

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Леднев Сергей Анатольевич

**ПИРОГЕННАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНЫХ
ПУСТЫНЬ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАЗАХСТАНА**

1.6.12 Физическая география и биогеография, география почв и геохимия
ландшафтов

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата географических наук

Научный руководитель:
Доктор географических наук, профессор
Огуреева Галина Николаевна

Москва – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
Глава 1. Природные условия и ботанико-географическая характеристика северных пустынь Северотуранской провинции	11
1.1. Положение исследуемой территории в ботанико-географическом районировании	11
1.2. Природные условия исследуемой территории	12
1.3. Флора и растительность центрально-северотуранских пустынь	18
Глава 2. Пожары как фактор воздействия на аридные экосистемы	27
2.1. Интенсивность пожаров в аридных сообществах	28
2.2. Частота возгорания и скорость горения аридных сообществ	30
2.3. Влияние пожаров на почвы и компоненты биоты.....	34
2.4. Особенности пожаров, связанных с падением фрагментов ракет-носителей, в пустынях Центрального Казахстана.....	41
Глава 3. Материалы и методы.....	48
Глава 4. Растительность северных пустынь в районе исследования.....	59
4.1. Группа формаций полынных пустынь (<i>Artemisieta</i>) и фитоценохоры с их преобладанием.....	61
4.2. Группа формаций многолетнесолянковых пустынь (<i>Salsoleta</i>) и фитоценохоры с их преобладанием	76
4.3. Группа кустарниковых (опустыненно-степных) формаций.....	84
Глава 5. Пирогенные сукцессии сообществ района исследований.....	87
5.1. Представления о сукцессионной динамике	87
5.2. Изучение сукцессионной динамики растительных сообществ Казахстана	96
5.3. Формирование сукцессионных рядов и выделения стадий пирогенных сукцессий северных пустынь.....	98
5.4. Характеристика пирогенной сукцессии сообществ белоземельнополынной формации на солонцах.....	108
5.5. Характеристика пирогенной сукцессии сообществ белоземельнополынной формации на бурых пустынных солонцеватых почвах	125
5.6. Характеристика пирогенной сукцессии сообществ белоземельнополынной формации на бурых пустынных почвах.....	137

5.7. Влияние пожаров на характеристики растительных сообществ района исследования	149
5.8. Общая схема пирогенной сукцессии в сообществах белоземельнопопынной формации (<i>Artemisieta terrae-albae</i>)	163
Заключение	168
Список литературы	169
Приложение	192

Введение

Актуальность темы исследования. Пирогенное воздействие – один из важнейших факторов, влияющих на растительные сообщества по всему миру. При этом исторически большее внимание всегда уделялось лесным пожарам; для них разработаны подробные сукцессионные схемы, выделены классы пожароопасности и т.д. Пирогенная динамика аридных сообществ, в т.ч. степей и пустынь, изучена меньше, хотя установлена высокая значимость этого фактора для растительного покрова аридных территорий, эволюция которых происходила под влиянием периодических пожаров. Большинство исследований пирогенной динамики аридных территорий Евразии посвящено степным сообществам; информации о пирогенной динамике сообществ северных пустынь, также регулярно подвергающихся воздействию огня, крайне мало.

Большая часть подзоны северных пустынь расположена на территории Республики Казахстан и достаточно изучена в ботанико-географическом плане, однако публикации, посвящённые их динамике, крайне немногочисленны. Исследования трансформации пустынных сообществ под влиянием огня и сроков их самовосстановления важны в свете проблемы деградации и восстановления экосистем, актуальной для регионов Центральной Азии.

Цели и задачи работы. Цель работы – оценить пирогенную динамику экосистем северных пустынь в Улытауской области Центрального Казахстана.

Для достижения цели поставлены следующие задачи:

- выявить на основе эколого-фитоценотической классификации разнообразие и распространение экосистем северных пустынь в Улытауской области Республики Казахстан;
- выявить стадии пирогенной сукцессии сообществ формации белоземельной полыни (*Artemisieta terrae-albae*) в районе исследования;

– построить пирогенно-сукцессионные ряды сообществ формации белоземельной полыни на разных типах почв и провести их сравнительную характеристику;

– разработать единую схему пирогенной динамики для эпиформации белоземельной полыни на основе теории геосистем В.Б. Сочавы.

Степень научной разработанности темы. Общие вопросы структуры и классификации растительного покрова степей и пустынь СССР были освещены в работах Е.М. Лавренко (1940, 1962), Е.П. Коровина (1961), А.В. Прозоровского (1940), Л.Е. Родина (1958) и др. Растительному покрову Центрального Казахстана посвящены монографии З.В. Карамышевой и Е.И. Рачковской (1973) по степной части Казахского мелкосопочника и З.В. Кубанской (1956) по пустыне Бетпак-Дала. Многолетний труд по инвентаризации и систематизации данных о растительном покрове пустынной зоны привёл к созданию «Карты растительности пустынь Средней Азии и Казахстана (м. 1:2 500 000)» (Растительность Казахстана..., 1995) и сопутствующей монографии «Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области)» (2003). Среди исследований по динамике аридной растительности Казахстана следует отметить работы В.И. Иванова (1958), Л.Я. Курочкиной (Курочкина, Кузнецов, 1991; Курочкина, 2015), Л.А. Димеевой (2011). Обобщающие работы, посвящённые пирогенной динамике северных пустынь, нам не известны; отдельные работы касаются взаимосвязи пастбищной и пирогенной динамики в южной части степной зоны в Северном Казахстане (Dara et al., 2020), а также в пустынной зоне юга России (Маштыков, Бадмаев, 2005; Аюшева, 2014; Рябинина, 2018; Klink et al., 2024, и др.).

Особая форма техногенного воздействия на экосистемы Центрального Казахстана – падение отделяющихся частей ракет-носителей, запускаемых с космодрома Байконур; при этом на экосистемы оказывается механическое (удар, взрыв), химическое (проливы топлива), термическое и пирогенное (возгорания) воздействие. Этому виду воздействия на пустынные экосистемы

посвящена серия публикаций коллектива географического факультета МГУ им. Ломоносова под руководством Т.В. Королевой («Экологическая безопасность...», 2012; Koroleva et al., 2018, и др.).

Научная новизна исследования. Проведена инвентаризация ценотического разнообразия растительности северных пустынь Улытауской области Республики Казахстан по данным материалов автора и составлена их эколого-ценотическая классификация.

Выявлены особенности влияния пожаров на параметры растительных сообществ (флористическая насыщенность, проективное покрытие, встречаемость и активность видов) северных пустынь, обосновано выделение стадий пирогенных сукцессий, в том числе в районах падения фрагментов ракет-носителей в Улытауской области.

Впервые составлены пирогенно-сукцессионные ряды для сообществ формации белоземельной полыни на разных типах почв и обобщенная схема ее эпиформации для северных пустынь Центрального Казахстана.

Теоретическая и практическая значимость работы. Материалы работы о ходе пирогенных сукцессий северных пустынь восполняют пробел в представлениях о воздействии огня на аридные сообщества и могут быть востребованы при последующем изучении пирогенной динамики туранских пустынь. Практическая значимость связана с возможностью мониторинга состояния экосистем северных пустынь для выработки мер по восстановлению и сохранению их биоразнообразия, для оценки пожароопасности аридных территорий. Сведения о сукцессионной динамике пустынных сообществ востребованы в программах по восстановлению экологического потенциала пустынных ландшафтов и соответствуют целям устойчивого развития.

Исследования адаптации растительности к пирогенному воздействию в районах падения фрагментов ракет носителей важны для оценки состояния территорий как объектов накопленного вреда, поскольку после окончания срока аренды космодрома Байконур (2050 г.) планируется возврат арендованных территорий. Созданы базы данных по пирогенному воздействию

на экосистемы северных пустынь, связанному с пусками ракет-носителей. Часть результатов реализована и реализуется в грантах РФФИ 20-77-10010 «Пирогенная метка суббореальных пустынь Евразии» (2020-2023 гг.) и 25-74-20011 «Технобиогеомы объектов накопленного экологического вреда ракетно-космической техники» (2025-2028 гг.).

