

УДК 581.524.44 (252.33:545.4)

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БЕЛОСАКСАУЛЬНИКОВ (*HALOXYLON PERSICUM*) РЕПЕТЕКСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (ВОСТОЧНЫЕ КАРАКУМЫ)

© 2007 В.Г. Каплин

Самарская государственная сельскохозяйственная академия, г. Кинель

В псаммогенной сукцессии Восточных Каракумов белосаксаульники сменяют сообщества *Calligonum caput-medusae*. Из 28 микроассоциаций и 18 групп ассоциаций белосаксаульников 19 микроассоциаций и 5 групп ассоциаций сходны по травяным ярусам с кандымовыми (*C. caput-medusae*) сообществами. Доминирующие травы, мхи и напочвенные водоросли в белосаксаульниках в среднем образуют следующий ряд по степени закрепленности песков: *Stipagrostis karelinii* - *S. pennata* - *Heliotropium argusoides* - *S. minor* - *Jurinea derderioides* - *Argusia sogdiana* - *Anisantha tectorum* - *Carex physodes* - Цианопфиты, Chlorophyta - *Tortula desertorum* и являются хорошими индикаторами стадий их зарастания. Центральное положение в белосаксаульниках занимают ассоциации аргузиевой (*H. argusoides*) ветви. Завершающей стадией белосаксаульников и псаммогенной сукцессии являются циклические неравноцветниково-мохово-илаково-белосаксаульные (*Haloxylon persicum* - *Carex physodes* - *Anisantha tectorum* - *Tortula desertorum*) ассоциации.

Главная задача заповедников – сохранение, изучение, мониторинг и восстановление эталонных природных экосистем и генофонда организмов региона. Основным средообразующим компонентом наземных экосистем является растительность. Растительному компоненту принадлежит ведущая роль в формировании структуры биогеоценозов; границы ценопопуляций, биогеоценозов определяются границами фитоценозов. В растительном покрове Репетекского биосферного заповедника преобладают белосаксаульники, занимающие около 60% его площади, являющиеся наиболее характерной формацией Каракумов в целом.

Белый саксаул (*Haloxylon persicum*) - крупный афильный кустарник высотой до 2,5-4,0 м, диаметром кроны до 3,5-10,0 м, с универсальным типом корневой системы, длиной главного стержневого корня до 2-3 м, боковых корней - до 6-9 м. Распространен в песчаных пустынях Ирана, Казахстана, Средней Азии, относится к псаммофилам третьего порядка [6, 19]. Чаще приурочен к мощным современным и древнеэоловым плейстоцен-голоценовым пескам аллювиального происхождения со сравнительно глубоким залеганием грунтовых вод [18]. Существует за счет

почвенной влаги, хотя в благоприятных условиях может использовать и близко залегающие к дневной поверхности пресные и слабоминерализованные воды, достигая значительных размеров. Белый саксаул вступает в генеративную фазу в возрасте 5-9 лет, живет до 40-50 лет. В Каракумах цветет с конца марта до начала второй декады апреля, плодоносит в конце сентября - начале ноября [5, 20, 22, 28].

Саксаульники - наиболее распространенные и ценные пустынные леса, используемые главным образом как пастбища. Их площадь составляет в Казахстане около 10 млн. га, Узбекистане - 0,6, Туркменистане - 13,7 млн. га. Среди них преобладают белосаксаульники [2, 16, 23]. В Туркменистане смешанно- и белосаксаульники занимают 63,4%, в том числе илаковые белосаксаульники (*Haloxylon persicum* - *Carex physodes*) - 39,8% площади Каракумов. Кроме последних в Каракумах выявлены илаковые белосаксаульники с *Ephedra strobilacea*; *Stipagrostis pennata*; кандымами *Calligonum aphyllum*, *C. rubens*, *C. microcarpum*; *Halocnemum strobilaceum*; *Artemisia badhysi*, *Salsola arbuscula*; *S. orientalis*; *S. gemmascens*, *Gamanthus gamocarpus*; *Tamarix ramosissima*, *Alhagi persarum*; эфемеровые (*H.*

persicum - *Anisantha tectorum* + *Eremopyrum orientale*) с *Salsola orientalis* [23], анизантово-уркачиселиковые (*H. persicum* - *Stipagrostis minor* - *Anisantha tectorum*) [10], мохово-илаковые белосаксаульники (*H. persicum* - *C. physodes* - *Tortula desertorum*) [7, 8]. В пустынях Узбекистана описаны илаковые, селиновые, ковыльные (*Stipa caspia*), полынные, эфемеровые, моховые белосаксаульники [16]; Казахстана - песчанополынные (*Artemisia arenaria*), серополынные (*Artemisia terraealbae*), кандымовые, черкезовые (*Salsola richteri*), терескеновые (*Ceratoides papposa*), селиновые, илаковые, эфемероидные, моховые белосаксаульники [18].

В задачи наших исследований входили по возможности наиболее полное выявление белосаксауловых микроассоциаций (типов микрофитоценозов) и ассоциаций (типов фитоценозов), анализ их динамики, взаимодействия и функционирования в естественных, не подверженных хозяйственной деятельности условиях песчаной пустыни Восточные Каракумы на территории Репетекского биосферного заповедника. В настоящее время в Восточных Каракумах исследованы горизонтальная структура неравноцветниково-уркачиселиновых и мохово-илаковых белосаксаульников [9, 11, 13], многолетняя динамика последних [12], получены данные по многолетней динамике возрастных спектров ценопопуляций [8] и численности [17] белого саксаула в разных экологических условиях.

