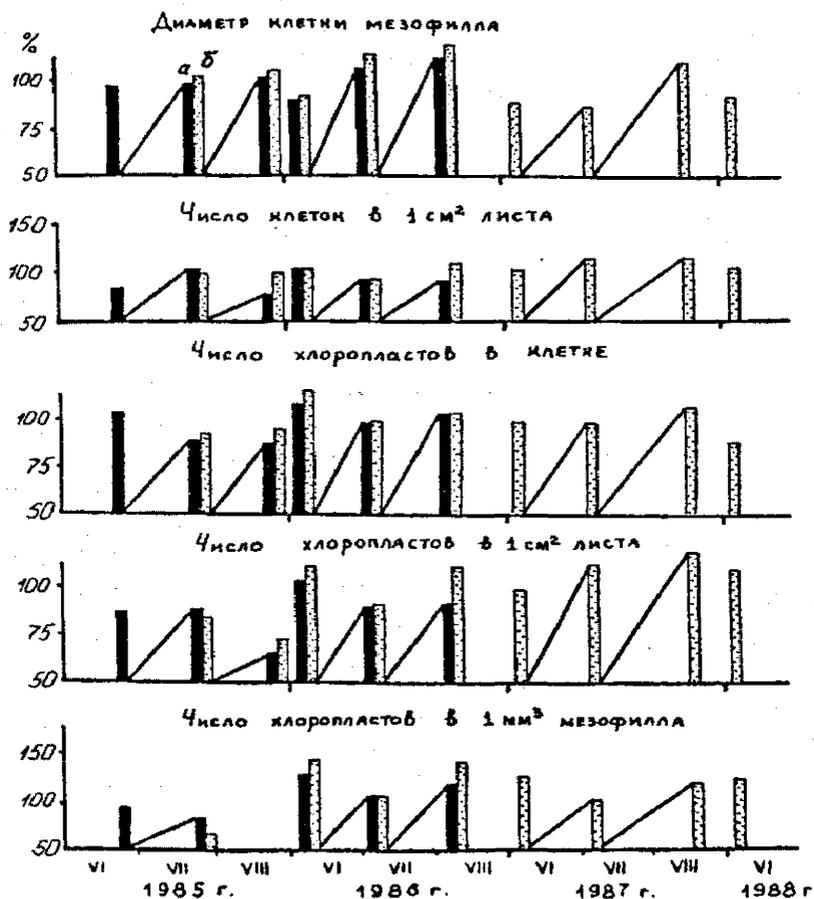


Рис. 13. Характеристики структуры листьев *Carex pediformis* при низком отчуждении надземной массы с периодом один месяц в течение нескольких лет (% к тем же показателям у неповрежденных особей в текущем году). Растения: а — срезаемые с июня 1984 г.; б — срезаемые с июня 1985 г.

с этим, отмечается небольшое — на 12–18% — возрастание числа клеток мезофилла в единице листовой поверхности.

Колебания концентрации хлоропластов в листьях опытных особей *Carex pediformis* определялись, главным образом, изменениями в размерах клеток и плотности их расположения. К концу третьего — началу четвертого года исследований срезаемые растения превысили контрольные по содержанию пластид в 1 см² листа на 9–13%, в 1 мм³ его ассимиляционных тканей — на 18–25%.

Листья *Iris humilis* после низких укусов в течение нескольких лет отличались чуть меньшими диаметрами клеток хлоренхимы и пониженным их пластидным наполнением (рис. 14). При этом высота эпидермы снижается в среднем на 15–23%, в основном сокращается и толщина листовой пластинки.

Концентрация хлоропластов в листе чаще была выше в опыте, чем на контроле, что определялось уменьшением размеров клеток мезофилла. К четвертому году исследований у срезаемых особей *Iris humilis* содержание пластид в 1 см² листа превышало контроль на 48%, а в 1 мм³ его ассимиляционных тканей — на 59%.

Таким образом, многократные низкие укусы *Carex pediformis* и *Iris humilis* способствуют повышению плотности пластид в отрастающих листьях, что связано с развитием мелких клеток. При этом более выраженные изменения были характерны для *Iris humilis*.

Опытные побеги полукустарничка *Artemisia frigida* в конце третьего сезона исследований уже не отрастали. Основные изменения в количественной структуре их листьев связаны, прежде всего, с уменьшением объема палисадных клеток, у которых сокращается высота, но имеет тенденцию к увеличению диаметра (рис. 15). В результате отношение первой ко второму снижается с 2,7–2,8 до 2,1–2,3. Под действием укусов высота эпидермы сокращается на 8–19%, толщина листа — на 6–30%. Отметим неизменность числа слоев клеток на поперечном срезе листьев опытных особей.

Плотность хлоропластов в единице листовой поверхности у срезаемых растений польни в целом практически не повышается, чему способствует частое увеличение диаметра клеток и слабое изменение количества в них пластид. С ростом числа отчуждений уменьшение толщины листа сопровождается небольшим увеличением концентрации хлоропластов в 1 мм³ его ассимиляционных тканей. Но вместе с тем, при отрастании последних единичных опытных побегов поверхностная плотность пластид в их листьях возросла на 11%, а объемная — на 70%, в основном вследствие резкого

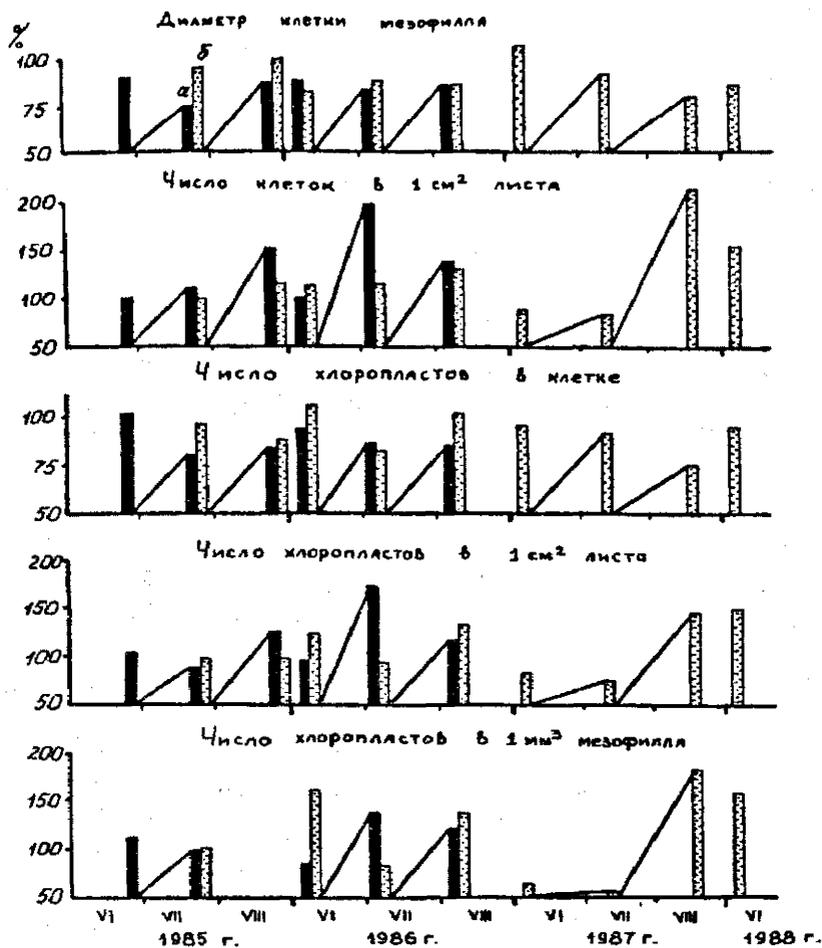


Рис.14. Характеристики структуры листьев *Iris humilis* при низком отчуждении надземной массы с периодом один месяц в течение нескольких лет (% к тем же показателям у неповрежденных особей в текущем году). Растения: а — срезаемые с июня 1984 г.; б — срезаемые с июня 1985 г.

сокращения размеров палисадных клеток и толщины листа. Так, объем столбчатой клетки в этом случае был почти в 2 раза меньше контроля при снижении диаметра на 19%, а высоты — на 30%. В этом случае, вероятно, дополнительное неблагоприятное воздействие оказала позднелетняя засуха.

Таким образом, при низких укосах *Artemisia frigida* в течение нескольких лет часто наблюдается увеличение только диаметра

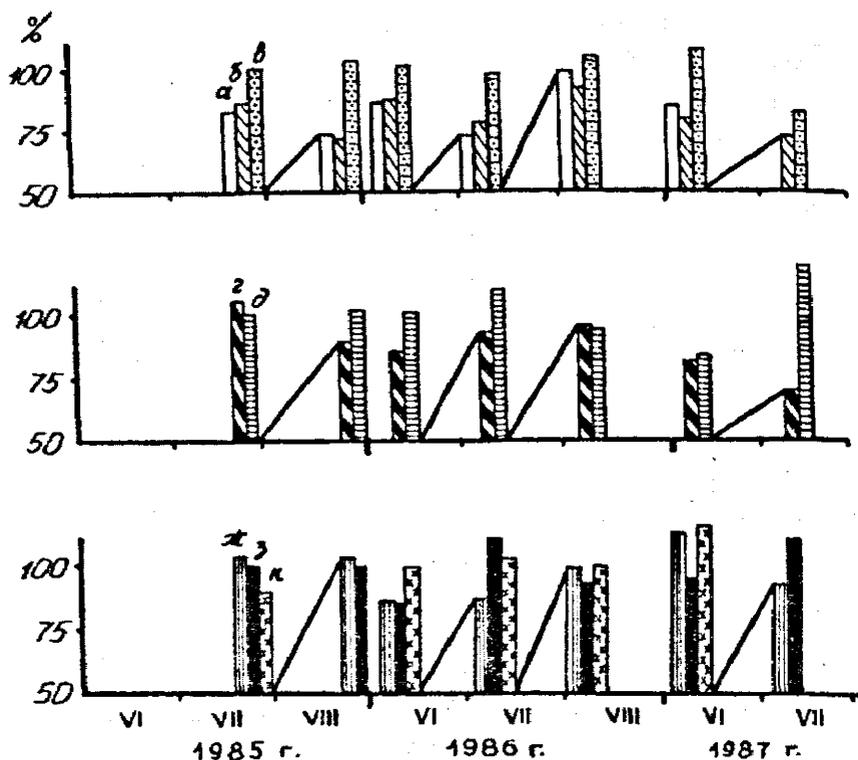


Рис. 15. Характеристики структуры листа *Artemisia frigida* при низком отчуждении побегов с периодом один месяц в течение нескольких лет (% к тем же показателям у неповрежденных растений в текущем году). Размеры палисадной клетки (первый ряд): а — объем; б — высота; в — диаметр; г — толщина поперечного среза; д — число клеток в 1 см² листа. Число хлоропластов: ж — в клетке; з — в 1 см² листа; к — в 1 мм³ мезофилла

палисадных клеток, при этом отмечают в основном небольшие изменения концентрации пластид в листе, что может свидетельствовать об ослаблении проявления компенсаторных механизмов при резком сокращении массы отавы.

В заключение отметим, что количественные изменения в структуре листьев степных растений под действием многократных низких укусов тесно связаны с их устойчивостью к стравливанию. Так, резкое снижение массы побегов у угнетенных особей *Artemisia frigida* в основном не сопровождается увеличением плотности хлоропластов в отрастающих листьях. В листьях отав *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* наблюдается также пониженная густота пластид, что не

только не компенсирует убыль хлоропластов, но и способствует дальнейшему уменьшению их запаса в растениях. И только у более устойчивых к усиленному выпасу *Carex pediformis* и *Iris humilis* в основном сохранилась стабильная тенденция к компенсации срезанной зеленой массы за счет возрастания концентрации хлоропластов в их отрастающих листьях.

Таким образом, с ростом числа низких укосов у менее приспособленных *Stipa pennata*, *Achnatherum splendens* и *Artemisia frigida* более быстро утрачивается способность к компенсации надземной фитомассы за счет повышения плотности пластид в листьях.

4.3. Содержание хлорофилла в листьях и хлоропластах

Листья степных растений Центральной Тывы характеризуются низким содержанием и соотношением хлорофилла «а» и «b», что связано с интенсивной инсоляцией и неблагоприятным увлажнением местности (1 г сырой массы содержит в среднем 0,7–2,5 мг хлорофилла, основные изменения отношений хлорофилла «а» к «b» от 1,8 до 2,6) (Зверева, 1995, 1998). Наиболее обогащены зелеными пигментами злаковые и осоковые, наименее — растения с суккулентными листьями. Масса зеленых пигментов в хлоропласте также невелика. Она больше у видов с мезоморфными и суккулентными листьями, наиболее низкое содержание хлорофилла отмечено в основном в хлоропластах ксерофитов.

При комплексной оценке повторного отрастания растений степей важное значение имеет изучение реакции пигментного комплекса на сокращение ассимиляционной поверхности.

Динамика содержания зеленых пигментов после однократного укоса изучалась в течение 1986–1990 гг. на примере пяти видов растений: *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Carex pediformis*, *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa*.

Через 5 дней после срезания 90% надземной массы содержание зеленых пигментов в листьях отрастающих растений было меньше контроля в среднем на 20–60% (рис.16), при этом доля хлорофилла «а» снижалась в большей степени. По мере роста происходило накопление пигментов, более интенсивное у злаков и полыни, которые к концу второй декады по концентрации хлорофилла часто превосходили контрольный уровень, в листьях *Carex pediformis* и *Phlomis tuberosa* подобное отмечалось лишь через 30–40 дней после

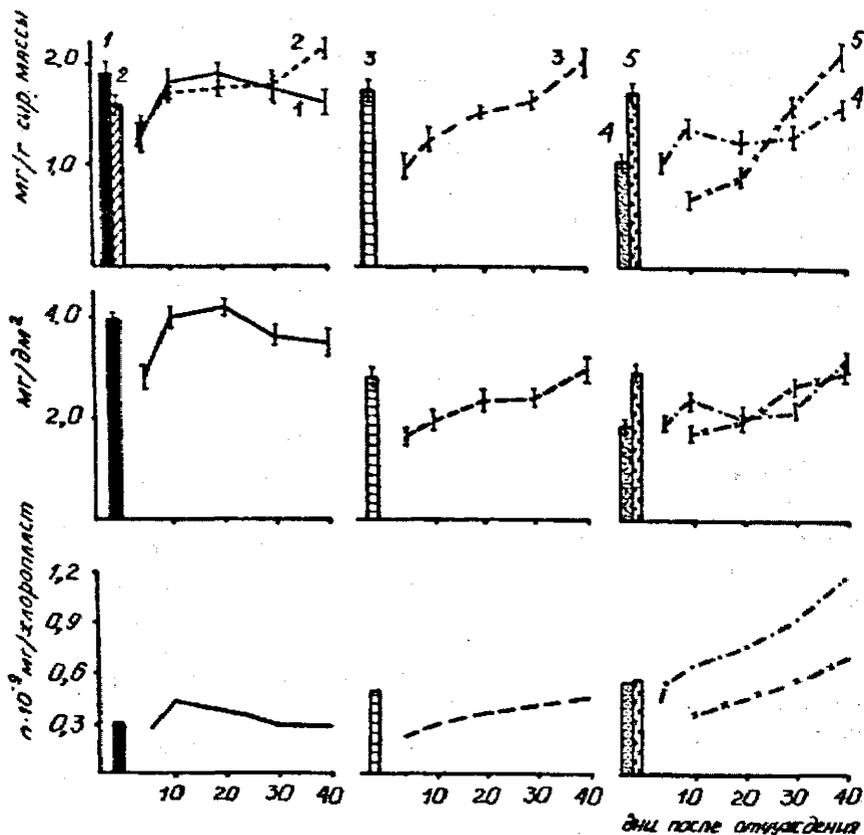


Рис. 16. Динамика хлорофилла в листьях (среднее за 1986–1988 гг.) и хлоропластах (1987 г.) степных растений после низкого отщуждения побегов. Виды растений: 1 — *Stipa pennata*; 2 — *Festuca valesiaca*; 3 — *Carex pediformis*; 4 — *Artemisia frigida*; 5 — *Phlomis tuberosa*. Высота колонки соответствует содержанию пигментов до отщуждения

срезания побегов. При расчете пигментов на единицу поверхности наблюдались более быстрые темпы количественного возрастания хлорофилла в растущих листьях *Artemisia frigida* и *Stipa pennata*.

В пластидах большинства опытных растений через 5 дней после низкого укоса содержание зеленых пигментов снижалось на 17–55% по сравнению с контрольными, что сопровождалось увеличением концентрации хлоропластов в листьях в это время.

Таким образом, после однократного низкого отщуждения степных растений наблюдается снижение и последующее постепенное

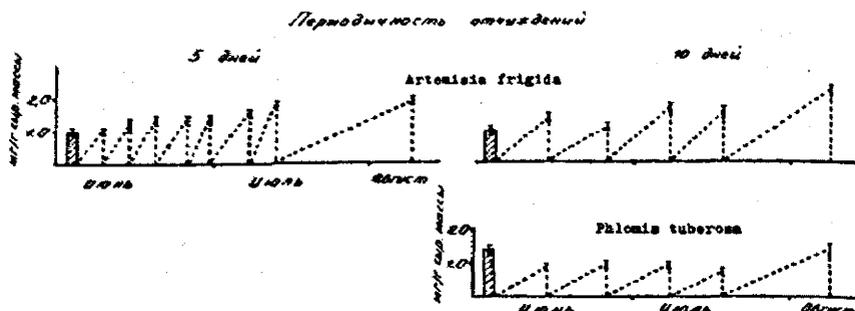


Рис. 18. Накопление зеленых пигментов в листьях *Artemisia frigida* (А) и *Phlomis tuberosa* (Б) при частом низком отчуждении побегов, 1987 г. Высота колонок соответствует содержанию хлорофилла до укусов

Подобные изменения, но с меньшим диапазоном колебаний уровня хлорофилла в отавах наблюдались и при 10-дневных интервалах между укусами. При этом в отрастающих листьях *Artemisia frigida* и *Festuca valesiaca* содержание зеленых пигментов превышало уровень основного укуса, у *Carex pediformis* и *Phlomis tuberosa* оно было понижено, а у *Stipa pennata* приближалось к контролю.

Уровень пигментов в листьях при столь частом срезании, вероятно, зависит от фенофазы растений до основного укуса, при этом также имеют значение различия в мощности корневой системы и темпах роста листовых пластинок. Так, первое отчуждение *Carex pediformis* приходится на фазу рассеивания семян, когда содержание хлорофилла в растениях убывает. Срезание побегов *Artemisia frigida* происходило во время вегетации до цветения при постепенном накоплении зеленых пигментов в листьях. Побеги *Stipa pennata* отчуждались в период бутонизации — начала цветения, *Festuca valesiaca* — во время конца цветения — начала плодоношения при высоком уровне хлорофилла в растениях, что позволило сохранить его и в отавах. Снижение концентрации пигментов в отрастающих побегах *Phlomis tuberosa*, скорее всего, связано с более медленным формированием его крупных листьев.

Отмеченное выше чередование повышенных и пониженных значений зеленых пигментов в отавах степных растений, вероятно, определяется как использованием части имеющихся ресурсов, в том числе и хлорофилла, на восстановление надземной фитомассы, так и усиленным поступлением корневых метаболитов, способствующих синтезу пигментов. Постепенное понижение их содержания с увеличением числа отав может быть связано с ограниченными

резервами корневой системы. Отметим, что количественные изменения хлорофилла, рассчитанные на единицу поверхности листа и на один хлоропласт, были близки к данным расчета на сырую массу (табл.23).

Таблица 23

Содержание зеленых пигментов в листьях и хлоропластах степных растений при частом низком отчуждении побегов, 1987 год

Вид	Хлорофилл (a + b) в листьях после отчуждений (% к показателям основного укоса)											
	с периодом 5 дней						с периодом 10 дней					
	09.VI	14.VI	19.VI	25.VI	29.VI	07.VII	12.VII	17.VII	14.VI	25.VI	07.VII	17.VII
<i>Stipa pennata</i>	92,1	128,1	103,4	78,8	86,2	103,4	97,6	69,2	133,9	92,2	114,7	113,0
	86,2	131,0	103,0	100,0	89,7	137,9	117,2	65,5	-	-	-	-
<i>Carex pediformis</i>	57,8	67,4	79,3	57,1	64,0	-	-	-	75,5	85,1	49,8	41,9
	44,9	61,2	73,5	42,8	67,3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phlomis tuberosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	105,9	98,5	93,6	82,7
	-	-	-	-	-	-	-	-	83,6	130,3	92,8	80,4

Примечание. В числителе — количество хлорофилла, мг/дм² листа, в знаменателе — на один хлоропласт.

Отрастание опытных растений примерно в течение месяца после прекращения частых укусов способствовало повышению уровня зеленых пигментов в их листьях. Вместе с тем, не обнаружилось четких различий между особями, срезавшимися ранее с интервалами 5 и 10 дней. Частое низкое отчуждение растений через сокращающиеся промежутки времени вызывает понижение концентрации хлорофилла в отрастающих листьях, что прослежено нами в 1984 г. при срезании отавы через 17, 9 и 5 дней (табл.24).

Таблица 24

Содержание хлорофилла в листьях отав степных растений при частом низком отчуждении побегов через уменьшающиеся промежутки времени, 1984 год

Вид	Хлорофилл (a + b), % к показателям основного укоса при расчетах								
	на сырую массу			на единицу поверхности			на один хлоропласт		
	12.VII	21.VII	26.VII	12.VII	21.VII	26.VII	12.VII	21.VII	26.VII
<i>Stipa pennata</i>	135,7	132,1	102,4	-	-	-	-	-	-
<i>Achnatherum splendens</i>	111,7	87,6	46,3	112,3	76,9	43,9	90,0	69,4	30,6
<i>Carex pediformis</i>	75,3	84,9	88,6	-	-	-	-	-	-
<i>Iris humilis</i>	98,0	81,5	72,8	116,4	74,7	75,9	83,6	52,6	40,5

Примечание. Основной укос — 25.06.1984 г.

После нескольких отчуждений с периодами 20 и 30 дней содержание зеленых пигментов в листьях отав часто превосходит контрольный уровень (табл. 25, 26), это происходит, главным образом, за счет более лабильного хлорофилла «а», при резком возрастании увеличивается доля обоих хлорофиллов.

Таблица 25

Содержание хлорофилла в листьях степных растений при низком отчуждении побегов с периодом 20 дней в течение сезона вегетации

Вид	Хлорофилл (а + b), % к показателям основного укоса				
	1986 год			1988 год	
	первая отава	вторая отава	третья отава	первая отава	третья отава
<i>Stipa pennata</i>	94,5	79,3	102,2	110,2	129,1
	96,2	91,5	120,3	101,0	123,6
<i>Festuca valesiaca</i>	--	--	--	105,0	109,9
<i>Carex pediformis</i>	85,8	99,3	156,8	88,4	113,5
	107,4	111,3	175,1	87,2	116,0
<i>Artemisia frigida</i>	99,6	105,0	122,0	145,7	252,7
	109,2	116,0	133,1	112,5	202,9

Примечание. В числителе — количество хлорофилла, мг/г сырой массы, в знаменателе — мг/г абсолютно сухой массы.

Таким образом, низкое отчуждение степных растений с периодами 5 и 10 дней в течение полутора месяцев вызывает в основном колебательные изменения содержания зеленых пигментов в отрастающих листьях. Уровень этих изменений часто зависит от сезонной динамики содержания хлорофилла у отдельных видов. Концентрация зеленых пигментов в листьях отав после трех-четырех низких срезаний побегов с интервалами 30 и 20 дней часто превосходит показатели основного укоса.

Срезая растения в течение нескольких лет, мы попытались выяснить, какие изменения в содержании зеленых пигментов происходят в листьях отрастающих побегов, фотосинтетическая поверхность которых постепенно и сильно сокращается.

Представим результаты наблюдений за растениями, отчуждавшимися с периодом один (I вариант) и два (II вариант) месяца в 1984–1986 гг. (*Stipa pennata*, *Carex pediformis*, *Iris humilis*, *Achnatherum splendens*) и в 1985–1989 гг. (*Artemisia frigida*, остальные виды те же), а также срезавшимися с интервалами 30 и 40 дней 3 раза за сезон в 1988–1989 гг. (*Festuca valesiaca*, *Phlomis tuberosa*).

Содержание хлорофилла в листьях степных растений при низком отчуждении побегов с периодом один месяц в течение сезона вегетации

Вид	Хлорофилл (a + b), % к показателям основного укоса							
	1985 г.		1986 г.		1987 г.		1988 г.	
	первая отава	вторая отава	первая отава	вторая отава	первая отава	вторая отава	первая отава	вторая отава
<i>Stipa pennata</i>	140,6 —	103,9 —	89,3 —	102,2 —	81,6 99,3	88,6 104,1	120,4 120,7	124,2 121,8
<i>Festuca valesiaca</i>	—	—	—	—	119,7 —	125,1 —	108,8 —	123,2 —
<i>Achnatherum splendens</i>	71,5 —	93,0 —	—	—	—	—	—	—
<i>Iris humilis</i>	125,0 —	124,0 —	—	—	—	—	—	—
<i>Carex pediformis</i>	93,0 —	89,3 —	99,3 —	134,5 —	91,2 81,2	99,3 99,2	104,8 82,5	118,2 103,4
<i>Artemisia frigida</i>	120,2 —	112,1 —	105,0 —	122,0 —	150,6 151,8	228,0 234,0	159,4 160,3	202,4 200,9
<i>Phlomis tuberosa</i>	—	—	—	—	114,0 126,2	118,2 128,0	77,1 72,7	78,6 87,2

Примечание. В числителе — количество хлорофилла, мг/г сырой массы, в знаменателе — мг/дм² листа.

Рассмотрим особенности накопления зеленых пигментов у растений, срезавшихся с интервалами один и два месяца в 1985–1989 гг.

В течение первого сезона исследований концентрация хлорофилла в листьях отавы при пересчете на сырую массу приближалась к данным основного укоса или несколько превышала их (рис. 19, 20). После перезимовки определение пигментов у опытных растений до укоса не выявило однозначной картины в их содержании по отношению к контролю. Дальнейшее отчуждение способствовало повышению уровня хлорофилла у всех изучаемых видов, кроме *Achnatherum splendens*.

К началу третьего года опыта большинство видов по концентрации хлорофилла превосходили неповрежденные особи, при этом более заметное возрастание количества пигментов отмечалось в первом варианте. К концу сезона от опытных особей *Artemisia frigida* отросли лишь единичные побеги, в листьях которых содержание пигментов увеличилось в 1,2–1,7 раза по сравнению с неповрежденными растениями. Пластиды *Artemisia frigida* также стали богаче хлорофиллом, несмотря на возросшую плотность хлоропластов в листе

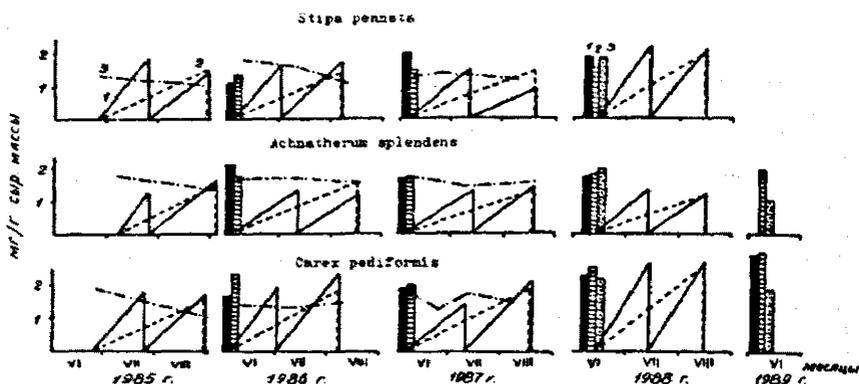


Рис.19. Содержание хлорофилла (а + b) в листьях злаков и осоки при низком отчуждении надземной массы с интервалом один (1) и два (2) месяца в течение нескольких лет; 3 — хлорофилл в листьях неповрежденных растений

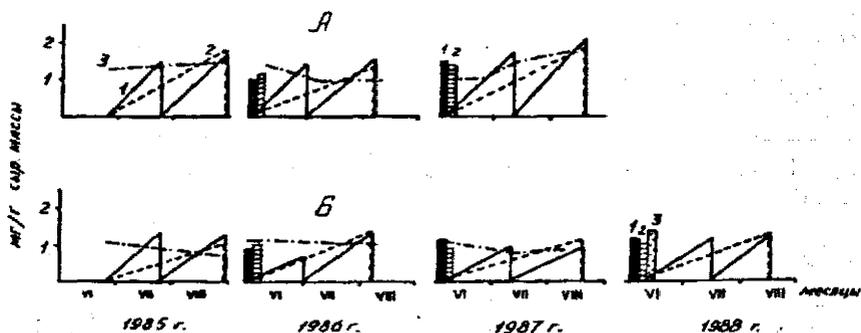


Рис.20. Содержание хлорофилла (а + b) в листьях *Artemisia frigida* (А) и *Iris humilis* (Б) при низком отчуждении надземной массы с периодами один (1) и два (2) месяца в течение нескольких сезонов вегетации; 3 — хлорофилл в листьях неповрежденных растений

(рис.21). К началу четвертого летнего периода все опытные особи полны погибли.

В первой половине лета 1987 г. также имело место увеличение содержания хлорофилла в листьях и хлоропластах отрастающих побегов *Stipa pennata* и *Iris humilis*, в дальнейшем, вероятно, в результате действия засухи произошло его резкое снижение. Отметим, что количественные изменения зеленых пигментов связаны в большей степени с изменением доли хлорофилла «а». У *Achnatherum splendens* меньшее снижение продуктивности опытных особей по сравнению со *Stipa pennata* сочеталось с пониженным уровнем хлорофилла в листьях отав.

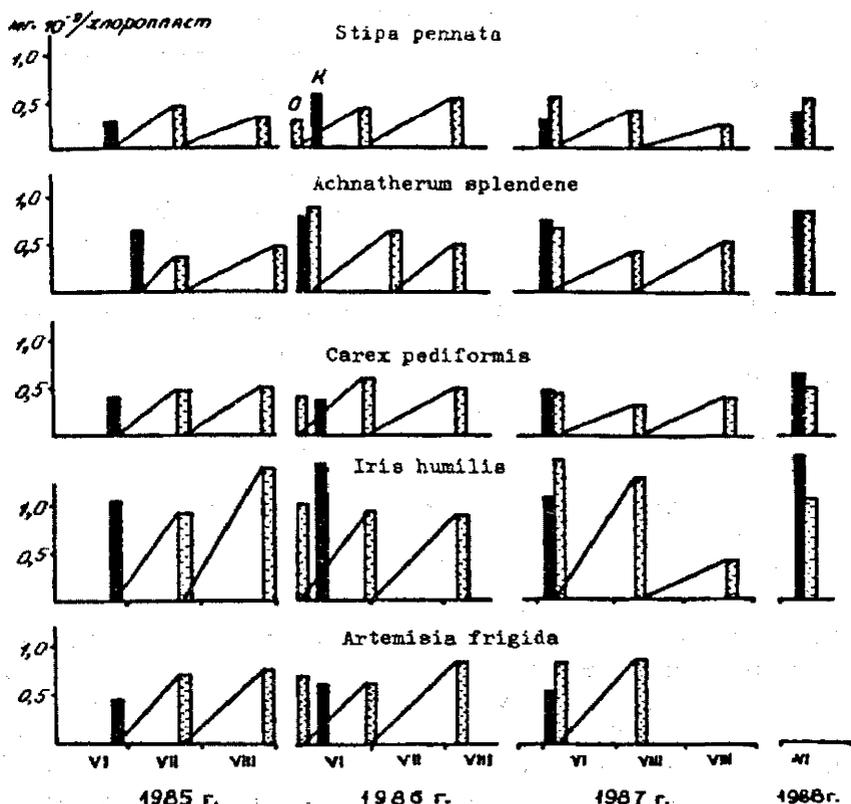


Рис. 21. Содержание хлорофилла (a + b) в хлоропластах листьев неповрежденных степных растений (К) и отрастающих при низком отчуждении побегов с периодом один месяц (О) растений. Основной укос — 26.06.1985 г.

В первой декаде июня четвертого года исследований от перезимовавших опытных дерновин *Stipa pennata* отрасли лишь единичные слабые побеги, содержание хлорофилла в сырой массе листьев которых было близко к неповрежденным растениям, но пониженная плотность их пластид привела к возрастанию концентрации пигментов в хлоропластах. Дальнейшее отчуждение *Stipa pennata* способствовало поддержанию высокого уровня хлорофилла в его растущих листьях. К началу вегетации следующего, пятого года исследований все опытные побеги *Stipa pennata* в обоих вариантах погибли.

В течение летнего периода 1988 г. содержание хлорофилла у срезаемых побегов другого злака — *Achnatherum splendens* — в

расчете как на сырую массу, так и на один хлоропласт приближалось к данным для неповрежденных растений. У весьма устойчивой к низкому отчуждению степной осоки *Carex pediformis* наблюдалось повышенное количество зеленых пигментов в листьях отав. В начале июня 1989 г. после засушливой весны отросшие немногочисленные побеги *Carex pediformis* и *Achnatherum splendens* по содержанию хлорофилла превосходили неповрежденные растения в 1,5–1,8 раза.

К началу четвертого сезона наблюдений листья опытных побегов *Iris humilis* по концентрации хлорофилла уступали контролю в 1,2–1,4 раза. В их хлоропластах содержалось в большинстве случаев пониженное количество пигментов, которое сочеталось с повышенным пластидным наполнением листьев.

Таким образом, проследив в течение пяти лет за содержанием хлорофилла у низкосрезаемых степных растений с интервалами один и два месяца, отмечаем его повышенное количество в листьях отав при резком снижении числа и высоты отросших побегов. Уровень пигментов в хлоропластах во многом обусловлен концентрацией пластид в отрастающих листьях.

Сопоставление содержания хлорофилла при двух интервалах между срезаниями в основном не выявило заметных различий между вариантами, напротив, можно отметить особенно тесное сближение данных при обоих режимах укусов в конце четвертого сезона исследований, что, вероятно, свидетельствует о примерно одинаковой степени угнетения побегов.

Интенсивное образование хлорофилла связывается со многими физиологическими процессами, в частности, высокое содержание зеленых пигментов совпадает с активным ростом растений (Лебедев, Киряцева, 1966; Зимина, 1976). В нашем случае можно предположить, что возрастание концентрации хлорофилла в листьях отав при резком сокращении зеленой массы особи свидетельствует об одном из проявлений компенсаторных механизмов, направленных на более быстрое развитие хотя бы отдельных побегов.

Полученные данные нами также были сопоставлены с результатами количественных анализов зеленых пигментов у одних и тех же видов, отчуждавшихся с интервалами один и два месяца, но в другие годы — с 1984 по 1986. Таким образом, в течение двух летних периодов мы имели возможность наблюдать за растениями, находящимися в одинаковом режиме срезания, но претерпевшими разное число отчуждений. При таком сопоставлении проявляются видовые особенности в накоплении хлорофилла у низкосрезаемых растений.