Материал диссертации востребован в учебном процессе в курсах фитоценологии, ботанической географии и экологии, служит ресурсом для расширения имеющихся знаний по экологии растений и общей экологии.

Материалы и методы исследования. Для построения сукцессионных рядов использованы геоботанические описания, собранные в районах падения фрагментов ракет-носителей (зоны Ю24 и Ю25) в южных отрогах хр. Улытау с 2014 по 2025 г. (231 описание). Описания выполнены на площадках 100 м² по стандартным методикам. Обработка данных проведена с использованием геоботанических, картографических и сравнительно-географических методов. Определение роли видов на разных стадиях сукцессии проведено с использованием ценотических показателей (встречаемость, проективное покрытие, активность видов). Ретроспектива пирогенного воздействия для каждого описания определена при помощи дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ) по данным Landsat с 1984 г. Динамика сообществ в ходе сукцессии охарактеризована с использованием непараметрической статистики и непрямой ординации (NMDS).

Методологическая основа работы – концепция эколого-динамической классификации растительности В.Б. Сочавы (1972). Построение классификации растительности исходит из понимания ассоциации как динамической системы (эпиассоциации), объединяющей коренное и многочисленные переменные состояния растительности. Система взаимосвязанных эпиассоциаций составляет эпиформацию.

Личный вклад. Автор производил сбор части исходных данных (84% описаний). Также автор участвовал в проекте РФФИ «Пирогенная метка суббореальных пустынь Евразии» (2020-2023 гг.), в котором обработаны

данные ДЗЗ о пирогенном воздействии на территории района исследования. Определение видовой принадлежности части растений выполнено совместно с **В.И. Ивлевым** (Жезказганский ботанический сад, г. Жезказган, Казахстан) в 2018-2023 гг. Остальная часть работы выполнена автором самостоятельно.

Положения, выносимые на защиту:

1. . Ценотическое разнообразие северных пустынь в районе исследования представлено 23-мя ассоциациями, которые относятся к пяти полынным, трем многолетнесолянковым формациям и одной формации ксерофитных кустарников; преобладают по площади сообщества формации белоземельной полыни (*Artemisieta terrae-albae*), включающей 8 ассоциаций;

2. В пирогенной сукцессии сообществ белоземельнополынной формации на основе ценотических показателей выделены 5 стадий: злаково-однолетниковая, полынно-злаково-рогачёвая, становление полынной синузии, полынное сообщество, коренное сообщество.

3. Для ассоциаций белоземельнополынной формации выявлены три сукцессионных ряда на бурых пустынных почвах, бурых пустынных солонцеватых почвах и солонцах пустынных. Наибольшее разнообразие сообществ характерно для первой стадии, в ходе сукцессии биоразнообразие снижается и приближается к коренному состоянию.

4. Составлена единая схема пирогенной динамики эпиформации белоземельной полыни как системы коренных и производных сообществ. В целом для системы эпиформации набор характерных стадий ассоциаций постоянен, что способствует сохранению флороценотического разнообразия северных белоземельнополынных пустынь.

Степень достоверности. Достоверность полученных результатов обеспечивается большим объёмом фактического материала и сходимостью с фондовыми и литературными материалами. Обработка результатов произведена в соответствии с широко применяемыми опубликованными методиками. Основные результаты опубликованы в рецензируемых изданиях, индексируемых в базе ядра Российского индекса научного цитирования

«eLibrary Science Index», и прошли обсуждение в докладах на международных и российских научных конференциях.

Апробация работы. Материалы, лёгшие в основу диссертации, были представлены на конференциях: 13-я Международная ландшафтная конференция «Современное ландшафтно-экологическое состояние и проблемы оптимизации природной среды регионов» (Воронеж, 2018), 18-я Всероссийская Открытая конференция «Современные проблемы дистанционного зондирования земли из космоса» (Москва, 2020); Mediterranean Geosciences Union Annual Meeting 2021» (Стамбул, 2021); VII Российском совещании по глинам и глинистым минералам глины-2025 (Томск, 2025) в докладе «Технобиогеомы объектов накопленного экологического вреда космодрома Байконур».

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 научных работ, из них 8 – в базе ядра Российского индекса научного цитирования «eLibrary Science Index», из них 4 статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ. Методика эколого-ценотического анализа пирогенных сукцессий аридных сообществ была опробована в статье (Klink et al., 2024), вклад автора 40%. Применение данных ДЗЗ для установления сроков и частоты пожаров в районе исследования было апробировано в публикациях (Karpachevskiy et al., 2021), вклад автора 20%, и (Lednev et al., 2025), вклад автора 90%. Анализ пирогенного воздействия в районе исследования, в том числе с позиции дальнейшего восстановления растительности, приведены в публикациях (Koroleva et al., 2018), вклад автора 15%, (Lednev et al., 2018), вклад автора 80%. Динамика показателей пирогенно-трансформированных сообществ в ходе сукцессии опубликованы в статьях (Lednev et al., 2021), вклад автора 95%, и (Lednev et al., 2023), вклад автора 95%. Часть литературного обзора, посвящённая динамике аридной растительности, опубликована в статье (Lednev, 2023), вклад автора – 100%.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения и приложения; объём составляет 200 страниц, в том числе 10 страниц приложения. Работа включает 60 рисунков и 19 таблиц. Список литературы насчитывает 198 наименований, из них 60 на иностранном языке.

Благодарности. Автор глубоко признателен научному руководителю Г.Н. Огуреевой за ценные советы и помощь в работе. Также автор благодарит научные коллективы кафедры геохимии ландшафтов и географии почв и кафедры биогеографии географического факультета (отдельно - Т.В. Королеву, И.Н. Семенкова, А.М. Карпачевского, И.М. Микляеву, Е.Г. Королеву, А.В. Боброва), сотрудников АО «ЦЭНКИ», НПО Машиностроения, ДГП «Инфракос-Экос» (Казахстан) за помощь с выполнением работ в районе исследования; В.И. Ивлева и коллектив сотрудников Жезказганского ботанического сада за помощь с определением местной флоры; Л.В. Шевяхову (ГБПОУ «Воробьёвы горы») за многолетнее наставничество, П.Ю. Жмылёва (биологический факультет МГУ) за научное руководство первых работ в университете; членов семьи и друзей за поддержку на всех этапах подготовки диссертации.

Глава 1. Природные условия и ботанико-географическая характеристика северных пустынь Северотуранской провинции

1.1. Положение исследуемой территории в ботанико-географическом районировании

Район исследования находится в северной части пустынной зоны в юго-западных отрогах Казахского мелкосопочника (южных отрогах хребта Улытау); эта территория рассматривается в составе Северотуранской провинции Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области (Лавренко, 1962). Сахаро-Гобийская пустынная область, также называемая в несколько более широких границах Афро-Азиатской аридной зоной (Вальтер, 1975), занимает обширную территорию от атлантического побережья западной Африки до пустынь центрального Китая. Е.М. Лавренко (1962) выделяет в её составе Сахаро-Синдскую, Центральноазиатскую и Ирано-Туранскую области; современные ботанико-географы России и Казахстана руководствуются теми же принципами («Ботаническая география...», 2003). Равнинная часть пустынь Казахстана и Средней Азии целиком входит в состав Ирано-Туранской подобласти, где принято выделять Северотуранскую, Южнотуранскую и Джунгарскую провинции («Ботаническая география...», 2003).