Методика исследований и материал

Изучение горизонтальной структуры белосаксаульников проводилось посредством полной съемки растительности в масштабе 1:200 на грядах и в межгрядовых понижениях в центральной, южной и восточной частях Репетекского заповедника на трансектах общей длиной 8,7 км, шириной 10 м (8,7 га) в июне-ноябре 1994 г. и на ключевых участках 100x100 м общей площадью 4 га в июне 1973, 1987, 1991 гг. На план наносились проекции крон все деревьев, кустарники, кустовые многолетние травы, указывался их порядковый номер. Под этим номером растения заносились в журнал, где отмечались высота расте-

ний, размеры горизонтальных проекций их крон, возрастное и жизненное состояния. Среди возрастных состояний древесных растений и кустовых многолетних трав выделяли ювенильные особи (всходы), имматурные, виргинильные (взрослые вегетативные), молодые, средневозрастные и старые генеративные, сенильные (утратившие способность к цветению и плодоношению) [24, 27]. Жизненное состояние оценивалось по пятибалльной шкале: сухие особи – 1, состояние особей неудовлетворительное – 2, удовлетворительное – 3, хорошее – 4, отличное – 5 [15]. У особей саксаула до 15-16 лет по методике В.М. Арциховского [1] определялся также абсолютный возраст. В зависимости от степени выраженности на плане выделялись участки с доминирующими корневищными и корнеотпрысковыми многолетними травами, однолетниками, где на площадках по 0,25 м² в 4- и 5-кратной повторности учитывали численность их вегетирующих побегов или особей. На трансектах и модельных участках проводили также описание форм рельефа, съемку гипсометрического профиля, отмечали степень подвижности субстрата. Было выявлено и описано 44 типа и подтипа микрофитоценозов и 33 типа фитоценозов.

Динамика белосаксаульников изучалась на основании выявления в них экологических рядов микрофитоценозов и фитоценозов по ведущему природному фактору – степени подвижности песка. В растительных сообществах песчаной пустыни с названным ведущим фактором экологические ряды в значительной мере соответствуют экогенетическим рядам [13]. Кроме того, исследование многолетней динамики растительности проводилось также посредством повторной съемки растительности на ключевых участках.

Результаты исследований

В естественных условиях Восточных Каракумов белосаксаульники приурочены к барханно-бугристым, бугристым незадерненным, ячеистым, ячеисто-бугристым, мелкобугристым слабо-, полузадерненным и задерненным пескам и относятся к двум основным классам ассоциаций: *Haloxylon persicum* –

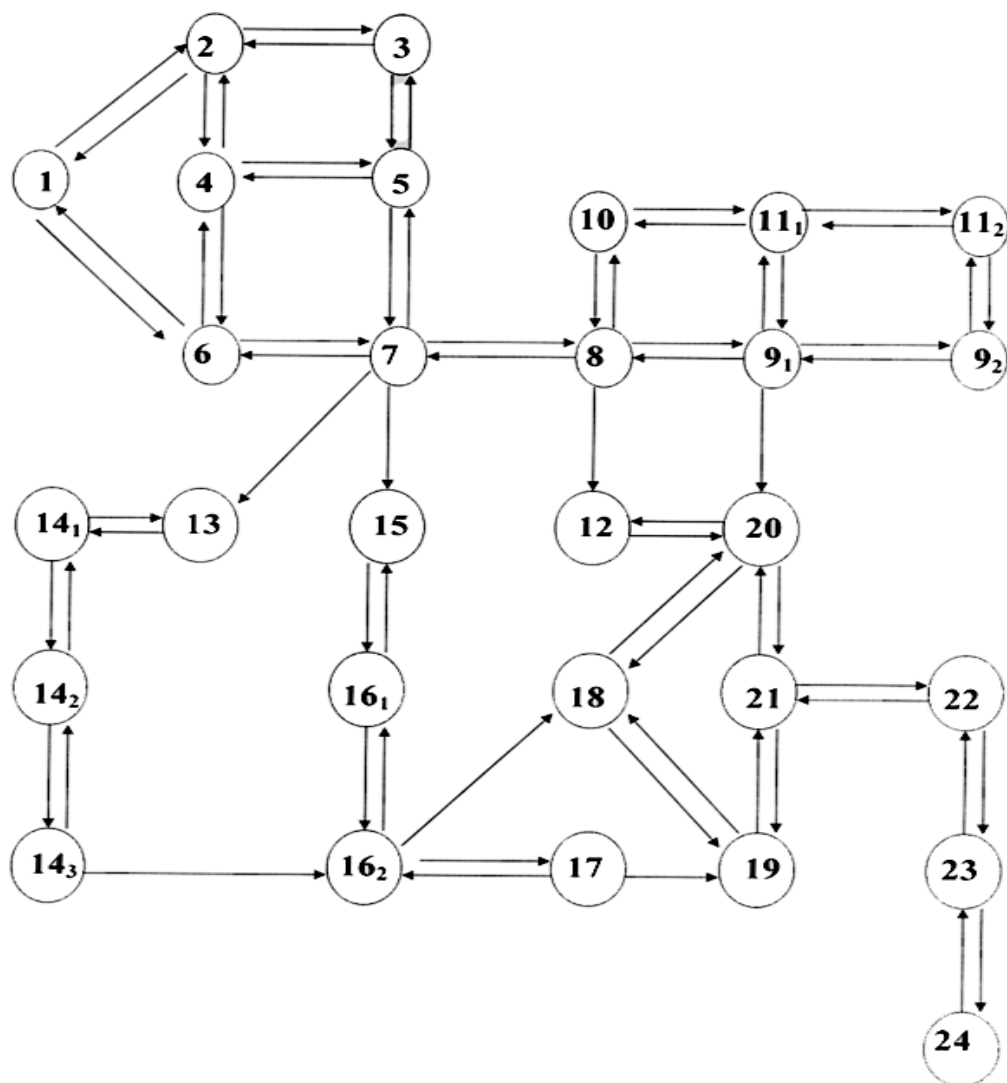


Рис. 1. Динамика микрофитоценозов белосаксаульников (*Haloxylon persicum*)