Так, наблюдения в течение 2–3 опытных сезонов выявили снижение содержания зеленых пигментов у *Stipa pennata* и, напротив, возрастание его уровня у *Carex pediformis* и *Iris humilis* (табл.27). Близкими также оказались результаты анализов у одних и тех же видов растений после трех лет укусов, проведенных в разные годы (табл.28). Вместе с тем, трехлетние исследования еще не выявили тенденций, наблюдаемых нами при изучении режимов срезания в течение пяти сезонов.

Низкое отчуждение *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa*, проведенное в 1988–1989 гг., показало, что к концу первого сезона в листьях обоих видов содержалось в 1,4–1,6 раза больше зеленых пигментов по сравнению с неповрежденными особями (табл.29). К началу второго года опытные растения немного уступали контрольным по концентрации хлорофилла и, несмотря на небольшое ее повышение в последующих отавах, это отставание сохранялось в течение всего

Таблица 27

Содержание хлорофилла в листьях степных растений после разного числа низких укусов побегов, 02.06.1986 г.

Год начала опыта	Период между отчуждениями (месяц)	Число отчуждений	Хлорофилл (a + b), % к данным для неповрежденных особей при расчетах			
			на сырую массу	на абс. сухую массу	на единицу площади	на один хлороласт
<i>Stipa pennata</i>						
1984	1	6	69,2	69,3	66,3	70,3
1985	1	4	63,6	66,6	69,3	97,6
	2	3	81,6	86,7	81,4	–
<i>Carex pediformis</i>						
1984	1	6	148,7	146,3	150,2	147,2
	2	5	100,6	99,5	101,5	–
1985	1	4	122,2	120,7	122,7	111,1
	2	3	168,7	169,8	170,0	–
<i>Achnatherum splendens</i>						
1984	1	6	93,3	97,4	74,7	91,1
	2	5	106,1	111,7	78,8	–
1985	1	4	129,8	143,4	100,6	111,4
	2	3	105,6	119,6	90,7	–
<i>Iris humilis</i>						
1984	1	6	120,3	114,6	119,7	125,1
	2	5	98,2	98,0	108,6	–
1985	1	4	81,3	74,2	86,7	90,1
	2	3	91,6	86,8	93,5	–

Таблица 28

Содержание хлорофилла (a + b) в листьях отавы степных растений Тывы после трех лет низкого отчуждения побегов с периодами один (I) и два (II) месяца (% к данным для неповрежденных растений)

Вид	Год начала опыта			
	I		II	
	1984	1985	1984	1985
<i>Stipa pennata</i>	136,5 —	91,6 —	— —	118,6 —
<i>Achnatherum splendens</i>	89,9 86,3	92,2 82,0	83,4 —	87,6 —
<i>Carex pediformis</i>	144,5 —	142,0 —	117,3 —	128,0 —
<i>Iris humilis</i>	133,1 81,8	114,8 90,3	121,9 —	141,9 —

Примечания. 1. Для опыта, заложенного в 1984 г., приводятся данные августа 1986 г.; для опыта, заложенного в 1985 г. — августа 1987 г. 2. В числителе — количество хлорофилла, мг на 1 г сырой массы, в знаменателе — на один хлоропласт.

сезона. В сильно засушливом 1990 г. укосы не проводились. К августу побеги *Festuca valesiaca* засохли, а листья опытных растений *Phlomis tuberosa* оказались значительно беднее зелеными пигментами, чем неповрежденные растения, что может свидетельствовать о меньшей их устойчивости к засухе.

Таблица 29

Содержание зеленых пигментов в листьях *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa* при многократных низких укосах (% к данным для неповрежденных растений)

Вид	Способ расчета пигментов	Хлорофилл (a + b) после отчуждений с периодом					
		30 дней					40 дней
		1988 г.		1989 г.		05.06.90 г.	1989 г.
		первая отава	вторая отава	третья отава	пятая отава	после срезов 1988–1989 гг.	четвертая отава
<i>Festuca valesiaca</i>	на единицу сырой массы	108,7	158,1	94,6	87,3	—	85,1
<i>Phlomis tuberosa</i>	на единицу сырой массы	77,1	140,7	97,7	94,0	72,0	97,6
	на единицу площади	72,7	162,6	95,5	90,7	53,8	105,3

Таким образом, низкое отчуждение степных растений Тывы 2-3 раза за сезон с интервалами один месяц и больше в течение одного-двух лет не выявили однозначных изменений в содержании хлорофилла у отрастающих побегов. В дальнейшем с ростом числа укусов резкое снижение продуктивности отав сопровождается в основном возрастанием уровня зеленых пигментов в их листьях, что, возможно, связано с одним из проявлений компенсаторных механизмов, направленных на более быстрое развитие хотя бы отдельных побегов. Концентрация хлорофилла в хлоропластах обусловлена особенностями пластидного наполнения отрастающих листьев.

4.4. Водный режим отавы

Основные черты водного режима растений степных сообществ Тывы изучены достаточно хорошо (Горшкова, Яблокова, Назын-Оол, 1982; Яблокова, 1982; Горшкова, Зверева, 1982, 1988; Зверева 2002). Авторами подчеркивается выраженная подвижность элементов их водного обмена и повышенные максимальные величины отдельных показателей. Так, наибольшие значения оводненности листьев степных ксерофитов изменяются от 50,7 до 93,5%, а наименьшие — от 18,3 до 83,8%. Особенно низкое содержание влаги характерно для дерновинных злаков. Изучение фракционного состава воды показало, что у большинства степных ксерофитов преобладает «связанная» вода, она может составлять до 70-80% от общего содержания; что свидетельствует о высокой устойчивости их к неблагоприятным условиям. Ксерофиты Тывы, по сравнению с другими степными территориями нашей страны, имеют высокое содержание воды в листьях и наиболее дифференцированы по этому признаку.

Приспособленность растений к засушливым местообитаниям подтверждают и данные по транспирации растений, интенсивность которой при средних величинах 0,2-1,3 может достигать 3,0-4,8 г/(г.ч), при этом ее дневной ход имеет многовершинный характер и типичен для полуаридных и аридных территорий.

В связи с неблагоприятным режимом увлажнения ткани листьев испытывают постоянное недонасыщение. Водный дефицит в среднем составляет 20-50%, максимальное значение — 69% — отмечено у *Nanophyton grubovii*, а у видов с суккулентными листьями оно не превышает 9-11%.

Экологические особенности растений, адаптации их водного режима к условиям среды во многом проявляются при изучении

интенсивности завядания срезанных побегов, при этом важное значение имеет способ расчета потерь влаги.

Дерновинные злаки степей Тывы, также как и других степных массивов (Никольская, 1968; Свешникова, 1979, 1993; Бобровская, Свешникова, 1988 и др.), отличаются высокой подвижностью всех элементов водного режима, с чем связаны большие диапазоны их дневных и сезонных колебаний. В то же время большое число проводящих пучков, хорошо развитая поверхностная корневая система способствуют быстрому реагированию растений на кратковременные ливневые осадки (Колпиков, 1957). Ряд авторов (Лавренко, 1941; Лавренко, Свешникова, 1965; Свешникова, 1963, 1979; Борисова, 1965; Горшкова, 1975 и др.) также обращает внимание на то, что у злаков наблюдается соотношение ритма развития и физиологических процессов с сезонным ходом основных факторов среды, их быстрая перестройка под воздействием засушливых условий. Эти и другие особенности строения и экологии определяют эдификаторную роль дерновинных злаков в степном травостое. Хорошая адаптация к засушливости и континентальности климата характерна для водного режима степных осок, в частности *Carex pediformis*, регуляция которого осуществляется за счет экономного расхода водных запасов и значительной устойчивости к обезвоживанию (Измайлова, 1986).

У касатиков с листовыми пластинками суккулентного типа содержание воды высокое и слабо изменяющееся, а водный дефицит относительно низкий (Горшкова, Зверева, 1982).

Большой лабильностью водного режима отличаются виды с широкой экологической пластичностью, такие как *Phlomis tuberosa* и особенно *Artemisia frigida*, водный баланс которой в различных природных регионах складывается по-разному (Горшкова, Буркова, 1955; Свешникова, 1963; Горшкова, 1966; Свешникова, Бобровская, 1969; Измайлова, 1977; Бобровская, 1988 и др.).

В целом, в пределах Евразийской степной области ксерофиты степей Тывы выделяются наиболее широкими диапазонами варьирования показателей водного режима.

Таким образом, жизнедеятельность растений степей во многом определяется адаптивными изменениями их водного режима. Использование степных массивов в качестве естественных пастбищ, основанное на способности растений к многократному отращиванию, оказывает дополнительное воздействие на растительный организм, вызывая перестройки практически всех его процессов, в том числе и водообменных.

4.4.1. Содержание воды в листьях

Определение запасов влаги и степени их варьирования дает представление о состоянии водного баланса отавы степных растений и способствует пониманию его особенностей.

Исследования показали, что отрастающие после низкого отчуждения листья степных растений более оводнены, чем неповрежденные особи, особенно в первую декаду после среза (табл.30). Превышение контроля в это время достигало 20–35%, причем в наибольшей степени оно проявлялось у *Stipa pennata*. По мере роста содержание воды в листьях отавы постепенно снижается и сокращается разница между опытными и контрольными данными. Так, через месяц после укуса срезанные растения превосходили контроль по содержанию влаги на 6–20%, через 40 дней — на 5–13%, через 2 месяца — на 2–10%.

Повышенная оводненность тканей листа сохраняется и при частых срезах растений (рис.22), причем превышение контроля в этом случае

Таблица 30

Оводненность листьев степных растений Тывы
после однократного низкого отчуждения побегов, % к сырой массе

Дни после укуса	<i>Stipa pennata</i>		<i>Carex pediformis</i>		<i>Artemisia frigida</i>		<i>Festuca valesiaca</i>		<i>Phlomis tuberosa</i>	
	Опыт	Конт- роль	Опыт	Конт- роль	Опыт	Конт- роль	Опыт	Конт- роль	Опыт	Конт- роль
1985 год										
30	50,3± 0,70	41,9± 0,56	53,6± 0,26	49,9± 0,63	72,2± 0,72	66,3± 1,51	—	—	—	—
60	44,4± 0,55	40,6± 0,33	53,5± 0,41	52,1± 0,51	63,5± 0,92	57,7± 0,50	—	—	—	—
1986 год										
10	52,2± 2,05	43,3± 0,87	48,4± 0,65	46,8± 0,79	60,9± 1,03	59,1± 1,12	—	—	—	—
20	48,1± 0,50	43,7± 0,37	50,6± 0,98	50,6± 0,75	63,8± 1,39	60,9± 1,06	—	—	—	—
30	45,2± 0,45	39,5± 0,21	51,3± 0,40	48,2± 0,61	66,8± 1,40	59,9± 1,01	—	—	—	—
1987 год										
10	57,8± 0,71	44,7± 0,96	56,1± 0,86	51,5± 0,51	65,4± 1,10	64,1± 1,27	51,7± 1,19	48,4± 1,48	77,0± 1,07	71,4± 0,79
30	47,7± 0,68	40,5± 0,75	35,4± 0,84	36,9± 1,64	62,2± 1,87	58,4± 1,33	31,7± 1,48	33,6± 1,33	66,6± 1,02	64,8± 0,72
1988 год										
40	47,2± 0,75	41,5± 0,45	46,6± 0,97	44,2± 0,33	65,3± 0,95	60,2± 0,26	50,2± 0,31	45,4± 0,64	70,3± 1,68	63,0± 0,56

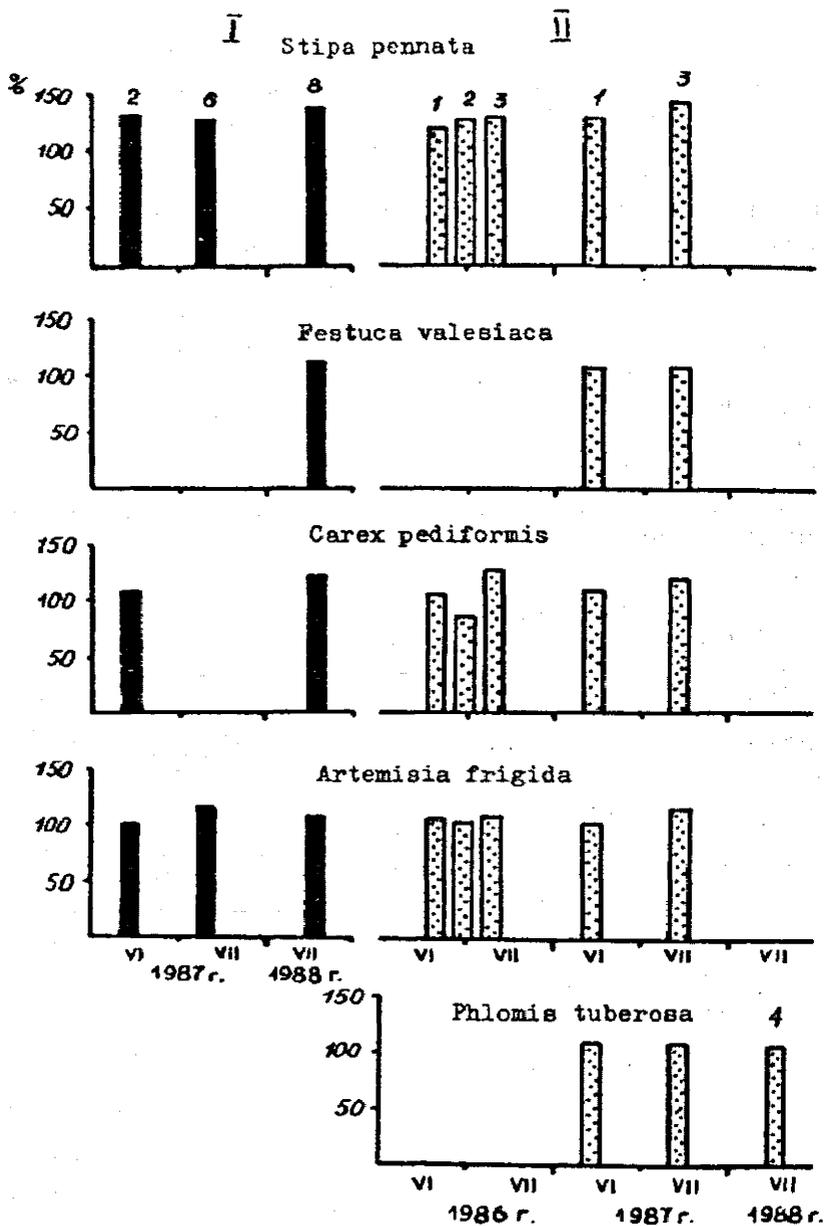


Рис.22. Оводненность листьев степных растений при частом низком отчуждении побегов (% к данным для неповрежденных особей). Периодичность укосов: I — 5 дней; II — 10 дней. Цифрами указаны номера отавы

было больше, чем после однократного отчуждения. Например, у *Stipa pennata* оно достигало 46%, у *Carex pediformis* — 27%, у *Artemisia frigida* — 20%. Более стабильны запасы воды у отав *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa*, влагообеспеченность листьев которых после частых срезов возрастала на 3–18%.

Двукратное отчуждение отавы с периодом один месяц способствовало увеличению уровня оводненности листьев у *Stipa pennata* на 20–23%, у *Carex pediformis* и *Artemisia frigida* — на 4–12%, показатели *Achnatherum splendens* и *Iris humilis* приближались к контролю (табл.31). Подобные укусы в течение нескольких лет у первых трех видов постепенно снижали влажность листьев до контрольного уровня и меньше, у последних двух видов заметных изменений не наблюдалось. Двухмесячный период между укусами в течение нескольких летних периодов не оказывает существенного влияния на содержание воды в отавах (табл.32).

Таблица 31

Содержание воды в листьях степных растений при многократном низком отчуждении побегов с периодом один месяц (% к показателям для неповрежденных особей)

Вид	Оводненность листьев отавы									
	1985 г.		1986 г.			1987 г.		1988 г.		1989 г.
	пер- вой	вто- рой	треть- ей	чет- вер- той	пятой	шес- той	вось- мой	девяти- той	деся- той	двенад- цатой
<i>Stipa pennata</i>	120,1	123,1	97,4	104,9	113,6	98,7	91,5	—	—	—
<i>Achnatherum splendens</i>	113,4	87,1	94,1	100,0	102,2	88,4	102,7	91,8	98,2	—
<i>Carex pediformis</i>	107,3	104,0	99,0	107,9	105,0	106,1	107,3	105,4	112,4	95,8
<i>Iris humilis</i>	96,7	99,8	102,3	99,2	95,8	100,7	95,7	98,6	102,5	—
<i>Artemisia frigida</i>	108,9	112,0	98,2	116,9	103,8	105,8	—	—	—	—

Сопоставление растений, срезавшихся один и два сезона с интервалом один месяц, также в большинстве случаев выявило снижение запасов влаги в листьях особей, отчуждавшихся более длительное время (рис.23). С ростом числа укусов их данные постепенно сближались. Более отчетливо это проявилось у *Stipa pennata* и *Carex pediformis*, менее заметные различия были характерны для *Iris humilis*.

Несмотря на близость опытных и контрольных величин по влажности, листья отав после отчуждения побегов в течение нескольких лет отличались большим размахом дневных отклонений

Содержание воды в листьях степных растений
при многократном низком отчуждении побегов с периодом два месяца
(% к показателям для неповрежденных особей)

Вид	Оводненность листьев отавы			
	1985 г.	1987 г.		1988 г.
	первой	четвертой	пятой	шестой
<i>Stipa pennata</i>	109,5	91,4	82,7	101,2
<i>Achnatherum splendens</i>	92,7	89,1	97,4	95,5
<i>Carex pediformis</i>	102,6	99,5	93,8	99,2
<i>Iris humilis</i>	97,1	99,0	104,6	98,6
<i>Artemisia frigida</i>	109,9	102,9	-	-

оводненности, о чем свидетельствуют более высокие коэффициенты их вариации (табл.33). Так, у растений, срезавшихся второй и третий годы, разница между утренними и дневными часами колебалась соответственно от 4,9 до 8,4 и от 6,4 до 14,4%, у неповрежденных особей она составила 1,7–7,1%.

При срезах с периодами 5 и 10 дней диапазоны дневных отклонений у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* достигают 14–17%, что в 2,1–5,8 раза больше контроля и составляет 22–28% от максимальной оводненности опытных растений. Высокие коэффициенты вариации отмечены и у растений после однократного низкого отчуждения побегов (табл.34). В то же время в ряде случаев, несмотря на

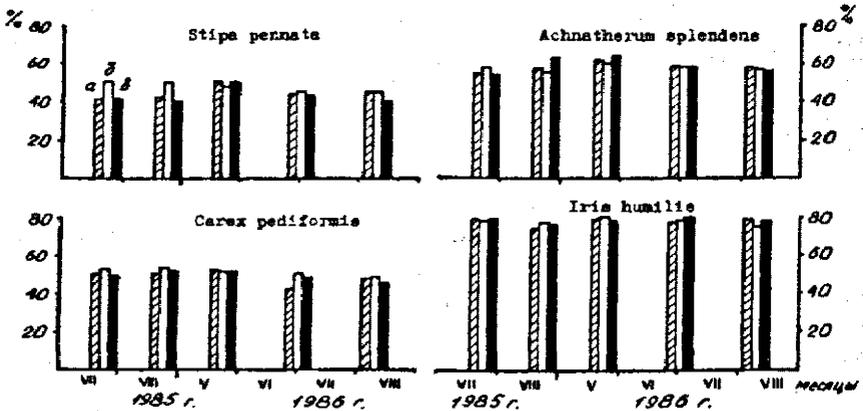


Рис. 23. Содержание воды в листьях степных растений при низком отчуждении надземной массы с периодом один месяц (% к сырой массе). Срезаемые растений: а — с июня 1984 г.; б — с июня 1985 г.; в — неповрежденные особи

Дневная вариабельность оводненности листьев степных растений
при воздействии низких укосов

Дата	Номер отавы	CV (коэффициент вариации), %			
		<i>Stipa pennata</i>	<i>Carex pediformis</i>	<i>Iris humilis</i>	<i>Artemisia frigida</i>
Отчуждение с периодом 5 дней					
14.VI.87	вторая	4,7	2,6	—	5,2
	контроль	6,4	2,8	—	5,9
04.VII.87	шестая	6,5	—	—	10,2
	контроль	5,2	—	—	7,1
Отчуждение с периодом 10 дней					
28.VI.86	вторая	10,2	11,6	—	2,5
	контроль	2,4	4,2	—	4,9
09.VII.86	третья	6,9	8,2	—	3,6
	контроль	5,1	1,9	—	4,3
Отчуждение с периодом один месяц					
22.VII.85	четвертая	—	3,6	2,8	—
	первая	4,4	1,6	4,7	3,1
	контроль	4,2	4,0	1,9	7,2
28.VIII.85	пятая	1,2	4,6	—	—
	вторая	1,9	4,2	3,8	2,9
	контроль	2,6	3,1	3,5	2,7
31.V.86	шестая	1,3	2,4	0,6	—
	третья	4,6	4,5	1,0	1,4
	контроль	2,7	1,6	1,4	2,7
01.VII.86	седьмая	5,6	5,4	2,9	—
	четвертая	4,6	5,3	2,5	4,5
	контроль	3,5	4,6	1,3	1,4
07.VIII.86	восьмая	5,4	9,9	5,8	—
	пятая	7,8	7,9	3,8	3,7
	контроль	3,3	3,7	3,7	4,0
31.V.87	шестая	12,2	15,9	3,4	4,5
	контроль	6,9	1,3	3,5	2,7
Отчуждение с периодом два месяца					
28.VIII.85	первая	3,9	2,5	1,9	4,6
	контроль	2,6	3,1	3,5	2,7
31.V.87	четвертая	8,4	2,7	3,4	6,7
	контроль	6,9	1,3	3,5	2,7

повышенную влажность, листья отрастающих побегов характеризовались меньшими дневными колебаниями оводненности по сравнению с контролем. Более часто это имело место у *Artemisia frigida*.

Таблица 34

Дневная вариабельность оводненности листьев степных растений
после однократного низкого отчуждения побегов

Время после отчуждения, дни	CV (коэффициент вариабельности), %					
	<i>Stipa pennata</i>		<i>Carex pediformis</i>		<i>Artemisia frigida</i>	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
1986 год						
10	13,0	6,7	4,5	5,6	5,6	6,3
20	2,9	2,4	6,8	4,2	6,2	4,9
30	10,6	5,1	6,0	1,9	6,0	4,3
1987 год						
10	3,7	6,4	4,6	2,8	4,8	5,9
30	4,0	5,2	6,7	7,8	8,5	7,1

Таким образом, после однократного низкого срезания побегов и при воздействии частых укусов в течение полутора месяцев оводненность листьев степных растений возрастает, причем интенсивнее у видов с более подвижным водным режимом, что особенно проявилось у *Stipa pennata* и *Carex pediformis*. В результате увеличивается диапазон колебаний по этому показателю у отдельных видов (табл.35). Обращают внимание не только более высокие максимальные, но и нередко пониженные минимальные значения оводненности листьев отавы, наблюдаемые во время засухи.

Слабое отрастание особей после низкого отчуждения побегов в течение нескольких лет не сопровождается повышением влажности их листьев, что скорее всего определяется изменениями в корневой

Таблица 35

Максимальные и минимальные значения оводненности листьев
у неповрежденных степных растений и отрастающих после низких укусов
в Центральной Тыве, % к сырой массе

Вид	1985-1990 гг.				1977-1980 гг. (Горшкова, Зверева, 1982, 1988)	
	Отава		Неповрежденные растения		Неповрежденные растения	
	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.
<i>Stipa pennata</i>	64,1	28,6	56,7	33,9	55,0	24,0
<i>Festuca valesiaca</i>	54,2	27,8	51,2	30,5	64,9	30,5
<i>Iris hamilis</i>	85,0	68,4	82,9	71,5	80,0	76,0
<i>Carex pediformis</i>	70,2	19,1	55,3	20,4	54,0	27,0
<i>Artemisia frigida</i>	80,7	41,2	74,0	40,5	69,2	42,0
<i>Phlomis tuberosa</i>	79,8	63,9	73,6	62,6	72,0	40,8

системе. Известно, что срезание надземной массы задерживает рост и углубление корней луговых трав (Смелов, 1966). Вместе с тем, более высокие амплитуды дневных отклонений оводненности листьев у отавы по сравнению с неповрежденными особями, вероятно, свидетельствуют о большей подвижности водного запаса опытных растений.

4.4.2. Интенсивность транспирации

В водном балансе растений важная роль принадлежит процессу отдачи воды — транспирации, которая отражает воздействие внешних факторов и внутреннее состояние организма.

Растения, отрастающие после однократного низкого укоса, интенсивнее теряют влагу, чем неповрежденные, что в первую очередь определяется изменившейся их корнеобеспеченностью. Имеют значение также и видовые особенности регулирования водного режима. По мере роста срезанных побегов опытные данные приближались к контрольным. При этом через 10 дней после укоса среднедневные значения транспирации у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* превышали контроль в 1,3–1,8 раза, у *Artemisia frigida* — в 1,1–1,2 раза. Резкое повышение потерь влаги в полуденные часы наблюдалось у *Festuca valesiaca* и только у отавы *Phlomis tuberosa* отмечался пониженный уровень транспирации (табл.36, рис.24–27). Сближение опытных и контрольных величин у *Carex pediformis* и *Artemisia frigida* наблюдалось через 2 недели; у *Stipa pennata* и *Festuca valesiaca* — через месяц, но полного совпадения не было и спустя 2 месяца после укоса (рис.28). Отметим тенденцию к снижению транспирации у отавы *Artemisia frigida*, формирующейся в течение одного-двух месяцев.

Дополнительное воздействие на интенсивность транспирации оказали погодные условия отдельных лет. Так, усиленные осадки в июне 1987 г. примерно в равной степени, в 1,1–1,3 раза, способствовали повышению интенсивности транспирации опытных и контрольных особей по сравнению с тем же периодом более сухого предыдущего года. Засухи снижают транспирационные потери влаги, причем в опыте в среднем в 1,5–5,4 раза, а в контроле — в 1,3–2,8 раза. Особенно неблагоприятное воздействие недостаток влаги оказал на отрастающие побеги *Artemisia frigida*, у которых максимальные и минимальные дневные значения транспирации уменьшились соответственно в 2,4 и 11 раз при сопоставлении с данными этого периода 1986 г.

Интенсивность транспирации степных растений
после однократного низкого отчуждения побегов

Вид	Вариант	Интенсивность транспирации (г/(г.ч)) после отчуждения							
		через 10 дней				через 30 дней			
		x	CV	Max	Min	x	CV	Max	Min
1985 год									
<i>Stipa pennata</i>	О	—	—	—	—	0,59	32,9	0,91	0,32
	К	—	—	—	—	0,53	45,4	0,95	0,13
<i>Carex pediformis</i>	О	—	—	—	—	0,66	36,3	1,05	0,41
	К	—	—	—	—	0,49	33,7	0,75	0,14
<i>Artemisia frigida</i>	О	—	—	—	—	0,65	44,7	1,22	0,38
	К	—	—	—	—	0,75	43,3	1,39	0,38
1986 год									
<i>Stipa pennata</i>	О	0,89	32,8	1,28	0,33	0,60	21,6	0,80	0,40
	К	0,49	35,8	0,74	0,23	0,54	21,3	0,69	0,40
<i>Carex pediformis</i>	О	0,79	60,2	1,64	0,17	0,74	26,7	1,16	0,41
	К	0,61	54,0	1,11	0,17	0,80	20,3	0,69	0,40
<i>Artemisia frigida</i>	О	0,88	49,3	1,54	0,40	0,65	17,8	0,91	0,55
	К	0,76	24,6	1,04	0,40	0,61	27,4	0,85	0,42
1987 год									
<i>Stipa pennata</i>	О	1,12	41,5	2,14	0,66	0,41	39,6	0,63	0,14
	К	0,67	28,1	0,92	0,35	0,41	46,3	0,80	0,30
<i>Carex pediformis</i>	О	1,07	32,9	1,62	0,71	0,27	24,6	0,39	0,19
	К	0,84	73,1	2,47	0,46	0,30	30,0	0,42	0,18
<i>Artemisia frigida</i>	О	0,90	44,7	1,33	0,29	0,12	91,5	0,38	0,05
	К	0,82	52,2	1,30	0,21	0,22	68,6	0,51	0,07
<i>Festuca valesiaca</i>	О	0,94	79,6	2,98	0,37	0,82	49,2	1,73	0,53
	К	1,04	33,8	1,36	0,53	0,63	58,5	1,17	0,20
<i>Phloxis tuberosa</i>	О	1,38	38,9	1,83	0,33	1,10	52,4	1,58	0,11
	К	1,56	49,4	2,68	0,29	0,80	42,5	1,17	0,44

Примечание: x — средняя статистическая; CV — вариабельность, %; Max — максимальное дневное значение; Min — минимальное дневное значение. Данные: О — опыта; К — контроля.

Наиболее интенсивным расходом воды на транспирацию отличались частосрезаемые побеги. Они превосходили контроль по среднедневным значениям в 1,2–2,3 раза, по максимальным — в 1,3–4,8 раза, а по наименьшим — в 1,3–3,3 раза (табл.37, см. рис.24–27). Причем кривая дневного хода их транспирации часто не синхронна контрольным изменениям, имеет особенно пульсирующий многовершинный характер, с более высокими подъемами, что может свидетельствовать о повышенной напряженности водного режима

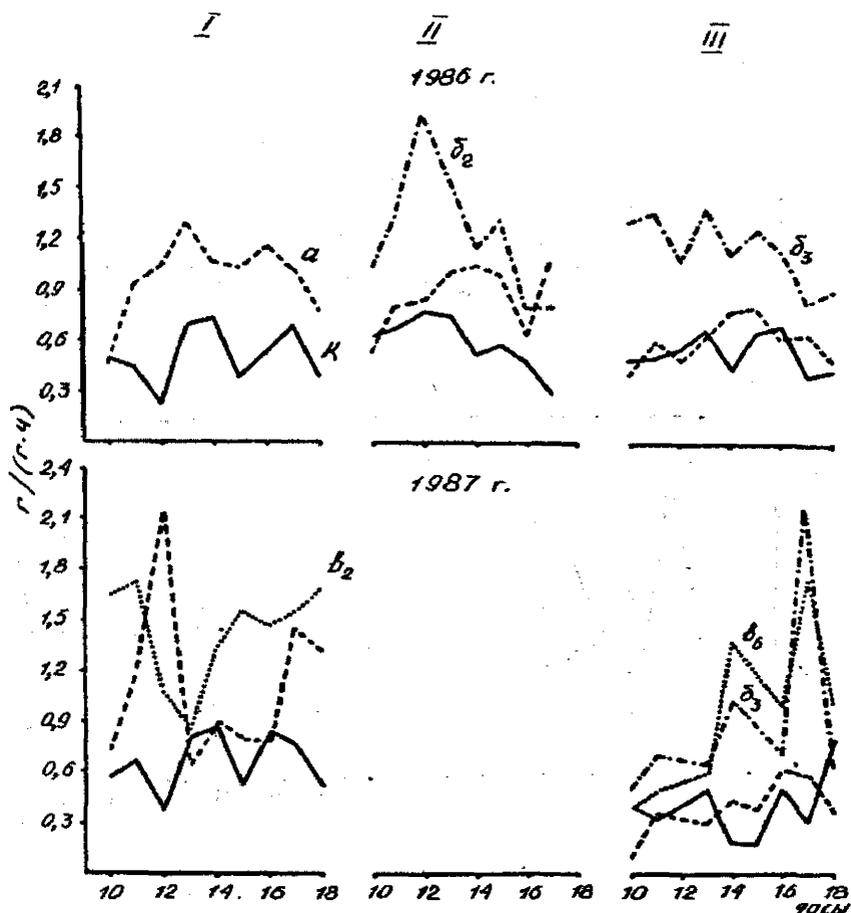


Рис. 24. Интенсивность транспирации *Stipa pennata* после однократного и часто низкого отщуждения побегов в разные по погодным условиям годы. Дни после укоса: I — 10; II — 20; III — 30. Растения: а — после однократного среза; б — после отщуждений с периодом 10 дней; в — после укосов с периодом 5 дней. Индексом показан номер отавы. К — неповрежденные растения

опытных растений. С увеличением количества укосов интенсивность транспирации и ее дневная вариабельность возрастает, особенно при отщуждении через 5 дней.

Дневная ритмика транспирации растений в основном коррелирует с изменениями таких метеорологических факторов, как освещенность, температура, влажность воздуха (Жатканбаев, 1961; Свешникова, 1962 и др.), причем эта зависимость усиливается по мере

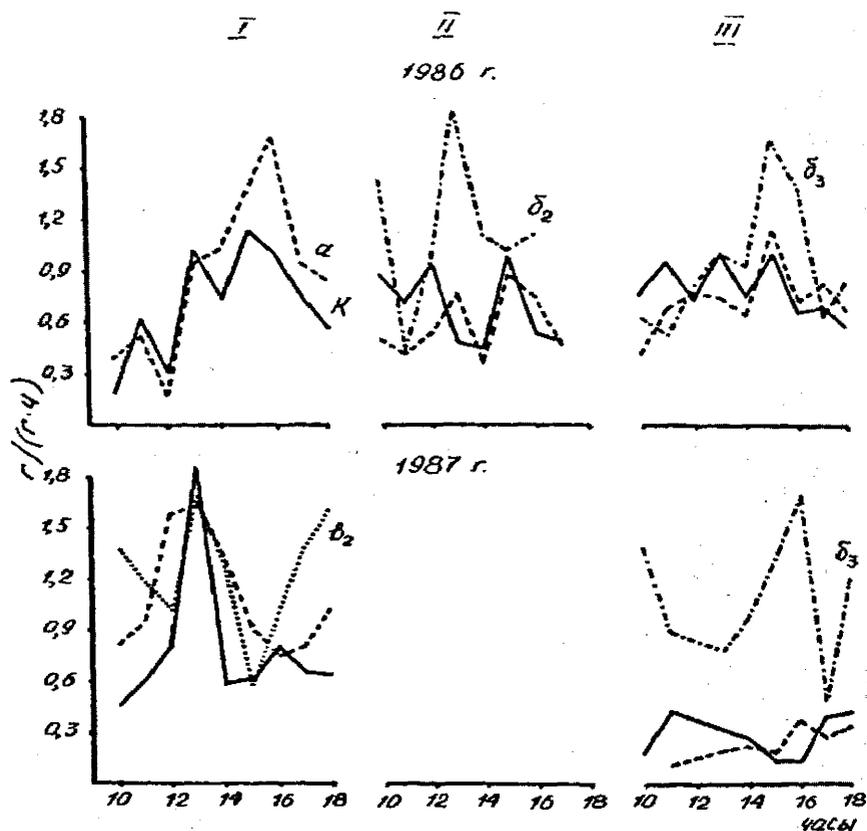


Рис. 25. Интенсивность транспирации *Carex pediformis* после однократного и частого низкого отчуждения побегов в разные по погодным условиям годы. Обозначения см. рис. 24

приближения к оптимальному водоснабжению (Иванов и др., 1953; Савинкии, 1973; Алексеенко, 1976), при резко ограниченном увлажнении она часто нарушается, что может быть вызвано усилением внутренней регуляторной деятельности (Горшкова и др., 1968; Копытова, 1974; Сабиров, 1982 и др.). Изучая стелные виды Монголии, С.Н.Шереметьев и Л.Жаргалсайхан (1990) предположили, что дневные колебания элементов водного режима являются отражением внутренних регуляторных процессов у растений, в результате чего соответствующим образом изменяется сила связи этих элементов с факторами среды.