Северотуранская пустынная провинция простирается от возвышенности Ергени в Прикаспии и охватывает большую часть пустынной территории Казахстана до оз. Алаколь на востоке. Северная граница провинции определяется южной границей Евразийской степной области, примерно соответствующая 48° с.ш.; южная граница от побережья Каспийского моря до р. Или проводится в основном по 43° с.ш.; от р. Или до оз. Алаколь граница постепенно поднимается на северо-восток («Ботаническая география...», 2003).

Район исследования расположен в Центрально-Северотуранской подпровинции, в подзональной полосе северных пустынь и, главным образом относится к Присарысуйскому ботанико-географическому округу; западная

часть района затрагивает также Карсакапайский округ (Рачковская, Сафронова, 1992; Сафронова, 2010; Рисунок 1).

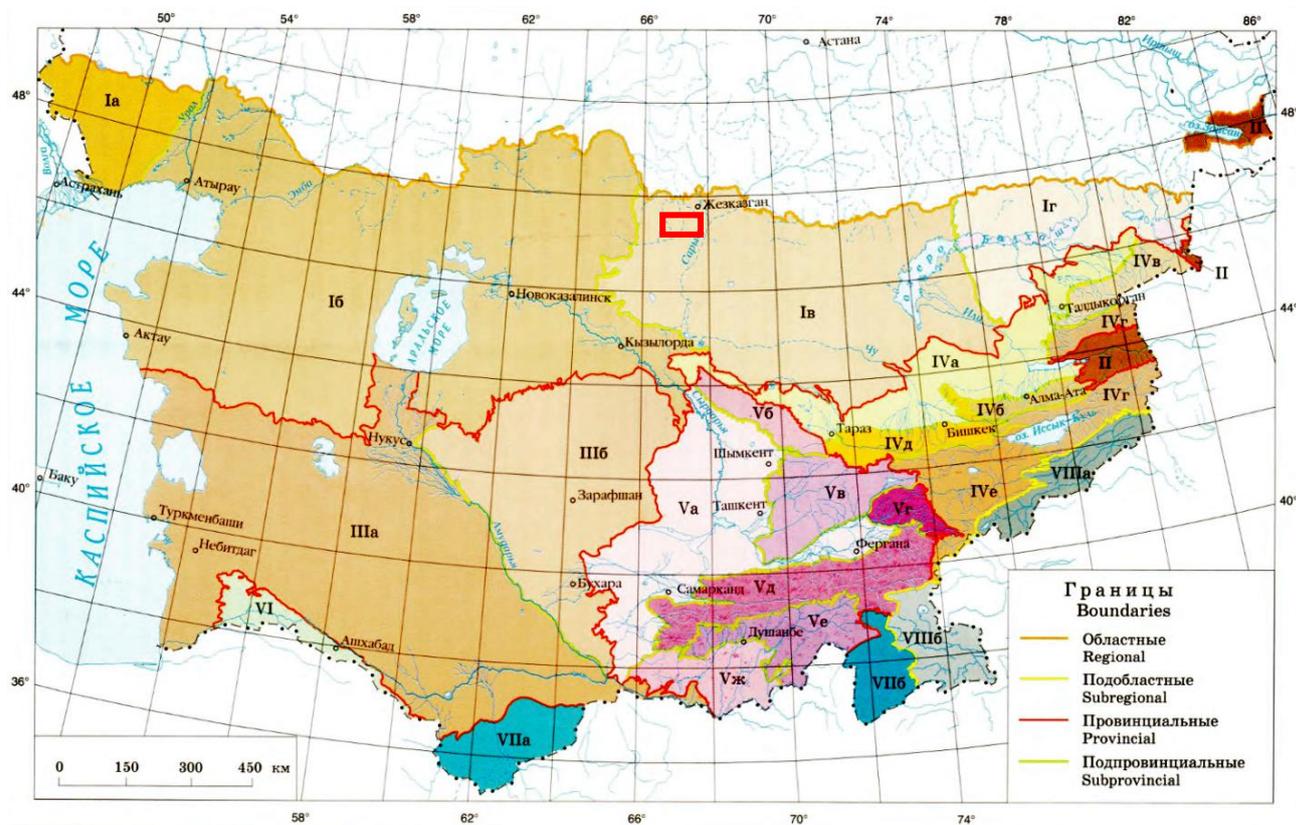


Рисунок 1. Ботанико-географическое районирование пустынной области Казахстана и Средней Азии. Римскими цифрами обозначены провинции: I – Северотуранская, II – Джунгарская, III – Южнотуранская. IV – Джунгаро-Северотяньшанская, V – Горно-среднеазиатская, VI – Копетдаг-Хорасанская, VII – Северогиндукушская, VIII – Горно-центральноазиатская. Буквами в пределах провинций обозначены подпровинции; Центрально-Северотуранская подпровинция, на территории которой выполнена наша работа, приведена под обозначением Iв. Из: «Ботаническая география...», 2003. Район выполнения исследования обозначен красным прямоугольником.

1.2. Природные условия исследуемой территории

Рельеф. Равнинные пустыни Евразии расположены на территории, некогда представлявшей собой дно Сарматского и Хвалынского морей, и на аллювиальных равнинах, связанных с тектоническими впадинами и древними руслами Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи (Григорьева, 2014). В пустынной зоне представлены разнообразные морфоструктуры: равнины различного

происхождения, песчаные массивы, а также мелкосопочники и местами низкогорья. Для территории Северо-Туранской пустынной провинции характерны пластовые равнины и плато, сложенные третичными и меловыми морскими или континентальными отложениями, сохраняющими более-менее горизонтальное напластование. В пределах пустынь Турана пластовые равнины и плато занимают огромные площади – например, Тургайская столовая страна между Мугоджарами и западной частью Казахского мелкосопочника, а также плато Устюрт. Поверхность пластовых плато плоская, в отдельных местах эродированная. Характерны останцы, также сложенные горизонтально залегающими мезозойскими и третичными отложениями (Лавренко, 1962; Гвоздецкий, Михайлов, 1987; «Ботаническая география...», 2003).

К восточной части провинции приурочена территория Казахского мелкосопочника. С эколого-топологической точки зрения её можно охарактеризовать как одну из разновидностей низкогорий с аридно-денудационной обработкой. Древние складчатые структуры мелкосопочника (в основном каледонские и герцинские песчаники, алевролиты, мергели и др.) слабо прикрыты новейшими отложениями и почти повсюду выходят непосредственно на поверхность. Сопки – невысокие конусовидные горки, обычно собранные в группы или гряды; вершины и склоны сопок каменистые, с редким растительным покровом. Относительные высоты сопок измеряются десятками метров; отдельно стоят горные поднятия, связанные с новейшей тектонической деятельностью и достигающие отметок высот до 1000-1500 м н. у. м., в частности, горы Улытау и Кызыларай (Лавренко, 1962; Гвоздецкий, Михайлов, 1987; «Ботаническая география...», 2003).

На территории района настоящего исследования, в соответствии с Ландшафтной картой СССР (1988), в различном процентном соотношении представлены аридно-денудационные пластовые равнины, эрозионно-денудационный мелкосопочник (пенеплен) и эрозионно- и аридно-денудационный (типичный) мелкосопочник. Отметки высот в районе

исследования колеблются в основном от 340 до 450 н. у. м. (максимальная отметка – 491 м н. у. м.).

Климат. Территория провинции относится к континентальным засушливым областям зоны умеренных широт. Северотуранские пустыни характеризуются следующими климатическими параметрами:

- суммарная солнечная радиация достигает 130-140 ккал/см² в год;
- сумма температур выше 10°C – 3000-3400°C;
- среднегодовая температура около 5°C, средняя температура января - 10...15°C, июля - +24...+26 °C;
- вегетационный период длится 200-210 дней;
- режим выпадения осадков ближе к средиземноморскому типу.