Типы микрофитоценозов: 1 – Ccm + Hp, HP + Ccm; 2 – Ccm + Hp -, Hp + Ccm – Sk; 3 – Ccm + Hp -, Hp + Ccm – Sk – Ha; 4 – Ccm + Hp -, Hp + Ccm – Sp; 5 – Ccm + Hp -, Hp + Ccm – Sp – Ha; 6 – Ccm + Hp -, Hp + Ccm – Sm; 7 – Ccm + Hp-, Hp + Ccm-, Hp + Sr-, Hp + Es – Sm – Ha; 8 – Ccm + Hp -, Hp + Ccm – Sm – Ha – At; 9₁ – Hp + Ccm-, Hp-, Hp + Ccm + Es – Sm – At; 9₂ – Ccm + Hp - Sm - At + Eph; 10 – Hp + Ccm – Ha – At; 11₁ – Hp + Ccm – At; 11₂ – Hp + Ccm – At – Eph; 12 – Hp + Cs-, Hp + Ccm – Sm – Ha – Cp – At; 13 – Ccm + Hp – Sm – Ha + Jd; 14₁ – Ccm + Hp – Sm - Jd + Ha – At; 14₂ – Ccm + Hp-, Hp – Sm – Jd – At; 14₃ – Ccm + Hp – Sm – Jd + As – At; 15 – Hp + Ccm – Sm – Ha + As; 16₁ – Ccm + Hp-, Hp + Ccm – Sm – As + Ha – At; 16₂ – Ccm + Hp-, Hp + Ccm-, Hp + Ccm + Es-, Hp + Es + Ccm-, Hp + Es-; Hp + Cs – Sm – As – At; 17 – Ccm + Hp – As – At; 18 – Ccm + Hp + Es-, Hp + Es + Ccm-, Es + Hp – Sm – As – Cp – At; 19 – Ccm + Hp-, Hp + Cr-, Es + Cr + Hp – As – Cp – At; 20 – Hp + Ccm-, Hp + Cr + Ce-, Es + Hp – Sm – Cp – At; 21 – Hp + Es + Ccm -, Es + Cr + Hp – Cp – At + Eph; 22 – Hp + Cr + Es-, Es + Hp + Cr – Cp; 23 – Hp-, Hp + Es + Cs-, Es + Hp + Ccm-, Es + Hp + Cr – Cp – C + Ch; 24 – Hp + Es + Ccm – Cp – Td. Сокращенные названия доминирующих видов растений. Деревья: Ce – *Calligonum eriopodum*; кустарники: Ccm – *C. caput-medusae*, Cr – *C. rubescens*, Cs – *C. setosum*, Hp – *Haloxylon persicum*, Sr – *Salsola richteri*, Es – *Ephedra strobilacea*; многолетние травы: Sk – *Stipagrostis karelinii*, Sp – *S. pennata*, Sm – *S. minor*, Ha – *Heliotropium argusioides*, Jd – *Jurinea derderioides*, As – *Argusia sogdiana*, Cp – *Carex phvsodes*; однолетники: At – *Anisantha tectorum*, Eph – Ephemerae; мхи: Td – *Tortula desertorum*; водоросли: C – Cyanophyta, Ch – Chlorophyta

Stipagrostis minor и *H. persicum* – *Carex physodes*.

Состав видов и жизненных форм растений. В исследованных белосаксаульниках выявлено около 100 видов семенных растений, в том числе в уркахиселнновых белосаксаульниках (*H. persicum* – *S. minor*) - 58, илаковых (*H. persicum* – *C. physodes*) - 80 [4]. Число общих видов в этих белосаксаульниках - 40. Основу флоры составляют однолетники (53-66% видов), в особенности ранневесенние эфемеры (22-24%), и многолетние травы (19-24%). В состав доминантов входят крупные кустарники *Haloxylon persicum*, *Calligonum caput-medusae*, средние кустарники *Ephedra strobilacea*, *Calligonum rubescens*, *Salsola richteri*, мелкий кустарник *Calligonum setosum*, многолетние дерновинные злаки *Stipagrostis karelinii*, *S. pennata*, *S. minor*, корнеотпрысковые поликарпические травы *Heliotropium argusioides*, *Jurinea derderioides*, *Argusia sogdiana*, длиннокорневищный дерновинный многолетник *Carex physodes*, ранневесенний эфемер *Anisantha tectorum*, пустынный мох *Tortula desertorum*, сине-зеленые и зеленые напочвенные водоросли. Среди выявленных в белосаксаульниках многолетних растений к псаммофилам первого порядка относятся *Eremosparton flaccidum*, *Calligonum arborescens*, *S. karelinii*, *S. pennata*, *Heliotropium grande*, второго - *Ammodendron conollyi*, *C. caput-medusae*, *S. richteri*, *Astragalus paucijugus*, *Acanthophyllum elatius*, *A. korolkowii*, *S. minor*, *Asthenatherum forsskalii*, *H. argusioides*, *J. derderioides*, третьего - *Calligonum eriopodum*, *H. persicum*, *E. strobilacea*, *C. rubescens*, *C. setosum*, *Smirnowia turkestanica*, *A. sogdiana*, *C. physodes* [6].

Типы микрофитоценозов. Ведущий природный фактор в динамике рассматриваемых белосаксаульников - степень подвижности субстрата. В связи с этим микрофитоценозы белосаксаульников Восточных Каракумов образуют хорошо выраженный ряд по отношению к названному фактору и делятся на две группы с незадерненным и задерненным илаком и мхом верхним слоем почво-грунтов, включающие, соответственно, 21 и 8 типов микрофитоценозов.