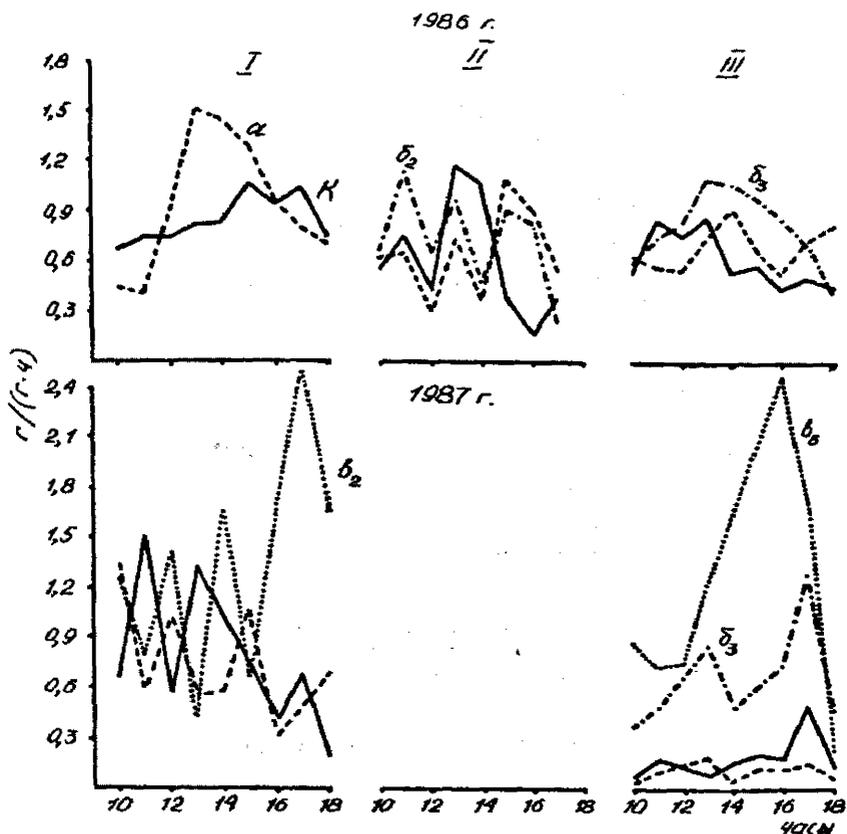


Рис. 26. Интенсивность транспирации *Artemisia frigida* после однократного и частого низкого отщуждения надземных побегов в разные по погодным условиям годы. Обозначения см. рис. 24

У трех видов растений нами были сопоставлены коэффициенты корреляции интенсивности транспирации от температуры и влажности воздуха и от оводненности листьев у неповрежденных особей, а также у отрастающих в течение месяца после однократного отщуждения и у побегов третьей отавы, срезавшихся с интервалом 10 дней (табл. 38). Полученные данные свидетельствуют о более тесной связи дневного хода транспирации с изменениями температуры воздуха и оводненности листьев. Причем через месяц после укоса коэффициенты корреляции у опытных растений в основном были выше, чем у неповрежденных, что, вероятно, обусловлено

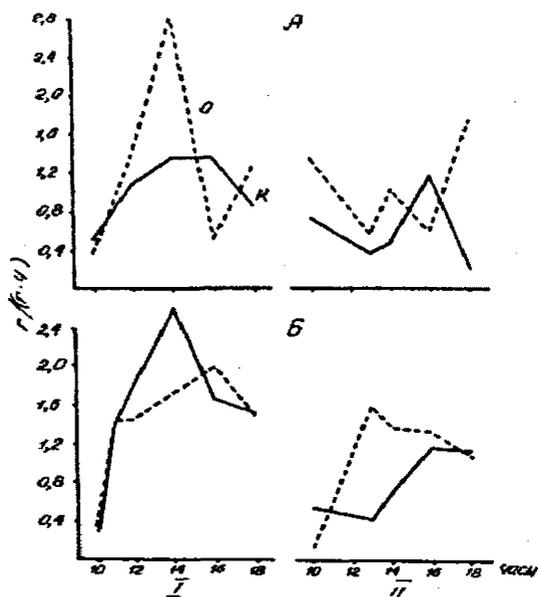


Рис. 27. Интенсивность транспирации *Festuca valesiaca* (А) и *Phlomis tuberosa* (Б) через 10 (I) и 30 (II) дней после низкого отчуждения побегов, 1987 г. Растения: К — неповрежденные; О — после укоса

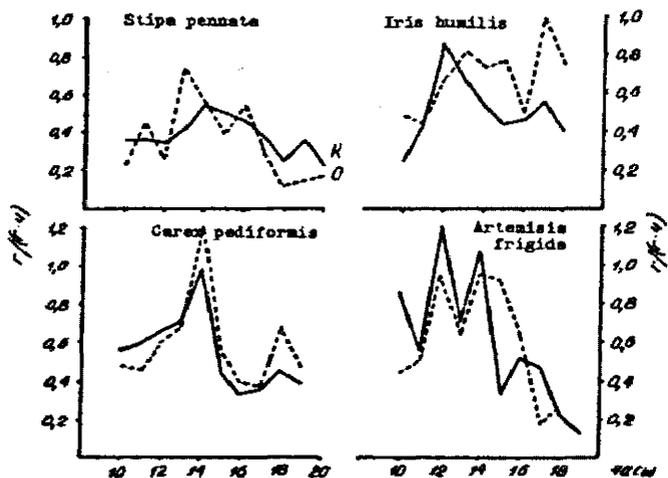


Рис. 28. Интенсивность транспирации степных растений через два месяца после низкого отчуждения побегов, 1985 г. Растения: К — неповрежденные; О — после укоса

Интенсивность транспирации степных растений
при частом низком отчуждении побегов, г/(г.ч)

Вид	Период между укусами (дни)	Номер отавы	Дата	Интенсивность транспирации					Кэф-фици-ент вариации, % (CV)	
				сред-няя	% к кон-тролю	макси-мальная	% к кон-тролю	мини-мальная		% к кон-тролю
<i>Stipa pennata</i>	5	вторая	14.VI. 1987	1,12± 0,15	213,4	1,73	188,0	0,87	248,6	41,5
		шестая	07.VII. 1987	0,96± 0,18	228,6	1,75	218,7	0,40	190,5	51,3
	10	вторая	29.VI. 1986	1,25± 0,13	208,3	1,93	250,6	0,78	200,0	29,4
		третья	09.VII. 1986	1,15± 0,06	213,0	1,36	197,2	0,85	207,3	16,2
<i>Carex pediformis</i>	5	вторая	14.VI. 1987	1,23± 0,11	146,4	1,71	69,2	0,58	165,7	27,6
	10	вторая	29.VI. 1986	1,13± 0,16	166,2	1,84	191,7	0,46	138,1	38,1
		третья	09.VII. 1986	0,93± 0,12	116,3	1,65	158,6	0,54	93,1	39,8
<i>Artemisia frigida</i>	5	вторая	14.VI. 1987	1,33± 0,21	162,2	2,55	170,0	0,48	228,6	48,3
		шестая	07.VII. 1987	1,06± 0,32	481,8	2,50	438,5	0,23	328,5	73,0
	10	вторая	29.VI. 1986	0,73± 0,10	119,7	1,15	98,3	0,24	126,3	39,6
		третья	09.VII. 1986	0,79± 0,08	131,7	1,09	128,2	0,42	100,0	29,8

большей сбалансированностью их водного режима в связи с улучшением водоснабжения за счет увеличения корнеобеспеченности. Транспирация побегов после частых укусов, напротив, менее связана с температурой воздуха и содержанием воды в листьях, чем в контроле, что может свидетельствовать о повышенной напряженности их водного режима.

Растения, срезанные в течение нескольких лет с периодом один месяц, в основном отличались более высокой среднедневной интенсивностью транспирации, более мощными максимальными и немного повышенными минимальными значениями (рис.29). Варибельность этого показателя в большинстве случаев была выше у опытных особей. Однако у отрастающих побегов *Artemisia frigida*, напротив,

Коэффициент линейной корреляции (r) между показателями у неповрежденных растений (К) и отрастающих после низких укусов (О)

Вид	Коэффициенты корреляции между интенсивностью транспирации ($r/(r.ч)$) и			
	температурой воздуха в травостое, °С		оводненностью листа, % к сырой массе	
	О	К	О	К
Первая отава через месяц после отчуждения (1985–1987 гг.)				
<i>Stipa pennata</i>	0,77***	0,48*	0,20	0,13
<i>Carex pediformis</i>	0,66**	0,57*	0,62**	0,56**
<i>Artemisia frigida</i>	0,56**	0,48*	0,49**	0,60**
Третья отава после отчуждения с интервалом 10 дней (1986–1987 гг.)				
<i>Stipa pennata</i>	0,38	0,45*	0,03	0,13
<i>Carex pediformis</i>	0,12	0,30	0,10	0,89***
<i>Artemisia frigida</i>	0,49	0,56*	0,44	0,66**

Примечание. Достоверно при уровне значимости (P): * — P = 0,05; ** — P = 0,01; *** — P = 0,001.

дневные колебания транспирации часто были выражены в меньшей степени, чем у контроля.

Таким образом, степные растения, отрастающие после однократного низкого отчуждения побегов, интенсивнее теряют влагу на транспирацию, особенно в первую декаду. В дальнейшем наблюдалось постепенное приближение опытных данных к контрольным. Через месяц после укуса транспирация опытных растений была более тесно связана с проявлениями факторов внешней среды по сравнению с контролем.

Значительному увеличению уровня и варибельности транспирации способствовали частые укусы с периодами пять и десять дней. Повышенные транспирационные потери также были характерны и для растений, отчуждавшихся в течение нескольких лет с периодом один месяц, что, вероятно, свидетельствует о возрастании подвижности их водных запасов.

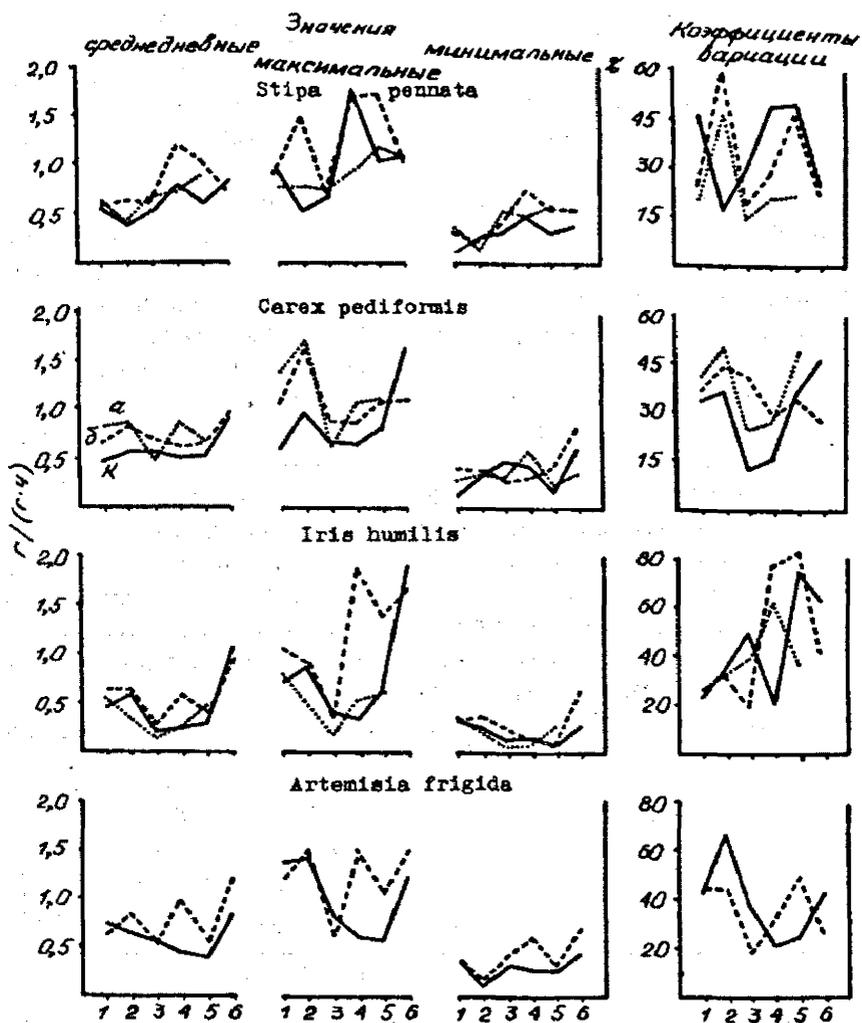


Рис.29. Интенсивность транспирации у степных растений после низкого отщуждения надземных побегов с периодом один месяц. Растения: а — отщуждаемые с июня 1984 г.; б — отщуждаемые с июня 1985 г.; к — неповрежденные.
 Даты наблюдений: 1 — 22.07.1985; 2 — 28.08.1985; 3 — 31.05.1986; 4 — 01.07.1986; 5 — 07.08.1986; 6 — 04.05.1987 гг.

4.4.3. Скорость отдачи воды при завядании

Скорость расходования водного запаса срезанными побегами указывает на их способность оказывать сопротивление отдаче влаги, что может служить косвенным свидетельством степени связанности воды в организме.

Интенсивность завядания листьев у повторно отрастающих растений в целом выше по сравнению с неповрежденными, что проявилось при расчетах потерь влаги как по отношению к их первоначальной массе, так и исходной оводненности. При этом более четкие различия между вариантами среза у одного вида получены при пересчете количества испарившейся влаги к единице листовой массы. В подавляющем большинстве случаев повышенные водные запасы повторно отрастающих побегов характеризуются и более высокими темпами их отдачи при завядании.

После однократного среза особенно резкие различия между опытными и контрольными побегами наблюдались в первую декаду, в дальнейшем, по мере отрастания отавы они постепенно сокращались (рис.30, 31). При этом в разные годы через 10 дней после укуса опытные побеги злаков и полыни превышали контроль по интенсивности потери массы на 21–86%, а осоки и зопника — на 4–23%. Отметим снижение потерь влаги при увеличении засушливости вегетационного периода, причем чуть заметнее — у особей после среза.

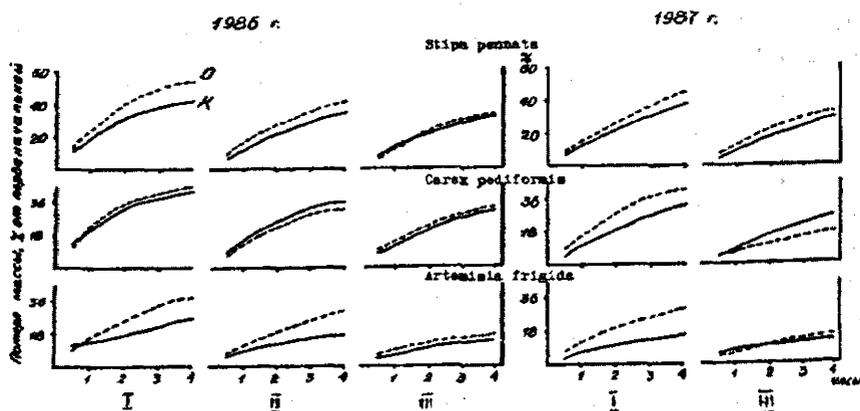


Рис.30. Скорость отдачи воды листьями степных растений через 10 (I), 20 (II) и 30 (III) дней после низкого отчуждения надземной массы в разные по погодным условиям годы.

Растения: О — опытные; К — неповрежденные

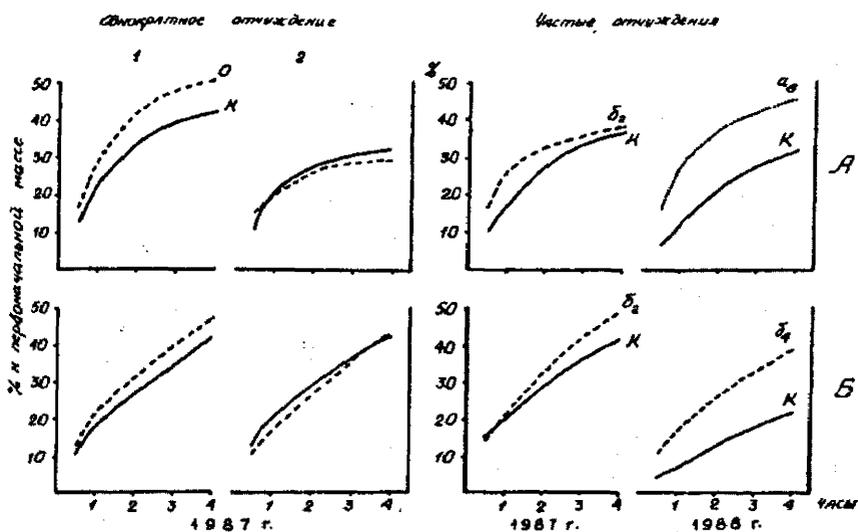


Рис.31. Интенсивность завядания листьев *Festuca valesiaca* (А) и *Phlomis tuberosa* (Б) после низких укосов.

Время после укоса: 1 — 10 дней; 2 — 30 дней. Периодичность отщуждений: а — 5 дней; б — 10 дней. Растения: О — опытные; К — неповрежденные. Индексом указан номер отавы

Отщуждение побегов с периодами 5 и 10 дней в течение полутора месяцев способствовало еще большему увеличению скорости обезвоживания (рис.31, 32). Например, наибольшее превышение контрольных потерь влаги — в 1,4–3,0 раза — наблюдалось у отав *Artemisia frigida*, у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* оно достигало 130%, у *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa* отдача воды возросла в 1,2–1,8 раза. При этом с ростом числа укосов через 5 дней интенсивность потери массы у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* постепенно возрастает; у *Artemisia frigida*, напротив, на фоне резкого превышения опытных величин над контрольными — немного снижается. При отщуждении с интервалом 10 дней у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* в целом сохранялась тенденция к возрастанию скорости обезвоживания, для *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa* было характерно постепенное уменьшение темпов завядания, и только у *Artemisia frigida* однозначных изменений в разные годы исследований не наблюдалось.

Несмотря на повышенную оводненность листьев частосрезаемых побегов, после 4 часов экспозиции у них остается в основном меньше влаги, чем у неповрежденных растений (табл.39), особенно у особой

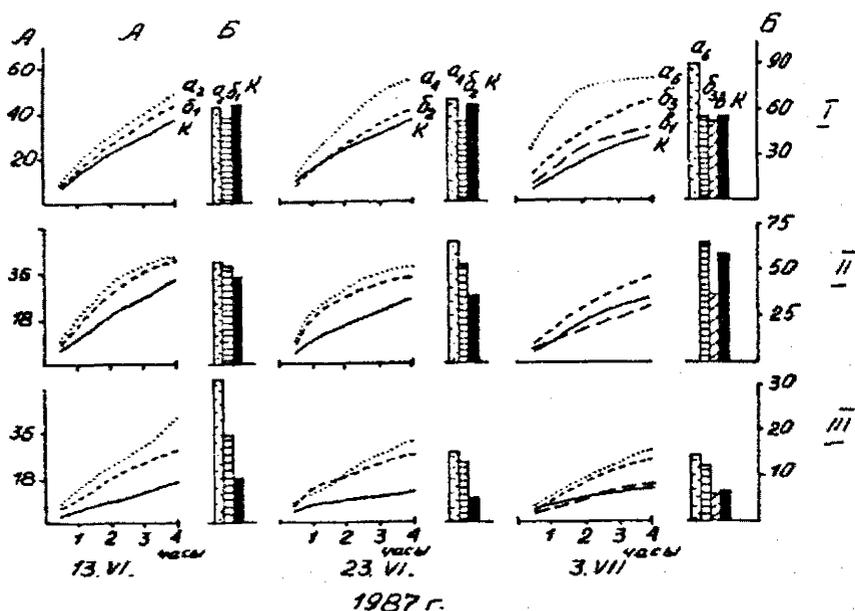


Рис. 32. Интенсивность завядания листьев степных растений после низких укосов в течение сезона вегетации.

Виды растений: I — *Stipa pennata*; II — *Carex pediformis*; III — *Artemisia frigida*.

Интервал между укосами: а — 5 дней; б — 10 дней. Время после однократного укоса: б1 — 10 дней; в1 — 30 дней. Индексом указан номер отавы.

К — контрольные, неповрежденные растения. А — потеря массы растений, % к первоначальной; Б — потеря водного запаса через 4 часа завядания, % к первоначальному

при укосах с интервалом 5 дней. Полученные результаты свидетельствуют об изменении не только количественного состава воды в листьях частосрезаемых растений, но и о значительно меньшей ее структурированности.

При укосах в течение нескольких лет с интервалом один месяц оводненность листьев, как было показано выше, не возрастает, тем не менее опытные растения интенсивнее контрольных теряли влагу при завядании (рис.33). В этом случае с ростом числа отчуждений у *Achnatherum splendens* имело место постепенное снижение темпов обезвоживания и приближение к контролю; у *Stipa pennata* и особенно у *Carex pediformis*, напротив, скорость водоотдачи возрастала; более резкие колебания и заметное превышение контрольного уровня отмечались у *Artemisia frigida*.

Содержание влаги после четырех часов завядания в листьях неповрежденных растений (К) и отрастающих после частых низких укосов (О), % к сырой массе

Вид	Вариант	Содержание воды после отчуждения						
		с интервалом 5 дней			с интервалом 10 дней			
		1987 г.		1988 г.	1986 г.		1987 г.	
		четвертая	шестая	восьмая	вторая	третья	вторая	третья
<i>Stipa pennata</i>	О	6,4	4,4	12,0	7,7	15,7	16,2	15,1
	К	9,4	12,5	19,7	10,0	10,6	9,4	12,5
<i>Festuca valesiaca</i>	О	—	—	5,9	—	—	4,6	—
	К	—	—	15,3	—	—	4,6	—
<i>Carex pediformis</i>	О	9,4	—	14,3	—	20,8	13,9	—
	К	22,0	—	28,6	—	17,7	22,0	—
<i>Artemisia frigida</i>	О	33,9	33,1	42,2	23,7	37,9	35,6	37,0
	К	49,7	40,6	52,2	43,9	46,1	49,7	40,7
<i>Phlomis tuberosa</i>	О	—	—	27,9*	—	—	23,8	26,3
	К	—	—	41,2*	—	—	24,7	23,4

Примечание: * — данные для четвертой отавы, срезаемой с периодом 10 дней.

Таким образом, отрастающие побеги отавы степных растений интенсивнее неповрежденных теряют влагу при завядании при различных режимах низких срезаний. Особенно значительное превышение контрольных потерь отмечалось при частых срезах с периодами 5 и 10 дней. Повышенные темпы обезвоживания, вероятно, определяются изменением количественного состава воды в листьях опытных растений в сторону уменьшения доли «связанной воды», что способствует усилению продукционных процессов.

4.4.4. Реальный водный дефицит

Несмотря на повышенную оводненность, отрастающие после укосов растения испытывают и более высокий водный дефицит по сравнению с неповрежденными особями, что, вероятно, обусловлено их большими потребностями влаги на ростовые процессы, о чем свидетельствуют, в частности, повышенная интенсивность транспирации и более высокая водоемкость тканей опытных растений, которая определяется количеством воды в побегах после насыщения (Новогрудский, 1946).

Наибольшее увеличение дефицита влаги по сравнению с неповрежденными растениями — в 2,0–4,5 раза — отмечалось у особей

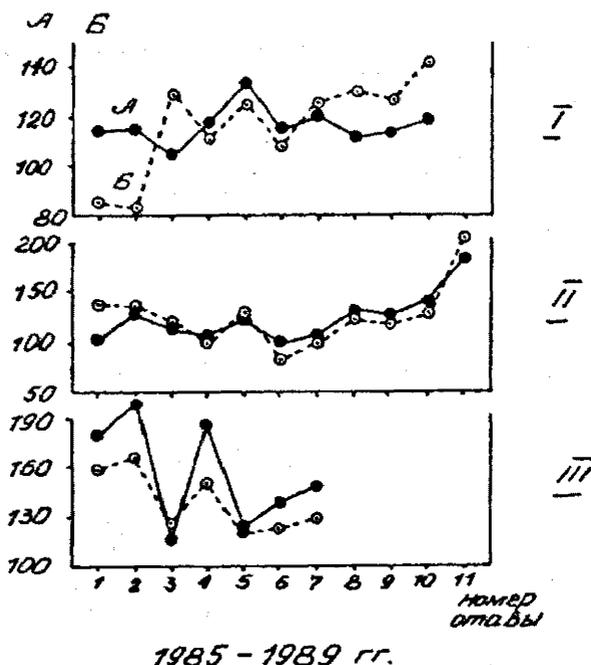


Рис.33. Скорость отдачи воды срезанными листьями при низких укусах растений в течение нескольких сезонов вегетации с интервалом один месяц. Виды растений: I — *Stipa pennata*; II — *Carex pediformis*; III — *Artemisia frigida*. Потеря воды через 4 часа завядания, % к контролю: А — массы; Б — водного запаса

через 5–10 дней после отчуждения и при частых укусах (табл.40, 41). Превышение контроля, в большинстве случаев, в 1,1–1,8 раза было характерно и для растений, срезавшихся в течение нескольких сезонов вегетации, при этом чуть более высокий уровень водного дефицита наблюдался у особей при отчуждении с интервалом один месяц (табл.42, 43).

Таким образом, степные растения, отрастающие при разных режимах низкого отчуждения побегов, испытывают более высокий уровень водного дефицита по сравнению с неповрежденными особями. При этом выявляются видовые особенности. Так, наиболее заметное превышение контроля наблюдалось у отав *Artemisia frigida*, наименьшие изменения были характерны для срезанных побегов *Iris humilis* и *Achnatherum splendens*, промежуточное положение заняли *Stipa pennata* и *Carex pediformis*.

Таблица 40

**Реальный водный дефицит и водоемкость у степных растений
после однократного низкого отчуждения побегов
(% к данным для неповрежденных особей)**

Вид	Показатели после укоса				
	1986 год			1987 год	
	через 10 дней	через 20 дней	через 30 дней	через 10 дней	через 30 дней
Реальный водный дефицит					
<i>Stipa pennata</i>	268,7	138,5	108,0	54,0	114,5
<i>Festuca valesiaca</i>	—	—	—	88,7	105,5
<i>Carex pediformis</i>	202,8	267,8	101,5	166,7	161,7
<i>Artemisia frigida</i>	286,2	121,8	169,3	218,5	217,6
<i>Phlomis tuberosa</i>	—	—	—	131,4	191,6
Водоемкость тканей листа					
<i>Stipa pennata</i>	115,7	115,0	114,0	128,6	105,4
<i>Festuca valesiaca</i>	—	—	—	118,7	99,6
<i>Carex pediformis</i>	106,8	—	100,8	109,1	104,3
<i>Artemisia frigida</i>	101,2	91,5	107,9	105,3	100,6
<i>Phlomis tuberosa</i>	—	—	—	109,9	102,8

Таблица 41

**Реальный водный дефицит и водоемкость у степных растений
при частом низком отчуждении побегов
(% к показателям для неповрежденных растений)**

Вид	Укосы с периодом 5 дней			Укосы с периодом 10 дней			
	1987 год			1986 год		1987 год	
	вторая отава	четвертая отава	шестая отава	вторая отава	третья отава	вторая отава	третья отава
Реальный водный дефицит							
<i>Stipa pennata</i>	112,6	130,7	282,8	103,8	262,5	151,3	164,1
<i>Carex pediformis</i>	211,0	364,3	—	308,3	172,7	450,4	287,9
<i>Artemisia frigida</i>	133,6	95,6	177,0	90,0	239,4	142,5	347,3
Водоемкость тканей листа							
<i>Stipa pennata</i>	131,7	135,3	133,1	113,2	131,8	126,2	123,0
<i>Carex pediformis</i>	111,3	118,9	—	—	103,2	105,7	124,3
<i>Artemisia frigida</i>	108,2	109,1	116,4	104,7	118,7	114,3	112,8

Таблица 42

Реальный водный дефицит у степных растений при низком отчуждении побегов с периодом один месяц в течение нескольких лет (% к показателям для неповрежденных растений)

Вид	1985 г.		1986 г.			1987 г.		1988 г.		1989 г.
	первая отава	вторая отава	третья отава	четвертая отава	пятая отава	шестая отава	восьмая отава	девятая отава	десятая отава	двенадцатая отава
<i>Stipa pennata</i>	177,8	38,8	119,6	192,8	106,0	163,5	139,2	—	276,1	—
<i>Achnatherum splendens</i>	—	146,7	54,3	95,4	57,4	156,2	131,1	116,8	91,9	—
<i>Carex pediformis</i>	100,0	53,2	135,1	131,5	110,6	146,9	118,7	131,9	161,8	120,4
<i>Iris humilis</i>	146,7	103,9	158,8	110,1	65,7	106,0	41,2	110,0	100,0	—
<i>Artemisia frigida</i>	—	65,0	357,1	304,7	149,3	212,6	—	—	—	—

Таблица 43

Реальный водный дефицит у степных растений при низком отчуждении побегов с периодом два месяца в течение нескольких лет (% к показателям для неповрежденных растений)

Вид	1985 г.	1986 г.	1987 г.		1988 г.	1989 г.
	первая отава	вторая отава	четвертая отава	пятая отава	шестая отава	восьмая отава
<i>Stipa pennata</i>	140,8	—	129,2	143,5	134,5	—
<i>Achnatherum splendens</i>	115,7	—	126,7	132,4	89,5	—
<i>Carex pediformis</i>	42,6	98,6	113,5	103,0	156,3	99,0
<i>Iris humilis</i>	100,0	—	117,9	132,7	92,4	—
<i>Artemisia frigida</i>	85,0	115,4	188,3	—	—	—

4.5. Динамика общего азота и водорастворимых углеводов

Углеводы и азот тесно связаны с основными процессами жизнедеятельности растений и играют большую роль в приспособительных реакциях. Содержание азота и водорастворимых углеводов в листьях рассматриваемых нами видов в Центральной Туве, по сравнению с имеющимися данными для других природных регионов, в среднем немного выше, чем у степных растений Забайкалья и Казахстана, но меньше, чем у родственных представителей высокогорий Памира и Ала-Тау (Зверева, 1994).

Большое значение принадлежит азоту при отрастании отавы, как одному из основных строительных материалов, необходимых для восстановления надземной фитомассы.

После однократного низкого среза количественные изменения азота в листьях и подземных органах отавы степных растений во многом повторяют контроль, но в основном на более высоком уровне (рис.34). Концентрация азота в листьях по мере их отрастания постепенно снижается и через месяц после среза, как показали четырехлетние наблюдения, часто не достигает уровня основного укоса, но превышает текущие показатели для неповрежденных особей на 5–37%. Содержание азота в подземных органах в течение месяца после отчуждения превосходило контроль на 29–39%, причем у *Artemisia frigida* это превышение наблюдалось уже через 5 дней после укоса, у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* — через 10 дней.

Низкие укосы в течение месяца с промежутками 5 и 10 дней способствовали повышению концентрации азота в листьях на 28–150%, в корневых системах — на 2–58% (рис.35). Трехкратное отчуждение отавы с интервалом 20 дней увеличило содержание азота в листовых пластинках на 19–77%, в подземных органах — на 3–11%,

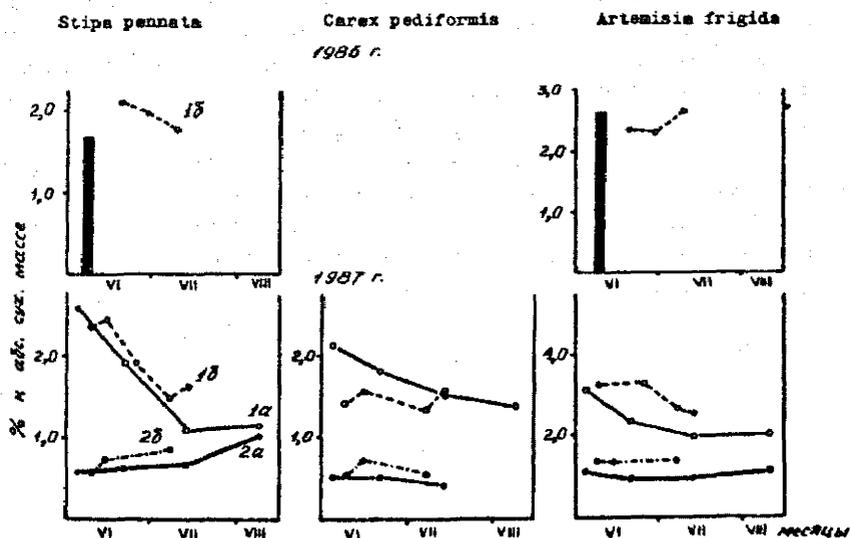


Рис.34. Сезонная динамика общего азота у неповрежденных растений (а) и отрастающих после низкого отчуждения надземной массы (б).

I — листья; 2 — подземные органы.

Высота столбика — количество азота до укоса

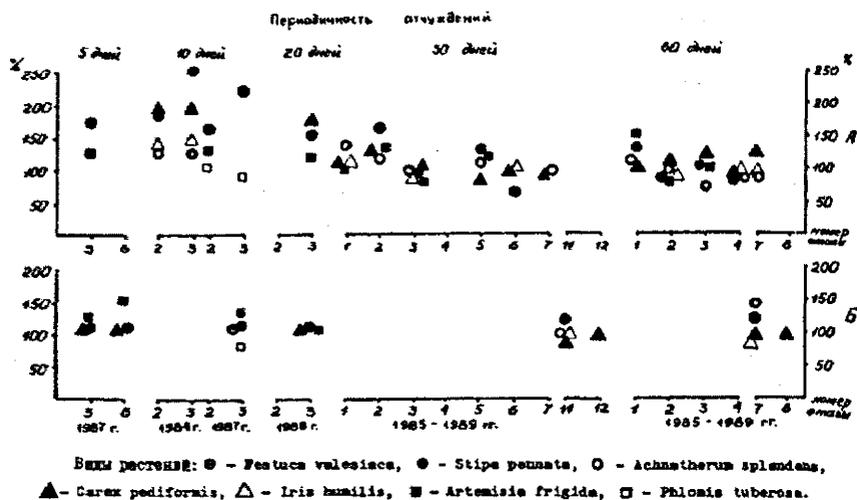


Рис.35. Содержание азота в листьях (А) и подземных органах (Б) степных растений после низкого отчуждения побегов с разной периодичностью (% к данным для неповрежденных особей)

после ее двукратного срезания через месяц количество азота в листьях возросло на 17–75% по сравнению с неповрежденными особями. Даже в очень засушливом 1990 г. содержание азотистых веществ в подземных органах опытных растений после двух укусов через месяц было выше контроля на 6–13%.