Наблюдается относительно равномерное распределение осадков по сезонам, с некоторым превышением в весенний период или без него;

- сумма осадков в год – 100-150 мм, в отдельные годы до 200 мм;
- в зимнее время устойчивый снежный покров;
- индекс сухости достигает 2,5-6, индекс континентальности – 10-40;
- коэффициент теплообеспеченности почв за год – 0,10 - 0,14 (Габбасов, 1957; Николаев, 1972; Атлас Казахской..., 1982).

По сравнению с Центральноазиатской подобластью климат пустынь Турана характеризуется гораздо более мягкой зимой и весной, меньшей амплитудой температур в течение суток (Лавренко, 1962). Важный климатический рубеж, разделяющий провинцию в широтном направлении, связан с различиями в гидротермическом режиме. Северная часть Северотуранской провинции относится к подзоне северных пустынь, для которых характерен суббореальный климат, отсутствие весеннего пика выпадения осадков (осадки распределены равномерно по сезону) и промерзание почв в зимний период. Южнее располагается подзона средних пустынь, для которой, в свою очередь характерен переходный суббореально-субтропический климат и неравномерность в выпадении осадков (несколько больше в весеннее время) Граница между подзонами приблизительно

выделяется по 47-й параллели. В состав северных пустынь входят восточная часть Прикаспийской низменности, южная часть Подуральяского плато, Приаральские Каракумы, южная часть Карсакпайского плато и Северное Прибалхашье. Средние пустыни включают Мангышлак, центральную часть плато Устюрт, плато Бетпак-Дала и Южное Прибалхашье (Евстифеев, Рачковская, 1991; Исаченко, Шляпников, 1989).

Климадиаграмма для района исследования приведена на Рисунке 2. Климат региона г. Жезказган, в окрестностях которого расположен район исследования, характеризуется как экстрааридный, с сильным дефицитом осадков и значительными перепадами температур в течение суток, сезона и года, малоснежный в зимнее время. При этом выражена большая протяжённость вегетационного периода (с апреля по начало ноября), высокая сумма положительных температур и высокая солнечная инсоляция (Максутбекова, 2020).

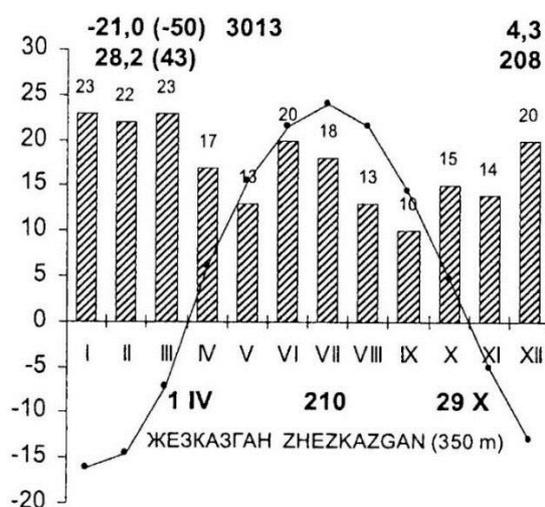


Рисунок 2. Климадиаграмма района исследования (из: «Ботаническая география...», 2003)

Почвы. Основная характеристика почв пустынь – низкое содержание гумуса в сочетании со значительным содержанием карбонатов и гипсоносностью, нередко проявления солонцеватости и солончаковатости. Для пустынных почв отмечено особое строение почвенного профиля: в верхней

части отсутствует дерновый горизонт и выражена пустынная корка («Ботаническая география...», 2003).

Зональный тип почв – бурые пустынные почвы (Ботаническая география..., 2023); в «Классификации и диагностике почв России» (2004) описываемые почвы соответствуют бурым аридным почвам, а в международной классификации WRB (Мировая реферативная..., 2024) они описаны как Gypsisols. Характерные черты данных почв – значительная щебнистость (особенно у поверхности), гипсоносность, солонцеватость, малогумусность, тяжёлый механический состав, нисходящая карбонатность и слабое развитие прочно-комковатой структуры (Габбасов, 1957). Верхний гумусовый горизонт слабосвязанный, бесструктурный, с непрочной корочкой. Содержание гумуса около 1,5%, распределён по профилю неравномерно, в составе преобладают фульвокислоты. В горизонте В наблюдается накопление илистых частиц. Вскипание начинается с глубины 15 см или же с поверхности, скопления карбонатов отмечаются на глубине 25-35 см, а гипса и легко растворимых солей – с глубины 60 см. Явления повсеместной засоленности связаны с острым дефицитом увлажнения, огромным превышением испарения над поступлением атмосферных осадков и своеобразным ходом биологического круговорота зольных веществ между растениями и почвой. Для территории восточнее Мугоджар характерно промерзание почв в зимний период («Государственная почвенная...», 1962; «Почвы СССР», 1979; «Ботаническая география...», 2003).

Для региона нередко характерна комплексность почвенного покрова; бурые пустынные почвы могут сочетаться с более засоленными типами почв – солонцами и солончаками. Солонцы – почвы с повышенным содержанием натрия в поверхностном горизонте, который обуславливает их специфические свойства (щелочная реакция, образование соды). Мало водопроницаемы, физиологическая доступность влаги для растений низкая. По характеру водного режима и связанных с ним свойств солонцы делятся на автоморфные,

полугидроморфные и гидроморфные. В нижних горизонтах почвенного профиля содержатся соли, токсичные для растений.

Солончаки могут формироваться в двух случаях. В первом – так называемых автоморфных солончаках – источником засоления являются древние морские отложения, преимущественно глины. Поверхностный горизонт автоморфных солончаков содержит не менее 1% легкорастворимых солей. Второй вариант – гидроморфные солончаки, формирующиеся в условиях близкого залегания грунтовых вод. Эти почвы отличаются характером поверхности, которая покрыта выцветами солей и бывает пухлой, корково-пухлой или даже мокрой в сухое время года. Содержание солей в верхнем горизонте здесь составляет от 2 до 6-8%, а в самом поверхностном слое может достигать 20-30% («Почвы СССР», 1979; «Ботаническая география...», 2003).

Район исследования, согласно Государственной почвенной карте СССР (1962), относится к Жезказганскому всхолмленному району бурых полупустынных¹ почв с комплексами солонцов. Для данных почв района исследования мощность горизонта А составляет до 12-14 см, глубина залегания горизонта В – 12-24 см, переходный горизонт В2 или В(С) – до глубины 34-38 см; глубже расположен карбонатный горизонт, подстилаемый гипсоносным суглинком. Солонцеватость бурых почв не выражена. Бурые (полу)пустынные солонцеватые почвы отличаются сильнее выраженной слоеватостью горизонта А, сильным уплотнением горизонта В и быстрым возрастанием содержания солей с глубины 30 см. Солонцы пустынные как правило все солончаковатые, вскипают с поверхности, с глубины 20-30 см с высокой карбонатностью («Государственная почвенная...», 1962). На отдельных незначительных по площади участках встречаются скальные обнажения и малоразвитые каменистые почвы.

¹ Данный тип почв соответствует рассматриваемым в нашей работе бурым пустынным почвам; название здесь приведено без изменений в соответствии с представлениями о классификации почв, действовавшими в СССР («Классификация и диагностика...», 1977).

1.3. Флора и растительность центрально-северотуранских пустынь

Флора. Центральные-северотуранские пустыни по флористическому районированию (Тахтаджян, 1978) соответствуют Туранской (Арало-Каспийской) провинции, которая входит в состав Переднеазиатской подобласти Ирано-Туранской области Древнесредиземноморского подцарства Голарктического царства.

Во флористическом плане пустыни Турана считаются относительно богатыми по сравнению с другими частями Сахаро-Гобийской пустынной области (за исключением горных регионов), что объясняется более засушливыми климатическими условиями в других её частях (Лавренко, 1962). Общее количество видов сосудистых растений превышает 1500, а наиболее многочисленное семейство во флоре – Маревые (*Chenopodiaceae*), в современных зарубежных системах (POWO, WFO и др.) в настоящее время рассматриваемое как подсемейство в составе семейства Амарантовые (*Amaranthaceae*) (Таблица 1).