В микрофитоценозах с незадерненным верхним слоем песка среди кустарников доминируют преимущественно *H. persicum* и *C. caput-medusae*. На вершинах барханных цепей, испытывающих значительные колебательные движения, часто травы полностью отсутствуют и формируются кандымово-белосаксауловые (*H. persicum* + *C. caput-medusae*) микрофитоценозы. К ним, как правило, примыкают эркекселиново-, селиново- и уркахиселиново-кандымово-белосаксауловые (*H. persicum* + *C. caput-medusae* - *S. karelinii*; *H. persicum* + *C. caput-medusae* - *S. pennata*; *H. Persicum* + *C. caput-medusae* - *S. minor*) микрофитоценозы. Затем в травяных ярусах к *S. karelinii*, *S. pennata* и *S. minor* добавляется *H. argusioides*. На этом разнообразие выявленных белосаксауловых микрофитоценозов с *S. karelinii* и *S. pennata* исчерпывается, в то время, как *S. minor* входит в состав доминантов в 15 микроассоциациях (рис. 1). При расчлененном рельефе в средней части склонов *H. argusioides* начинает вытеснять наголоватка (*Jurinea derderioides*), а на обширных выположенных участках - аргузия (*Argusia sogdiana*), что приводит к становлению уркахиселиново-гелиотропово-наголоватково- (*H. persicum* + *C. caput-medusae* - *S. minor* - *H. argusioides* + *J. derderioides*) и уркахиселиново-гелиотропово- аргузиево-кандымово-белосаксауловых (*H. persicum* + *C. caput-medusae* - *S. minor* - *H. argusioides* + *A. sogdiana*) микрофитоценозов. По мере дальнейшего увеличения степени закрепленности субстрата среди гелиотропа, наголоватки и аргузии поселяется и достигает доминирующего положения эфемер *Anisantha tectorum*, затем роль гелиотропа, уркахиселина и наголоватки снижается, а аргузии заметно возрастает. В значительных по размерам группах слившихся бугров вегетации крупных кустарников и по днищам сравнительно глубоких понижений формируются разнотравно-неравноцветниково-кандымово-белосаксауловые микрофитоценозы (*H. persicum* + *C. caput-medusae* – *A. tectorum* + *Ephemeraceae*). Среди разнотравья чаще преобладали эфемеры *Strigosella circinnata*, *Senecio subdentatus*, *Lappula semiglabrum* [9]. Нерав-

ноцветник, имея мочковатую корневую систему с большим количеством придаточных корней, при высокой численности хорошо закрепляет верхний слой песка и создает предпосылки для внедрения песчаной осоки, или илака (*Carex physodes*). Массовые всходы илака путем прорастания семян наблюдаются лишь во влажные затяжные весны. При этом генеративные побеги у прижившихся растений появляются не ранее чем через 10-15 лет. Благодаря ежегодному нарастанию корневищ, образованию побегов и корней дернина осоки продвигается на 0,5-1,0 м в год [22]. В неравноцветниково-аргузиево-уркачиселиново-белосаксауловых микрофитоценозах на крупной гряде пятна илака $5-10 \text{ м}^2$ за 14 лет достигли размеров $50-55 \text{ м}^2$. В среднем их площадь увеличивалась на 13-18% в год. На первых этапах задержания значительное участие в микрофитоценозах принимают *S. minor*, *H. argusioides* и особенно *A. sogdiana*. По мере возрастания сомкнутости крон кустарников уркачиселин гелиотроп и аргузия постепенно исчезают, уменьшается обилие неравноцветника, на поверхности почвы появляется корочка из сине-зеленых и зеленых водорослей, среди которых поселяется пустынный мох *Tortula desertorum*. В кустарниковом ярусе снижается участие *C. caput-medusae*, повышается роль *C. rubescens* и особенно *E. strobilacea*. В большинстве микроассоциаций с незадерненным песчаной осокой верхним слоем песка, за исключением сообществ с преобладанием в травяных ярусах эфемерового разнотравья, *A. tectorum*, при практическом отсутствии *H. argusioides*, на сумму площадей проекций крон псаммофилов первого порядка приходится 0,1-9%, второго - 39-73%, третьего - 27-54%, а в микроассоциациях с участием в составе доминантов *C. physodes* - соответственно, 0%, 1-24%, и 76-99% общей площади проекций крон деревьев, кустарников, полудревесных растений и кустовых многолетних трав.

Типы фитоценозов. Исследованные сообщества белого саксаула относятся к 16 группам ассоциаций. Исходное положение среди них занимают три группы ассоциаций гелио-

тропной ветви без наголоватки и аргузии, одна начальная группа наголоватковой ветви с гелиотропом и ассоциации *H. persicum* - *S. minor* - *A. sogdiana* - *C. physodes* - *A. tectorum*. Среди них центральное положение занимают ассоциации аргузиевой ветви. В белосаксауловой формации широкое развитие получают ассоциации с *C. physodes*. Важной особенностью изученных белосаксаульников является сходимость ассоциаций гелиотропной, наголоватковой и аргузиевой ветвей к их общей заключительной стадии – водорослево-мохово-илаковым белосаксаульникам (рис. 2).

Выявленные ассоциации белосаксаульников включают 1-6, чаще 3-5 микроассоциаций. Максимальным участием в ассоциациях отличаются уркачиселиново- и гелиотропно-уркачиселиново-кандымово-белосаксауловые микроассоциации (*H. persicum* + *C. caput-medusae* - *S. minor*; *H. persicum* + *C. caput-medusae* - *S. minor* - *H. argusioides*) (6, 7), отмеченные в 42-48% ассоциаций. В формировании 24-33% ассоциаций принимают участие неравноцветниково-гелиотропно-уркачиселиново- (*H. persicum* + *C. caput-medusae* - *S. minor* - *H. argusioides* - *A. tectorum*) (8), неравноцветниково-аргузиево-уркачиселиново- (*H. persicum* + *C. caput-medusae* - *S. minor* - *A. sogdiana* - *A. tectorum*) (16₂), неравноцветниково-аргузиево-илаково-кандымово-белосаксауловые (*H. persicum* + *C. caput-medusae* - *A. sogdiana* - *C. physodes* - *A. tectorum*) (19), неравноцветниково-илаково- (*H. persicum* - *C. Physodes* - *A. tectorum*) (21), водорослево-илаково- (*H. persicum* - *C. physodes* - *Cyanophyta* + *Chlorophyta*) (23) и мохово-илаково-белосаксауловые (*H. persicum* - *C. physodes* - *T. desertorum*) (24) микроассоциации. Около 55% микроассоциаций выявлены лишь в 1-3 ассоциациях. Они представлены микроассоциациями с незадерненным осокой верхним слоем песка с участием в составе доминантов эркекселина (*S. karelinii*) (2), селина (*S. pennata*) (4, 5), наголоватки (*J. derderioides*) (13, 14₁-14₃), одновременно гелиотропа и аргузии (15, 16₁) при отсутствии среди доминантов уркачиселина (10, 17), гелиотропа (9₁, 9₂), или того и дру-