Таким образом, низкие отчуждения степных растений в течение сезона вегетации вызывают повышение содержания азота в отаве, причем в большей степени в листьях, чем в корневых системах. Вероятно, укусы в течение небольшого промежутка времени способствуют усиленному поступлению минерального азота из почвы, но его основная часть направляется в листья для ускоренного восстановления утраченной листовой поверхности.

Начиная со второго года опыта, низкие укусы с периодами один и два месяца обычно не вызвали резкого увеличения количества азотистых веществ в листьях, напротив, нередко их содержание было меньше контроля.

В подземных органах растений после нескольких лет таких срезаний концентрация азота в основном была ниже или на уровне контроля. В этом случае одним из факторов количественного снижения уровня азота у срезаемых растений может быть уменьшение мощности и функциональной активности корневых систем,

так как известно, что скашивание надземных побегов понижает поглощающую способность и темпы накопления корневой массы, степень этих изменений усиливается с увеличением числа укусов (Смелов, 1966).

Водорастворимые углеводы представляют наиболее динамичную часть запасных веществ и служат важным источником энергетического и пластического материала при возобновлении растений после их частичного отчуждения.

К концу первой декады после низкого среза побегов содержание растворимых углеводов в отрастающих листьях степных растений снижается на 17–63% по сравнению с данными основного укуса, что, вероятно, связано с уменьшением синтеза и отвлечением сахаров на ростовые процессы (рис.36). Отметим, что у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* убыль растворимых углеводов наблюдалась и через 5 дней после отчуждения, для *Artemisia frigida* было характерно первоначальное повышение их содержания. По наполнению листьев отавы сахарами *Stipa pennata* и *Carex pediformis* приближались к контрольному уровню во второй декаде после среза, *Artemisia frigida* — в четвертой. В корневых системах ход изменения раство-

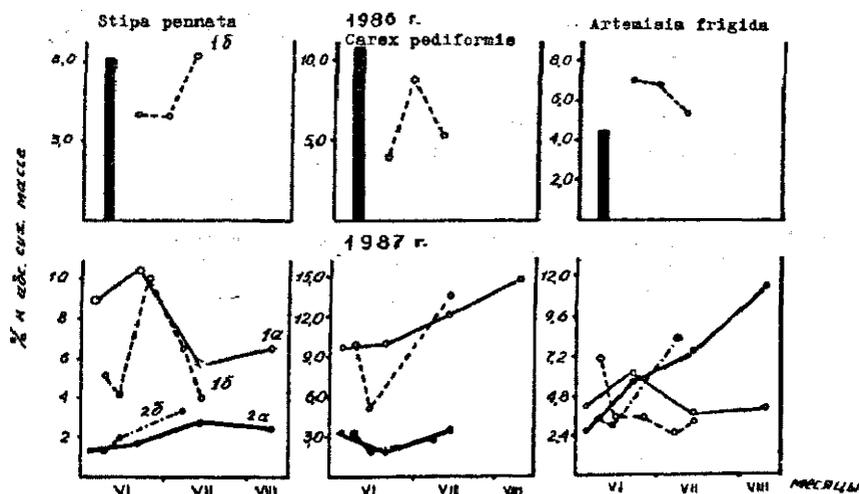


Рис.36. Сезонная динамика растворимых углеводов у неповрежденных растений (а) и отрастающих после низкого отчуждения (б).

1 — листья; 2 — подземные органы.
Высота столбика — количество углеводов до укуса

римы углеводов у повторно отрастающих растений был более близок к контролю, чем в листьях.

При частых низких укусах промежутков в 5 и 10 дней недостаточен для количественного восстановления растворимых углеводов (рис.37), поэтому такие срезы в основном вызывают постепенное снижение их содержания как в листьях, так и в корневых системах. Отметим более резкое по сравнению с другими видами обеднение сахарами подземных органов *Artemisia frigida*, что, вероятно, обусловлено ее более интенсивными энергетическими затратами на отрастание новых листьев по сравнению со злаками и осокой, у которых при частых укусах отава формируется в основном за счет роста ранее срезанных листовых пластинок.

При двух-, трехкратных низких укусах с периодами 20 и 30 дней в течение вегетационного сезона содержание сахаров у опытных растений нередко превышает контроль, что, вероятно, связано с их синтезом между отчуждениями, а также с использованием запасных углеводов корневых систем.

Низкие укусы в течение нескольких лет с интервалами один и два месяца вызывают, в основном, уменьшение растворимых углеводов у опытных растений. Примерно с конца второго и начала третьего года исследований формирование незначительной массы опытных побегов сопровождалось более близкими изменениями

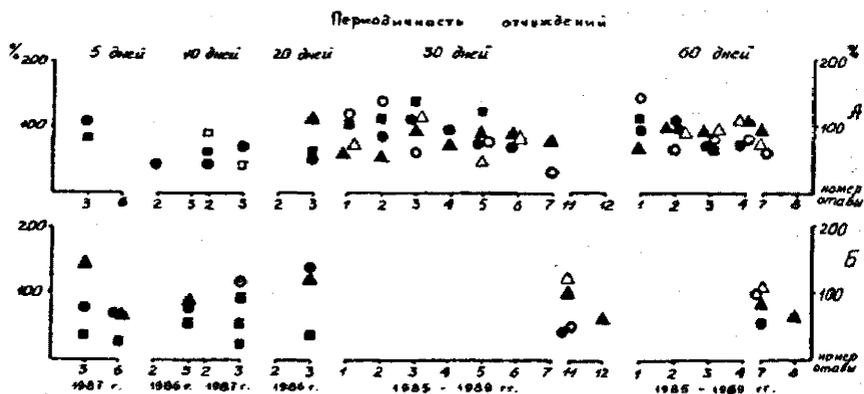


Рис.37. Содержание растворимых углеводов в листьях (А) и подземных органах (Б) степных растений при низком отчуждении надземных побегов (% к данным для неповрежденных особей). Обозначение видов растений см. рис.35

концентрации сахаров в листьях у разных видов, что может быть отчасти обусловлено истощением ресурсов запасных веществ в подземных органах.

Таким образом, с ростом числа укусов удлиняется период, при котором содержание растворимых углеводов опытных особей достигает уровня неповрежденных растений. Так, после однократного низкого скашивания восстановление сахаров в листьях отавы отмечалось через 2–3 декады, при многократных срезках интервалы в один и даже два месяца уже недостаточны для достижения контроля.

В целом, количественные изменения общего азота и водорастворимых углеводов зависят от периодичности и числа укусов. Так, низкое отчуждение побегов в течение одного сезона вегетации, как частое в течение месяца, так и с интервалом 20, 30 и 60 дней, повышает содержание азота в отаве. Укусы с периодами один и два месяца в течение нескольких лет способствуют снижению его уровня, что, вероятно, обусловлено уменьшением мощности и функциональной активности корневых систем.

Содержание растворимых углеводов при повторном отрастании растений в основном уменьшается: как в листьях, так и в подземных органах. Степень этого снижения зависит от частоты и длительности укусов. С увеличением количества срезаний побегов удлиняется период, необходимый для выравнивания уровня сахаров у отавы и неповрежденных растений.

Глава 5

Величина отчуждения и отавность степных растений

Интенсивность повторного отрастания растений во многом зависит от уровня среза. Известно, что более высокие укусы способствуют лучшему отрастанию травостоя (Ларин, 1934, 1935; Смелов, 1947; Гордеева, Ларин, 1965; Крячко, 1969; Мовсисянц, 1976 и др.), происходит это, главным образом, за счет сохранения большей ассимилирующей поверхности и запасных питательных веществ, расположенных, в основном, в приземных частях растений (Смелов, Морозов, 1939а). Для роста злаков важное значение имеет также неповрежденная «трубка», образованная влагалищами листьев (Барышников, 1949). В то же время многие исследователи часто отмечали увеличение массы отавы в первые 2–3 года опыта у низкосрезанных вариантов (Ларин, 1938), в дальнейшем происходило более заметное снижение их урожайности по сравнению с высокосрезанным травостоем.

Сопоставим темпы формирования отавы и некоторые аспекты метаболизма у степных растений при их срезании на разной высоте.

Рассмотрим особенности удлинения листьев и накопления надземной фитомассы после однократного отчуждения побегов.

Неповрежденные, хорошо развитые особи *Stipa pennata*, *Carex pediformis* и *Artemisia frigida* в караганово-осоково-овсецовой настоящей степи одновременно подвергались низкому укусу (удаление 90% надземной фитомассы, I вариант) и отчуждению на высоте половины побегов (удаление 40% надземной фитомассы, II вариант). Дополнительно к этим вариантам в холоднопопынно-типчаковом сообществе настоящей степи, расположенной близ г. Кызыл, была изучена отавность *Artemisia frigida* и *Festuca valesiaca* при отчуждении 40% надземной массы путем низкого среза побегов у части особи (III вариант).

Сопоставление числа и размеров листьев контрольных и опытных побегов *Stipa pennata* через месяц после отчуждения в увлажненном 1988 г. выявило, что в опыте чаще лучше были развиты четвертые и формирующиеся пятые листья. Так, количество появившихся из «трубки» листовых пластинок четвертого порядка у низкосрезанных особей *Stipa pennata* составило 33%, а у более высокоотчуждаемых и контрольных — только 17% от общего числа листьев в дерновине.

К этому добавим, что у срезанных наполовину побегов в 2 раза чаще, чем в контроле наблюдались еще скрытые в «трубке» формирующиеся четвертые листья.

М.А. Борисовой-Гуленковой (1959) было отмечено, что однократное скашивание ковылей *Stipa stenophylla* (*S. tirca*) и *Stipa joannis* (*S. pennata*) практически не является стимулом к образованию новых побегов из почек зоны кущения, в то же время у скошенных растений раньше, чем в контроле трогается в рост очередной четвертый лист.

Таким образом, однократное отчуждение у *Stipa pennata* стимулирует развитие последующих листьев в побеге, при этом у особей, подвергнутых более низкому срезанию, ростовые процессы протекают интенсивнее.

Восстановление надземной массы *Carex pediformis* происходит преимущественно, за счет роста ранее срезанных листовых пластинок укороченных вегетативных побегов. Так, через месяц после укуса, как низкого, так и более высокого, число вновь отросших неповрежденных листьев в побеге *Carex pediformis* составляло 21–25%.

Вместе с наблюдениями за образованием отавы нами путем нанесения меток были определены темпы прироста отдельных листовых пластинок опытных растений на примере *Stipa pennata* и *Carex pediformis*.

После отчуждения *Stipa pennata* на разной высоте первые листья побегов не отрастали, вторые также не давали прироста в благоприятные годы, но после засушливой весны, когда они плохо развиты и не отмечается появления верхушек третьих листьев, наблюдается небольшой прирост их в отаве. Подсыхание опытных листьев, как затронутых срезанием, так и не срезанных, идет медленнее, чем в контроле (рис.38), что не раз отмечалось в литературе (Казарян и др., 1977; Nowal, Caldwell, 1984) и, вероятно, обусловлено усилением их снабжения продуктами корневой деятельности после удаления части листовой поверхности.

Темпы отрастания третьего и четвертого листьев контрольных и опытных вариантов *Stipa pennata* более подробно нами сопоставлены в 1988 г. (рис.39). По скорости удлинения третьего листа опытные растения были более близки к контролю в первые 10 дней после отчуждения, в дальнейшем темпы прироста листьев у неповрежденных особей уменьшались быстрее. Развивающийся четвертый лист, не тронутый срезом, отрастает с большей интенсивностью у опытных растений и особенно у особей после низкого укуса. В засушливом 1990 г. по сравнению с 1988 г. прирост третьего листа *Stipa*

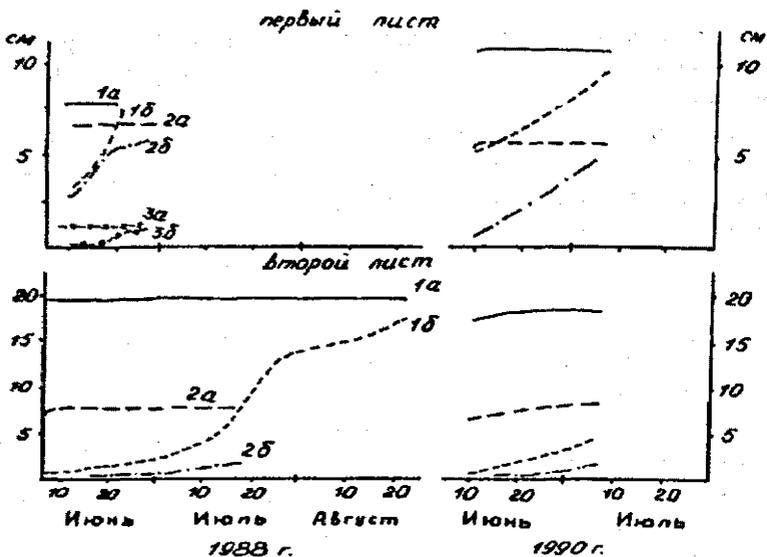


Рис. 38. Удлинение и подсыхание листовых пластинок *Stipa pennata* у неповрежденных особей (1) и отрастающих после отчуждения на высоте половины побегов (2) и 1,0–2,5 см от поверхности почвы (3) в разные по погодным условиям годы. Длина: а — листовой пластинки; б — ее засыхающей части

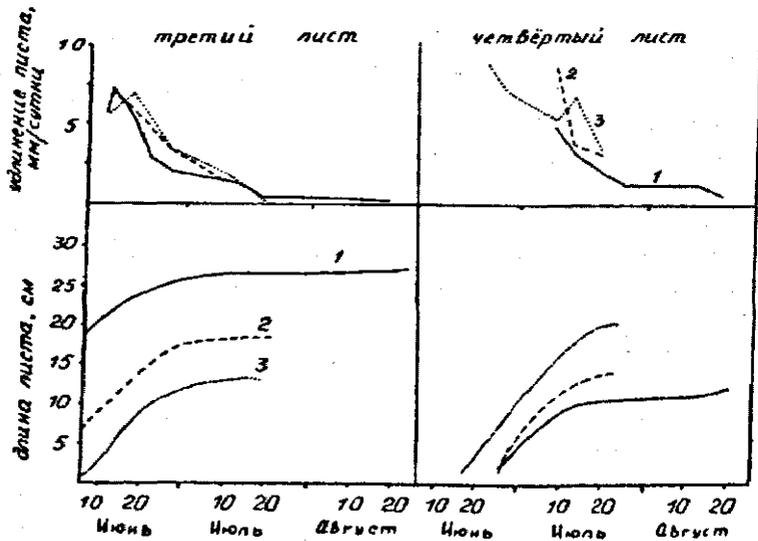


Рис. 39. Рост листовых пластинок *Stipa pennata* у неповрежденных особей (1) и отрастающих после отчуждения 40 (2) и 90% (3) надземной фитомассы, 1988 г.

pennata за июнь снизился в контроле в 6,2 раза, у срезанных наполовину побегов — в 7,7 раз.

После отчуждения побегов *Carex pediformis* медленные темпы прироста отмечались у первых четырех листьев, интенсивнее отрастали последующие, более молодые листья. Так, скорость отрастания второго листа (рис.40) у опытных вариантов *Carex pediformis* после среза в среднем была близка к контролю, особенно в первые 10–15 дней, затем отмечалось чуть более быстрое падение прироста в контроле. Интенсивность роста пятого листа была немного выше в опыте с низким укосом.

Таким образом, ростовые процессы в листьях опытных особей *Stipa pennata* и *Carex pediformis* протекали в среднем интенсивнее, чем в контрольных, особенно в первые 20 дней после отчуждения. При этом более молодые листья активнее отрастали у особей после низкого укоса.

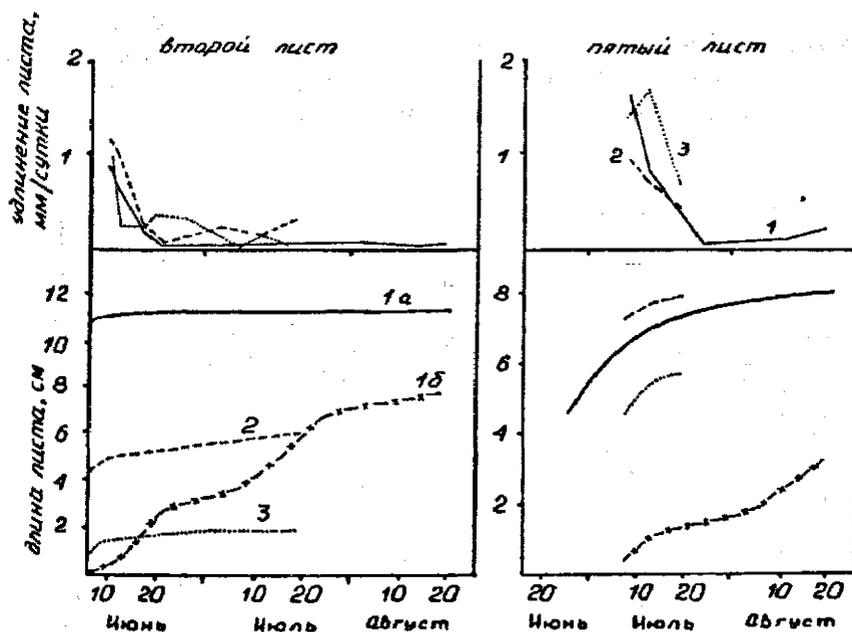


Рис.40. Рост листовых пластинок *Carex pediformis* у неповрежденных особей (1) и отрастающих после отчуждения на высоте половины побегов (2) и 1,0–2,5 см от поверхности почвы (3), 1988 г.
Длина: а — листовая пластинка; б — ее засыхающей части

На рис. 41 и 42 представлена динамика накопления отавы в процентах от первоначальной массы растений, определяемой предварительно из учета отчуждаемой доли особи. После удаления разной доли растений у всех исследуемых видов наблюдались достаточно близкие темпы прироста абсолютно сухой массы, особенно в первые 20 дней после укоса, о чем свидетельствуют также достоверные коэффициенты корреляции (табл. 44).

Вместе с тем выделим, что колебания метеорологических факторов более интенсивное влияние оказывают на низкосрезанные растения. Они лучше отрастали после обильных осадков и сильнее приостанавливали рост под воздействием засухи.

В 1990 г. срезанию на разной высоте подвергались *Stipa pennata* и *Artemisia frigida*. Крайне недостаточное количество влаги в течение всего сезона вегетации оказало отрицательное воздействие на все варианты отчуждения. Так, через месяц после укоса продуктивность отавы *Stipa pennata* при обоих режимах срезания колебалась в пределах одного процента от первоначальной массы растений, что примерно в 50 раз меньше, чем в средние по погодным условиям годы. У *Artemisia frigida* воздействие засухи снизило массу низкоотчужденных побегов в 12–15 раз, высокоотчужденных — в 8 раз. Через 2 месяца после укоса полученная масса отавы у обоих видов была

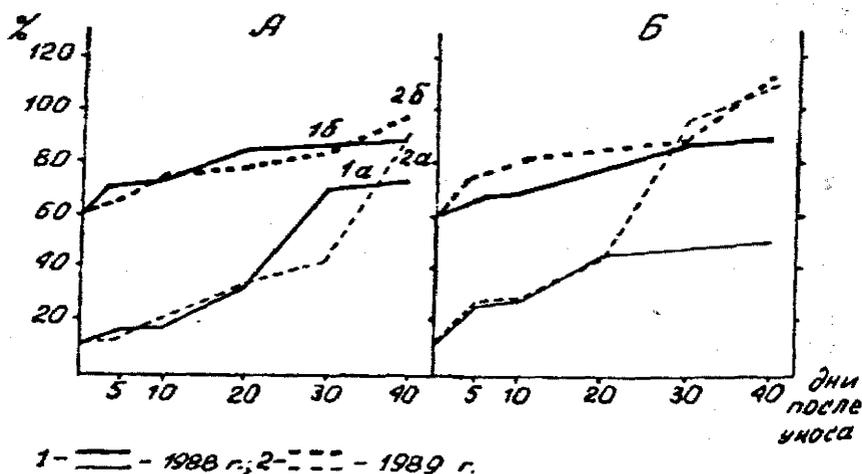


Рис. 41. Динамика накопления массы отавы у *Stipa pennata* (А) и *Carex pediformis* (Б) после срезания на высоте 1,0–2,5 см от поверхности почвы (а) и половины побегов (б) в разные по погодным условиям годы (% к исходной абс. сух. массе)

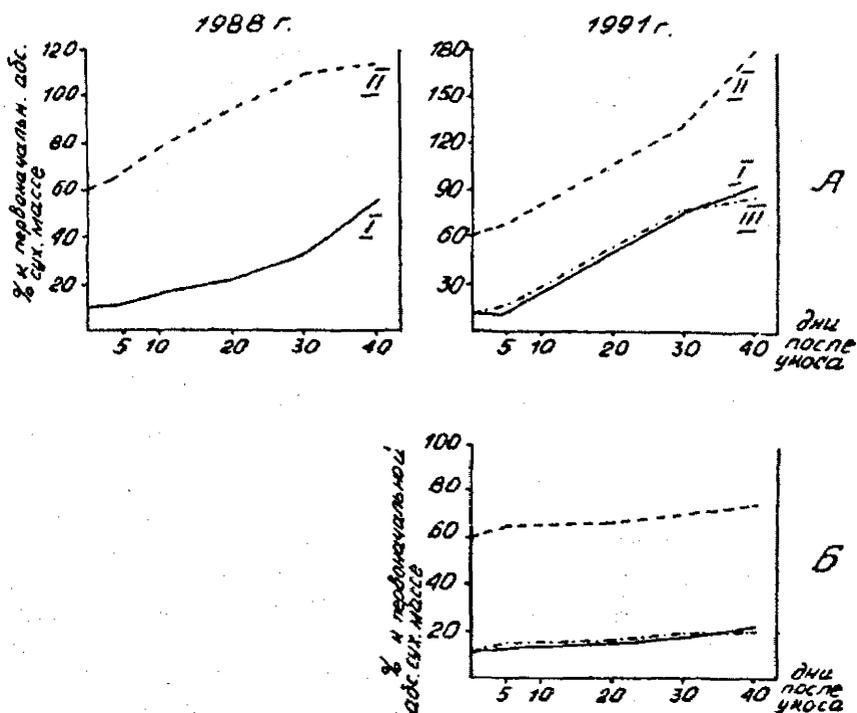


Рис. 42. Динамика формирования отавы у *Artemisia frigida* (А) и *Festuca valesiaca* (Б) после удаления разной доли надземной фитомассы.

Вариант срезания: I — на высоте 1,0–2,5 см от поверхности почвы;

II — на высоте половины побегов; III — низкое отчуждение части особи

близка к тридцатидневной, что свидетельствовало о незначительном приросте и подсыхании растений.

Подводя итоги, можно сказать, что в средние по погодным условиям годы продуктивность зеленых побегов степных растений Тывы, отрастающих в течение четырех декад после низкого ранне-летнего отчуждения, в основном не достигает исходных значений. При срезе на высоте половины побегов часто наблюдается восстановление прежнего уровня надземной фитомассы, при этом у обоих вариантов обнаруживаются довольно близкие темпы образования отавы, особенно в первые 20 дней после укоса. На примере *Stipa pennata* и *Carex pediformis* выявлен чуть более интенсивный рост листовых пластинок в опыте в это время.

Вместе с тем, при отрастании после однократного отчуждения побегов проявляются видовые особенности растений, имеют значения

Коэффициенты корреляции между накоплением
абсолютно сухой надземной фитомассы в течение 1,5 месяцев
после однократного срезания степных растений на разной высоте

Вид	Удаление надземной массы		
	низкое (90%) и на высоте половины побегов (40%)	низкое (90%) и низкое части особи (40%)	на высоте половины побегов (40%) и низкое части особи (40%)
<i>Stipa pennata</i>	0,94***	—	—
<i>Festuca valesiaca</i>	0,96*	0,96*	0,99**
<i>Carex pediformis</i>	0,86**	—	—
<i>Artemisia frigida</i>	0,96*	0,99**	0,98*

Примечание. Достоверно при уровне значимости (P): * — P = 0,05; ** — P = 0,01; *** — P = 0,001.

погодные условия отдельных лет. Более чувствительными к изменениям условий внешней среды оказались низкосрезанные особи.

Рассмотрим влияние высоты и частоты отчуждений на рост и продуктивность отрастающих побегов. После укусов с интервалом 5 дней чуть интенсивнее отрастали дерновинки *Stipa pennata*, срезанные на половине своей высоты (рис.43). Отчасти это связано с тем, что при низком отчуждении часть побегов не отрастает, а

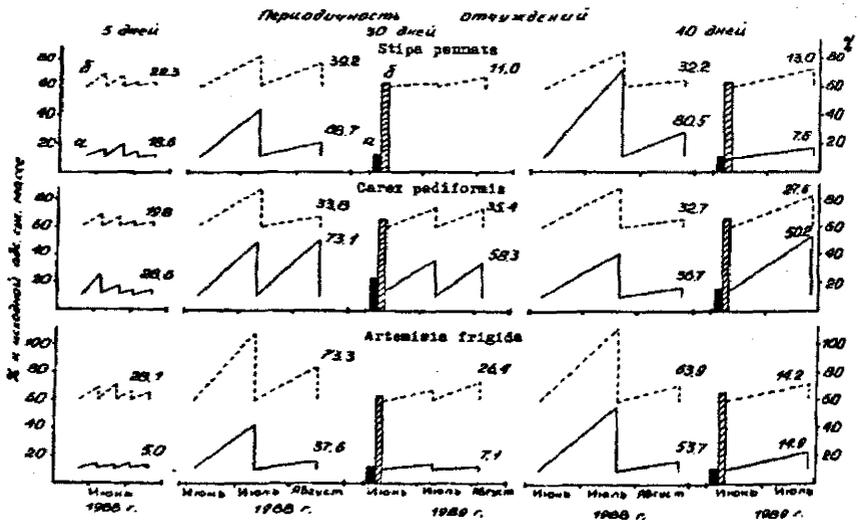


Рис.43. Динамика отрастания отавы у степных растений при периодическом отчуждении на высоте 1,0–2,5 см от поверхности почвы (а) и половины побегов (б).

Цифрами показана суммарная продуктивность отавы за сезон, %

также с различиями по темпам роста листьев у опытных растений (табл.45). Частые укусы *Stipa pennata*, подавляя развитие четвертого листа в побеге, способствовали более медленному снижению скорости роста второго листа по сравнению с контрольными растениями, примерно в равной степени при обоих режимах срезания. Наибольшие темпы удлинения третьего листа отмечены у особей, скашиваемых на высоте половины побегов; у низкосрезаемых растений скорость его отрастания была близка к контролю. По мере увеличения длины листьев темпы роста их снижались, причем у контрольных особей быстрее, чем у опытных, что, вероятно, связано с более энергичным развитием у них последующих листьев.

Таблица 45

Удлинение листовых пластинок (мм) у степных растений при частом низком отчуждении (I) и срезании на высоте половины побегов (II), 1988 г.

Срок между отчуждениями	Номер отавы	<i>Stipa pennata</i>						<i>Carex pediformis</i>		
		второй лист			третий лист			третий лист		
		I	II	конт-роль	I	II	конт-роль	I	II	конт-роль
с 07.06 по 12.06	1	6,0± 0,52	9,5± 0,45	2,0± 0,30	25,5± 1,51	39,6± 1,80	28,1± 1,22	5,7± 0,81	5,6± 0,37	2,5± 0,23
с 12.06 по 17.06	2	5,0± 0,32	3,0± 0,36	0,5± 0,05	28,4± 2,10	25,5± 1,45	26,0± 1,30	2,6± 0,22	1,0± 0,07	0,5± 0,08
с 17.06 по 21.06	3	3,2± 0,20	1,2± 0,06	0	8,4± 0,08	12,4± 1,72	11,6± 1,51	1,6± 0,12	0,4± 0,01	1,2± 0,04
с 21.06 по 26.06	4	0	0	0	6,0± 0,38	13,0± 1,02	10,2± 0,87	2,6± 0,31	1,1± 0,08	0,4± 0,02
с 26.06 по 08.07	5	0	0	0	45,6± 3,56	30,0± 2,72	15,6± 1,08	26,4± 1,44	9,6± 0,84	3,5± 0,32

Недостаточное осеннее увлажнение почвы и очень сухая весна 1989 г. особенно губительное воздействие оказали на низкосрезаемые дерновинки *Stipa pennata*, от которых к началу лета отросло лишь незначительное число побегов. При этом особи, срезавшиеся с интервалом 30 дней, к июлю практически засохли, а отрастающие после срезов через 40 дней сформировали небольшую отаву, в 1,7 раза меньшую по массе, чем отчуждавшиеся на высоте половины побегов. Отметим более поздние сроки появления очередных листьев у *Stipa pennata*, причем в опыте они формировались и отрастали медленнее, чем в контроле (рис.44).

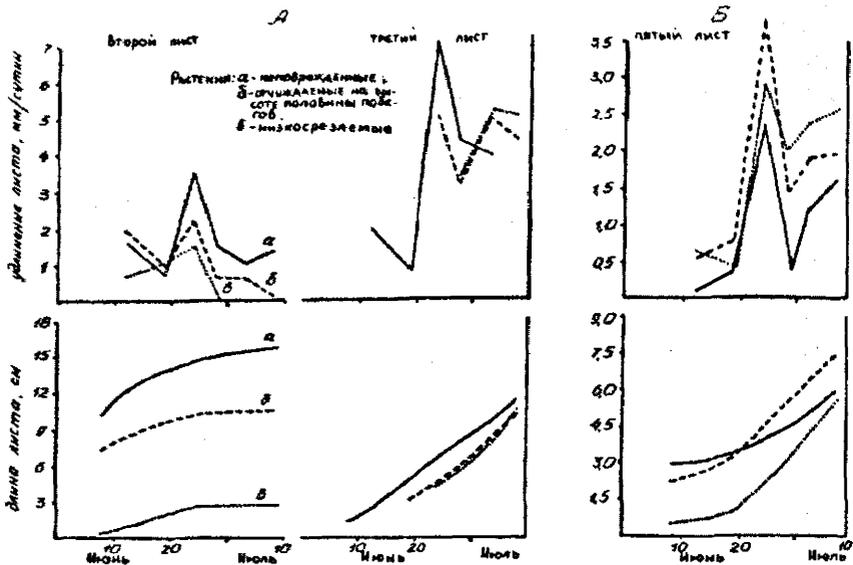


Рис. 44. Отрастание листьев *Stipa pennata* (А) и *Carex pediformis* (Б) в 1989 г. после проведенных трех отчуждений надземной массы с периодом один месяц в 1988 г. Растения: а — неповрежденные; б — отчуждаемые на высоте половины побегов; в — низкосрезаемые

Отава *Festuca valesiaca* при частых срезах формируется, преимущественно, за счет отрастания ранее срезанных листовых пластинок, и при достаточной близости данных по фитомассе у всех вариантов чуть более высокими темпами отрастали низкосрезанные особи (рис.45). При укосах с интервалом один месяц большей массой отавы отличались высокосрезанные растения, особенно это проявилось во второй, более засушливый год опыта.

Пастбищный режим отчуждения способствовал интенсивному росту листовых пластинок *Carex pediformis*, что наблюдалось нами при частых срезах (см. табл.45), а также при отрастании листьев в течение месяца после основного укоса (Зверева, 1990). Вероятно, это явилось главной причиной энергичного формирования массы низкосрезанных побегов осоки при всех интервалах между укосами. Наибольшая масса получена в первый год при двукратном отчуждении отавы с промежутком один месяц.

После перезимовки к началу лета 1989 г. среди опытных растений *Carex pediformis* засохших не наблюдалось, но по высоте побегов они уступали контрольным в 1,5–1,8 раза на варианте низкого среза и в

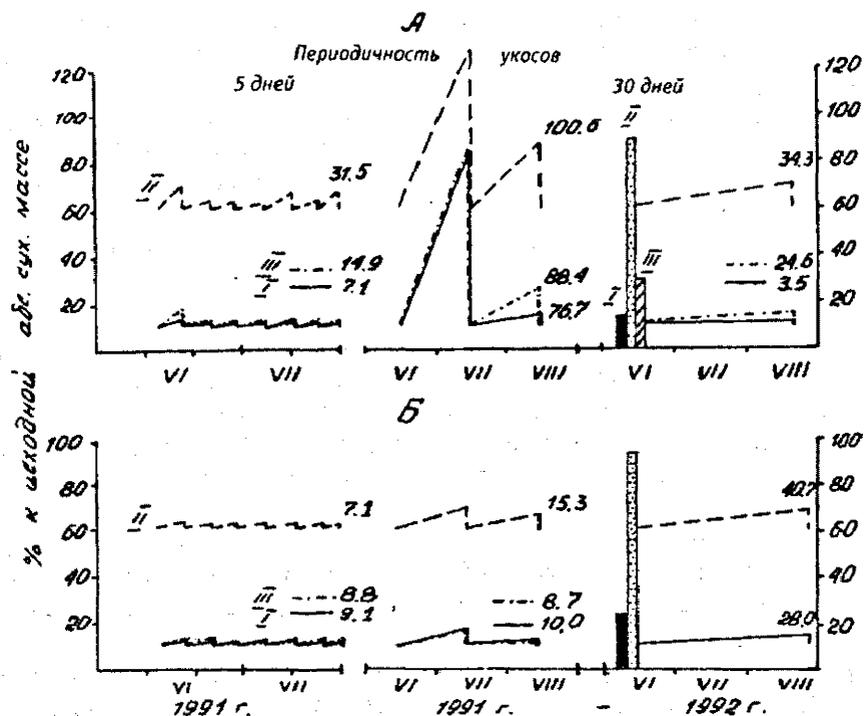


Рис. 45. Динамика отрастания отавы у *Artemisia frigida* (А) и *Festuca valesiaca* (Б) при периодическом отчуждении разной доли надземной фитомассы.

Цифрами показана суммарная продуктивность отавы за сезон, %.

Остальные обозначения см. рис. 42

1,2–1,3 раза — высокого. Наблюдения, проведенные после ранне-летнего укоса за ростом пятого листа, показали, что опытные особи *Carex pediformis* росли ускоренными темпами, причем листья низкоотчуждаемых побегов первоначально прирастали с меньшей скоростью, в дальнейшем, по мере усиления атмосферных осадков, их суточные приросты были больше, чем у срезанных наполовину.

Слабое формирование отавы у низкосрезаемых вариантов *Artemisia frigida*, вероятно, связано как с повреждением пазушных почек на нижних листьях, из которых развивается основное число побегов, так и с более сильным ослаблением жизнеспособности растений, о чем свидетельствуют большие темпы прироста надземной фитомассы при низком удалении части особи. С увеличением интервала между укосами это различие сокращается. Так, в 1988 г. масса отавы

высокоотчуждаемых особей превышала данные для низкосрезаемых: после частых укусов — в 5,6 раз, после двух срезов через 40 дней — в 1,2 раза.