Таблица 1. Число видов в наиболее богатых семействах пустынь Турана (Коровин, 1961, цит. по: Лавренко, 1962):

Семейство	Число видов в регионе	Доля во флоре
<i>Chenopodiaceae</i>	256	16%
<i>Asteraceae</i>	160	12%
<i>Leguminosae</i>	148	9%
<i>Brassicaceae</i>	96	6%
<i>Liliaceae</i>	72	4,5%
<i>Poaceae</i>	63	4%
<i>Polygonaceae</i>	58	3,6%
<i>Apiaceae</i>	46	3%
<i>Zygophyllaceae</i>	32	2%
<i>Plumbaginaceae</i>	27	1,7%

В родовом спектре флоры можно выделить как панэремейские роды, характерные для 4-5 пустынных областей Земли (*Atriplex*, *Bassia*, *Suaeda*,

Frankenia, *Zygophyllum*), так и общие с другими регионами: андийско-сонорско-средиземные (*Ephedra*), сонорско-средиземные (*Eurotia*, *Peganum*), австралийско-средиземные (*Nitraria*), южноафриканско-средиземные (*Salsola*, *Tamarix*). Все они относятся к древним элементам флоры Сахаро-Гобийской пустынной области (Лавренко, 1962). К более молодым родам-эндемикам Сахаро-Гобийской пустынной области можно отнести *Halocnemum*, *Haloxylon*, *Anabasis*, *Halogeton*. Непосредственно центральноазиатско-туранские эндемики - представители родов *Agriophyllum*, *Kalidium*, *Halostachys* (Лавренко, 1962).

Насыщенность эндемичными видами в разных выделяемых флористических районах провинции может варьировать от 11 до 80 видов; для западной части Казахского мелкосопочника приводится оценка в 68 эндемичных видов. Число узкоэндемичных видов не превышает 10 для каждого флористического района (Голоскоков, 1969). К примеру, для гор Улытау, входящих в состав провинции как отдельный флористический район, приводится 20 эндемичных для Казахстана видов, из которых 2 - узколокальные эндемики данного горного массива (Ишмуратова и др., 2016). Общее видовое богатство в равнинных пустынях района исследования можно оценить в пределах первых сотен видов; к примеру, база данных дикорастущей флоры Жезказганского ботанического сада насчитывает 221 вид (Ивлев, 2024).

К туранским и ирано-туранским видам-ценозообразователям климаксных и серийных, преимущественно длительно существующих пустынных сообществ, относятся такие виды, как *Anabasis aphylla*, *A. salsa*, *A. truncata*, *Atriplex cana*, *Xylosalsola arbuscula*, полыни подрода *Seriphidium* (*Artemisia lerceana*, *A. pauciflora*, *A. terrae-albae*) и другие. Некоторые из этих видов являются ценозообразователями не только туранских, но и джунгарских пустынь. Следует особо отметить джунгарский вид *Nanophyton erinaceum* (тасбиюргун), образующий зональные типы пустынь в Джунгарской провинции и заходящий по каменисто-щебнистым участкам в туранские пустыни. Тасбиюргуновые пустынные сообщества встречаются вплоть до западной Монголии (Юнатов, 1950; Кубанская, 1956). На солончаках в галофитных

пустынях Турана доминируют следующие виды: *Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium caspicum*, *Suaeda physophora*, *Limonium suffruticosum*, *Salsola dendroides* и др. (Лавренко, 1962; Быков, 1965). На почвах, не связанных с грунтовыми водами и не слишком засоленных в верхних горизонтах, обильны эфемероиды (*Poa bulbosa*, *Carex physodes*, *C. pachystilis* и др.) и эфемеры, нередко образующие особые синузии. В то же время их роль здесь не так значима, как в более южных частях подобласти, в т.ч. в Средней Азии (Лавренко, 1962).

Флора района исследования по многолетним исследованиям сотрудников лаборатории экологической безопасности МГУ им. М.В. Ломоносова (неопубликованные данные автора) на 2025 год насчитывает более 220 видов сосудистых растений. При этом, учитывая отсутствие целенаправленных масштабных флористических исследований, реальное богатство флоры района должно быть существенно выше известного в настоящее время. Набор видов-доминантов сообществ полностью соответствует указанному выше для провинции в целом (Быков, 1965).

Экологические характеристики растений пустынь. По мнению Е.П. Коровина (1961), основные адаптации к жизни растений в пустыне – ксероморфоз и эфемерность. Характерные адаптации к дефициту влаги различаются у разных экологических групп: у ксерофитов – уменьшение размеров листа (вплоть до редукции), выраженное опушение, развитие толстой кутикулы, уменьшение размеров и количества устьиц; у суккулентов – обводненность тканей, низкая интенсивность транспирации, замедление обменных процессов. Для галофитов, обитающих на засоленных субстратах, характерно или накопление легко растворимых солей в ассимилирующих органах, ведущее к росту осмотического давления (*Halocnemum*, *Salicornia*), или наличие солевывделяющих железок (*Tamarix*, *Limonium*) (Акжигитова, 1982). Многие растения характеризуются хорошо развитой корневой системой, иногда углубляющейся в почву на несколько метров для поглощения грунтовых вод или воды из горизонтов с капиллярно подвешенной влагой; в

качестве альтернативного варианта распространена поверхностная корневая система для перехвата осадков или конденсационной влаги («Ботаническая география...», 2003). Характерная особенность растительности пустынь – разреженность растительного покрова в надземной части и сомкнутость – в подземной части, где корневые системы смыкаются, что позволяет растениям наиболее полно использовать водный запас территории (Лавренко, 1962)

Основная жизненная форма многолетних растений, характерная для всей Сахаро-Гобийской пустынной области – полукустарнички с выраженными гиперксерофильными чертами, а зональный тип растительности – ксерофитная полукустарничковая пустыня. Полукустарнички весьма разнообразны по морфологии и экологии: некоторые ближе к травянистым растениям (полыни подрода *Seriphidium*), некоторые – к настоящим кустарничкам (Лавренко, 1962).

Для большей части пустынных сообществ характерна ярусная структура. Одноярусная структура свойственна малолетниковым пустыням, некоторым типам биюргунников, а также водорослёвым и лишайниковым сообществам на такырах. Довольно распространена 3-4-ярусная структура пустынных сообществ (например, высокие кустарнички и полукустарнички - боялыч, низкие - полынь, травянистые многолетники, эфемеры и летне-осенние однолетники) («Ботаническая география...», 2003).

Е.М. Лавренко (1962) в синузальной структуре сообществ Сахаро-Гобийской пустынной области выделяет четыре эдификаторные синузии одревесневающих растений, различающихся по высоте - древовидных растений (“полудеревьев”, например, *Haloxyton*), кустарников (*Calligonum*), кустарничков (*Ephedra*, *Nitraria*, *Zygophyllum*) и полукустарничков (*Artemisia* из подрода *Seriphidium*, *Salsola*, *Anabasis*, *Nanophyton* и др.). Во вторую группу синузий, имеющих подчинённое значение, отнесены коротковетвирующие эфемеры (*Bromus*, *Eremopyrum*, *Ceratocephala*, *Leptaleum*, *Alyssum* и др.) и эфемероиды (*Poa*, *Carex*, *Tulipa*, *Allium*, *Rheum* и др.), однолетники летне-осенней вегетации (*Ceratocarpus*, *Halogeton*, *Petrosimonia*, *Suaeda*, *Horaninovia*, *Girgensohnia* и др.), длительно вегетирующие многолетники (*Agropyron*, *Stipa*,

Peganum, *Alhagi* и др.), а также наземные синузии мхов, лишайников и цианобактерий (Лавренко, 1962). Сезонная динамика сообществ выражается в разновременном функционировании синузий: в течение вегетационного сезона наблюдается ранневесеннее отрастание и массовое цветение эфемеров и эфемероидов; весенне-летнюю вегетацию многолетников; летнюю термопаузу у полыней (вплоть до сбрасывания весенних листьев); осеннее вторичное отрастание листьев и цветение полыней; созревание семян полыней и солянок. В неблагоприятные по количеству осадков годы синузии эфемеров и эфемероидов могут не развиваться, задерживается вегетация полукустарничков («Ботаническая география...», 2003).