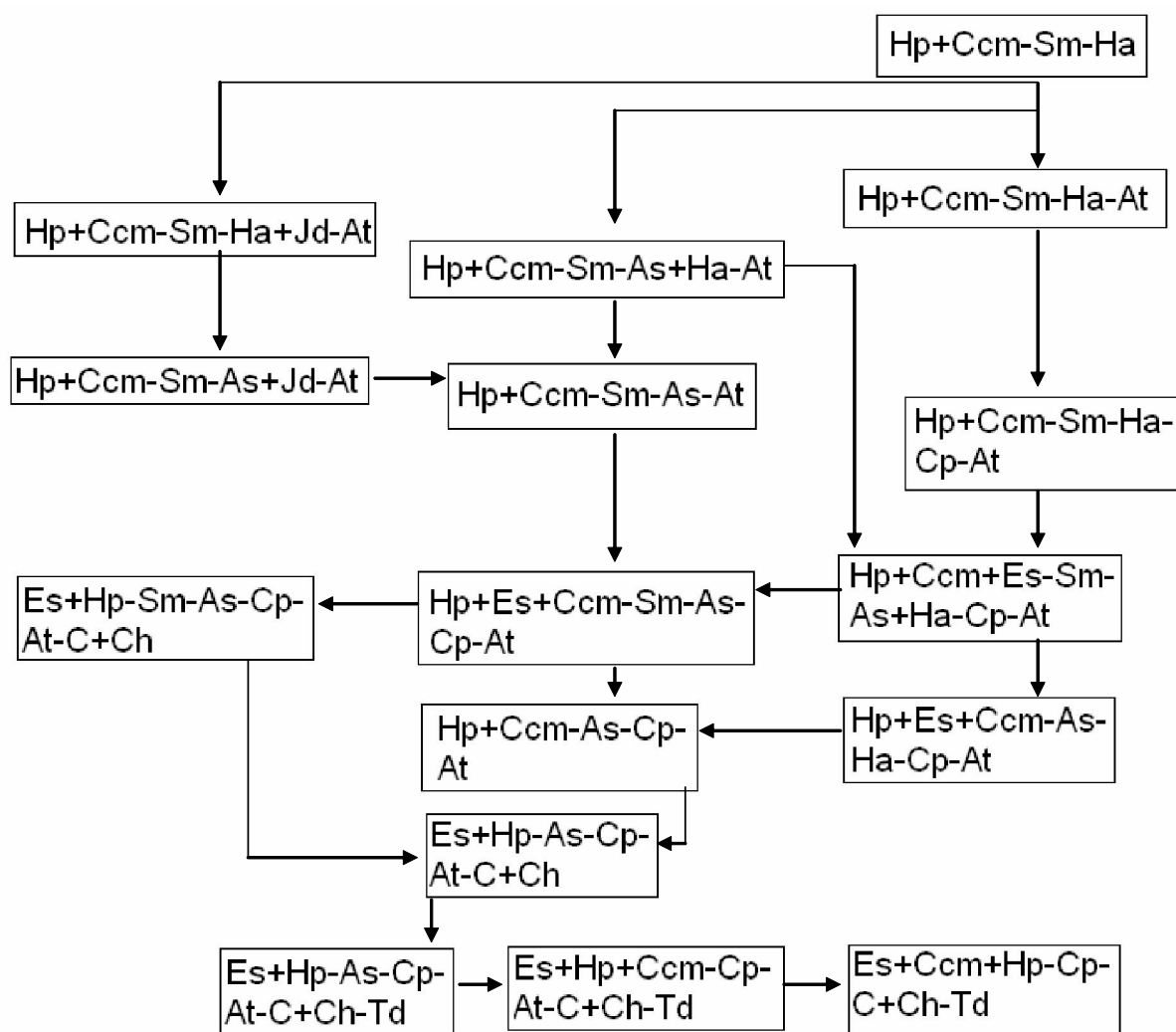


Рис. 2. Динамика фитоценозов (группы ассоциаций) белосаксаульников (*Haloxylon persicum*). Обозначения те же, что и на рис. 1.

ного (11_1-11_2) (рис. 2).

Площадь, занятая проекциями крон древесных, и полудревесных растений, кустовых многолетних трав составляет в белосаксаульниках 7,7-18,7%, реже - до 32,2%. Ее минимальные значения отмечены в ассоциациях с наиболее подвижным поверхностным слоем песка. На кустовые многолетние травы приходится в гелиотропово-уркачиселиновых и неравноцветниково-гелиотропово-уркачиселиновых белосаксаульниках 10-36%, в прочих ассоциациях с незадерненным поверхностным слоем песка 7-4%, слабо- и полужадерненным с участием в составе доминантов гелиотропа - 3-5%, задерненным - 0,1-2% общей площади проекций крон. Это свидетельствует о сравнительно резком снижении роли этих трав, в частности *S. minor*, по

мере увеличения степени закрепленности субстрата.

Участие псаммофилов первого порядка в белосаксаульниках незначительно. Они встречаются преимущественно в гелиотропово-уркачиселиновых белосаксаульниках с *S. caput-medusae*, где общая сомкнутость их крон составляет 0,1-0,6%.

Возрастные спектры ценопопуляций псаммофилов первого порядка неустойчивые, двухвершинные. Большой максимум в их ценопопуляциях образуют имматурные и виргинильные особи и менее выраженный - средневозрастные и старые генеративные, что свидетельствует о плохой приживаемости всходов и молодых растений.