При интервалах между укусами 30 и 40 дней наибольшее снижение жизнеспособности полыни отмечалось при удалении 90% надземной массы особи. Так, к началу второго года опыта не отросло 30–40% растений этого варианта. Среди высокоотчуждавшихся особей засохших не наблюдалось и встречались немногочисленные генеративные побеги. У третьего варианта отчуждения низкосрезаемые побеги также полностью не засохли ни у одного опытного растения.

В сильно засушливом 1990 г. укусы растений, срезаемых ранее на разной высоте с интервалами 30 и 40 дней, не проводились. К середине лета от низкосрезаемых с интервалом один месяц особей отросли в основном немногочисленные побеги, уступавшие по высоте контрольным. При этом число не отросших особей у *Artemisia frigida* составило 57%, у *Stipa pennata* — 45%, и только у *Carex pediformis* их не отмечалось. Среди высокосрезававшихся растений не отросла пятая часть особей *Artemisia frigida*, опытные побеги *Carex pediformis* и *Stipa pennata* были ниже контроля в 1,2–1,4 раза, у них наблюдалось развитие немногочисленных генеративных побегов.

Засуха резко приостановила рост и способствовала подсыханию отрастающих побегов и у видов, срезанных первый раз на разной высоте в июне 1990 г. (табл.46). При отчуждении через месяц продуктивность их отавы за сезон была незначительна и колебалась от 0,7 до 7% от исходной массы растений, при этом небольшое превышение данных отмечалось у особей после срезов на высоте половины побегов.

Сопоставление массы отавы показало, что при частых укусах в основном нарушается согласованность темпов ее накопления у одного и того же вида при разных вариантах срезания (табл.47). Близкие изменения наблюдались лишь у типчака, характеризующегося слабой интенсивностью отрастания и наибольшей устойчивостью изученных показателей. С увеличением интервала между отчуждениями до 30 и особенно до 40 дней при учете в течение двух сезонов вегетации темпы нарастания отавы у разных вариантов опыта в пределах одного вида сближаются.

Таким образом, отавность степных растений зависит от величины отчуждаемой массы, метеорологических условий отдельных лет, при этом проявляются видовые особенности. В целом, к третьему году исследований опытные особи отставали от контрольных в росте, у

Таблица 46

Характеристика степных растений Тывы после их отчуждения на разной высоте с периодом 1 месяц в засушливом 1990 г.

Вариант отчуждения	Надземная фитомасса, % к исходной абс. сухой массе		Отрастающие побеги, % к данным до укоса			
	первая отава	вторая отава	количество		высота	
			первая отава	вторая отава	первая отава	вторая отава
<i>Stipa pennata</i>						
Низкое	0,9	0,2	43,9	3,5	21,5	12,3
На высоте половины побегов	1,1	0,2	—	—	60,5	58,4
Низкое удаление части особи	0,5	0,3	33,3	7,7	15,3	14,7
<i>Artemisia frigida</i>						
Низкое	2,6	0,3	—	—	18,9	7,7
На высоте половины побегов	5,6	1,4	—	—	53,6	51,7
Низкое удаление части особи	0,6	0,1	—	—	10,3	7,3

них редко формировались генеративные побеги, хотя на варианте высокого среза они развивались несколько лучше по сравнению с низким.

После однократного срезания растений на высоте 1,0-2,5 см и половине побегов наибольшая изменчивость эколого-физиологических показателей отмечается в первую декаду отрастания, осо-

Таблица 47

Коэффициенты корреляции между накоплением абсолютно сухой массы отавы у степных растений при разной высоте и периодичности отчуждений

Вид	Укосы								
	с интервалом 5 дней (до 9 раз)			с интервалом 30 дней (два сезона вегетации)			с интервалом 40 дней (два сезона вегетации)		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
<i>Stipa pennata</i>	0,23	—	—	0,85	—	—	0,92*	—	—
<i>Festuca valesiaca</i>	0,77*	0,84*	0,95**	0,99***	0,99***	0,99***	0,99***	0,99***	0,99***
<i>Carex pediformis</i>	0,75	—	—	0,71	—	—	0,88*	—	—
<i>Artemisia frigida</i>	0,60	0,65	0,58	0,95*	0,98**	0,94*	0,99***	0,99***	0,88*

Примечания. Удаление надземной массы: I — низкое (90%) и на высоте половины побегов (40%); II — низкое (90%) и низкое части особи (40%); III — на высоте половины побегов (40%) и низкое части особи (40%). Достоверно при уровне значимости (P): * — P = 0,05; ** — P = 0,01; *** — P = 0,001.

бенно после низкого укоса. В это время в листьях и хлоропластах низкосрезанных особей содержание хлорофилла снижается на 20–60% по сравнению с данными основного укоса, отчуждение на высоте половины побегов не вызывает столь резкого снижения концентрации зеленых пигментов (рис.46). Низкосрезанные особи также испытывают более высокий водный дефицит, оводненность их листьев возрастает в 1,2–1,3 раза, а интенсивность завядания — в 1,4–1,5 раза по сравнению со срезанными наполовину (рис.47). В дальнейшем, по мере отрастания наблюдается приближение опытных данных к показателям для неповрежденных особей и в целом по ряду признаков здесь были рассчитаны высокие коэффициенты корреляции (табл.48).

Таким образом, с увеличением удаляемой доли зеленой массы усиливается стрессовое воздействие на растительный организм и, соответственно, требуется более мощная мобилизация имеющихся ресурсов на восстановление корнелистного равновесия.

При низком отчуждении части особи отрастающие побеги по показателям водного режима приближаются, а по содержанию хлорофилла немного превосходят таковые после удаления 90% надземной фитомассы. Не тронутые срезом побеги отличаются

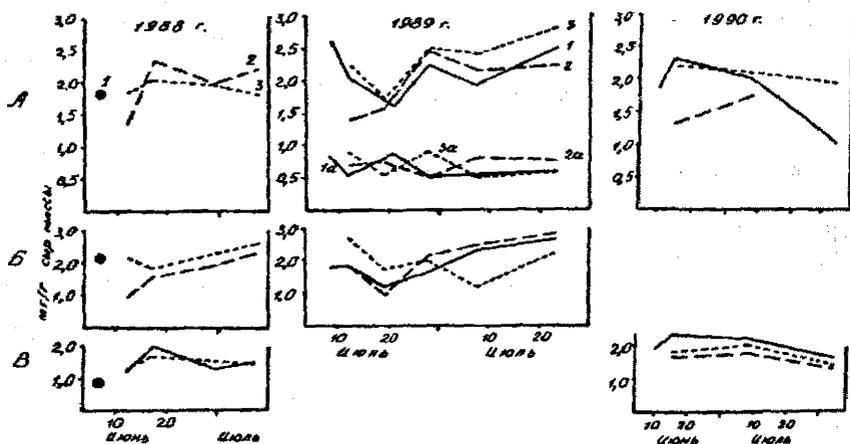


Рис.46. Динамика зеленых пигментов в листьях неповрежденных растений (I) и отрастающих после отчуждения 90 (2) и 40% (3) надземной массы в разные по погодным условиям годы.

а — хлорофилл в верхней части влагалища, окружающего распускающийся лист.

Виды растений: А — *Shipa pennata*; Б — *Carex pediformis*; В — *Artemisia frigida*

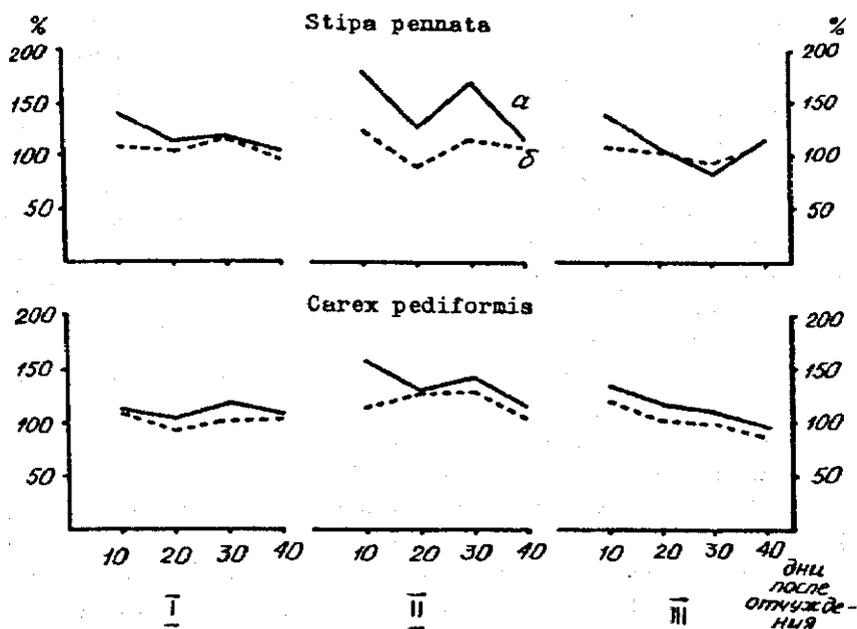


Рис. 47. Динамика показателей водного режима у растений после отчуждения 90 (а) и 40% (б) надземной фитомассы (% к данным для неповрежденных особей).
 I — содержание воды в листьях; II — потеря воды срезанными листьями за 4 часа завядания; III — реальный водный дефицит

высоким наполнением зелеными пигментами и наименьшей изменчивостью водного режима.

При многократных укусах растений наиболее резкие отклонения от контрольных показателей имели место при отчуждении с интер-

Таблица 48

Коэффициенты линейной корреляции между показателями листьев у растений, отрастающих в течение 1,5 месяцев после однократного срезания на высоте 1,0–2,5 см и половины побегов

Показатель	<i>Stipa pennata</i>	<i>Carex pediformis</i>	<i>Artemisia frigida</i>
Содержание хлорофилла, мг/г сырой массы	0,51	0,34	0,98**
Оводненность, % к сырой массе	0,70*	0,89*	—
Отдача влаги за 4 часа завядания, % к первоначальной массе	0,78*	0,42	—
Реальный водный дефицит, %	0,41	0,10	—

Примечание. Достоверно при уровне значимости (P): * — P = 0,05; ** — P = 0,01.

валом 5 дней. Так, сопоставление содержания пигментов в листьях четвертой отавы после частых укусов показало снижение их уровня при всех вариантах срезания, при этом чуть более интенсивное уменьшение в большинстве случаев отмечалось при удалении 90% надземной массы (табл. 49).

Срезы с периодами 30 и 40 дней в течение двух сезонов вегетации способствовали повышению концентрации хлорофилла в отавах, при этом более заметные отклонения от контроля наблюдались у низкосрезаемых растений. Отметим, что полученные данные превышали показатели основного укуса и текущие характеристики неповрежденных особей.

Усиление водообменных процессов особенно интенсивно при низком срезании. Так, после восьмикратного отчуждения побегов с интервалом 5 дней растения I варианта превосходили II-й вариант по содержанию воды в листьях — в 1,1–1,2 раза; по интенсивности расходования водных запасов при завядании — 1,2–1,4 раза; по реальному водному дефициту — 1,2–1,8 раза (рис. 48). В то же время подобные частые укусы вызвали снижение влажности корневых систем, что может быть обусловлено поступлением основного количества водных запасов в надземную часть растения для более быстрого развития ассимиляционной массы.

Таблица 49

Содержание хлорофилла в листьях степных растений после укусов на разной высоте с различной периодичностью (% к показателям основного укуса)

Вид	Удаление надземной фитомассы			
	90% (низкое срезание)	40% (срез на половине высоты побегов)	40% (низкое срезание части особи)	
			срезаемые побеги	побеги, не тронутые срезом
Четвертая отава после укусов через 5 дней				
<i>Stipa pennata</i>	67,3	77,2	—	—
<i>Festuca folesiaca</i>	67,3	66,8	73,1	73,5
<i>Carex pediformis</i>	72,4	84,5	—	—
<i>Artemisia frigida</i>	60,4	58,0	65,5	92,6
Четвертая отава после укусов через 40 дней				
<i>Stipa pennata</i>	148,9	123,1	—	—
<i>Carex pediformis</i>	131,0	116,5	—	—
<i>Artemisia frigida</i>	174,6	159,0	—	—

Примечание. Количество хлорофилла рассчитывалось в мг/г сырой массы.

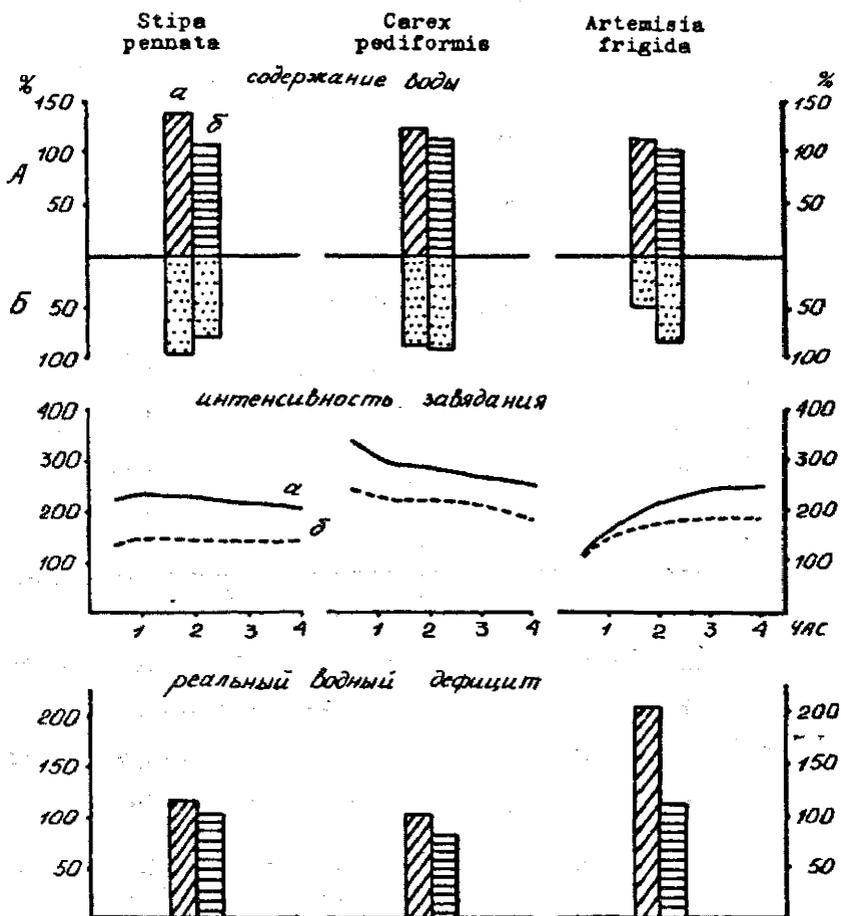
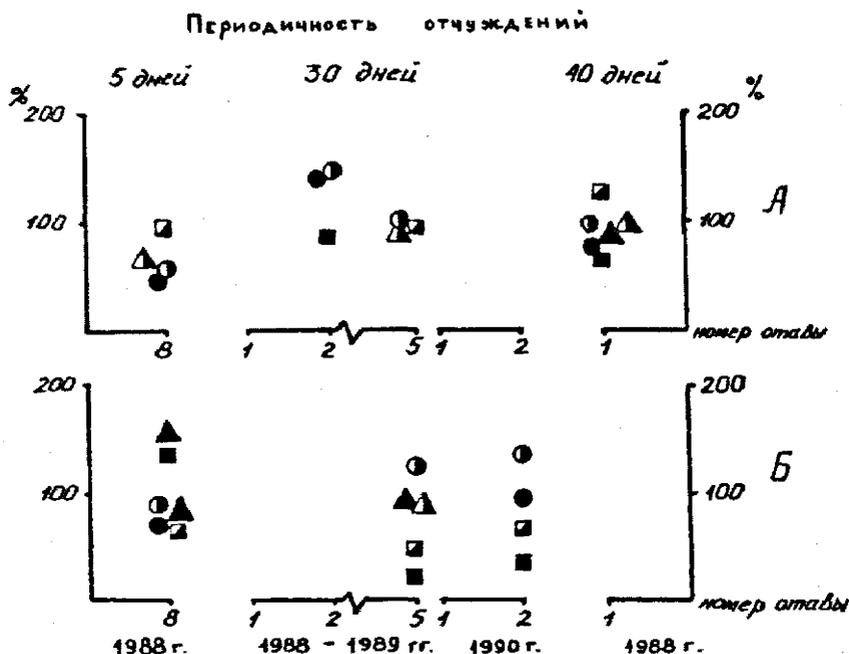


Рис. 48. Показатели водного режима восьмой отавы степных растений после укусов на разной высоте с периодом 5 дней (% к показателям для неповрежденных особей).

Высота укусов: а — 1,0–2,5 см; б — половина побегов.

Содержание воды: А — в листьях; Б — в корневых системах

С уменьшением срезаемой доли надземной фитомассы сокращается время, необходимое для восстановления содержания растворимых углеводов до уровня неповрежденных растений, что прослежено нами на примере трех видов (рис. 49). Листья высокосрезаемых особей по количеству сахаров быстрее достигали контроля после однократного отчуждения побегов, у них менее интенсивно снижалась концентрация растворимых углеводов при многократных



Виды растений после низких срезов: ● - *Stipa pennata*,
▲ - *Carex pediformis*, ■ - *Artemisia frigida*;
после срезов на половине высоты побегов: ○ - *Stipa pennata*,
△ - *Carex pediformis*, □ - *Artemisia frigida*.

Рис. 49. Содержание растворимых углеводов в листьях (А) и подземных органах (Б) степных растений после отчуждений побегов на разной высоте (% к показателям для неповрежденных особей)

укосах. В подземных органах также более заметная убыль сахаров наблюдалась в основном у растений после низких срезов, что проявилось даже в условиях весенне-летней засухи 1990 г., когда наземные побеги приостановили рост. Вместе с тем, наблюдаемое возрастание содержания сахаров в корневых системах *Artemisia frigida* и *Carex pediformis* после частых укусов возможно связано с гидролизом запасных углеводов для ускоренного восстановления листовой поверхности.

Таким образом, срезание растений на разной высоте вызывает одинаковую направленность изменений количественных эколого-физиологических показателей в листьях отавы, но более выраженные отклонения от контроля наблюдаются после удаления большей надземной фитомассы. Темпы отрастания отавы после однократного срезания побегов на разной высоте были близки у одних и тех же видов, укусы в течение двух сезонов вегетации выявили влияние высоты отчуждения и видовых особенностей на процессы накопления зеленой массы. С уменьшением срезаемой доли растений повышается устойчивость отавы к воздействию экстремальных метеорологических факторов.

Глава 6

Комплексная оценка воздействия усиленного выпаса на степные растения

Под влиянием выпаса изменяются как структурно-функциональные особенности степных экосистем в целом, так и отдельных их видов.

Выпас оказывает сложное воздействие на травостой через отчуждение надземных органов растений (стравливание), через уплотнение почвы и сбивание растений копытами (вытаптывание), а также через экскременты животных (Работнов, 1974).

Практически повсеместно практикующийся в Сибири вольный бессистемный выпас приводит к выраженной пастбищной дигрессии степных сообществ, которая связана с резким снижением запасов как надземной, так и подземной фитомассы, угнетением и выпадением ценных кормовых растений и разрастанием сорных и неподаемых видов (Горшкова, 1957, 1973, 1978, 1983; Савченко, 1972, 1973; Горшкова, Гринева, 1977; Намзалов, 1982; Снытко и др., 1984; Ершова, 1986; Шагохина, 1986; Лапшина, 1992 и др.). В итоге упрощается структура и ухудшается кормовая ценность травостоя. Коренные степные сообщества заменяются малопродуктивными вторичными.

В степях Прибайкалья и Забайкалья пастбищная дигрессия приводит в основном к ксерофитизации растительного покрова, на деградированных пастбищах Тывы обильно разрастается *Ceratocarpus arenarius*, что вносит в формирующиеся вторичные сообщества элемент опустынивания, характерный для степей Казахстана и Прикаспия (Горшкова, 1983, 1989б).

С усилением пастбищной нагрузки снижаются запасы почвенной влаги (Горшкова, Семенова-Тянь-Шанская, 1952; Горшкова, Гринева, 1977; Есенова, 1982; Афанасьева, Ротова, 1986 и др.), чему способствуют более сильное нагревание почвы из-за сокращения мертвых надземных растительных остатков и степени проективного покрытия сбитых участков, а также возрастание поверхностного стока и уменьшение притока влаги в нижние горизонты.

Наряду с перестройкой экологии сообществ усиленное антропогенное воздействие вызывает изменение и эколого-физиологических показателей отдельных видов растений. Отметим, что чем больше не приспособлено растение к выпасу, тем раньше оно начинает угнетаться и выпадать из травостоя.

Имеющиеся в литературе немногочисленные сведения по воздействию выпаса на внутреннее строение растений в целом свидетельствует о его незначительных изменениях. Так, у представителей розеточного разнотравья на стравленных субальпийских лугах Кавказа по сравнению с заповедным участком (Горышина, Нахуцришвили и др., 1985) отмечается большая вытянутость клеток мезофилла с немного пониженным содержанием хлоропластов, плотность которых в листе остается примерно на одинаковом уровне. Не выявлено также различий по максимальной фотосинтетической способности единицы поверхности листа. Авторы приходят к выводу о том, что основные изменения в структуре листьев на пастбище связаны с сокращением площади листа за счет уменьшения числа делений клеток, вероятно, уже в стадии открытого роста листовой пластинки при непосредственном механическом воздействии.

Более мелкие эпидермальные клетки с утолщенной оболочкой отмечены также на пастбище в Забайкалье у таких устойчивых к выпасу видов, как *Cleistogenes squarrosa* и *Carex duriuscula* (Батороева, 1989), что автор связывает с возрастанием защитной функции листовой пластинки от разрыва в результате механического воздействия.

Вследствие отсутствия адаптивных изменений в листьях, которые могли бы компенсировать большую потерю их поверхности, у деградированного травостоя субальпийского луга дестабилизируются функции CO_2 — газообмена, существенно снижены максимальные величины интенсивности фотосинтеза, нередко наблюдается полная полуденная депрессия ассимиляционной деятельности растений (Абдаладзе, 1988). В то же время в этих условиях отмечалось значительное превышение наблюдаемого фотосинтеза у одноименных видов растений на пастбище по сравнению с заповедным лугом (Нахуцришвили, Хецуриани и др., 1982), что объясняется изменением формы роста в сторону плагиофильности и увеличением возможности поглощения ФАР из-за отчуждения травостоя.

По содержанию хлорофилла не наблюдалось различий у растений заповедного субальпийского луга и стравленного пастбища (Горышина, Нахуцришвили и др., 1985), в то же время, исследования, проведенные в Казахстане (Шабанова, 1982) показали, что ассимилирующие органы пустынных видов из переходных группировок по ряду дигрессии саксаульного серополынного отличались более высокой концентрацией зеленых пигментов. Вместе с тем подчеркивается (Кириченко и др., 1984), что в результате выпадения из

травостоя ряда видов при антропогенном воздействии сокращается плотность ассимиляционного биогоризонта сообществ и уменьшается хлорофилловый потенциал (от 2–5 кг хлорофилла на 1 га до 1–2 кг).

У растений на пастбище повышается водный обмен на единицу листовой поверхности (Нахуцришвили, Хецуриани и др., 1982; Нахуцришвили, Чернуска, 1982; Кернер, Нахуцришвили, 1987; Нахуцришвили, 1990), в отличие от заповедного луга они имеют сравнительно низкий водный потенциал, высокий водный дефицит в листьях и повышенную интенсивность транспирации, которая связывается с более высокими градиентами влажности воздуха и увеличенной проводимостью листьев для водяных паров. Для стравленного пастбища также характерен и повышенный водообмен травостоя в целом (Нахуцришвили, Кернер, 1982; Кернер, Нахуцришвили, 1987; Нахуцришвили, Чернуска, 1987), который обусловлен изменением структуры сообществ вследствие вытеснения узколистных злаков широколистным розеточным разнотравьем, что приводит к уменьшению эффективности устьичной, т.е. физиологической, регуляции транспирации и к увеличению ее зависимости от ветра. В интенсификации процессов обмена между растением и средой видят авторы значительную компенсацию потери фотосинтетически активных частей фитоценоза пастбища из-за уменьшения биомассы и листовой поверхности.

На сильно выбитых участках пустынных пастбищ Казахстана (Савишкин и др., 1982; Есенова, 1962, 1987) также отмечалось увеличение транспирации растений, что объяснялось снижением конкуренции видов за использование продуктивной влаги вследствие изреживаемости растительного покрова. Общее содержание влаги у доминантов уменьшается, так как из-за повышенной интенсивности транспирации запас воды в листьях часто не успевает пополняться, при этом имеет значение слабая жизнеспособность особей. Вместе с тем, авторы подчеркивают, что в условиях интенсивного использования таких пастбищ наблюдается прогрессивное снижение расхода воды на формирование кормовой массы.

Под действием выпаса содержание сырого протеина в растениях увеличивается (Ларин, 19366; Вайцеховская, Фролова, 1988). Количество азотистых веществ на стравливаемых лугах Забайкалья в большей степени возрастало в надземных частях растений, в подземной фитомассе это повышение оказалось несущественным (Вайцеховская, 1990). Вместе с тем, уменьшение продуктивности деградированных пастбищ способствует снижению общих запасов

азота в травостое (Мирошниченко, 1975; Горшкова, Гринева, 1977). При усилении антропогенного воздействия в Койбальской степи в Хакасии содержание нитратов в почве возрастало (Афанасьев, Ротова, 1986), в опытах П.И. Ромашева (1935), напротив, при пастбищном использовании луга их количество снижалось.

Сведениями по влиянию стравливания на содержание растворимых углеводов в растениях мы не располагаем.

Таким образом, выпас животных вызывает заметные и не всегда однородные структурно-функциональные изменения растений, что, вероятно, зависит от степени приспособленности отдельных видов и особенностей пастбищной дигрессии в разных природных регионах.

Как было показано выше, изменения эколого-биологических признаков при антропогенном воздействии изучалось преимущественно на примере растений субальпийских лугов Кавказа и пустынных пастбищ Казахстана. Анализ адаптационных возможностей степных видов дополнит картину приспособлений к воздействию пастбищной нагрузки. Подобные исследования также нужны для всесторонней оценки дигрессионных процессов в степных сообществах, широко использующихся в качестве естественных кормовых угодий.

Влияние выпаса на растения рассмотрим на примере четырех видов. Более устойчивые *Artemisia frigida*, *Carex pediformis* и *Iris humilis*, произрастающие во всех переходных сообществах, изучались нами на первой и четвертой стадиях дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи. Менее устойчивый злак *Stipa pennata* — на первой и третьей стадиях.

На деградированном пастбище побеги *Carex pediformis* более мелкие, к середине лета они формируют в среднем в 1,5 раза меньше листовых пластинок, чем растения на начальной стадии использования, при этом длина листьев уменьшается в 2,0–2,2 раза, а ширина при основании — в 1,6–2,0 раза. Побеги *Iris humilis* на стравленном пастбище практически не отличались по числу листьев от контрольных, у них отмечалось лишь небольшое — в 1,1–1,3 раза — сокращение размеров листовых пластинок. Вегетативные побеги *Artemisia frigida* на выбитом участке были меньше контрольных в 2,2 раза, а генеративные — в 1,8 раза. К середине вегетационного периода на третьей стадии дигрессии первые три листа побегов *Stipa pennata* оказались в 1,5–2,5 раза короче и в 1,2–1,3 раза уже, чем на слабостравленном участке, размеры формирующегося четвертого листа также были значительно меньше.

Таким образом, растения на выбитом участке отличаются угнетенным состоянием и меньшими размерами. Здесь можно предположить, что ввиду хорошей поедаемости на *Artemisia frigida*, *Carex pediformis* и *Stipa pennata*, вероятно, в первую очередь оказывает влияние постоянное скусывание побегов, а *Iris humilis* в большей степени испытывает механическое воздействие животных.

Рассмотрим некоторые особенности мезоструктуры листа у растений на разных стадиях пастбищной дигрессии.

Stipa pennata достаточно быстро выпадает из травостоя под воздействием выпаса, на III стадии дигрессии нами были найдены только его отдельные экземпляры, в листьях которых отмечалось уменьшение диаметра хлоренхимных клеток и толщины листа в области сосудисто-волокистых пучков, что в конечном итоге не привело к возрастанию количества клеток в единице листовой поверхности (табл. 50). При этом немного снижается поверхностная плотность пластид.

У *Carex pediformis* и *Iris humilis* на деградированном пастбище наблюдается увеличение концентрации клеток мезофилла в листе, преимущественно, в результате сокращения их размеров, что нередко приводит к повышению плотности пластид, несмотря на пониженное в большинстве случаев количество хлоропластов в клетке (табл. 51).

Таблица 50

Показатели структуры листа у *Stipa pennata* на первой и третьей стадиях пастбищной дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи, 02.07.1988 г.

Стадии дигрессии	Толщина, мкм			Диаметр клетки мезофилла, мкм	Толщина листа в области сосудисто-волокистых пучков, мкм		Число клеток в 1 см ² листа, млн	Число хлоропластов		Содержание хлорофилла	
	адак-сиальной эпидермы	абак-сиальной эпидермы	наруж-ной стенки абак-сиальной эпидермы		боль-ших	мал-ых		в клетке	в 1 см ² листа, млн	мг/г сырой массы	мг/г абс. сухой массы
I	10,2± 0,19	16,7± 0,38	6,8± 0,25	10,8± 0,23	314,2± 2,44	151,1± 6,72	7,92	13,6± 0,41	107,3	1,48±2 0,042	2,59
III	10,4± 0,23	15,2± 0,36	7,0± 0,30	8,8± 0,21	287,0± 7,42	131,6± 5,88	7,60	12,8± 0,38	97,3	1,71±3 0,083	2,75

Показатели структуры листа у *Carex pediformis* и *Iris humilis* на разных стадиях пастбищной дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи

Стадии дигрессии	Дата	Толщина, мкм			Диаметр клетки, мкм	Число клеток в 1 см ² листа, млн	Число хлоропластов		
		адаксиальной эпидермы	абаксиальной эпидермы	наружной стенки абаксиальной эпидермы			в клетке	в 1 см ² листа, млн	в 1 мм ² мезофилла, млн
<i>Carex pediformis</i>									
I	04.06. 1987	17,4± 0,66	13,4± 0,25	5,4± 0,20	13,2± 0,36	4,99	11,6± 0,31	57,88	3,42
IV	14.06. 1987	18,6± 0,33	13,1± 0,30	4,8± 0,20	11,3± 0,26	5,73	11,3± 0,41	62,46	4,00
I	06.06. 1988	21,4± 0,55	12,9± 0,34	5,9± 0,31	12,5± 0,19	4,52	12,2± 0,53	55,18	3,13
IV	13.06. 1988	21,8± 0,69	12,7± 0,41	4,0± 0,27	12,7± 0,21	5,53	10,2± 0,25	56,67	3,84
<i>Iris humilis</i>									
I	05.06. 1987	—	44,0± 1,24	6,1± 0,33	38,4± 0,77	0,75	42,3± 1,13	31,72	1,13
IV	14.06. 1987	—	36,0± 1,04	6,1± 0,23	35,5± 0,85	0,84	38,2± 1,31	32,08	0,88
I	02.06. 1988	—	48,3± 1,36	6,7± 0,33	40,9± 0,42	0,63	42,3± 0,94	26,64	0,86
IV	13.06. 1988	—	42,2± 1,74	7,1± 0,50	31,4± 0,39	1,00	34,9± 1,14	34,90	1,69

На сильно стравленном участке листья *Artemisia frigida* (табл.52) отличаются более мелкими клетками, у которых в большей степени сокращается высота, и их объемы в годы наблюдений были в 2,4–3,7 раза меньше, чем на контроле. В результате плотность заполнения листа клетками и хлоропластами на пастбище немного выше, несмотря на небольшое снижение числа пластид в клетке.

На стравленном пастбище у всех видов, за исключением *Carex pediformis*, в 1,1–1,2 раза снижается высота абаксиальной эпидермы и на 3–14% возрастает утолщение ее наружной оболочки.

Содержание хлорофилла в листьях в большинстве случаев выше у растений на деградированном пастбище (рис.50). Так, у *Carex pediformis* особенно заметно это проявилось в течение летнего периода 1987 г., у *Iris humilis* — в середине этого сезона и в конце

Показатели структуры листа у *Artemisia frigida* из караганово-осоково-овсецовой настоящей степи при разной интенсивности использования травостоя, 1988 г.

Стадии дигрессии	Дата	Толщина, мкм		Размеры палисадной клетки, мкм			Число клеток в 1 см ² листа, млн	Число хлоропластов		
		адаксиальной эпидермы	наружной стенки адаксиальной эпидермы	объем, тыс. мкм ³	диаметр	высота		в клетке	в 1 см ² листа, млн	в 1 мм ² мезофилла, млн
I	06.06	16,5±1,55	5,0±0,38	7,2	16,9±0,56	38,0±0,89	1,34	25,1±0,78	33,64	2,60
IV	13.06	14,9±0,44	5,9±0,28	3,0	14,2±0,36	23,7±0,88	1,88	21,0±0,65	39,48	3,03

следующего, причем в большей степени варианты различались при пересчете на абсолютно сухую массу. У *Artemisia frigida*, напротив, наибольшее количество хлорофилла на IV стадии дигрессии имело место в 1988–1989 гг. при расчетах на сырую массу. Повышенный уровень зеленых пигментов на стравливаемом участке отмечался также и у дополнительно изученных *Caragana pygmaea* и *Stipa krylovii*, причем у последнего вида количественное превышение хлорофилла было более заметным во влагалище листа, чем в его листовой пластинке (табл.53).

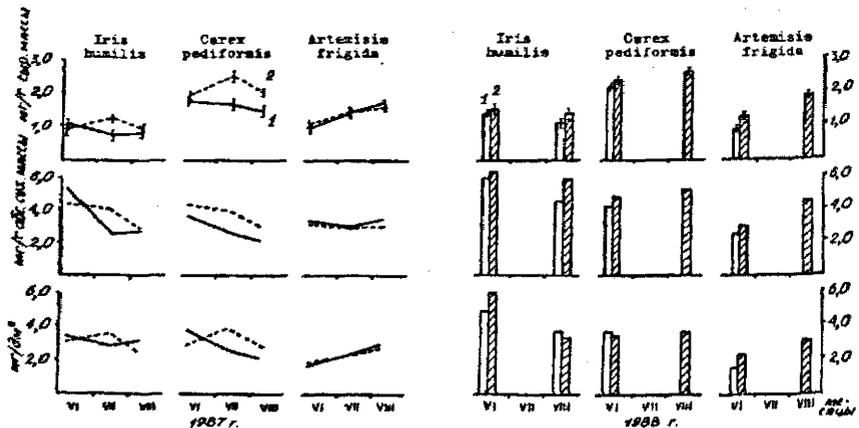


Рис. 50. Содержание хлорофилла (a + b) в листьях стелных растений на первой (1) и четвертой (2) стадиях пастбищной дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи

Таблица 53

Содержание хлорофилла в листьях растений на разных стадиях пастбищной дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи, 1989 г.