Растительность. Под пустынным типом растительности понимается объединение растительных сообществ с доминированием гиперксерофильных, ксерофильных микро- и мезотермных растений различных жизненных форм, преимущественно полукустарничков, полукустарников, кустарников и полудеревьев (Родин, 1958; Рачковская и др., 1990).

Классификация растительности пустынь разрабатывалась в основном по двум принципам: эколого-топологическому (эдафическому) и фитоценологическому (экобиоморфическому). Эколого-топологический принцип классификации разделяет пустынные сообщества на пелитофитные (характерные для суглинистых почв), гемипсаммофитные (для супесчаных почв), псаммофитные (на песчаных почвах и песках), гемипетрофитные (на щебнистых почвах) и петрофитные (на каменистых субстратах). Дальнейшее подразделение осуществляется по степени засоления (гемигалофитные, галофитные, гипергалофитные), по химизму горных пород (ацидофитные, базифитные, галофитные), по степени связности песчаных почв (рыхлопесчаные, связнопесчаные, пылевато-песчаные почвы) (Лавренко, 1962; «Ботаническая география...», 2003). В Северотуранской провинции в районе исследования преобладают пелитофитные, гемипетрофитные и петрофитные типы пустынь, среди которых выделяются гемигалофитные, галофитные и местами ацидофитные варианты («Ботаническая география...», 2003).

Большое количество исследований растительного покрова северного Турана проводилось в советский период (правда, с большим фокусом внимания на степные сообщества, нежели на пустынную растительность, что было обусловлено возможностями ведения пахотного сельского хозяйства в них). В числе значимых для работы публикаций можно назвать монографию В.В. Иванова (1958), посвящённую различным видам динамики сообществ западного Казахстана; сводки Е.М. Лавренко (1940, 1962), посвящённые степям и пустыням СССР; для Бетпак-Далы – монография З.В. Кубанской (1956), в Казахском мелкосопочнике - исследования З.В. Карамышевой и И.А. Рачковской (1973), и многие другие. В результате многолетних ботанико-географических исследований подготовлена и опубликована карта растительности пустынь Средней Азии и Казахстана (м. 1:2 500 000) («Растительность Казахстана...», 1995; Храмцов, Рачковская, 2000) и сопутствующая монография «Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области)» (2003), где приведены сведения о разнообразии основных растительных сообществ региона и их надфитоценотических объединениях.

Для некоторых сообществ региона можно найти сравнительно подробную фитоценотическую характеристику. Например, Б.А. Быков (1977) обобщил данные о растительных ассоциациях формации *Artemisieta terrae-albae*, выделив обычные белоземельнополынники (*Artemisieta typica*) и песчаные белоземельнополынники (*Artemisieta arenaria*), а также пасквальные модификации и сообщества, включающие *A. terrae-albae* в качестве субдоминанта. И.Н. Сафронова (1998) позднее приводила фитоценотическую характеристику полынных сообществ с доминированием *Artemisia terrae-albae*, *A. lercheana* и *A. kemrudica* (соответственно, 16 ассоциаций синтаксона *Artemisieta terrae-albae* и по 12 ассоциаций в синтаксонах *Artemisieta lercheanae* и *Artemisieta kemrudicae*) в западной части провинции на территории Мангышлака. Помимо прибрежных равнин Каспийского моря, также сравнительно изучено разнообразие растительности в районе Аральского моря

(Димеева, 2011; Шомуродов, Адиллов, 2019). Можно найти также разрозненные синтаксономические данные по сообществам *Artemisia pauciflora* и *A. sublessingiana* на территории Казахстана (Мирзадинов, Хаджакулова, 2021; Мирзадинов, Уристемова, 2021). Достаточно подробная фитоценотическая характеристика сообществ пустыни Бетпак-Дала приведена в монографии З.В. Кубанской (1956).

Для региона Казахского мелкосопочника в целом описано возможное разнообразие ассоциаций (правда, в большей степени для его степной части) и составлены геоботанические карты разного масштаба (Карамышева, Рачковская, 1962, 1973б; Ботаническая география..., 2003). При этом, по сравнению с более западными частями провинции, растительность региона менее изучена в плане структуры растительных сообществ и динамических процессов, протекающих в них. В числе известных материалов – работы З.В. Карамышевой (1960, 1963), посвящённые сукцессиям петрофитных сообществ. Из ботанических публикаций, вышедших по данному региону в последние годы, большинство посвящено флоре региона, его отдельным частям или отдельным элементам флоры, или систематическим группам во флоре (Ишмуратова и др., 2016; Куприянов и др., 2016; Эбель и др., 2016; Куприянов, Хрусталёва, 2018; Куприянов, 2020а, 2020б).

На территории района исследования крупных исследований растительного покрова не проводилось, что можно связать с рядом факторов: пограничностью территории в эколого-географическом плане (наиболее удалённые юго-западные отроги Казахского мелкосопочника, переходящие в Туранскую низменность); отсутствие вблизи района крупных поселений до XX века; эксплуатацию района исследования в качестве района падения ракет-носителей (см. главу 3), частично ограничивающую режим посещения территории. По картографическим материалам («Растительность Казахстана...», 1995), а также последней крупной публикации о растительном покрове («Ботаническая география...», 2003), для северных пустынь в Центрально-Северотуранской подпровинции характерны серополынные

пустыни с преобладанием *Artemisia semiarida*. Для Присарысуйского и Карсакпайского ботанического округов характерно преобладание в различных соотношениях злаково-полынных (*Artemisia semiarida*, *A. sublessingiana*, *Stipa sareptana*, *S. kirghisorum*), злаково-чернобоялычевых, кокпековых и биюргуновых пустынь (Рачковская, Сафронова, 1992). Значительную роль в растительном покрове (преобладание сообществ в хорологических единицах и со-доминирование вида в сообществах) также играют белоземельнополынные пустыни с преобладанием *A. terrae-albae* («Ботаническая география...», 2003). При этом, по нашим наблюдениям (см. главу 4), в районе исследования распространена преимущественно *Artemisia terrae-albae*, тогда как *A. semiarida* встречается спорадически и значительно реже является доминантом сообществ.

Классификация растительности. Фитоценотические классификации при выделении единиц растительного покрова высокого ранга основываются на биоморфологических (жизненная форма) и экологических (отношение к увлажнению и теплу) свойствах доминантных компонентов растительных сообществ, т.е. на учёте их синузальной структуры с выделением основной (эдификаторной) и подчинённых синузий. Формации (средний ранг) и ниже до ассоциации выделяются на основе флористического состава эдификаторов (Лавренко, 1962). А.В. Прозоровский (1940) объединял зональные формации пустынь северной полосы Турана в класс формаций *Deserta substepposa* – северные (в некоторых источниках называемые «остепнёнными») пустыни, характеризующиеся преобладанием менее ксерофильных полукустарничков по сравнению с классом *Deserta genuina*, характерного для среднего Турана. Для северных пустынь характерно господство полынных сообществ (на суглинистых и супесчаных слабозасолённых бурых почвах – с преобладанием *Artemisia lercheana*, *A. semiarida*, *A. terrae-albae*; на засоленных – *A. pauciflora*, на песках – *A. tomentella*, *A. quinqueloba*, на каменистых почвах в мелкосопочниках – *A. sublessingiana*). Второй важный компонент растительного покрова – чернобоялычевые (*Collinosalsola arbusculiformis*) сообщества, более характерные для восточной части подзоны. Во всех сообществах значительную

роль играет синузия злаков (*Stipa sareptana*, *S. kirghisorum*, *S. richteriana*, *Agropyron fragile*, *Poa bulbosa*) («Ботаническая география...», 2003).