Участие в белосаксауловых ассоциациях псаммофилов второго порядка снижается, а

третьего порядка возрастает по мере уменьшения степени подвижности верхнего слоя песка. В частности, их сумма площадей проекций крон составляет в среднем в гелиотропово-уркачиселиновых белосаксаульниках с *C. caput-medusae* соответственно 84% и 33%, а в уркачиселиново-неравноцветниково-аргузиево-илаковых, неравноцветниково-аргузиево-илаковых, неравноцветниково-илаковых и илаковых белосаксаульниках с корочкой напочвенных водорослей и пустынным мхом - 1-28% и 72-99% общей площади проекций крон. Среди псаммофилов второго порядка в ценопопуляциях уркачиселина и астрагала малопарного повсеместно преобладали молодые вегетативные и молодые генеративные особи, *A. elatius* и *A. korolkowii* - молодые и средневозрастные генеративные. В гелиотропово-уркачиселиновых, неравноцветниково-гелиотропово-уркачиселиновых, неравноцветниково-гелиотропово-наголоватково-уркачиселиновых белосаксаульниках в возрастных спектрах ценопопуляций *A. conollyi* максимум приходится на виргинильные и молодые генеративные, *S. richteri* и *C. caput-medusae* - молодые генеративные, у *A. conollyi* в прочих ассоциациях - молодые и старые генеративные, у *S. richteri*, *C. caput-medusae* в незадерненных с *A. sogdlana*, слабо- и полузадерненных песках - молодые и старые, задерненных - средневозрастные и старые генеративные особи. В полузадерненных и задерненных песках в ценопопуляциях таких псаммофилов третьего порядка, как *C. rubescens*, доминировали средневозрастные и старые генеративные особи. Основу ценопопуляций белого саксаула в незадерненных песках составляли молодые генеративные, полузадерненных и задерненных - молодые и старые генеративные, *E. strobilacea* - соответственно, молодые и средневозрастные, средневозрастные и старые генеративные особи. Иными словами, в белосаксаульниках по мере увеличения степени закрепления и задернения субстрата наблюдается старение ценопопуляций псаммофилов второго и третьего порядков и смещение максимумов в их возрастных спектрах вправо.

Обсуждение результатов

Исследованные белосаксаульники Восточных Каракумов по мере зарастания барханных песков сменяют сообщества *C. caput-medusae*, являясь продолжением первичной псаммогенной сукцессии. Для них, как и для кандымников, характерны экзогенные смены, нарушения и экогенетические, или сукцессионные смены [14]. Нарушения связаны с участками барханных цепей, испытывающих поступательно-колебательное движение и практически полностью уничтожающих травяные ярусы в результате засыпания песком. Одноярусные микрофитоценозы барханных цепей с преобладанием крупных и средних по размерам деревьев и кустарников (*C. caput-medusae*, *H. persicum*, *S. richteri*, *A. conollyi*) представлены преимущественно в гелиотропово-уркачиселиновых и неравноцветниково-гелиотропово-уркачиселиновых белосаксаульниках с *C. caput-medusae*, реже - в других ассоциациях незадерненных, слабо- и полузадерненных песков. Экзогенные смены чаще протекают вблизи барханных цепей и на повышенных элементах рельефа, где наблюдаются сравнительно интенсивный перенос песка, постепенное засыпание или выдувание растений. В песчаной пустыне экзогенные смены, связанные с увеличением подвижности верхнего слоя песка, протекают, как правило, с более высокой скоростью по сравнению с экогенетическими сукцессиями, направленными на закрепление субстрата, и в значительной мере повторяют те же стадии, но в обратном направлении. В связи с динамикой ветрового режима, поступательно-колебательным перемещением песка и движением барханных форм рельефа на одних и тех же участках происходит чередование периодов с преобладанием экзогенных и экогенетических смен растительности. Экзогенные смены и нарушения, чередование их с сукцессиями способствуют повторению в белосаксаульниках практически всех стадий экогенеза кандымников (включая начальные), имеющих в формациях кандыма голова медузы и белого саксаула сходные травяные ярусы и различающихся по доминантам древесно-кустарникового яруса. Однако в целом

роль экзогенного фактора в белосаксаульниках снижается, а экогенетического увеличивается по сравнению с кандымниками. Это обуславливает дальнейшее развитие оукцессионного процесса. Из 28 типов микрофитоценозов и 18 групп ассоциаций белосаксаульников в кандымниках с преобладанием *C. caput-medusae* по травяным ярусам дублируются 19 начальных типов и 5 групп [14]. Центральное положение в белосаксаульниках занимают ассоциации зарождающейся в кандымниках аргузиевой ветви. При этом роль ассоциаций исходной в первичной псаммогенной сукцессии гелиотроповой ветви снижается, несмотря на высокое разнообразие микроассоциации с *H. argusioides* (рис. 1 и 2). В белосаксаульниках *A. sogdiana* входит в состав доминантов в 10 группах ассоциаций, тогда как *H. argusioides* - в 6, а в кандымниках (*C. caput-medusae*) - соответственно в 1 и 5. Дальнейшее развитие получают ассоциации с *C. physodes*, число групп которых в кандымниках - 3, а в белосаксаульниках - 10. Количество микроассоциаций с доминированием песчаной осоки при этом возрастает с 4 до 8. Микроассоциации и ассоциации аргузиевой и наголоватковой ветвей в кандымниках и белосаксаульниках берут начало от сообществ гелиотроповой ветви. В кандымниках с *C. caput-medusae* серийные сообщества этих трех ветвей получают дальнейшее параллельное развитие и на уровне ассоциаций не сходятся. В белосаксаульниках в процессе экогенеза микрофитоценозы и фитоценозы наголоватковой ветви постепенно сменяются сообществами аргузиевой ветви. В кандымниках и белосаксаульниках развитие микроассоциаций гелиотроповой и аргузиевой ветвей завершается внедрением песчаной осоки (12, 18, 19) и формированием общей илаковой ветви (20-24). В белосаксаульниках эти ветви сливаются в общую илаковую ветвь и на уровне ассоциаций. Завершающей стадией развития белосаксаульников Восточных Каракумов и первичной псаммогенной сукцессии в целом являются на уровне микрофитоценозов - махово-илаково-белосаксауловые микроассоциации, а фитоценозов - неравноцветниково-водорослево-мохово-илаково-