Стадии дигрессии	Хлорофилл (a + b)				
	21 июня		28 июня		
	<i>Stipa krylovii</i>	<i>Artemisia frigida</i>	<i>Stipa krylovii</i>	<i>Artemisia frigida</i>	<i>Caragana pugnata</i>
мг/г сырой массы, листовая пластинка					
I	1,60±0,045	1,18±0,190	2,49±0,147	1,48±0,271	2,01±0,110
IV	2,70±0,052	1,66±0,077	3,70±0,076	1,78±0,026	2,18±0,175
влагалище листа					
I	—	—	0,61±0,100	—	—
IV	—	—	1,32±0,012	—	—
мг/г абсолютно сухой массы, листовая пластинка					
I	2,78	3,60	4,64	4,14	3,84
IV	4,68	3,18	7,33	4,33	5,06

Вместе с тем, на сбитом пастбище у *Carex pediformis* и *Iris humilis* практически не наблюдалось возрастания содержания пигментов в хлоропласте, что связано с увеличением концентрации пластид в их листьях (табл.54). У *Stipa pennata* снижение поверхностной площади пластид сопровождалось повышением уровня хлорофилла в хлоропласте.

Таким образом, возрастание содержания зеленых пигментов в листьях степных растений на деградированном участке происходит как за счет численного увеличения пластид в единице листовой поверхности, так и за счет повышения количества хлорофилла в

Таблица 54

Содержание хлорофилла в хлоропласте в листьях степных растений на разных стадиях дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи

Вид	Стадии дигрессии	Хлорофилл (a + b), $n \times 10^{-9}$ мг	
		1987 г., первая декада июня	1988 г., первая декада июня
		<i>Iris humilis</i>	I
	IV	0,98	1,70
<i>Carex pediformis</i>	I	0,45	0,68
	IV	0,47	0,63
<i>Artemisia frigida</i>	I	0,54	0,46
	IV	0,50	0,67
<i>Stipa pennata</i>	I	—	0,30
	III	—	0,38

одном хлоропласте, что зависит от степени повреждения особей и от устойчивости вида к выпасу.

Учитывая, что масса побега на стравленном пастбище в 2–6 раз меньше контроля, можно рассчитать, насколько количественное возрастание хлорофилла и хлоропластов в листе будет способствовать частичному возмещению убыли пигментов и пластид. На примере более устойчивых к выпасу *Iris humilis* и *Carex pediformis* (табл.55) нами показана большая компенсация потери пластидного запаса у первого вида. Так, при сокращении площади листьев одного побега у *Iris humilis* в 2,4 раза, содержание зеленых пигментов в нем уменьшилась в 2 раза, а число хлоропластов — в 1,8 раза. В результате у особей на пастбище было компенсировано 10% утраченного количества пластид. В то же время у *Stipa pennata* из-за уменьшения концентрации хлоропластов в единице листовой площади, вероятно, обнаружится более интенсивная убыль пластид в побеге на стравленном участке.

В степной зоне Тывы растения в основном испытывают недостаток влаги в почве, который еще более усугубляется при развитии пастбищной дигрессии. Так, за годы исследований запас влаги в слое почвы 0–50 см на сильно сбитом участке был в 1,2–2,0 раза ниже, чем на контрольном. Уменьшение влажности почвы и сокращение размеров растений под воздействием пастбищной нагрузки обуславливают изменения показателей их водного режима, при этом проявляются видовые особенности.

Листья и корневые системы *Carex pediformis* на разных стадиях дигрессии незначительно различались по содержанию влаги. Причем в сильно засушливый период начала лета 1989 г. особи *Carex pediformis* на выбитом участке отличались большей влагообеспеченностью; в

Таблица 55

Содержание хлорофилла и хлоропластов в листьях одного побега у степных растений на разных стадиях дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи, 1988 г.

Стадии дигрессии	Сырая масса побега, мг	Площадь листьев побега, см ²	Число хлоропластов в листьях, млн	Содержание хлорофилла в листьях, мг
<i>Iris humilis</i>				
I	0,74	23,81	636,4	1,01
IV	0,34	9,98	347,9	0,51
<i>Carex pediformis</i>				
I	0,25	16,17	892,3	0,52
IV	0,05	3,28	186,1	0,12

более влажное время, напротив, их оводненность была меньше или приближалась к контролю (рис.51). Вместе с тем, выпас увеличивает реальный водный дефицит и скорость отдачи влаги срезанными побегами (рис.52), что свидетельствует о повышенном водообмене у растений на пастбище. Изменения на сравленном пастбище у

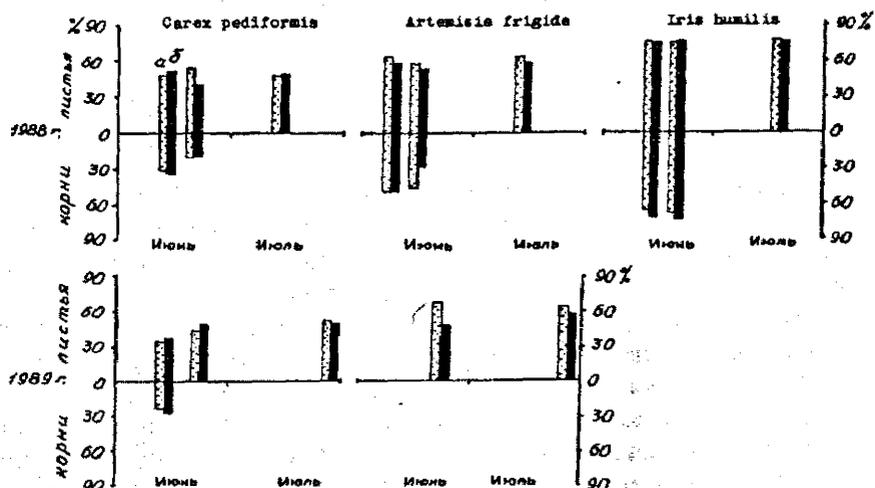


Рис.51. Содержание воды в листьях и корневых системах у растений на первой (а) и четвертой (б) стадиях дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи (% к сырой массе)

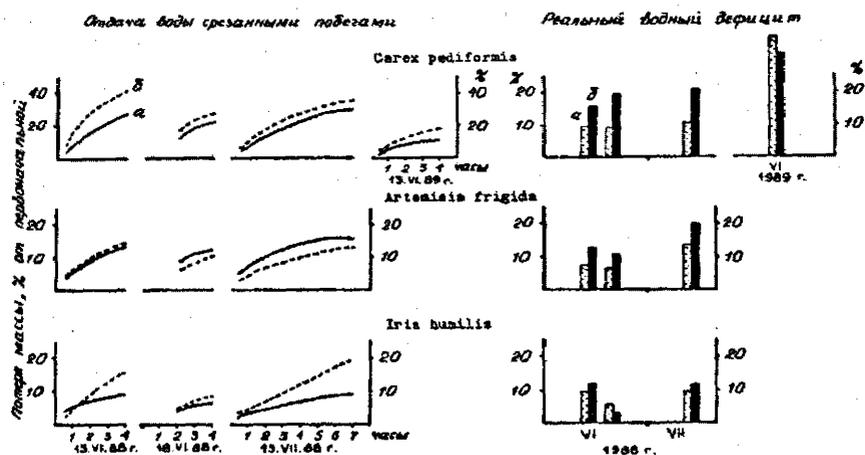


Рис.52. Отдача воды срезанными побегами и реальный водный дефицит у растений на первой (а) и четвертой (б) стадиях пастбищной дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи

Artemisia frigida связаны с уменьшением содержания влаги в листьях и подземных органах, небольшим возрастанием водного дефицита и снижением скорости отдачи воды срезанными побегами, что, вероятно, связано с уменьшением водопотребления и увеличением способности сохранять влагу. Отметим, что на участке интенсивного выпаса песчаной пустыни Казахстана у *Artemisia terraealbae* также наблюдалась меньшая оводненность ассимилирующих тканей, пониженная интенсивность транспирации и больший водный дефицит (Васильев, Цветкова, 1982), что объясняется ухудшением физиологического состояния в связи с повышенной чувствительностью вида к стравливаю.

Оводненность листьев и водный дефицит *Iris humilis* практически не зависят от интенсивности выпаса. На сбитом участке у *Iris humilis* отмечено лишь небольшое возрастание влажности корневых систем и скорости отдачи воды срезанными побегами. Можно предположить, что на стравленном участке растения расходуют больше влаги за счет более активного ее накопления корневыми системами.

У *Stipa pennata* на третьей стадии дигрессии по сравнению с контролем понижены влагообеспеченность листьев и скорость отдачи воды срезанными побегами, повышен водный дефицит (табл.56), что, вероятно, определяется ее сильно угнетенным состоянием.

Содержание азота в листьях растений на стравленном пастбище в основном повышено (табл.57), в подземных органах превышение контроля в большинстве случаев отмечалось у *Artemisia frigida* и *Iris humilis*.

Растворимыми углеводами растения на деградированном пастбище наиболее обеднены в начале лета, на что, вероятно, влияло проведение осенне-зимнего выпаса. Особенно резкое снижение сахаров отмечалось в 1987 г., когда пастьба продолжалась до июля. Во второй половине лета наблюдалось постепенное восстановление растворимых углеводов до контрольного уровня.

Таблица 56

Показатели водного режима *Stipa pennata* на I и III стадиях пастбищной дигрессии настоящей караганово-осоково-овсецовой степи, июль 1988 г.

Стадии дигрессии	Содержание воды, % к сырой массе		Потеря воды срезанными побегами, % к первоначальной массе				Реальный водный дефицит, %
	в листьях	в корневых системах	через 0,5 часа	через 1 час	через 2 часа	через 4 часа	
I	41,9±0,45	23,0±0,42	4,6±0,60	8,3±0,61	14,5±0,92	22,2±0,84	10,0±1,82
III	37,7±1,33	22,9±0,72	3,7±0,15	6,5±0,30	11,5±0,48	16,8±1,72	24,8±3,30

Содержание азота и растворимых углеводов
у степных растений на сильно стравленном пастбище
(% к показателям для особей при незначительном выпасе)

Дата	Общий азот			Растворимые углеводы		
	<i>Carex pediformis</i>	<i>Iris humilis</i>	<i>Artemisia frigida</i>	<i>Carex pediformis</i>	<i>Iris humilis</i>	<i>Artemisia frigida</i>
Листья						
04.06.87	110,5	121,3	100,3	93,7	73,9	66,7
17.07.87	—	121,0	122,1	110,6	103,6	54,1
09.08.87	113,9	86,8	107,7	104,8	114,9	97,5
20.07.88	97,6	—	106,2	108,3	—	98,1
15.08.88	126,1	109,4	101,5	89,2	67,5	102,9
Подземные органы						
04.06.87	76,5	125,0	67,3	43,6	57,1	142,3
17.07.87	64,2	142,0	138,1	106,1	151,1	84,0
09.08.87	100,0	75,2	116,8	100,0	119,8	74,3
20.07.88	101,6	—	117,6	80,6	—	156,3
15.08.88	127,8	102,4	110,7	118,9	123,9	95,5

Химические анализы *Stipa pennata*, проведенные в июле 1988 г., выявили снижение содержания сахаров на стравленном участке по сравнению с контрольными в листьях на 34%, в подземных органах — на 9%, повышение азота в листьях на 7%, в подземных органах — на 26%.

Таким образом, на деградированном пастбище листья степных растений характеризуются преимущественно уменьшенными размерами хлоренхимных клеток с пониженным содержанием в них хлоропластов. У *Iris humilis*, *Artemisia frigida* и *Carex pediformis* наблюдается небольшое возрастание концентрации пластид в листьях. Под воздействием выпаса содержание зеленых пигментов в листьях растений в основном возрастает, количество хлорофилла в хлоропластах изменяется в зависимости от пластидного наполнения листа. Уменьшение массы особей приводит к потере значительной части их пластидного запаса, при этом слабо развита или вовсе отсутствует компенсация этой утраты.

Изменения водного режима растений при усиленной пастбищной нагрузке неоднозначны и зависят от особенностей приспособленности вида к условиям внешней среды и его устойчивости к стравливанию. Выпас способствует снижению уровня растворимых углеводов и небольшому возрастанию концентрации азота в листьях степных растений.

Глава 7

Характерные особенности повторного отрастания растений степей

7.1. Воздействие периодических укусов

Способность растений к повторному отрастанию (отавность) определяется многими особенностями их биоморфологии: формой роста, запасом почек возобновления, степенью развитости корневой системы, при этом имеют значение ритм сезонного развития и характер увлажнения отдельных вегетационных периодов.

По степени устойчивости к периодическому отчуждению различают хорошо, умеренно и слабо отрастающие растения. Изученные нами травянистые многолетники (*Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis*, *Iris humilis*, *Phlomis tuberosa*) характеризуются хорошей и умеренной отавностью, что, вероятно, связано с полициклическим типом их надземных побегов, розеточными и полурозеточными формами роста, при которых у отчуждаемых побегов сохраняется большая ассимиляционная поверхность по сравнению с безрозеточными видами. Важное значение имеет большой запас почек в зоне возобновления, особенно характерный для дерновинных злаков и осоки.

Повторное отрастание плотнодерновинных злаков, короткокорневищных осок и касатиков происходит за счет продолжения роста укороченных вегетативных побегов путем удлинения поврежденных срезом, но еще не закончивших рост листовых пластинок и образования новых листьев из листовых зачатков на конусе нарастания, а также за счет формирования новых побегов из почек зоны возобновления. Преобладание того или иного типа отрастания зависит от видовой принадлежности, режима укусов и метеоусловий сезона вегетации.

Так, после однократного летнего укуса побегообразование выражено слабо, лишь в особо влажные годы отмечается развитие новых побегов в течение трех-четырех декад после среза. При интервалах между укусами 5 и 10 дней отрастают преимущественно поврежденные срезом листовые пластинки; формирование очередных, более молодых листьев на побеге замедляется. При срезании растений в течение сезона вегетации через 20 дней вновь формирующиеся побеги редки. При укусах с интервалами 30 и 40 дней их

больше, особенно во второй отаве, когда они составляют 10–25%. Периодическое отчуждение растений в течение нескольких лет вызывает постепенное сокращение доли новых побегов, что, по-видимому, отчасти обусловлено снижением числа формирующихся почек в зоне возобновления, облиственность побегов при этом уменьшается.

Отава *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa* формируется за счет роста оставшихся после среза листьев и их частей, а также за счет развития новых побегов из почек зоны возобновления. Частые укусы этих видов способствуют разрастанию оставшихся после срезов листовых пластинок, увеличение интервала между укусами до 30–40 дней усиливает формирование новых побегов. При низком срезании растений в течение нескольких лет ослабление жизненности особей сопровождается снижением количества отрастающих побегов, что, вероятно, связано с уменьшением запаса почек в зоне возобновления. Отметим пониженную энергию отрастания при подобных укусах у *Artemisia frigida*, что, вероятно, частично связано с повреждением пазушных почек нижних листьев, из которых развивается основное число побегов после среза.

Многими авторами отмечалось снижение темпов накопления отавы с увеличением числа отчуждений (Ганфильев, 1939; Мусатова, 1939; Пешкова, 1979; Busso et al., 1989 и др.). В то же время имеются сведения об ускоренном (Sweet, Wareing, 1966; Багаутдинова, 1985) или неизменном (Киршин, 1987) росте отдельных листьев после дефолиации. Наши опыты свидетельствуют о том, что периодическое низкое срезание степных многолетников нередко вызывает усиление роста листовых пластинок, но постепенное уменьшение скорости их прироста, торможение формирования очередных листьев более высоких порядков, а также сокращение числа отросших побегов и гибель отдельных особей в целом постепенно замедляют темпы отрастания отавы, причем степень этого снижения зависит от режима укусов и видовых особенностей растений.

В целом в условиях Центральной Тывы интенсивность накопления массы отавы ниже по сравнению с другими степными районами страны, о чем свидетельствует сопоставление полученных нами материалов для *Stipa pennata* и *Carex pediformis* с данными для Юго-Восточного Забайкалья и Центральной Кулунды (Полюшкин, Горшкова, 1979; Елесова, 1992).

Несмотря на то, что рассматриваемые виды растений различаются по темпам формирования отавы и устойчивости к многократным

укосам, у них выявляются общие эколого-биологические особенности при повторном отрастании, зависящие от режима отчуждения.

Однократное низкое срезание степных растений мобилизует имеющиеся ресурсы корневой системы на более быстрое восстановление утраченной зеленой массы. Отметим, что активизация процессов биосинтеза наиболее интенсивна в течение 10–20 дней после укуса. Так, в первую декаду после отчуждения возрастает оводненность листьев отавы, максимально на 20–35%; в 1,1–1,8 раза увеличиваются транспирационные потери влаги. Ускорение темпов завядания отрастающих побегов, возможно, свидетельствует об изменении качественного состава воды в сторону увеличения доли «свободной воды», считающейся наиболее активной частью влаги, повышенное содержание которой усиливает ростовые и синтетические процессы (Петинов, 1963; Гусев, 1969; Алексеев, 1971 и др.). Формирование водного дефицита происходит за счет дисбаланса между поступлением и расходом воды, а также за счет ее утилизации в процессе метаболизма и изменения количества гидрофильных соединений (Журавлева, 1992; Шереметьев, Мамушина, 1997). Наблюдаемое нами при повторном отрастании растений возрастание водного дефицита, возможно, обусловлено повышенной гидрофильностью их тканей и усиленной тратой воды на транспирацию и биосинтетические реакции. Об увеличении потенциальной гидрофильности листьев может свидетельствовать также немного возросшая их водоемкость у отавы.

Удаление большей части надземной фитомассы вызвало количественное увеличение азота, стимулирующего рост, и снижение уровня растворимых углеводов, служащих важным источником энергетического и пластического материала. Содержание хлорофилла в листьях в первую декаду формирования отавы в основном понижено в среднем на 20–60%, что может быть связано либо с уменьшением его синтеза в связи с использованием сахаров на ростовые процессы, либо с отвлечением части синтезируемых пигментов на восстановление листовой поверхности. Концентрация пластид в отрастающих листьях в целом немного возрастает в первые 10–20 дней после укуса, главным образом, вследствие сокращения размеров и уплотнения ассимиляционных клеток, что может привести к увеличению фотосинтетической активности единицы листовой площади.

На примере *Stipa pennata* и *Carex pediformis* выявлены более быстрые темпы удлинения листовых пластинок в опыте по сравнению с неповрежденными растениями в первую декаду после укуса.

При этом немного сокращались размеры ассимиляционных клеток и до 65% возрастала плотность их упаковки в листе, что, вероятно, обусловлено первоначальным преобладанием процессов клеточных делений. Отметим также более быстрое развитие очередных, не тронутых срезом листьев опытных побегов *Stipa pennata*.

Но в целом темпы накопления надземной фитомассы в расчете на 1 побег и на 1 см² особи ниже у отавы по сравнению с контрольными растениями (рис.53). Это отчасти связано с формированием более тонких листьев в отаве, а также с образованием генеративных побегов у неповрежденных дерновинных злаков и *Artemisia frigida* в отличие от низкосрезанных и с более быстрым ростом черешков листьев контрольных вегетативных побегов *Phlomis tuberosa*.

Таким образом, однократное низкое срезание степных растений вызывает резкие изменения структурных и эколого-физиологических характеристик растущих листьев. По мере роста отавы быстро достигали контрольного уровня количественные показатели структуры листа и его пластидного аппарата, а более медленно — характеристики водного режима, но и их приближение к данным неповрежденных особей происходило, когда накопление отрас-

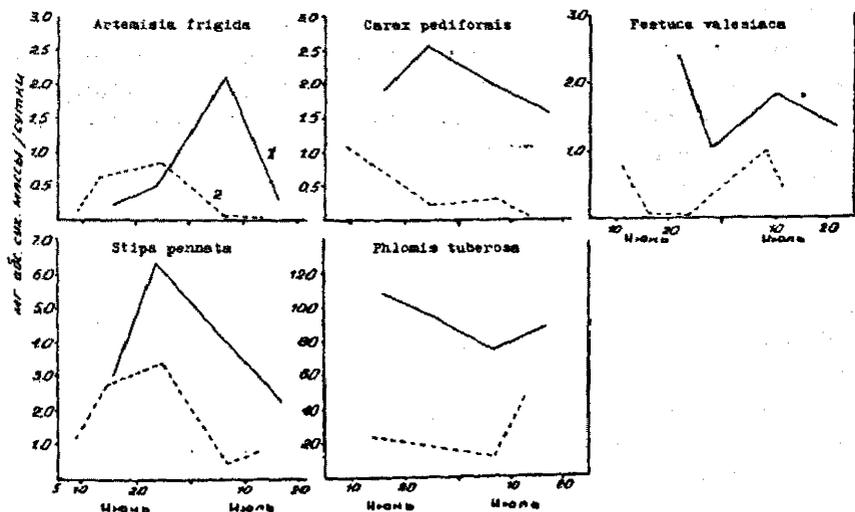


Рис. 53. Интенсивность накопления надземной фитомассы у неповрежденных растений (I) и отрастающих после низкого отщуждения побегов (2) в условиях Центральной Тывы, 1987 г.

У *Carex pediformis* и *Phlomis tuberosa* прирост рассчитывался на 1 побег, у остальных видов — на 1 см² поверхности особи

тающей зеленой массы еще не достигало уровня основного укоса. В средние по погодным условиям годы продуктивность степных растений, отрастающих в течение четырех декад после раннелетнего низкого срезания в основном не достигает исходной и колеблется в пределах 25–80% от основного укоса.

При частом отчуждении побегов растения отличаются малой зеленой массой, процесс накопления которой прерывается через 5 или 10 дней. В этих условиях большую роль играет мощность корневой системы, ее способность усиливать поступление воды и минеральных веществ, а также снабжать надземную часть метаболитами, необходимыми, в частности, для синтеза хлорофилла.

Частое удаление ассимилирующей поверхности приводит к сохранению в растительном организме резкого превышения корневой массы в течение довольно длительного времени, что способствует возрастанию оводненности, скорости завядания и интенсивности транспирации отрастающих листьев. В этом случае опытные побеги превосходили контроль по влажности в 1,1–1,5 раза, по темпам обезвоживания при завядании — в 1,4–3,0 раза, по среднедневным значениям транспирации — в 1,3–2,3 раза. Листья часто срезаемых особей отличаются более широким диапазоном дневных отклонений оводненности тканей, кривая дневного хода их транспирационных потерь часто не синхронна контрольным изменениям, имеет особенно пульсирующий многовершинный характер. Но, несмотря на возросшую влажность, водный дефицит опытных растений увеличивается в 2,0–4,5 раза, что, вероятно, обусловлено усиленной тратой воды на транспирацию и на биосинтетические реакции, о чем может свидетельствовать также резкое повышение азота в надземной части (на 28–150%).

Содержание растворимых углеводов в листьях и корневых системах степных растений понижено. Обеднение сахарами при резком увеличении уровня азота, вероятно, частично обуславливает колебательные изменения количества хлорофилла, как в листе, так и в одном хлоропласте. Уменьшение размеров хлоренхимных клеток, толщины листа и, в большинстве случаев, небольшое сокращение числа пластид в клетке по мере отчуждений в основном способствует сохранению или возрастанию концентрации хлоропластов в единице листовой поверхности.

Масса часто срезаемой отавы снижается за счет уменьшения числа и высоты отросших побегов. Более детальные наблюдения за *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca* и *Carex pediformis* выявили, что

снижение массы их отрастающих побегов происходило за счет подавления формирования очередных, более молодых листьев, а также за счет появления более тонких листовых пластинок. Частые укусы *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa* в основном последовательно снижают темпы растяжения ассимиляционных клеток, что также может свидетельствовать о постепенном замедлении роста опытных особей.

При трехкратном низком отчуждении растений с интервалом один месяц в течение одного сезона вегетации масса первой отавы составляет 22–63% от основного укуса, масса второй значительно ниже — 4–17%. При этом уменьшается число и высота отросших побегов. Снижение продуктивности сопровождается небольшим возрастанием оводненности и повышением на 17–75% концентрации азота в листьях отавы. Содержание растворимых углеводов в листьях опытных растений восстанавливается до уровня неповрежденных особей или даже превышает его. Повышенное содержание азота и сахаров, вероятно, отчасти способствует небольшому увеличению концентрации хлорофилла в листьях второй отавы. Вместе с тем, листья опытных и контрольных растений были близки по размерам хлорохимических клеток и по плотности заполнения их клетками и хлоропластами. Вероятно, при таком режиме укусов нарушения процессов накопления надземной и подземной продукции еще не столь глубоки, чтобы вызвать изменения в количественной структуре листа.

Низкое срезание степных растений с интервалом один месяц в течение нескольких лет приводит к резкому уменьшению надземной массы отав, преимущественно, за счет снижения числа и высоты отрастающих побегов, а также за счет возрастающей гибели отдельных особей. Более подробные наблюдения за *Stipa pennata*, *Achnatherum splendens* и *Carex pediformis* позволили выявить еще и подавление развития очередных листьев в опытных побегах.

При подобном режиме отчуждений изменения в надземной сфере, скорее всего, связаны с отмеченными ранее С.П.Смеловым (1966) отклонениями в росте и развитии корневых систем, такими как уменьшение их мощности, глубины проникновения, поглощающей способности и функциональной активности. Так, у опытных растений практически не возрастает оводненность листьев, но их водные запасы достаточно подвижны. Об этом свидетельствует широкий размах дневных отклонений содержания воды, повышенная интенсивность транспирации, более быстрые темпы завядания. С ростом

числа укусов у многих видов увеличиваются транспирационные потери влаги и скорости ее отдачи срезанными побегами, что, вероятно, обусловлено уменьшающейся структурированностью воды. Более высокий реальный водный дефицит у опытных растений может быть обусловлен повышенной гидрофильностью тканей их листьев. В отрастающих листьях отавы содержание растворимых углеводов в основном понижалось, количество азота приближалось к контролю или было меньше его.

В результате многократного отчуждения развиваются немногочисленные побеги, у которых достаточно интенсивен водообмен, но постепенное уменьшение оводненности, содержания азота и сахаров свидетельствует о снижении функциональной активности.

При пониженном уровне основных веществ формируются более тонкие листья с мелкими, плотно сомкнутыми ассимиляционными клетками, в которых уменьшено число хлоропластов. Отметим замедленный рост листьев в толщину, требующий больших энергетических затрат. В результате у *Artemisia frigida* основные изменения в количественной структуре листьев связаны, прежде всего, с уменьшением объема палисадной клетки, у которой сокращается высота, но имеет тенденцию к увеличению диаметра. Ввиду этого, плотность хлоропластов в единице листовой поверхности практически не повышается, что может свидетельствовать об ослаблении проявления компенсаторных механизмов при резком сокращении ее массы отавы. У отав *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* наблюдается снижение насыщенности пластидами единицы листовой поверхности на 30–35%, что не только не возмещает их убыль, но и способствует дальнейшему уменьшению запаса хлоропластов в растениях. И только у более устойчивых к усиленному выпасу *Carex pediformis* и *Iris humilis* в основном сохранилась стабильная тенденция к компенсации срезанной зеленой массы за счет возрастания концентрации хлоропластов в отрастающих листьях.

Низкие укусы в течение двух-трех сезонов еще не выявили общих закономерностей по количественному накоплению хлорофилла в листьях, характерных для всех изученных видов. Дальнейшее отчуждение вызывает возрастание уровня зеленых пигментов в листьях и хлоропластах в среднем на 20–80%, особенно у последних единично развитых побегов.

Таким образом, при резком снижении зеленой массы отав после многократного низкого отчуждения в течение нескольких лет, когда от многолетних особей стелных растений отрастают лишь единичные

невысокие побеги, компенсационные адаптации, направленные на увеличение фотосинтеза, проявляются, главным образом, в повышении концентрации хлорофилла в листьях за счет возрастания его количества в хлоропластах. При этом у более устойчивых видов дольше сохраняется способность к численному увеличению пластид в единице листовой поверхности, у менее приспособленных — их плотность в отрастающих листьях снижается.

В целом, в зависимости от периодичности и длительности воздействия низких укусов у степных растений на уровне клетки и листа проявляются разные тенденции к частичной компенсации утраченной ассимиляционной поверхности (рис. 54). По мере уменьшения темпов накопления массы отавы у растений снижается способность к возмещению утраченного пластидного запаса, более быстро у менее приспособленных видов. В то же время наблюдается тенденция к компенсации убыли зеленых пигментов за счет возрастания их массы в хлоропластах.

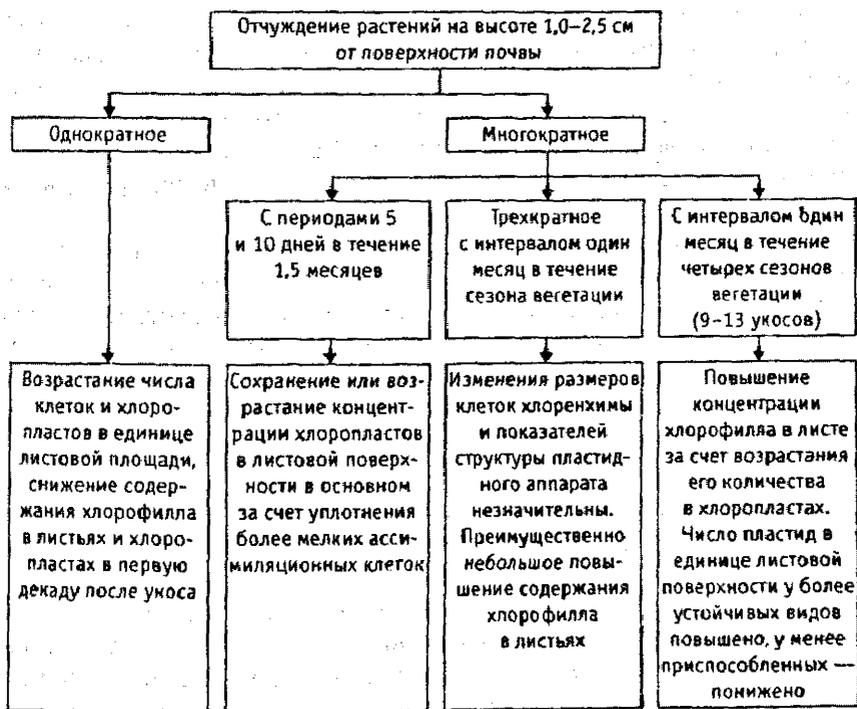


Рис. 54. Особенности проявления частичной компенсации ассимиляционной поверхности у растений степей Центральной Тывы при повторном отрастании

При срезании растений усиливается фенотипическое варьирование количественных признаков, что обусловлено изменением корневых отношений, ростовыми процессами и формированием структуры пластидного аппарата листьев, а также большей чувствительностью отавы к воздействию метеорологических факторов (табл.58). При этом у повторно отрастающих растений наблюдаются повышенные максимальные и пониженные минимальные значения анатомических характеристик листьев, их оводненности и структуры фотосинтетического аппарата. Для отавы также характерны более высокие наибольшие и наименьшие величины реального водного дефицита и интенсивности завядания побегов. Отметим, что в большинстве случаев виды растений, отличающиеся повышенной экологической пластичностью, сохраняют это свойство и в отавах.

Уменьшение срезаемой доли растений повышает устойчивость отавы к воздействию экстремальных метеорологических факторов, при этом в отрастающих листьях направленность изменений количественных показателей (оводненности, реального водного дефицита, скорости завядания, содержания хлорофилла, водорастворимых углеводов, общего азота) сохраняется, но амплитуда их отклонений от контроля снижается. Так, после однократного срезания 40% зеленой массы отмечается более быстрое восстановление исходного уровня сахаров, не наблюдается характерного для низкого укуса снижения концентрации хлорофилла в листьях в первую декаду отрастания.

В целом, после однократного удаления разной доли растений видовые особенности темпов накопления отавы в основном сохраняются. Но с увеличением отчуждаемой массы возрастает степень использования имеющихся ресурсов на восстановление утраченной ассимиляционной поверхности, с чем в нашем случае может быть связано снижение содержания хлорофилла, более интенсивные изменения водного режима у особей в первую декаду после низкого укуса.

При многократном частом срезании растений на разной высоте согласованность темпов повторного отрастания у одного и того же вида в основном нарушается, что, вероятно, обусловлено более глубокими изменениями в растительном организме, о чем, в частности, могут свидетельствовать резкие изменения водного режима и концентрации хлорофилла. С увеличением интервала между укусами корреляции между вариантами отчуждения восстанавливаются и более быстро у растений с менее интенсивными процес-

Фенотипическое варьирование количественных признаков
у неповрежденных растений (I) и отрастающих после срезания надземной массы (II)

Показатель	<i>Stipa pennata</i>	<i>Achnatherum splendens</i>	<i>Festuca valesiaca</i>	<i>Carex pediformis</i>	<i>Artemisia frigida</i>	<i>Phlomis tuberosa</i>	<i>Iris humilis</i>
Диаметр клетки хлоренхимы (у двудольных диаметр палисадной клетки), мкм	9,5–10,9(I)	8,5–11,9	13,3–15,9	11,3–13,2	11,3–16,8	10,6–13,0	35,2–40,9
	8,5–12,8(II)	7,8–12,3	12,2–16,6	9,7–14,6	12,0–21,5	7,8–11,6	26,1–41,3
Число клеток хлоренхимы в 1 см ² листа, млн	5,5–9,4	4,8–7,4	1,2–1,9	4,4–6,5	1,4–4,1	0,9–1,6	0,6–0,9
	5,2–10,0	4,1–11,4	1,4–2,3	4,1–7,6	0,7–2,6	1,1–5,2	0,6–1,4
Число хлоропластов в 1 см ² листа, млн	76,9–112,0	66,9–101,6	22,9–30,1	53,9–78,5	23,9–71,0	37,7–58,2	26,7–34,4
	62,5–129,8	49,0–143,9	23,8–42,9	44,6–95,1	14,6–46,6	27,4–57,9	23,6–53,8
Содержание хлорофилла в листе, мг/г сырой массы	0,91–2,20	0,93–1,96	1,01–2,00	1,06–2,68	0,91–2,13	1,40–2,04	0,63–1,38
	0,85–2,70	0,67–2,09	1,24–2,88	0,58–3,00	0,90–2,25	0,45–2,19	0,62–1,33
Содержание хлорофилла в хлоропласте, мг × 10 ⁻⁹	0,29–0,57	0,47–0,84	–	0,36–0,68	0,46–0,62	0,46–0,66	1,00–1,86
	0,24–0,55	0,34–0,88	–	0,22–0,51	0,54–1,18	0,36–0,70	0,47–1,49
Оводненность листьев, % к сырой массе	33,9–56,7	50,8–63,8	30,5–51,2	20,4–55,3	40,5–74,0	62,6–73,6	71,5–82,9
	28,6–64,1	49,5–62,2	27,8–54,2	19,1–70,2	41,2–80,7	63,9–79,8	68,4–85,0
Реальный водный дефицит, %	1,6–32,4	2,0–11,5	9,4–47,4	1,2–41,9	1,4–28,5	10,5–18,0	4,5–21,1
	4,3–46,5	2,3–16,4	13,9–50,0	1,5–51,8	2,1–42,6	11,0–34,1	6,6–28,0
Отдача воды срезанными побегами за 4 часа, % к первоначальной массе	19,6–41,1	21,6–38,9	30,9–36,4	10,9–41,8	4,9–25,6	21,5–41,7	6,3–25,8
	13,8–53,7	25,2–40,5	44,6–53,4	11,0–43,8	5,5–42,6	38,5–48,4	5,7–20,2
Дневная интенсивность транспирации, г/г × ч	0,13–1,77	–	0,18–1,36	0,14–2,47	0,07–1,44	0,29–2,68	0,08–2,19
	0,13–2,14	–	0,15–2,98	0,17–1,64	0,05–1,54	0,11–1,83	0,04–1,89

сами отрастания. Вместе с тем, отмеченное при промежутках между укосами в 30 и 40 дней более резкое снижение уровня сахаров в подземных и надземных органах растений после удаления большей массы, возможно, нарушит согласованность темпов отрастания в последующие сезоны.