Л.Е. Родин (1958) в типе эуксерофитной пустынной полукустарничковой растительности (*Desertisuffruticuleta*) выделял полынные, солянковые и суккулентные группы формаций. Сами формации сообществ определяются по доминанту (например, формации полыни – *Artemisieta terrae-albae*, *A. kemrudicae*, *A. lerceanae* и др.).

Пустыни Центрально-Северотуранской провинции относятся к Джунгаро-Северотуранскому типу растительности (*Растительность Казахстана...*, 1995). Для растительного покрова провинции характерна сложная пространственная структура на надфитоценоотическом уровне (“структура” здесь рассмотрена в понимании закономерных сочетаний различных растительных сообществ в пространстве). Основные абиогенные причины усложнения структуры - первичная неоднородность среды: различия в микро-и мезорельефе и связанные с ними процессы (засоление и рассоление почв, денудация и аккумуляция, изменение уровня залегания грунтовых вод). Биогенные причины также вызывают неоднородность растительного покрова, надфитоценоотического уровня (деятельность землероев, засоление почвы в подкороновых пятнах солянок и саксаула, фитогенные бугры и т.д.) («Ботаническая география...», 2003).

В надфитоценоотической структуре растительного покрова выделяют комплексы, серии, экологические и эколого-динамические ряды. Среди вариантов надфитоценоотической структуры растительного покрова в районе исследования представлены в основном комплексы; реже встречаются петросерии растительных сообществ. Комплекс растительных сообществ - неоднородность растительного покрова, при которой сообщества различных типов или их фрагменты многократно и закономерно чередуются на генетически однородной территории. Выделяют галогидрогенные (связанные с процессами засоления-рассоления почв) и литогенные (связанные с процессами эрозии и денудации) комплексы (по Рачковской, 1963).

Глава 2. Пожары как фактор воздействия на аридные экосистемы

Пожар - сложно организованный во времени и пространстве физико-химический процесс, включающий, помимо горения, массо- и теплообмен, которые взаимосвязаны и характеризуются рядом параметров: скоростью распространения, выгорания, температурой и т.д., зависящих в том числе и от сложившихся условий среды. С позиции экологии пожарный, или пирогенный, фактор часто рассматривается как неотъемлемая составляющая функционирования многих аридных экосистем, оказывающая влияние на ландшафты, прежде всего – на растительный покров и животный мир (Лавренко, 1940; Иванов, 1958; Тишков, 2003; Шилова и др., 2007). В числе сообществ, существование которых сформировано и зависит от пирогенного воздействия, можно назвать финбош на юге Африки, североамериканскую чапараль, высокий льянос в Южной Америке, вересковые пустоши Шотландии, различные виды «грассландов» Средиземноморья (Тишков, 2003; Онипченко, 2014).

Пирогенный фактор в большинстве случаев рассматривается как разновидность антропогенного воздействия, поскольку в современных условиях подавляющее большинство пожаров в природных сообществах (80-90% по данным различных источников) возникает по вине человека (Levine, 2000; Никищенко, Овчинникова, 2007; Анализ отечественного..., 2012; Valch et al., 2017). Тем не менее, существуют свидетельства, что в доисторический период пожары также оказывали большое воздействие на биомы Земли. Возникновение травяных сообществ приурочено к позднему меловому периоду (Жерихин, 1993, цит. по: Тишков, 2003), а широкое распространение пожаров в них часто связывают с экспансией злаков, использующих C4-фотосинтез, 6-8 миллионов лет назад (Bond et al., 2005, Keeley, Rundel, 2005; Scheiter et al., 2012). О широком распространении пожаров до появления человека может свидетельствовать и большой возраст таксонов, представители которых адаптированы к пирогенному воздействию (Bond et al., 2005). Естественными

причинами возгорания растительности могут быть грозы, особенно “сухие”, без выпадения дождя (Granström, 1993; Тишков, 2003; Самсонов, Иванова, 2014), реже можно рассматривать другие причины: искры от падающих камней, извержения вулканов, падения метеоритов, самовозгорание органических остатков из-за трения (Анализ отечественного..., 2012; Онипченко, 2014). В доисторическое время антропогенные проявления пожаров были связаны с охотой (подобные обычаи сохранились у ряда австралийских аборигенов), а позднее – с преобразованием земель для сельскохозяйственной деятельности (подсечно-огневое земледелие, весенние палы в степях и др.) (Иванов и др., 1958; Исаков и др., 1986; Тишков, 2003).

Огонь как фактор среды характеризуется рядом особенностей: 1) высокой интенсивностью воздействия на биоту; 2) “внезапностью”, под которой подразумевается случайный характер возникновения пожара и, во многих случаях, нерегулярность событий; 3) краткосрочностью оказываемого воздействия (особенно если речь о “низовом” травяном пожаре) (Исаков и др., 1986).

2.1. Интенсивность пожаров в аридных сообществах

При оценке пожаров принято рассматривать как отдельные параметры – **интенсивность горения** (fire intensity), под которой подразумевается количество выделяющейся при пожаре тепловой энергии, и **интенсивность воздействия**, оказанного при пожаре (fire severity), то есть фактический ущерб, нанесённый экосистемам в результате выгорания (Keeley, 2009). В отличие от первого параметра, использующего точную количественную оценку, второй обычно оценивается относительно (например, слабый, средний или сильный ущерб). Взаимосвязь этих показателей остается малоизученной, т.к. компоненты среды обладают разным откликом на пожар, и нередко высокая интенсивность горения может нивелироваться за счёт иных особенностей, например, кратковременности пожара (de Ronde, 2002; Neary, Leonard, 2020). Кроме того, последствия пожаров могут зависеть и от влияния других факторов

среды. Например, в ходе более чем 50-летнего эксперимента в Южной Африке определено, что после выгорания число видов травянистых растений на лугах, не подвергающихся сенокосению, повышается на 22%, а на тех, которые выкашиваются дважды в год – снижается на 37% (Fynn et al., 2004). Установлено, что в пустыне Мохаве (Калифорния, США) даже географически близкие сообщества в однотипных ландшафтах восстанавливаются после пожаров за различное время и разными путями (Engel, Abella, 2011).

Измерить интенсивность пожара (под которой обычно понимают температуру и продолжительность горения) в естественных условиях очень сложно, относительная оценка обычно проводится в полевых условиях глазомерно по высоте пламени (Теребнев и др., 2007), что далеко не всегда возможно. Поэтому количественно интенсивность огня чаще оценивают при помощи моделирования пирогенного воздействия, как при помощи математических моделей, так и реальных экспериментов по выжиганию отдельных участков. Такие модели позволяют оценить газо-аэрозольные эмиссии при пожаре (Garcia-Hurtado et al., 2013), скорости распространения и поведения огня на неоднородном горючем материале (Гришин, Бурасов, 2002; Бурасов, 2006; Simeoni et al., 2011), интенсивности теплоизлучения и температуру газовой струи (Копылов, Хасанов, 2003; Паршина и др., 2014), влияния пожаров на метеопараметры (скорость ветра, относительная влажность и температура воздуха) (Лобода и др., 2021) и другие. Однако, большая часть существующих моделей и модельных экспериментов разработаны либо для бытовых возгораний, либо для лесных пожаров. Проблемой пожаров в аридных безлесных регионах стали заниматься относительно недавно. Уже известно, что пожары в саваннах Африки “ответственны” за более чем половину глобального объёма пожарной эмиссии углекислого газа и играют решающую роль в глобальном цикле метана (Lipsett-Moore et al., 2018; Laris et al., 2021).