белосаксауловые ассоциации. Ранее нами было показано, что микрофитоценозы, так же как и микроценопопуляции многолетних растений, в неравноцветниково-водорослево-мохово-илаковых белосаксаульниках Восточных Каракумов испытывают волновой характер развития и со временем переходят из одного типа в другой, что является основой устойчивого существования фитоценозов в целом. Такие сообщества относятся С.М. Разумовским [25] к циклическим. Микрофитоценозы названных белосаксаульников по степени воздействия ветра на поверхность почвы образуют следующий экогенетический ряд: неравноцветниково-илаково-белосаксауловые - илаково-белосаксауловые - водорослево-илаково-белосаксауловые с *E. strobilacea* - мохово-илаково-белосаксауловые с *E. strobilacea* [10-13]. Микроценопопуляции белого саксаула и других доминирующих кустарников в неравноцветниково-илаково-белосаксауловых микрофитоценозах отличаются преобладанием молодых растений, разреженностью и малой мощностью. Вследствие этого названным микрофитоценозам свойственны слабая защищенность поверхности почвы от влияния ветра, значительный перенос песка, участие видов, характерных для незадерненных песков, несколько лучшее возобновление кустарников. По мере развития микроценопопуляций кустарников увеличивается площадь, занятая их кронами, уменьшается перенос песка и формируются илаково-белосаксауловые микрофитоценозы. С дальнейшим развитием и нарастанием мощности микроценопопуляций перенос песка практически прекращается и на поверхности почвы образуется вначале водорослевая корочка, создающая благоприятные условия для поселения пустынного мха. Это способствует становлению водорослево-илаково-, а затем мохово-илаково-белосаксауловых микрофитоценозов. При этом условия возобновления белого саксаула и других кустарников ухудшаются, что со временем приводит к старению и деградации микроценопопуляций и регрессивной экзогенной смене микрофитоценозов от мохово-илаково- до неравноцветниково-илаково-белосаксауловых. Отрица-

тельное влияние пустынного мха на возобновление белого саксаула и других кустарников, способствующее деградации бедосаксаульников, впервые отмечено Л.Е. Родиным [26]. Рассмотренные неравноцветниково-водорослево-мохово-илаковые белосаксаульники, по-видимому, представляют собой диаспорический субклимакс [25]. Прекращение в них экогенеза на стадии мохово-илаково-белосаксауловых микроассоциаций возможно связано с отсутствием доминантов, способных прийти на смену белому саксаулу или мху. Интересно отметить, что в водорослево-илаково- и мохово-илаково-белосаксауловых микроассоциациях численность и сумма площадей проекций крон хвойника шишконого (*Ephedra strobilacea*) часто выше, чем белого саксаула, что, вероятно, объясняется хорошей способностью хвойника к вегетативному размножению [21].

В белосаксауловых микроассоциациях и ассоциациях с незадерненным песчаной осокой верхним слоем песка ведущую средообразующую роль играют псаммофилы второго и третьего порядков. Среди псаммофилов первого порядка крупные и средние кустарники в белосаксаульниках единичны (*C. arborescens*) или практически отсутствуют (*Salsola paletziana*), мелкие деревья (*E. flaccidum*) с невысокой численностью и спорадично учитывались в микрофитоценозах с незадерненным верхним слоем песка, а многолетние травы (*S. karelinii*, *S. pennata*, *H. grande*) характерны лишь для начальных стадий экогенеза, встречаясь в эркекселиново-, гелиотропово-эркекселиново-, селиново-, гелиотропово-селиново-, уркачиселиново- и гелиотропово-уркачиселиново-белосаксауловых микроассоциациях с (*C. caput-medusae*) (2, 7). Среди псаммофилов второго порядка крупные и средние кустарники (*C. caput-medusae*, *S. richteri*) встречаются во всех белосаксауловых микроассоциациях, средние деревья (*A. conollyi*) исчезают с появлением корочки из напочвенных водорослей и поселением пустынного мха, мелкие кустарники (*A. paucijugus*) рыхлодерновинно-рыхлокустовые многолетние травы (*S. minor*) избегают начальных и конечных стадий экогенеза с

водорослями и мхом, полукустарнички (*A. elatius*, *A. korolkowii*) практически отсутствуют в микроассоциациях с наиболее подвижным и задерненным песчаной осокой верхним слоем песка. Среди псаммофилов третьего порядка крупные и средние кустарники (*H. persicum*, *E. strobilacea*) также отмечены во всех микроассоциациях, мелкие кустарники не выявлены в микрофитоценозах с участием в составе доминантов *S. karelinii*, *S. pennata*, *J. derderioides* (*C. setosum*) или появляются в микроассоциациях с песчаной осокой (*C. rubescens*). Оптимальные условия обитания для псаммофилов второго порядка и белого саксаула складываются в незадерненных бугристых песках, *C. rubescens* - в илаково- и водорослево-илаково-белосаксауловых, *E. strobilacea*, *C. setosum* - в водорослево-илаково- и мохово-илаково-белосаксауловых микроассоциациях. Доминирующие травы, мхи и напочвенные водоросли Восточных Каракумов в среднем образуют следующий ряд по степени закрепленности песков: *S. karelinii* - *S. pennata* - *H. argusoides* - *S. minor* - *J. derderioides* - *A. sogdiana* - *A. tectorum* - *C. physodes* - Cyanophyta, Chlorophyta - *T. desertorum*. Названные растения и их сочетания являются хорошими индикаторами стадий зарастания песков.