Подводя итоги, отметим, что устойчивость степных растений к периодическому срезанию надземной массы обеспечивается их биоморфологическими и экологическими особенностями, такими как розеточная и полурозеточная формы роста, большой запас почек в зоне возобновления, хорошо развитая корневая система, а также быстрым формированием структуры листа и его пластидного аппарата, интенсивными темпами восстановления водного режима. Вместе с тем, при повторном отрастании растений, различающихся по жизненным формам, способам формирования отавы и устойчивости к отчуждению надземной массы, проявляется одинаковая направленность изменений количественных эколого-физиологических признаков, зависящая от высоты, частоты и длительности воздействия укосов.

7.2. Сравнительная оценка скашивания и выпаса

Сопоставление силы влияния выпаса и скашивания на травяные сообщества проводились многими авторами. В частности, подчеркивалось, что срезание растений не учитывает следующие моменты выпаса: вытаптывание, скусывание побегов на разной высоте (Culley et al., 1933). К недостаткам срезания относится также часто более высокое количество удаленной травы по сравнению с выпасом. Но вместе с тем авторы заключают, что, несмотря на эти ограничения, метод срезания может быть использован для получения большой информации.

Опыты П.А.Вошинина (1935) по влиянию примерно одинаковой нагрузки выпаса и скашивания на сеяное пастбище в течение одного года не выявили различий по характеру отрастания как травостоя в целом, так и отдельных его видов и компонентов. И.В.Лариным (1934) было высказано предположение, что такие элементы выпаса как вытаптывание и действие экскрементов в первый год опыта, вероятно, еще не оказывают существенного влияния, определяющую роль в этом случае играет многократное отчуждение, вызывающее повторное отрастание растений.

В то же время Е.В.Никитина (1936) наблюдала, что на пастбищах Тянь-Шаня отрастание отавы по срезанию растений составляет 94,1% отрастания по стравливанию, причем первоначально оно менее энергично, но, постепенно увеличиваясь, интенсивность его ростовых процессов достигает уровня стравливаемого травостоя. В последнее время выявлено, что тиамин, находящийся в слюне рогатого скота, вызывает ускорение роста скусанных растений (Vittoria, Rendina, 1960; Jameson, 1964; Reardon et al., 1974 и др.), но вместе с тем, степень его воздействия различна даже для разных генотипов одного вида (Fily et al., 1991).

Отделение действия скусывания от совместного влияния стравливания и вытаптывания показало (Шенников, Бологовская, 1927), что в первом случае не повреждались несъедобные растения, они быстро разрастались и ухудшали кормовые достоинства пастбища. D.A.Jameson (1963), анализируя данные многих авторов по влиянию выпаса и скашивания заключает, что воздействие обоих факторов на травостой примерно одно и то же, когда количество и видовая насыщенность удаленной травы одинаковы. Т.А.Работновым (1974) также подчеркивалось, что скусывание и вытаптывание растений проявляется по-разному, но в значительной мере их влияние сводится к отчуждению растительной массы.

Учитывая, что несмотря на множество различий, основным общим моментом при выпасе и срезании растений является удаление части надземных побегов, сопоставим ряд характеристик у одних и тех же видов на стравленном пастбище и при воздействии низких укусов с периодами один и два месяца в течение нескольких лет. В обоих случаях масса надземных побегов снижается из-за уменьшения их высоты и размеров листовых пластинок. Отметим также сокращение объемов хлоренхимных клеток и толщины листьев, небольшое понижение числа пластид в клетке. При этом у более устойчивых *Carex pediformis* и *Iris humilis* чаще, чем у *Artemisia frigida*, наблюдалось возрастание концентрации клеток и хлоропластов в листе, что может свидетельствовать о проявлении частичной компенсации убыли пластидного запаса растений. У менее приспособленного вида *Stipa pennata*, напротив, имеет место снижение плотности хлоропластов в листе и возрастание содержания хлорофилла в пластидах.

Как под воздействием выпаса, так и после многократных укусов в листьях степных растений увеличивается концентрация зеленых пигментов, повышается подвижность водообменных процессов. Причем эти изменения более выражены у растений после низких

отчуждений с интервалом один месяц, так как в этом случае удаление надземной массы особей было больше и чаще.

Об этом свидетельствует также одновременный анализ *Carex pediformis* на деградированном пастбище и после четырехлетнего низкого срезания побегов, проведенный в 1989 г. (табл.59). Такое сопоставление выявило, что у особей после укусов, особенно с периодом один месяц, наблюдалось более резкое снижение массы побегов, которое сопровождалось более интенсивным возрастанием скорости их завядания и водного дефицита, а также бóльшим падением уровня сахаров в подземных органах. Изменения этих показателей у растений IV стадии дигрессии близки к таковым при отчуждении надземной массы в течение одного-двух летних периодов.

В целом на пастбище в связи с нерегулярностью выпаса, скусыванием и сбиванием копытами разной доли особей, пути проявления частичной компенсации убыли пластидного запаса в структуре фотосинтетического аппарата растений выражены менее четко, чем

Таблица 59

Влияние выпаса и низких периодических укусов на некоторые показатели побегов *Carex pediformis*, 12.06.1989 г.

Показатель	Вариант			
	Контроль (I стадия дигрессии)	Сравненное пастбище (IV стадия дигрессии)	Низкое срезание побегов в 1985–1988 гг. с интервалом	
			два месяца	один месяц
Абсолютно сухая масса побега, мг	53,2±4,82	20,2±1,39	6,5±0,52	3,7±0,30
Содержание воды, % к сырой массе:				
в листьях	34,0±0,88	37,2±0,76	34,2±0,99	32,6±0,06
в корневых системах	22,3±0,69	24,6±0,82	21,6±0,51	22,1±0,33
Отдача влаги срезанными побегами за 4 часа, % к исходной массе	10,9±0,24	17,5±0,48	17,6±0,42	20,0±0,63
Реальный водный дефицит, %	36,3±1,23	33,5±1,62	39,3±1,54	43,7±2,02
Содержание хлорофилла в листьях, мг/г сырой массы	1,89±0,05	2,81±0,19	2,88±0,15	2,82±0,11
Содержание в корневых системах, % к абсолютно сухой массе:				
общего азота	0,62	1,09	0,66	0,65
водорастворимых углеводов	2,57	2,28	1,68	1,58

при низких периодических укосах. Отмечаемые признаки ухудшения жизненного состояния особей при усилении пастбищной нагрузки: уменьшение массы и глубины проникновения корневых систем, сокращение количества и длины побегов, усиление партикуляции, — во многом напоминают ускоренное старение растений (Кожевникова, Трулевич, 1971 и др.). Практическое отсутствие генеративных побегов, снижение высоты вегетативных побегов и размеров их листьев, уменьшение толщины листовой пластинки за счет сокращения объемов клеток или числа слоев мезофилла, понижение пластидного наполнения клетки, наблюдаемые нами при усиленном выпасе и многократных укосах, также можно рассматривать как изменения в том же направлении, что и старение. Вместе с тем, большая подвижность водообменных процессов, высокое содержание хлорофилла в листьях и хлоропластах, повышенная концентрация пластид в листьях устойчивых видов свидетельствуют об адаптивных изменениях, возможно, направленных на ускоренное развитие особей после снятия стресса.

Таким образом, низкое срезание побегов в течение нескольких лет и воздействие усиленного выпаса вызывают близкие изменения размеров анатомических структур и эколого-физиологических характеристик степных растений, сочетающие признаки ускоренного старения и адаптивных реакций, направленных на более быстрое развитие побегов после снятия стрессового фактора. Степень этих изменений зависит от видовой принадлежности, величины повреждений и длительности их действия.

Глава 8

Некоторые аспекты

рационального использования степных пастбищ

Для сохранения продуктивности и видового состава степных пастбищ необходимо их рациональное использование, которое более совершенно при создании крупнозагонной системы выпаса. В последние годы этот метод ведения пастбищного хозяйства находит распространение в Сибири, в частности, в Хакасии (Горшкова, 1991). В сухостепной зоне Тывы также более эффективен регулируемый выпас в загонах, количество животных в них должно соответствовать запасам пастбищного корма.

В средние по погодным условиям годы стравливать пастбища овцами лучше 2 раза с периодом 35–40 дней с коэффициентом использования травостоя 40–50%. В сухие годы можно проводить однократное стравливание не более 30–40% выросшей кормовой массы, что уменьшит гибель растений и будет способствовать их лучшему отрастанию при наступлении благоприятных условий. Во влажные и теплые сезоны возможно трехкратное стравливание пастбищ. При этом, учитывая часто повторяющиеся весенние засухи, важно уменьшить коэффициент использования травостоя до 20–30% в позднелетний период. В зависимости от состояния пастбищ 3–5-летние циклы стравливаний можно сочетать с их отдыхом в течение года.

Большое воздействие на состояние отавы оказывают погодные условия отдельных лет. Растения, испытывающие низкие укусы, более чувствительны к перенесению засухи и медленнее восстанавливаются после выпадения осадков по сравнению с особями после удаления меньшей доли надземной фитомассы. Сопоставление отавности отдельных видов растений в разные по погодным условиям годы выявило их неодинаковое реагирование на экстремальные метеорологические факторы среды, что, например, позволяет рекомендовать более частое стравливание пастбищ с преобладанием полыни холодной (с коэффициентом использования 20–40%) или осоки стоповидной (с коэффициентом использования 40–50%) при хорошем увлажнении, когда они достаточно интенсивно отрастают; в засушливые периоды возможно чуть интенсивнее использовать типчаковые травостои, учитывая, что типчак быстрее восстанавливается при появлении благоприятных условий.

Таким образом, для составления научно обоснованного календаря циклов скармливания важно учитывать региональные особенности повторного отрастания растений при различных метеорологических условиях и разной степени отчуждения надземной фитомассы.

Литература

Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н. Влияние пастбищного удаления фитомассы на продуктивность растительности // Млекопитающие в наземных экосистемах. — М.: Наука, 1985. — С.27-37.

Абдаладзе О.Г. Влияние антропогенного фактора на CO_2 — газообмен некоторых растений субальпийского луга Центрального Кавказа // Вестн. Грузинск. бот. об-ва. — 1988. — VIII. — С.133-142.

Абрамов А.Ф. Растворимые углеводы и крахмал в кормах Якутии // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1986. — №4. — С.53-55.

Агаев Ф.Н., Сатородова-Биянжи Г.Б., Мухина Н.А. Особенности химического состава зеленой массы клевера лугового при многократном скашивании // Сб. научн. трудов по прикл. ботан., генет. и селекции. — 1988. — Т.120. — С.55-63.

Алексеев А.М. О молекулярной структуре внутриклеточной воды и ее возможном физиологическом значении // Состояние воды и водный обмен у культурных растений. — М.: Наука, 1971. — С.11-23.

Алексеев Л.Н. Водный режим луговых растений в связи с экологическими условиями: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1976. — 46 с.

Андреев Н.Г. Урожайность сенокосных угодий при различных сроках скашивания // Проблемы животноводства. — 1937. — №6. — С.1957-1960.

Афанасьев Н.А., Ротова Н.П. Влияние пастбищной нагрузки на степные экосистемы // Продуктивность сенокосов и пастбищ. — Новосибирск: Наука, 1986. — С.59-61.

Багаутдинова Р.И. Роль морфофизиологических корреляций в формировании фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральск. ун-т, 1978. — С.79-92.

Багаутдинова Р.И. Морфофизиологические корреляции и функциональная целостность растительного организма // Физиология картофеля. — Свердловск: Уральск. ун-т, 1985. — С.36-51.

Багаутдинова Р.И., Иванова Н.И. Структурные изменения фотосинтетического аппарата при частичной дефолиации растений картофеля // Вопросы регуляции фотосинтеза. — Свердловск, 1973. — Сб.3. — С.125-130.

Багаутдинова Р.И., Мокроносов А.Т., Грищук Г.И. Изменение фотосинтетического аппарата при нарушении морфофизиологических корреляций у растений // Биол. науки. — 1976. — №11. — С.87-92.

Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П., Мокроносов А.Т. Структура и функциональная активность ассимилирующих органов у растений разных систематических и экологических групп // Тез. докл. 12-го Междунар. ботан. конгр. — Л., 1975. — Т.2. — С.418.

Баранов П.А. Анатомические исследования в группе ксерофитов // Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та. — 1923. — Вып.2. — С.28–31.

Баранов П.А. Материалы к анатомии горных растений. II. Опыт сравнительно-анатомической характеристики горных ксерофитов и мезофитов // Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та. — 1925. — Вып.8. — С.1–39.

Баринев М.Г. Мезоструктура фотосинтетического аппарата растений разных климатических зон. — Сер. принтеров «Науч. докл.» Коми научн. центр УрО АН СССР, 1988. — Вып.200. — 20 с.

Барышников В.Г. О закономерностях роста листа злака // Бюлл. МОИП, нов. сер. — 1949. — Отд. бот. — Т.54, вып.3. — С.42–52.

Барьетас П.К. Накопление сухой массы при искусственном уменьшении листовой площади хлопчатника // Докл. АН УзССР. — 1961. — №4. — С.50–53.

Батороева И.С. Анатомическое строение вегетативных органов пастбищных растений // Эколого-биологические особенности растений и фитоценозов Забайкалья. — Улан-Удэ, 1989. — С.43–49.

Бегучев П.П. Материалы к опытному изучению пастбищных и сенокосных свойств культурных кормовых многолетников Нижнего Поволжья // Журн. опытно-агротехн. Юго-Востока. — 1930. — Т.8, вып.1. — С.47–73.

Березина О.В., Корчагин Ю.Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Ботан. журн. — 1987. — Т.72, №4. — С.535–541.

Бехаев Т. Эксперименты по изучению сезонных изменений роста злаков // Сб. материалов XII Международного конгресса по луговодству. — М.: Колос, 1977. — Т.1. — С.98–101.

Бобровская Н.И. Особенности водного режима доминантов // Пустыни Заалтайского Гоби. Характеристика растений-доминантов. — Л.: Наука, 1988. — С.107–134.

Бобровская Н.И., Свешникова В.М. Водный режим // Сухие степи Монгольской Народной Республики. — Л.: Наука, 1988. — Ч.2. — С.31–52.

Болодон Н.Б. Влияние различной интенсивности использования на урожай искусственного луга // Проблемы животноводства. — 1937. — №7. — С.179–181.

Борзенкова Р.А., Мокронос А.Т. Роль фитогормонов в биогенезе хлоропластов // Физиол. раст. — 1976. — Т.23, вып.3. — С.490–496.

Борисова Н.В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер.3: Геоботан. — 1965. — Вып.17. — С.64–99.

Борисова-Гуленкова М.А. Способы отрастания побегов после скашивания // Уч. зап. Московск. гос. пед. ин-та. — 1959. — Т.С, вып.5. — С.183–202.

Брант А.Б., Тагеева С.В. Оптические параметры растительных организмов. — М.: Наука, 1967. — 302 с.

Бутник А.А. Адаптация анатомического строения видов семейства *Cheporodiaceae Vent.* к аридным условиям: Автореф. дис... д-ра биол. наук. — Ташкент, 1984. — 41 с.

Вайцеховская Е.Р. Содержание минеральных элементов в биомассе луговых растений долины реки Киренги при различных способах использования // Экология. — 1990. — №3. — С.75–77.

Вайцеховская Е.Р., Фролова М.В. Изменение питательных качеств луговых растений под влиянием выпаса // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1988. — №6. — С.117–120.

Василевская В.К. О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений // Ботан. журн. — 1938. — Т.23, №4. — С.304–320.

Василевская В.К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. — 1940. — Вып.14, №62. — С.48–158.

Василевская В.К. Анатомическое строение плодовых Копет-Дага в различных условиях культуры // Сов. ботаника. — 1941. — №1/2. — С.108–126.

Василевская В.К. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Пробл. ботаники. — 1950. — Вып.1. — С.264–281.

Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. — Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. — 183 с.

Василевская В.К. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана // Пробл. современной ботаники. — М.-Л.: Наука, 1965а. — Т.2. — С.5–17.

Василевская В.К. Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер.3: Геоботан. — 1965б. — Вып.17. — С.125–134.

Васильев Ю.И., Цветкова Б.М. Водный режим и метаболизм растений // Смены пустынной и субальпийской растительности при пастбищном использовании. — Алма-Ата: Наука, 1982. — С.144–155.

Варминг Е. Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений). — СПб., 1902. — 474 с.

Вихирева-Васильева В.В. Анатомическое строение листа некоторых арктических осок // Ботан. журн. — 1972. — Т.57. — №3. — С.373–381.

Власюк И.И. Влияние осенних укусов на зимостойкость и урожайность люцерны // Проблемы животноводства. — 1937. — №7. — С.174–179.

Вознесенская Е.И. Особенности роста побегов и анатомическое строение листьев некоторых древесных пород // Тр. АН ТаджССР. — 1958. — Т.97. — С.92–251.

Волковинцев В.И. Степные криоаридные почвы. — Новосибирск: Наука, 1978. — 208 с.

Воронина М.Я. *Artemisia frigida Willd.* — полынь холодная. Анатомическая характеристика // Биоконплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. — Л.: Наука, 1969. — Ч.2. — С.123.

Вошнин П.А. К методике изучения отавности пастбищных растений и травостоев // Сенокосы и пастбища. — М.: ВИК, 1935. — Вып.1. — С.171–201.

Гаталей Ю.В. Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Ботан. журн. — 1984. — Т.69, №5. — С.569–584.

Гаталей Ю.В., Милашвили Т.Р. Системы распределения пластид в листьях двудольных // Ботан. журн. — 1986. — Т.71, №12. — С.1579–1593.

Гасанов А.М. Опыт эколого-анатомического исследования некоторых растений Азербайджана, произрастающих в различных климатических условиях // Тр. Ин-та ботаники АН АзССР. — 1959. — Т.21. — С.184–268.

Генкель П.А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения // Тр. Ин-та физиол. растений АН СССР. — 1946. — Т.5, вып.1. — 238 с.

Гезалян М.Г. Зависимость водного режима листьев от корнеобеспеченности растений // Онтогенез высших растений. — Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1970. — С.292–298.

Годнев Т.Н., Калишевич С.В. Наблюдения над увеличением числа и размеров хлоропластов и накоплением в них хлорофилла во время роста листьев // Сб. памяти акад. В.Н.Любименко. — Киев: Изд-во АН УССР, 1938. — С.51–66.

Годнев Т.Н., Липская Г.А. К методике определения пигментов в хлоропластах растений // Физиол. раст. — 1965. — Т.12, вып.3. — С.554-557.

Годнев Т.Н., Судник Н.С. О концентрации хлорофилла в хлоропластах листа черешни в зависимости от светового режима // Физиол. раст. — 1956. — Т.3, вып.4. — С.352-354.

Гордеева Т.К., Ларин И.В. Естественная растительность полупустынь Прикаспия как кормовая база животноводства. — М.-Л.: Наука, 1965. — 160 с.

Гортикова Н.Н. К вопросу о влиянии размеров листовой площади на рост и развитие растений // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер.4: Эксперим. ботан. — 1940. — Вып.4. — С.101-110.

Горшкова А.А. Пастбищная дигрессия естественных фитоценозов в условиях Балаганской лесостепи // Изв. Восточн. филиала АН СССР. — 1957. — №2. — С.109-114.

Горшкова А.А. Продуцирование зеленой массы растениями и фитоценозами в течение сезона // Тр. Вост.-Сиб. биол. ин-та СО АН СССР. Ботаника — 1962. — Вып.1. — С.100-113.

Горшкова А.А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — М.: Наука, 1966. — 274 с.

Горшкова А.А. Пастбища Забайкалья. — Иркутск, 1973. — 160 с.

Горшкова А.А. Ритмика развития и экологии степных растений Забайкалья // Ботан. журн. — 1975. — Т.60, №6. — С.889-893.

Горшкова А.А. Эксплуатация степных пастбищ и смена на них растительности // Естественные кормовые ресурсы СССР и их использование. — М.: Наука, 1978. — С.140-152.

Горшкова А.А. Основные черты пастбищной дигрессии в степных сообществах Сибири // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1983. — №4. — С.51-54.

Горшкова А.А. Степные пастбища Сибири и их рациональное использование // Продуктивность сенокосов и пастбищ. — Новосибирск: Наука, 1986. — С.123-127.

Горшкова А.А. Устойчивость к выпасу различных типов пастбищ // Сенокосы и пастбища Сибири. — Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1989а. — С.4-12.

Горшкова А.А. Опустынивание степных сообществ Центральной Тувы как результат нерационального природопользования // Советско-монгольский эксперимент «Убсу-Нур»: Тез. докл. многостор. совещ. стран-членов СЭВ. — Пушино, 1989б. — С.26-27.

Горшкова А.А. Особенности формирования продуктивности степных сообществ Центральной Тувы // Информац. пробл. изуч.

биосферы. Убсунурская котловина — природная модель биосферы. — Пушкино, 1990. — С.184–200.

Горшкова А.А. Восстановление продуктивности степных пастбищ Хакасии при крупнозагонной системе выпаса овец: Методические рекомендации. — Абакан, 1991. — 20 с.

Горшкова А.А., Буркова В.М. Интенсивность транспирации у степных растений Бурят-Монгольской АССР // Ботан. журн. — 1955. — Т.40, №5. — С.709–715.

Горшкова А.А., Гринева Н.Ф. Изменение экологии и структуры степных сообществ под влиянием пастбищного режима // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. — Новосибирск: Наука, 1977. — С.153–182.

Горшкова А.А., Зверева Г.К. Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. — Новосибирск: Наука, 1982. — С.19–41.

Горшкова А.А., Зверева Г.К. Экология степных растений Тувы. — Новосибирск: Наука, 1988. — 116 с.

Горшкова А.А., Копытова Л.Д., Сливак А.И. Эколого-физиологическая характеристика степных растений Забайкалья // Научные чтения памяти М.Г.Попова. Десятое чтение. — Иркутск: Вост.-Сиб. книж. изд-во, 1968. — С.3–30.

Горшкова А.А., Монгуш Л.Т. Степные пастбища Центральной Тувы (Улут-Хемская котловина). — Кызыл: Тувинск. книж. изд-во, 1992. — 109 с.

Горшкова А.А., Полюшкин А.П. Отавность степных пастбищных растений Сибири // Научн.-техн. бюл. — 1983. — Вып.24: Пути увеличения производства кормов и улучшения их качества в Зауралье, Сибири и на Дальнем Востоке. — С.42–47.

Горшкова А.А., Семенова-Тян-Шанская А.М. О продвижении на север под влиянием пастбы южностепных и полупустынных растений // Ботан. журн. — 1952. — Т.37, №5. — С.671–678.

Горшкова А.А., Яблокова Л.П., Назын-Оол О.А. Основные черты водного режима степных растений Тувы // Растительные сообщества Тувы. — Новосибирск: Наука, 1982. — С.140–154.

Горышина Т.К. Сезонные изменения фотосинтеза у травянистых растений лесостепной дубравы в связи с динамикой пластидного аппарата листа // Экология. — 1978. — №6. — С.14–19.

Горышина Т.К. Экологические характеристики строения листа и пластидного аппарата у некоторых растений Камчатки // Экология. — 1987. — №4. — С.8–14.

Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. — 204 с.

Горышина Т.К., Заботина Л.Н. Исследование ассимиляционного аппарата некоторых видов растений под пологом елового леса и на субальпийском лугу в Карпатах // Лесоведение. — 1977. — №2. — С.20–28.

Горышина Т.К., Заботина Л.Н., Пружина Е.Г. Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности // Экология. — 1975. — №5. — С.15–22.

Горышина Т.К., Зауралова-Пепеляева Н.О. О пластидном аппарате в листьях водных и прибрежных растений // Экология. — 1983. — №5. — С.25–33.

Горышина Т.К., Нахуцришвили Г.Ш., Хецуриани Л.Д. О некоторых анатомо-физиологических особенностях фотосинтетического аппарата высокогорных растений Центрального Кавказа // Экология. — 1985. — №5. — С.7–14.

Горышина Т.К., Пружина Е.Г. Сезонная динамика пластидного аппарата у травянистых растений лесостепной дубравы // Вопр. экологической анатомии и физиологии растений. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. — С.60–83 (Тр. Петергоф. биол. ин-та; №27).

Горышина Т.К., Секе З.А. Сравнительное исследование сезонной динамики структуры ассимиляционного аппарата листа у ранневесеннего эфемероида в дубовых лесах Центральной и Восточной Европы // Лесоведение. — 1982. — №1. — С.61–67.

Горышина Т.К., Хецуриани Л.Д. Особенности фотосинтетического аппарата листа у некоторых растений субальпийских лугов Центрального Кавказа // Экология. — 1980. — №5. — С.21–26.

Григорьев Ю.С. Сравнительно-экологическое исследование ксерофитизации высших растений. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — 157 с.

Григорьев Ю.С. О некоторых общих закономерностях ксерофитизации высших растений // Проблемы освоения пустынь. — 1968. — №5. — С.3–13.

Гупало П.И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. — М.: Наука, 1969. — 252 с.

Гусев А.Н. Современные представления о структуре воды и белковых веществ и об их связи с изучением водного режима растений // Водный режим с.-х. растений. — М.: Наука, 1969. — С.72–93.

Гусельников Е.П. Влияние скашивания лугового травостоя в ранних стадиях развития на формирование отав // Ботан. журн. — 1936. — Т.21, №2. — С.231–243.

Давыдов В.А. Влияние дефолиации на фотосинтетическую активность листового аппарата растений // Физиол. раст. — 1986. — Т.33, вып.1. — С.51–55.

Джексон Д.К. Продуктивность и устойчивость райграса многолетнего (S-23) в зависимости от высоты срезания // Сб. материалов XII Международного конгресса по луговодству. — М.: Колос, 1977. — Т.2. — С.89–92.

Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской Народной Республики. — Л.: Наука, 1985. — 236 с.

Дьяченко А.П. Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1978. — С.93–102.

Дымина Г.Д. Продуктивность степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. — Новосибирск: Наука, 1982. — С.86–94.

Есеев В.И. Пастбища юго-востока. — Чкалов, 1954. — 340 с.

Есеев В.И., Слугина А.Ф. Отавы и их использование в засушливых и сухих степях // Кормодобывание. — 1938. — Вып.4. — С.43–104.

Елесова Н.В. Отавность основных кормовых растений Центральной Кулунды // Современные вопросы кормопроизводства. — Новосибирск: СО РАСХН, 1992. — С.161–171.

Ершова Э.А. Изменение степной растительности межгорных котловин под влиянием антропогенного фактора // Географические проблемы использования межгорных котловин Алтае-Саянской горной области: Тез. докл. — Барнаул, 1986. — С.61–63.

Есенова С. Водный режим на пастбищах разной степени использования // Смены пустынной и субальпийской растительности при пастбищном использовании. — Алма-Ата: Наука, 1982. — С.130–144.

Есенова С. Водный режим псаммофитов Таукумов // Эколого-физиологические исследования пустынных фитоценозов. — Алма-Ата: Наука, 1987. — С.104–118.

Ефимцев Н.А. Климатический очерк // Природные условия Тувинской автономной области. — М.: Изд-во АН СССР, 1957. — С.46–65.

Жаткамбаев Ж.Ж. Транспирация и расход воды растениями-эдикаторами основных сообществ в пустынных степях Центрального Кавказа: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Л., 1961. — 17 с.

Журавлева Н.А. Механизм устьичных движений, продукционный процесс и эволюция. — Новосибирск: Наука, 1992. — 140 с.

Заленский В.Р. О признаках засухоустойчивости у растений юго-востока // Сельск. и лесн. хоз-во. — 1922. — №1-2. — С.125-135.

Зверева Г.К. Динамика накопления надземной фитомассы у степных растений Тувы после отчуждения // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1990. — №3. — С.38-42.

Зверева Г.К. Содержание азота и растворимых углеводов у степных растений Тувы // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1994. — №1-2. — С.46-52.

Зверева Г.К. Влияние отчуждений надземной массы на содержание азота и растворимых углеводов у степных растений Тувы // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1995. — №3-4. — С.65-71.

Зверева Г.К. Биологические особенности и повторное отрастание растений степей Центральной Тувы: Автореф. дис... д-ра биол. наук. — Новосибирск, 1998. — 32 с.

Зверева Г.К. Интенсивность завядания срезанных листьев растений Центральной Тувы и Приобской лесостепи // Ботан. журн. — 2002. — Т.87, №6. — С.99-105.

Зимица Т.А. Особенности биологии овощных культур на Сахалине. — Новосибирск, 1976. — 445 с.

Зяткова Л.К. Тува // Алтай-Саянская горная область. — М.: Наука. — С.333-362.

Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботан. журн. — 1950. — Т.35, №2. — С.171-185.

Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. О транспирации защитных полос в условиях Деркульской степи // Ботан. журн. — 1953. — Т.38, №2. — С.167-184.

Иванова Н.А. Влияние дефолиации на строение устьичного аппарата и фотосинтетическую активность листьев // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральск. ун-т, 1978. — С.132-136.

Измайлова Н.Н. О водном режиме *Artemisia frigida* Willd. // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. — Л.: Наука, 1977. — С.207-214.

Измайлова Н.Н. Водный режим // Степи Восточного Хангая. — М.: Наука, 1986. — С.99-126.

Изютский П.П. Влияние удаления ветвей и сучьев на состояние древесных пород // Зап. Харьковск. с.-х. ин-та. — 1955. — Т.10 (47). — С.33-39.

Исамбаев А.И. Чий блестящий на юго-востоке Казахстана. — Алма-Ата: Наука, 1985. — 85 с.

Казарян В.О. О влиянии мощности корневой системы на фотосинтетическую активность листьев и накопление хлорофилла // Докл. АН Арм.ССР. — 1966. — Т.42, №2. — С.304–308.

Казарян В.О. Старение высших растений. — М.: Наука, 1969. — 314 с.

Казарян В.О. Физиологические аспекты эволюции от древесных к травам. — Л.: Наука, 1990. — 348 с.

Казарян В.О., Авунджян Э.С., Карапетян К.А. О природе омолаживающего влияния формовки на деревья и кустарники // Докл. АН Арм.ССР. — 1958. — Т.26, №3. — С.187–191.

Казарян В.О., Аконова Ж.М. Влияние корневых метаболитов на фотосинтез и образование хлорофилла в листьях // Тр. Бот. ин-та АН Арм.ССР. — 1972. — Т.18. — С.17–23.

Казарян В.О., Давтян В.А. Сопряженное изменение поверхности и функциональной активности листьев и всасывающих корней в онтогенезе растений // Ботан. журн. Армении. — 1966. — Т.19, №1. — С.30–41.

Казарян В.О., Давтян В.А. О зависимости активности фотосинтеза растений от мощности и метаболической деятельности корней // Биол. журн. Армении. — 1967. — Т.20, №11. — С.49–58.

Казарян В.О., Давтян В.А., Геворкян И.А. и др. Изменение физиологического состояния листьев при увеличении их корнеобеспеченности // Тр. Ботан. ин-та АН Арм.ССР. — 1977. — Т.20. — С.33–44.

Казарян В.О., Есаян Г.С. Влияние обрезки на рост и жизнедеятельность листьев абрикоса // Изв. АН Арм.ССР. Биол. науки. — 1961. — Т.14, №2. — С.17–26.

Казарян В.О., Карапетян К.А. О влиянии обрезки на фотосинтетическую активность листьев плодовых и декоративных пород // Изв. АН Арм.ССР. Биол. науки. — 1964. — Т.17, №10. — С.3–13.

Казарян В.О., Чилингарян А.А. Влияние обрезки на скорость изменения некоторых физиологических показателей листьев тополя // Тр. Ботан. ин-та АН Арм.ССР. — 1972. — Т.18. — С.73–79.

Калинина А.В. Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики // Тр. Монгольск. комиссии. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — Вып.60. — 128 с.

Калинина А.В. Растительный покров и естественные кормовые ресурсы // Природные условия Тувинской авт. области. — М.: Изд-во АН СССР, 1957. — С.162–190.

Калинина А.В. Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики. — Л.: Наука, 1974. — 187 с.

Карпилов Ю.С. Влияние механического повреждения листьев на некоторые показатели обмена веществ и урожай кукурузы при различных условиях минерального питания // Тр. Казанск. с.-х. ин-та. — 1960. — Т.40, №1. — С.81-92.

Карпилов Ю.С. Влияние уменьшения ассимиляционной площади и условий азотно-фосфорного питания в начале вегетации на некоторые физиологические процессы и урожайность кукурузы: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Казань, 1962. — 18 с.

Кахнович Л.В., Климович А.С. Фотосинтетический аппарат в зависимости от интенсивности света // Физиол. раст. — 1971. — Т.18, вып.5. — С.839-897.

Кернер Х., Нахуцришвили Г.Ш. Влияние выпаса на водообмен растительности // Экологические исследования высокогорных лугов Кавказа. — Тбилиси: Мецниереба, 1987. — С.99-120.

Кириллов М.В. Почвенно-географический очерк Дзун-Хемчикского района Тувинской автономной области // Тр. Томск. ун-та. — 1954. — Т.130. — С.10-14.

Кириченко И.Г., Шабанова Л.В., Лысенко В.В. Особенности антропогенных смен растительности полукустарничковых пустынь // Проблемы освоения пустынь. — 1984. — №4. — С.8-14.

Кишин И.К. Рост листьев многолетних злаков // Онтогенез травянистых поликарпических растений. — Свердловск: Уральск. ун-т, 1977. — С.17-35.

Кишин И.К. Динамика роста и генеративного развития многолетних злаков: Автореф. дис... д-ра биол. наук. — Свердловск, 1987. — 38 с.

Киселева Т.М. Структура листа и пластидного аппарата некоторых травянистых видов елового леса // Ботан. журн. — 1977. — Т.62, №7. — С.1011-1015.

Киселева Т.М. Особенности фотосинтетического аппарата у некоторых трав и кустарничков елового леса в связи с экологическими условиями: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Л., 1980. — 20 с.

Кияшко П.И. Влияние обрезки на физиологические процессы у плодовых деревьев // Сад и огород. — 1951. — №10. — С.24-25.

Клапп Э. Сенокосы и пастбища. — М., 1961. — 614 с.

Кожеевникова Н.Д., Трулевич Н.В. Сухие степи Внутреннего Тянь-Шаня. — Фрунзе: Илим, 1971. — 210 с.

Козлова Н.И. О запасных углеводах у многолетних трав первого года жизни // Ботан. журн. — 1962а. — Т.42, №3. — С.405-408.

Козлова Н.И. Запасные углеводы многолетних трав в связи с различными способами использования // Бюл. МОИП, отд. биол. — 19626. — Т.67, вып.2. — С.124-127.

Коитиро А., Дзюндзабуро Н., Киеси Т. Влияние прищипывания верхушки на рост, передвижение и накопление углеводов в растениях кукурузы // Proc. Stor. Sci. Soc. Japan. — 1967. — Vol.36, №4. — P.481-488 / Рж Раст-во, 1968, 11.55.285.

Колотицец И.А. Физиологическое действие обрезки // Сад и огород. — 1957. — №12. — С.34-36.

Колтиков Д.И. Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов // Памяти акад. Н.А.Максимова. — М.: Изд-во АН СССР, 1957. — С.57-68.

Колтиков Д.И. Опыт эколого-физиологической оценки приспособлений к засухе телаксерофитов и гигроксерофитов // Физиология засухоустойчивости растений. — М.: Наука, 1971. — С.287-299.

Конюшков Н.С. Проблема рационального использования пастбищ и сенокосов // Вопросы кормодобывания. — М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1947. — С.109-119.

Конюшков Н.С., Михайлова Е.Ф., Михайлова А.Ф. Отавность многолетних луговых растений // Сенокосы и пастбища. — М.: ВИК, 1935. — Вып.1. — С.145-151.

Копытова Л.Д. Запас воды в степных сообществах Забайкалья и ее расход на транспирацию: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Иркутск, 1974. — 22 с.

Копытова Л.Д., Горшкова А.А. Запас воды в сообществах и расход на транспирацию растений // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. — Новосибирск: Наука, 1977. — С.53-95.

Коссович Н.Л. Физиологический анализ в рубках ухода за лесом // Лесн. хоз-во и лесозэксплуатация. — 1936. — №10. — С.44-48.

Кренке Н.П. Хирургия растений (травматология). — М.: Новая деревня, 1928. — 657 с.

Крылов П.Н. Путевые заметки об Урянхайской земле // Зап. Рус. геогр. об-ва по общ. геогр. — 1903. — Т.34, №2. — 167 с.

Крячко А.А. Влияние высоты стравливания на урожай многолетних злаковых травостоев: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Л.-Пушкин, 1969. — 22 с.

Куперман И.А., Куприянов А.Н. Реакция растений пшеницы на механические повреждения надземных и подземных органов // Физиология приспособления растений к почвенным условиям. — Новосибирск: Наука, 1973. — С.78-88.

Куренкова С.В. Содержание и состояние пигментов // Физиология и биохимия многолетних трав на Севере. — Л.: Наука, 1982. — С.19–30.

Кушев С.Л. Рельеф // Природные условия Тувинской автономной области. — М.: Изд-во АН СССР, 1957. — С.11–45.

Кушниренко М.Д., Гончарова Э.А., Бондарь Е.М. Методы изучения водного обмена и засухоустойчивости плодовых растений. — Кишинев: Изд-во АН Молд. ССР, 1970. — 79 с.

Лавренко Е.М. О взаимоотношениях между растениями и средой в степных фитоценозах // Почвоведение. — 1941. — №3. — С.42–58.

Лавренко Е.М., Волкова Е.А., Карамышева З.В. и др. Ботанико-географические и картографические исследования в Монгольской Народной Республике // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. — Пушино, 1988. — С.137–159.

Лавренко Е.М., Свешникова В.М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение) // Журн. общ. биологии. — 1965. — Т.26, №3. — С.261–275.

Лажин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высшая школа, 1980. — 293 с.

Лажина Е.И. Трансформация растительного покрова степной зоны. Степь // Антропогенная трансформация растительного покрова Западной Сибири. — Новосибирск: Наука, 1992. — С.76–93.

Ларин И.В. Методика изучения отавности растений // Сов. ботаника. — 1934. — №1. — С.95–101.

Ларин И.В. Насколько интенсивно надо стравливать пастбища // Проблемы животноводства. — 1935. — №4–5. — С.31–35.

Ларин И.В. Очередные задачи геоботанических исследований кормовых площадей // Ботан. журн. — 1936а. — Т.21, №2. — С.244–252.

Ларин И.В. Материалы по динамике растительной массы и химических веществ травостоев в течение вегетационного периода в различных зонах СССР // Тр. Ин-та физ. геогр. АН СССР. — 1936б. — Вып.21. — 142 с.

Ларин И.В. Сроки сенокосения // Проблемы животноводства. — 1937. — №6. — С.62–73.

Ларин И.В. Как интенсивно стравливать пастбища // Сов. ботаника. — 1938. — №1. — С.98–100.

Ларин И.В. Пастбищеоборот. — М.-Л.: Сельхозгиз, 1960. — 251 с.

Ларин И.В., Агабабян Ш.М., Работнов Т.А. и др. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. — М.-Л., 1950. — Т.1. — 668 с.

Ларин И.В., Гордеева Т.К. Некоторые итоги ботанико-кормовых работ в полупустыне Волго-Уральского междуречья на Джаныбекском стационаре // Докл. ВАСХНИЛ. — 1958. — Вып.4. — С.3-6.

Лебедев С.И., Киряцева О.Х. О роли пигментов пластид в процессе роста растений // Физиол. раст. — 1966. — Т.13, вып.5. — С.781-789.

Липаева Л.И. О строении листьев пустынных растений Южного Прибалхашья // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1952. — Т.57, №5. — С.67-73.

Липаева Л.И. О некоторых внутренних и внешних соотношениях в строении водопроводящей системы и транспирационного аппарата растений // Тр. Ин-та физиол. растений АН СССР. — 1954. — Т.8, вып.2. — С.270-298.

Липаева Л.И. О некоторых соотношениях в строении листьев растения в связи с температурами и влажностью воздуха их местобитаний // Тр. Ин-та физиол. растений АН СССР. — 1955. — Т.9. — С.254-268.

Лиф. Е.Л., Стайлс В., Дикенсон Е. Физиологические процессы, влияющие на продуктивность злакового травостоя при интенсивном его использовании // Сб. материалов XII Международного конгресса по луговодству. — М.: Колос, 1977. — Т.1. — С.129-132.

Лихачев А.Н. Формирование отавы некоторых луговых растений при сенокосном и пастбищном использовании // Учен. зап. Московск. гос. пед. ин-та. — 1959. — Т.С, вып.5. — С.53-90.

Львов С.Д., Березнеговская Л.Н. К вопросу о динамике углеводов и водного баланса в листьях табака в зависимости от яруса и производимых ломок // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. — 1934. — Сер.4, вып.1. — С.135-170.

Любименко В.Н. К вопросу о функциональной энергии листа в фотосинтезе // Изв. Петроградск. научн. ин-та им. П.Ф. Лесгафта. — 1921. — Т.4. — С.175-186.

Любименко В.Н., Петелина А.М. Еще к вопросу о функциональной энергии листа в фотосинтезе (1922) // Избр. тр. — Киев: Изд-во АН УССР, 1963. — Т.1. — С.135-144.

Макаров А. О динамике растительного покрова и отавности полупустынных пастбищ // Сов. ботаника. — 1940. — №2. — С.80-81.

Максимов П.В. К вопросу об отавности культурных и дикорастущих трав // Сов. ботаника. — 1937. — №1. — С.136-139.

Методы биохимического исследования растений / А.И.Ермаков, В.В.Арасимович, М.И.Смирнова-Иконникова и др. — Л.: Колос, 1972. — 456 с.

Миляева Л.С. Рельеф Тувинских котловин // Закономерности развития рельефа Северной Азии. — Новосибирск: Наука, 1982. — С.106–115.

Мирошниченко Ю.М. Динамика продуктивности и отавность фитоценозов в степях МНР // Эколого-биологическая и хозяйственная характеристика степных и луговых растительных сообществ Забайкалья. — Улан-Удэ, 1973. — С.123–134.

Мирошниченко Ю.М. Воздействие пастбищной дигрессии на продуктивность и химизм фитоценозов в аридных районах Северной Африки и Евразии // Роль животных в функционировании экосистем. — М.: Наука, 1975. — С.85–89.

Михеев В.А. Использование отавы естественных сенокосов лесостепной и степной зоны под выпас // Проблемы животноводства. — 1936. — №6. — С.88–97.

Мовсисянц А.П. Использование сеяных и естественных пастбищ. — М.: Колос, 1976. — 272 с.

Мокроносков А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральск. ун-т, 1978. — С.5–30.

Мокроносков А.Т., Багаутдинова Р.И. Компенсаторные явления в регулировании фотосинтеза // Зап. Свердловск. отд-ния ВБО. — 1970. — Вып.5. — С.68–76.

Мокроносков А.Т., Багаутдинова Р.И. Динамика хлоропластов в листьях картофеля // Физиология растений. — 1974. — Т.21, вып.6. — С.1132–1138.

Мокроносков А.Т., Багаутдинова Р.И., Бубнова Е.А., Кобелева И.В. Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой ткани листа // Физиология растений. — 1973. — Т.20, вып.6. — С.1191–1197.

Мокроносков А.Т., Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П. и др. Структурная и функциональная динамика листа в онтогенезе // Вопросы регуляции фотосинтеза. — Свердловск, 1973. — Сб.3. — С.33–44.

Мокроносков А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. — 1978. — Т.61, вып.3. — С.113–133.

Мокроносков А.Т., Иванова Н.А. Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений // Физиология растений. — 1971. — Т.18, вып.4. — С.668–676.

Мокроносков А.Т., Штахова Т.В. Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных

растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральск. ун-т, 1978. — С.103-107.

Морозов А.С. Углеводный обмен в луговых травах в связи с различными режимами их срезания и использования // Докл. ВАСХНИЛ. — 1958. — Вып.11. — С.17-19.

Мусатова К.М. Динамика массы, питательности веществ и отавность растительности основных типов пастбищ и сенокосов лесостепной зоны Западно-Сибирского края // Ботан. журн. — 1939. — Т.24, №2. — С.135-156.

Намзалов Б.Б. Пастбищная дигрессия карагановой полынно-злаковой опустыненной степи в Хемчикской котловине в Туве // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол. наук. — 1982. — №15, вып.3. — С.24-35.

Намзалов Б.Б. Степи Южной Сибири. — Новосибирск-Улан-Удэ, 1994. — 309 с.

Нахуцишвили Г.Ш. Экологический анализ влияния деятельности человека на высокогорные луга Кавказа // Экология. — 1990. — №3. — С.3-7.

Нахуцишвили Г.Ш., Кернер Х. О водном режиме субальпийского луга Центрального Кавказа // Докл. АН СССР. — 1982. — Т.267, №1. — С.243-245.

Нахуцишвили Г.Ш., Хечуриани Л.Д., Тулашвили Н.И. Влияние деятельности человека на эколого-физиологические особенности высокогорных растений // Сообщ. АН Груз.ССР. — 1982. — Т.105, №1. — С.121-124.

Нахуцишвили Г.Ш., Чернуска А. Экологический анализ влияния выпаса на высокогорные луга Центрального Кавказа // Докл. АН СССР. — 1982. — Т.267, №2. — С.503-505.

Нахуцишвили Г.Ш., Чернуска А. Влияние выпаса на структуру, микроклимат и энергообмен фитоценозов // Экологические исследования высокогорных лугов Казбеги. — Тбилиси: Мецниереба, 1987. — С.17-43.

Некрасова Л.Ф. Сезонная динамика запасных углеводов у пустынных растений Карсаклайского плато // Ботан. журн. — 1949. — Т.34, №1. — С.51-64.

Никитина Е.В. Отавность некоторых видов пастбищ Тянь-Шаня // Тр. Киргизск. НИИ животноводства. — 1936. — Вып.2. — С.135-184.

Никитина Е.В. Динамика побегообразования и пластических веществ у дикорастущих кормовых растений при различных сроках и формах использования их на лугах и пастбищах // Ботан. журн. — 1940. — Т.25, №1. — С.68-74.

Николаевский В.Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Ботан. журн. — 1970. — Т.55, №10. — С.1442–1449.

Николаевский В.Г. Пути специализации структуры листа у злаков трибы *Triticeae* Dum. // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1972. — Т.77, №5. — С.103–114.

Николаевский В.Г., Николаевская Л.Д. К эколого-анатомической характеристике ксероморфных злаков степей и прерий // Экология. — 1972. — №5. — С.43–51.

Никольская Н.И. Транспирация злаков в условиях лесостепи // Ботан. журн. — 1968. — Т.53, №10. — С.1390–1399.

Ничипорович А.А. О потере воды срезанными растениями в процессе завядания // Опытная агрономия Юго-Востока. — 1926. — Т.3, вып.1. — С.79–92.

Новогрудский Д.М. Зависимость суточных изменений содержания воды в листьях и узелках кущения пшеницы от изменений их водоемкости // Докл. АН СССР. — 1946. — Т.52, №9. — С.823–825.

Носин В.А. Почвенный покров // Природные условия Тувинской автономной области. — М.: Изд-во АН СССР, 1957. — С.129–161.

Носин В.А. Почвы Тувы. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 342 с.

Определитель растений Тувинской АССР / М.Н.Ломоносова, И.М.Красноборов, Е.Ф.Пеньковская и др. — Новосибирск: Наука, 1984. — 335 с.

Орлов И.П. Основные вопросы сенокосения и сеноуборки // Проблемы животноводства. — 1938. — №5. — С.139–152.

Петшиков Н.С. Взаимосвязь водного режима и некоторых физиологических процессов растений с их продуктивностью в условиях различного водоснабжения // Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — С.3–22.

Петров Б.Ф. К характеристике почвенного покрова Тувинской автономной области (Центральная и Западная Тува) // Тр. Южно-Енисейской комплексной экспедиции. — 1952. — Вып.1. — С.1–55.

Пешкова Н.В. Восстановление некоторых Сурегасеае после зоогенных и антропогенных повреждений // Тр. Ин-та экологии растений и животных. — 1979. — Вып.125. — С.27–31.

Плохинский Н.А. Математические методы в биологии. — М.: Изд-во МГУ, 1978. — 264 с.

Полюшкин А.П., Горшкова А.А. Способность степных пастбищных растений к повторному отрастанию // Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. — Новосибирск: Наука, 1979. — С.50–116.

Пружина Е.Г. Пластидный аппарат некоторых летневегетирующих травянистых видов лесостепной дубравы // *Вопр. экологической анатомии и физиологии растений.* — Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. — С.100–104 (Гр. Петергоф. биол. ин-та; №27).

Пьянков В.И., Вознесенская Е.В., Кондрачук А.В., Кузьмин А.Н. и др. Сравнительная характеристика фотосинтетического аппарата горных и пустынных растений семейства *Chenopodiaceae* с C_4 -типом фиксации CO_2 // *Ботан. журн.* — 1993. — Т.78, №10. — С.45–58.

Работнов Т.А. Луговедение. — М.: Изд-во МГУ, 1974. — 320 с.

Ракицкая Т.В., Кахнович Л.В. Содержание пигментов в листьях и хлоропластах некоторых растений // *Вестн. Белорус. ун-та*, 1973. — Сер. II, №3. — С.49–51.

Ракицкая Т.В., Кахнович Л.В. Характеристика фотосинтетического аппарата некоторых ксерофитов // *Вестн. Белорус. ун-та.* — 1974. — Сер. II, №1. — С.40–44.

Растительные сообщества Тувы. — Новосибирск: Наука, 1982. — 208 с.

Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. — Новосибирск: Наука, 1985. — 256 с.

Ревякина М.П. Способность пастбищных растений к повторному отрастанию // *Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии.* — Новосибирск: Наука, 1982. — С.129–132.

Рейнус Р.М. Углеводный обмен растений в условиях высокогорий Памира: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Л., 1960. — 18 с.

Ромашев П.И. Влияние выпаса на агрономические свойства почвы // *Сенокосы и пастбища.* — М.: ВИК, 1935. — Вып. I. — С.166–170.

Рубин Б.А., Германова В.Ф. Влияние корневых систем на формирование фотосинтетического аппарата // *Докл. АН СССР.* — 1956. — Т.107, №5. — С.757–760.

Рубин Б.А., Германова В.Ф. О синтезе пигментов в корнях // *Докл. АН СССР.* — 1959. — Т.124, №4. — С.940–943.

Рубин Б.А., Германова-Гавриленко В.Ф. Содержание Fe-порфиринов в корнях в связи с их способностью к зеленению // *Докл. АН СССР.* — 1960. — Т.135, №2. — С.478–481.

Сабиров Б. Углеводный обмен кустарников, полукустарников и деревьев Юго-Западного Кызылкума: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Ташкент, 1971. — 29 с.

Сабиров Г. Биолого-экологические особенности и водный режим основных кормовых растений Устюрта: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Ташкент, 1982. — 19 с.

Савинкин А.П. Водный режим пустынных пастбищ и богарных посевов в подзоне бурых почв Казахстана: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Алма-Ата, 1973. — 28 с.

Савинкин А.П., Лысенко В.В., Шабанова Л.В. Водный и солевой режим на пастбищах разной степени использования // Смены пустынной и субальпийской растительности при пастбищном использовании. — Алма-Ата: Наука, 1982. — С.48–63.

Савченко И.В. Изменение ковыльных пастбищ Забайкалья под влиянием выпаса // Ботан. журн. — 1972. — Т.57, №9. — С.1133–1137.

Савченко И.В. Влияние выпаса на растительность степных пастбищ Забайкалья // Эколого-биологическая и хозяйственная характеристика степных и луговых растительных сообществ Забайкалья. — Улан-Удэ, 1973. — С.104–114.

Сапожников Д.И., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Ботан. журн. — 1978. — Т.63, №11. — С.1586–1592.

Севешникова В.М. Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира // Тр. Памирской биол. станции Ботан. ин-та. — 1962. — Т.19. — 247 с.

Севешникова В.М. Доминанты казахстанских степей. — Л.: Наука, 1979. — 192 с.

Севешникова В.М. Водный режим дерновинных злаков Евразийской степной области // Ботан. журн. — 1993. — Т.78, №8. — С.67–73.

Севешникова В.М., Бобровская П.И. *Artemisia frigida* Willd. — полынь холодная. Водный режим // Биокомплексные исследования в Казахстане. — Л.: Наука, 1969. — Ч.2. — С.126–127.

Синнот Э. Морфогенез растений. — М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. — 603 с.

Смелов С.П. Теоретические основы лугопастбищного хозяйства // Проблемы животноводства. — 1936. — №11. — С.3–18.

Смелов С.П. Методы изучения отавности растений на сенокосах и пастбищах // Проблемы животноводства. — 1937а. — №8. — С.155–157.

Смелов С.П. Вегетативное возобновление луговых злаков // Ботан. журн. — 1937б. — Т.22, №3. — С.296–325.

Смелов С.П. Динамика запасных пластических веществ у луговых трав // Химизация социал. земледелия. — 1937в. — №5. — С.84–95.

Смелов С.П. Биологические основы луговодства. — М.: ОГИЗ Сельхозгиз, 1947. — 232 с.

Стелов С.П. Теоретические основы луговодства. — М.: Колос, 1966. — 367 с.

Стелов С.П., Морозов А.С. О локализации запасных питательных веществ у луговых злаков // Ботан. журн. — 1939а. — Т.24, №2. — С.155–165.

Стелов С.П., Морозов А.С. Динамика запасных углеводов у главных луговых злаков по фенофазам // Сов. ботаника. — 1939б. — №5. — С.18–30.

Снытко В.А., Нефедьева Л.Г., Дудыкина С.С. Изменение продуктивности степных экосистем под влиянием пастбищного режима // Современные проблемы географии экосистем: Тез. докл. Всесоюз. совещ. — М., 1984. — С.297–299.

Соболевская К.А. Растительность Тувы. — Новосибирск: Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1950. — 140 с.

Соболевская К.А. Конспект флоры Тувы. — Новосибирск: Наука, 1953. — 245 с.

Соболевская К.А. Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени // Материалы по истории флоры и растительности СССР. — 1958. — Вып.3. — С.249–315.

Солонько Г.Н. О некоторых закономерностях ксерофилизации растений // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. — 1974. — №1. — С.53–58.

Танфильев В.Г. О влиянии выхаса на степные злаки // Сов. ботаника. — 1939. — №3. — С.100–105.

Тужихин Г.А. Наблюдения над отавностью многолетних трав // Сов. ботаника. — 1939. — №4. — С.111–126.

Фролов А.К. Ассимиляционный аппарат кустарников под пологом лесостепной дубравы // Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. — С.91–100 (Тр. Петергоф. биол. ин-та; №27).

Цельникер Ю.Л. Ритмы роста тканей, хлоропластов и детерминация признаков световой и теневой структуры листа у клена остролистного // Физиол. раст. — 1973. — Т.20, вып.6. — С.1182–1190.

Цельникер Ю.Л. Влияние интенсивности света на число и размеры хлоропластов у древесных пород // Физиол. раст. — 1975. — Т.22, №2. — С.262–268.

Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. — М.: Наука, 1978. — 215 с.

Цельникер Ю.Л., Хазанов В.С. Оптические свойства световых и теневых листьев и их компонентов // Лесоведение. — 1971. — №2. — С.7–14.

Чепикова А.Р. Содержание азота в надземной массе и корнях многолетних злаковых трав различного возраста // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1964. — Т.69, №2. — С.138-139.

Чеснейшая З.А. Исследование ассимиляционного аппарата лесного подростка в связи с условиями освещенности под пологом лесостепной дубравы // Вестн. ЛГУ. Биология. — 1975. — Вып.4, №21. — С.59-79.

Шабанова Л.В. Ассимиляционная деятельность при антропогенных сменах на пастбищах // Смены пустынной и субальпийской растительности при пастбищном использовании. — Алма-Ата: Наука, 1982. — С.63-73.

Шатохина Н.Г. Влияние хозяйственной нагрузки на структуру степей Западной Сибири и Казахстана // Продуктивность сенокосов и пастбищ. — Новосибирск: Наука, 1986. — С.64-67.

Шевченко В. Опыты по изучению влияния искусственного уменьшения ассимиляционной поверхности листьев у хлебов на образовании урожая // Тр. по защите растений. — 1933. — Сер.3, вып.3. — С.44-60.

Шенников А.П., Бологовская Р.П. Введение в геоботаническое обоснование организации пастбищ на севере. — Вологда, 1927. — 122 с.

Шеретъев С.Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. — Л.: Ботан. ин-т АН СССР, 1990. — 110 с.

Шеретъев С.Н., Мамушина Н.С. О дефиците водного насыщения в листьях травянистых растений // Ботан. журн. — 1997. — Т.82, №4. — С.102-113.

Шишкин Б.К. Очерки Урянхайского края // Изв. Томск. ун-та. — 1914. — Кн.60. — С.1-327.

Шлидт В.М. Математические методы в ботанике. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. — 288 с.

Шретер А.И. Карта растительности Тувинской области // Природные условия Тувинской авт. области. — М.: Изд-во АН СССР. — 1957. — С.190-191.

Щеглова О.А., Чернышева Е.В. Влияние механического уменьшения листовой площади на развитие растений, накопление сухой массы и урожай зерна у яровой пшеницы и ячменя // Тр. по защите раст. — 1933. — Сер.3, вып. 3. — С.73-111.

Эзау К. Анатомия семенных растений. — М.: Мир, 1980. — Кн.2. — С.227-558.

Эйдельман З.М. Влияние механического уменьшения листовой площади на рост и развитие культурных растений в связи с методикой учета повреждений от болезней // Тр. по защите раст. — 1933. — Сер.3, вып.3. — С.15–43.

Эйдельман З.М., Банкул Е.А. Влияние механического уменьшения листовой площади и разных условий питания на накопление сухого вещества у злаков // Тр. по защите раст. — 1933. — Сер.3, вып.3. — С.113–130.

Юнатов А.А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики // Тр. Монгольск. комиссии. — 1954. — Вып.56. — 351 с.

Юсуфов А.Г. Целостность и способность к регенерации у растений // Ботан. журн. — 1972. — Т.57, №12. — С.1533–1546.

Юсуфов А.Г. Роль процессов регенерации в онтогенезе растений // Журн. общ. биол. — 1982. — Т.43, №6. — С.788–798.

Яблокова Л.П. Осмотическое давление, сосущая сила и фракционный состав воды листьев степных ксерофитов Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. — Новосибирск: Наука, 1982. — С.41–47.

Якушкина Н.И., Пушкина Г.П. Некоторые особенности влияния гиббереллина и кинетина на содержание хлорофилла и процесс фосфорилирования в проростках кукурузы // Физиол. раст. — 1971. — Т.18, №5. — С.898–903.

Янишевский Д.Е. К характеристике осок засушливых областей Союза ССР // Сов. ботаника. — 1937. — №4. — С.46–69.

Begg J.E., Wright M.J. Growth and development of leaves from intercalary meristems in *Phalaris arundinacea* L. // Nature. — 1962. — Vol.194, №4833. — P.1097–1098.

Bowden D.M., Taylor D.K., Davis W.E.P. Watersoluble carbohydrates in orchardgrass and mixed forages // Canad. Journ. Plant Sci. — 1968. — Vol. 48, №1. — P.9–15.

Bukey F.S., Weaver J.E. Effect of frequent clipping on the underground food reserves of certain prairie grass // Ecology. — 1939. — Vol.20, №2. — P.246–252.

Busso C.A., Mueller R.J., Richards J.H. Effects of drought and defoliation of bud viability in two caespitose grasses // Ann. Bot. — 1989. — Vol.63, №4. — P.477–485.

Čatský I. Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves // Biol. Plantarum. Praha. — 1962. — №4. — P.306–314.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // *Tohoku J. Agric. Res.* — 1965. — Vol.16, N°1. — P.1-12.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 5. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops // *Proc. Crop Sci. Japan.* — 1970. — Vol.39. — P.418-425.

Coughenour M.B., McNaughton S.J., Wallace L.L. Responses of an African tallgrass (*Hyparrhenia filipendula* Stapf.) to defoliation and limitations of water and nitrogen // *Oecologia.* — 1985a. — Vol.68, N°1. — P.80-86.

Coughenour M.B., McNaughton S.J., Wallace L.L. Responses of an African tallgrass (*Hyparrhenia filipendula* Stapf.) to frequent defoliation, nitrogen, and water: a limit of adaptation to herbivory // *Oecologia.* — 1985b. — Vol.68, N°1. — P.105-110.

Culley M.J., Campbell R.S., Canfield R.H. Values and limitations of clipped quadrats // *Ecology.* — 1933. — N°14. — P.35-39.

Diemer M.W., Pfadenhauer J. Effects of differential defoliation on shoot growth, density and phytomass of three graminoids in a calcareous fen // *Oikos.* — 1987. — Vol.50, N°2. — P.183-190.

Fily M., Tosca C., Balent G. Réaction a un composé salivaire et tolérance a la coupe de génotypes de *Dactylis glomerata* L. issus de populations ayant une expérience contrastée du pâturage // *Agronomie.* — 1991. — Vol.11, N°1. — P.247-257 / *РЖ Ботаника.* — 1992. — 6B4451.

Gold W.G., Caldwell M.M. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. III. Photosynthesis, canopy structure and light interception // *Oecologia.* — 1990. — Vol.82, N°1. — P.12-17.

Jameson D.A. Responses of individual plants to harvesting // *Botan. Rev.* — 1963. — Vol.29, N°4. — P.532-594.

Jameson D.A. Forage plant physiology and soil-range relationships. Effect of defoliation on forage plant physiology // *Am. Soc. Agron. Special Publ.* — 1964. — N°5. — P.67-80.

Julander O. Effect of clipping on herbage and flower stalk production of three summer range forbs // *Journ. Range Manag.* — 1968. — Vol.21, N°2. — P.74-79.

Kariya K., Tsunoda S. Relationship of chlorophyll content, chloroplast area index and leaf photosynthesis rate in Brassica // *Tohoku J. of Agricultural Res.* — 1972. — Vol.23, N°1. — P.1-14.

Kariya K., Tsunoda S. Chloroplast characters and the photosynthetic rate of cultivated Brassica species // *Tohoku L. of Agricultural Res.* — 1973. — Vol.24, N°1. — P.1-13.

Krans J.V., Beard J.B. Effects of clipping on growth and physiology of «Marion» Kentucky bluegrass // *Crop Sci.* — 1985. — Vol.25, N°1. — P.17-20.

Kreil W., Kartoffen H., Schrader A. Gefäßversuche über den Einfluß verschiedener Schnittabstände auf die Ertragsbildung einiger Gräser // *Z. Landeskultur.* — 1968. — Bd.9, N°2. — S.151-163.

MacDougall W.B., Penfound W.T. Anatomy of deciduous forest plants // *Ecology.* — 1928. — Vol.9. — P.349-353.

McNaughton S.J. Interactive regulation of grass yield and chemical properties by defoliation, a salivary chemical, and inorganic nutrition // *Oecologia.* — 1985. — Vol.65, N°4. — P.478-486.

Mihaliak C.A., Lincoln D.E. Plant biomass partitioning and chemical defense: Response to defoliation and nitrate limitation // *Oecologia.* — 1989. — Vol.80, N°1. — P.122-126.

Motazedian I., Charrow S.H. Defoliation effects on forage dry matter production of a perennial ryegrass — subclover pasture // *Agronomy Journ.* — 1986. — Vol.78, N°4. — P.581-584.

Nowak P.S., Caldwell M.M. A test of compensatory photosynthesis in the field: implication for herbivory tolerance // *Oecologia.* — 1984. — Vol.61, N°3. — P.313-318.

Paulsen G.M., Smith D. Influences of several management practices on growth characteristics and available carbohydrate content of smooth brome grass // *Agron. Journ.* — 1968. — Vol.60, N°4. — P.375-379.

Possingham J.V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // *Planta.* — 1969. — Vol.86, N°2. — P.186-194.

Prioul J.L. CO₂ transfer resistances and leaf structural characteristics // *Abstracts of XII Intern. Bot. Congr.* — L.: Nauka, 1975. — Vol.2. — P.411.

Rapoport H.E., Travis R.L. Alfalfa root growth, cambial activity, and carbohydrate dynamics during the regrowth cycle // *Crop Science.* — 1984. — Vol.24, N°5. — P.899-903.

Reardon P.O., Leinweber C.L., Merrill L.B. Response of sideoats grama to animal saliva and thiamine // *Journ. Range management.* — 1974. — N°27. — P.400-401.

Richards J.H. Root growth response to defoliation in two Agropyron bunchgrasses: field observations with an improved root periscope // *Oecologia.* — 1984. — Vol.64, N°1. — P.21-25.

Robertson J.H. Effect of frequent slipping on the development of certain grass seedlings // *Plant Physiol.* — 1933. — Vol.8, N°3. — P.425-447.

Sestak Z. Determination of chlorophylls a and b // Plant photosynthetic production. — The Hague, 1971. — P.672-701.

Shields L.M. Leaf zeromorphy as related to physiological and structural influences // The Bot. Rev. — 1950. — Vol.16, N°8. — P.399-447.

Stocker O. Über die Höhe das Wasserdefizits bei Pflanzen verschiedener Standorte // Erdzeit Kisezletek. — 1929. — Bd.31. — S.104-114.

Sullivan J.T., Sprague V.G. Reserve carbohydrates in orchard grass cut for hay // Plant Physiol. — 1953. — Vol.28, N°2.

Sundbland K., Robertson K. Harvesting reed sweetgrass (*Glyceria maxima*, *Poaceae*): effects on growth and rhizome storage of carbohydrates // Econ. Botan. — 1988. — Vol.42, N°4. — P.495-502.

Sweet G.B., Wareing P.E. Role of plant growth in regulating photosynthesis // Nature. — 1966. — Vol.210, N°5031. — P.77-79.

Taylor W.E. Effects of artificial defoliation (simulating pest damage) on varieties of upland rice // Exp. Agr. — 1972. — Vol.8, N°1. — P.79-83.

Tomasko D.A., Dawes C.J. Effects of Partial defoliation on remaining intact leaves in the seagrass *Thalassia testudinum* Banks ex König // Bot. Mar. — 1989. — Vol.32, N°3. — P.235-240.

Tuan H.C. Studies on the leaf cells of wheat. Morphology of the mesophyll cells // Acta Bot. Sin. — 1962. — Vol.10. — P.285-291.

Vittoria A., Rendina N. Fattori condizionanti la funzionalità tiaminica in piante superiori e cenni sugli effetti della bocca dei ruminanti sulle erbe pascolative // Acta Med. — 1960. — Vet.6. — P.379-405.

Volfova A., Chvojka L., Friedrich A. The effect of kinetin and auxin on the chloroplast structure and chlorophyll content in wheat coleoptiles // Biol. plant. — 1978. — Vol.20, N°6. — P.440-445.

Wareing P.E., Khalifa M.M., Treharne K.J. Rate-limiting processer in photosynthesis at saturating light intensities // Nature. — 1968. — Vol.220, N°5166. — P.453-457.

Weaver J.E., Clements F.A. Plant ecology. — L., 1929. — 520 p.

Wettstein D. Chlorophyll-letale und der submikroskopische formwechsel der plastiden // Exper. Cell Res. — 1957. — Bd.12, N°3. — S.427-506.

Содержание

Введение	3
Глава 1. Природно-климатические условия Центральной Тывы	4
1.1. Рельеф	4
1.2. Климат	5
1.3. Почвы	6
1.4. Растительность	7
Глава 2. Объекты и методы исследования	10
Глава 3. Способность растений к повторному отрастанию	22
Глава 4. Низкие периодические укусы и повторное отрастание степных растений	32
4.1. Динамика надземной фитомассы	32
4.2. Анатомическое строение и структура пластидного аппарата листьев	43
4.3. Содержание хлорофилла в листьях и хлоропластах	75
4.4. Водный режим отавы	87
4.5. Динамика общего азота и водорастворимых углеводов ...	110
Глава 5. Величина отчуждения и отавность степных растений ...	116
Глава 6. Комплексная оценка воздействия усиленного выпаса на степные растения	134
Глава 7. Характерные особенности повторного отрастания растений степей	146
7.1. Воздействие периодических укусов	146
7.2. Сравнительная оценка скашивания и выпаса	156
Глава 8. Некоторые аспекты рационального использования степных пастбищ	160
Литература	162

Научное издание

Зверева Галина Кимовна

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
ПОВТОРНОГО ОТРАСТАНИЯ РАСТЕНИЙ СТЕПЕЙ**
(на примере Центральной Тывы)

В авторской редакции

Верстка *Е.Н.Рахимов*

Подписано в печать 05.08.2005. Печать Riso. Бумага офсетная.
Формат 60×84/16. Усл. печ. л. 11,75. Тираж 100 экз. Заказ № 87.

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

Отпечатано в типографии ЦПРО
630064 г. Новосибирск, пр. Маркса, 21
тел. (383) 346-48-83, 346-00-78