По мере увеличения степени закрепленности субстрата число надземных ярусов возрастает от 1-2% до 3-4% микроассоциациях с незадерненным верхним слоем песка, затем снижается до 2-3 в сообществах с участием в составе доминантов песчаной осоки. Ярусная структура белосаксауловых и кандымовых микрофитоценозов имеет сходный характер. В белосаксауловых сообществах добавляются ярусы напочвенных водорослей и пустынного мха, не выраженные в кандымниках.

В лесной зоне к ксерархным псаммогенным сукцессиям относятся экогенетические смены растительности на песках, при которых исходное крайне сухое местообитание постепенно увлажняется [25]. В первичной псаммогенной сукцессии Восточных Каракумов, напротив, происходит иссушение корнеобитаемой толщи песка, где наибольшие запасы влаги наблюдаются в разреженных

сообществах *Calligonum arborescens*, а наименьшие - в водорослево-мохово-илаковых белосаксаульниках [3]. Это связано с существованием всех сообществ псаммогенной

сукцессии почти исключительно за счет почвенной влаги и практическим неиспользованием ими грунтовых вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арциховский В.М. Физиология репетекских псаммофитов // Тр. по прикладн. бот. 1933. Вып. 1.
2. Грибанов Л. И., Лагов И.А., Чабан П.С. Леса Казахстана // Леса СССР. Т. 5. М., 1970.
3. Гунин П.Д., Дедков В.П. Экологические режимы пустынных биогеоценозов (на примере Восточных Каракумов). М.: Наука, 1978.
4. Ишанкулиев М. Флора Репетекского биосферного заповедника. Ашхабад: Ылым, 1983.
5. Кандалова Г.Т. Биолого-морфологические особенности (рост и развитие) деревьев и крупных кустарников Каракумов // Проблемы освоения пустынь. 1982. № 4.
6. Кандалова Г.Т. Изменение роста и развития деревьев и кустарников при зарастании барханских песков Восточных Каракумов // Проблемы освоения пустынь. 1985. № 6.
7. Кандалова Г.Т. Мониторинг возрастных спектров ценопопуляций эдификаторов в первичной псаммогенной сукцессии Восточных Каракумов // Проблемы освоения пустынь. 1987. № 5.
8. Кандалова Г.Т. Закономерности формирования растительного покрова Восточных Каракумов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 8.
9. Каплин В.Г. Структура и особенности формирования кустово-селиновых белосаксаульников Восточных Каракумов (Туркменская ССР) // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 81.
10. Каплин В.Г. О горизонтальной структуре ценопопуляций, фитоценозов и биогеоценозов // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1978. № 5.
11. Каплин В.Г. О популяционном составе и горизонтальной структуре илаковых белосаксаульников Восточных Каракумов // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 5.
12. Каплин В.Г. Особенности многолетней динамики мохово-илаковых белосаксаульников (*Haloxylon persicum* - *Carex physodes* - *Tortula desertorum*) Восточных Каракумов // Проблемы освоения пустынь. 1993. № 1.
13. Каплин В.Г. Биоразнообразие, структура, функционирование и эволюция растительных сообществ первичной псаммогенной сукцессии Восточных Каракумов // Самарская Лука: Бюл. 1999. № 9/10.
14. Каплин В.Г. Структурно-функциональная организация кандымников Восточных Каракумов // Проблемы освоения пустынь. 2002. № 4.
15. Каплин В.Г., Кандалова Г.Т. О горизонтальной структуре илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульников Восточных Каракумов // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 4.
16. Кочерга Ф.К., Галактионов В.Ф. Леса Узбекистана // Леса СССР. М., 1970.
17. Кузьменко В.Д. О первичной псаммогенной сукцессии в растительном покрове Репетекского заповедника // Проблемы освоения пустынь. 1992. № 6.
18. Курочкина Л.Я. Псаммофильная растительность пустынь Казахстана. Алма-Ата, 1978.
19. Лавренко Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Америки // Комаровские чтения. Вып. 15. М.; Л., 1962.
20. Михельсон Е.Г. Динамика растительности Восточных Каракумов (Репетек) // Тр. Репетекск. песч.-пуст. ст. Т. 3. Ашхабад, 1955.
21. Мухаммедов Г.М. Хвойник шишконосный в пустыне Каракумы. Ашхабад: Ылым, 1972.
22. Нечаева Н.Т., Василевская В.Л., Антонова К.Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973.
23. Нечаева Н.Т., Николаев В.Н. Пояснительный текст к карте пастбищ равнинной Туркмении. Ашхабад, 1962.
24. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботан. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6.

25. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981.
26. Родин Л.Е. Саксаульники и кустарниковые пустыни // Растительный покров СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956.
27. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976.
28. Стещенко А.П. Ритм развития и рост побегов многолетних растений песчаной пустыни Юго-Восточных Каракумов (Туркменская ССР) // Бот. журн. 1977. Т. 82, № 4.

STRUCTURE-FUNCTIONAL ORGANIZATION OF HALOXYLON PERSICUM COMMUNITIES OF THE REPETEK BIOSPHERE RESERVE (EASTERN KARAKUM)

© 2007 V.G. Kaplin
Samara Agricultural Academy, Ust-Kinelsky

In the psammogenic succession of Eastern Karakum *Calligonum caput-medusae* phytocenoses are changed of *Haloxylon persicum* communities. 28 microassociations and 18 groups of associations were described in *H. persicum* formation. Dominant perennial grasses, moss and soil algae: *Stipagrostis karelinii* - *S. pennata* - *Heliotropium argusoides* - *S. minor* - *Jurinea derderioides* - *Argusia sogdiana* - *Anisantha tectorum* - *Carex physodes* - Cyanophyta, Chlorophyta - *Tortula desertorum* form a row of sand overgrowing. *Haloxylon persicum* - *Carex physodes* - *Anisantha tectorum* - *Tortula desertorum* cyclic communities are the terminal stage of the psammogenic succession.