Существующие экспериментальные исследования степных пожаров, выполненные сотрудниками Томского института оптики атмосферы СО РАН (Гришин и др., 2011; Loboda et al., 2021), позволяют оценить температуру

фронта степного пожара не выше 830-930 °С, при этом преимущественно в пределах 450-670 °С; максимальные значения достигаются на высоте 20-70 см от земной поверхности. Прогрев воздуха при степном пожаре приводит к его подъёму вверх и возникновению турбулентного “насоса”, закачивающего кислород из окружающего пространства, в результате чего формируется ветер, усиливающий и ускоряющий горение и распространение огня (Loboda et al., 2021). Сопоставимые оценки температур получены в других исследованиях; например, при моделировании пожара в бразильском кампос, где температура пламени у поверхности почвы составила 537,5 °С (Fidelis et al., 2010); на вересковых пустошах в Португалии – 736±126 °С (Stoof et al., 2013). Сходным температурным режимом характеризуются низовые пожары в лесах (температура горения 300-700 °С), однако температуры верховых пожаров, уничтожающих древесный ярус, существенно выше – 900-1200 °С, в отдельных случаях до 1500 °С (Андреев, Брюханов, 2011).

2.2. Частота возгорания и скорость горения аридных сообществ

Для воспламенения сухого растительного материала от точечного источника огня достаточно теплового импульса в 1,5 кДж, что соответствует зажжённой спичке. Вероятность возникновения степного пожара от горящей спички зависит от количества сухой мортмассы в сообществе; при запасе 254 г/м² она достигает 77% (Гришин и др., 2011). При этом характерно, что средний запас горючих растительных остатков в луговых и настоящих степях может быть вдвое больше (Базилевич и др., 1986; Титлянова, 2010). Однако, в то же время воспламенение растительности от тлеющих частиц (углей) со значительно более высокой тепловой энергией (более 100 кДж), но в отсутствие открытого огня, по результатам экспериментального моделирования признано маловероятным (Гришин и др., 2011).

По сравнению с лесными сообществами фитоценозы степей, пустынь и других безлесных аридных территорий подвергаются регулярному воздействию

огня со значительно большей частотой. Например, в Оренбургской области пожары на заповедных степных территориях происходят со средней периодичностью раз в 5-6 лет, а на освоенных землях – раз в 10-12 лет (Павлейчик, 2015). Оборот огня в полынных Западного Казахстана составляет 10-15 лет (Иванов, 1958). Заповедник “Оренбургский” за первые 10 лет существования (1991–2001) подвергался воздействию пожаров 25 раз, а суммарная площадь возгораний составила 30424 га (Анализ отечественного..., 2012). По данным С.С. Шинкаренко с соавторами (2021), на 7 ООПТ в аридных районах юга России за 19 лет наблюдений зафиксировано 10 169 гарей по данным ДЗЗ. В заповеднике “Чёрные земли” практически не осталось участков, не затронутых пожарами. В Астраханском заповеднике и его окрестностях отмечается в среднем 17 пожаров в год; эта территория также характеризуется максимальной повторяемостью пожаров – до 18-19 раз на одних и тех же участках. В зональных ландшафтах аридных регионов около 90% пожаров по площади не превышают 10 км², в то время как оставшиеся 10% затрагивают половину всех выгоревших площадей; площадь катастрофических пожаров превышает 250 км² для каждого; такие пожары регистрируются 2-3 раза в год (Шинкаренко и др., 2022). С 1998 по 2018 гг. выгорело в Волгоградской области более 40%, в Астраханской области около 60% зональных экосистем - при выгорании отдельных участков более 10 раз (Шинкаренко и др., 2021).

Причины высокой частоты и масштабов пожаров в аридных сообществах обусловлены сочетанием ряда факторов:

- высокая горимость злаков за счёт полых стеблей и значительных запасов фитомассы, а также полукустарничков с одревесневающими стеблями и легко воспламеняемыми эфирными маслами в тканях растений (Хараим, 2007; Тимофеева и др., 2013; Степные пожары..., 2015);

- слабая фрагментированность территории, относительно невысокое количество искусственных и естественных преград для распространения огня (дорог, водотоков, противопожарных минерализованных полос), что более характерно для пустынь (Анализ отечественного..., 2012);

- снижение пастбищной нагрузки и увеличение площади залежных земель на территориях бывшего СССР в результате экономических и социальных процессов начиная с 1990-х гг. (Dara et al., 2020). Данный фактор часто рассматривается как влияющий в наибольшей степени на частоту пирогенного воздействия в последние десятилетия; к примеру, рост поголовья скота в Калмыкии и вовлечение в оборот залежных земель в Волгоградской области в последнее десятилетие привели к значительному снижению количества возгораний в обоих случаях (Шинкаренко и др., 2022). В то же время В.В. Иванов (1958) свидетельствует о высокой частоте пожаров в Западном Казахстане (вплоть до почти ежегодных выгораний отдельных участков) и при предшествующем режиме хозяйствования в середине XX века;

- усиление аридизации климата в периоды длительностью от 4-6 до 10-12 лет, приводящие к росту числа и продолжительности засух в пожароопасный период (Золотокрылин и др., 2020)

- социальные факторы: низкий контроль за соблюдением правил пожарной безопасности на природе, дешевизна выжигания как способа очистки территории или утилизации отходов, недостаточная просветительская работа в области пожарной безопасности и др. (Анализ отечественного..., 2012).

Важное отличие пожаров аридных травяных сообществ – существенно более высокая скорость распространения огня. Развитие пожара может зависеть от рельефа местности, типа растительности и состояния растительного покрова на момент возгорания (массы накопленной ветоши и степного войлока), погодных условий (в частности, скорости и направления ветра). Слой горючей мортмассы в безлесных сообществах более продуваем, чем в лесных, поэтому приток кислорода в зону горения выше, и конвективный перенос тепла по ветру происходит быстрее (Степные пожары..., 2015). Иногда при пожаре вследствие разности температур потоков воздуха формируются завихрения, способные “перебросить” возгорание через искусственные и естественные преграды: известны подобные случаи перехода огня через минерализованные полосы,

крупные автодороги, речки шириной до десятков метров (Анализ отечественного..., 2012; Степные пожары..., 2015).

В условиях высохшего травостоя и сухой погоде без ветра пожар в степи распространяется со скоростью, достигающей 15-18 м/мин (около 0,3 м/с), но скорость находится в линейной взаимосвязи со скоростью ветра, и при нём достигает существенно больших величин (Бурасов, 2006; Гришин и др., 2011). Например, для крупного пожара на Уил-Илекском междуречье в августе 2014 г. В.М. Павлейчик (2017) приводит сведения о средней скорости в 40–50 км в сутки на протяжении нескольких дней (что соответствует скорости распространения огня около 0,5 м/с при скорости ветра 2-2,5 м/с); максимальная скорость для того же пожара – 80-85 км в сутки, что составляет около 1 м/с при скорости ветра 5-7 м/с. Встречаются утверждения о скорости пожара порядка 600-700 м/мин, т.е. 10-12 м/с (например, Ильина, 2011; Тимофеева и др., 2013; Шишов, 2019), но такие высокие скорости огня, вероятно, могут быть зарегистрированы только в короткие временные промежутки, тогда как общая скорость на протяжении часов будет на порядок ниже (Степные пожары..., 2015). Помимо скорости ветра, скорость пожара положительно зависит от количества горючего материала (Гришин и др., 2011), а также угла наклона поверхности (известно, что вверх по склону огонь продвигается быстрее, при увеличении уклона от 0 до 20° скорость огня увеличивается в 2-3 раза; Асылбаев, 2013).

Установлена взаимосвязь между временем суток и возникновением и развитием пожаров, обусловленная суточной динамикой погодных условий в пожароопасный период. Для развития возгорания в степи наиболее опасный промежуток времени – с 10 до 16 часов. К вечеру пожары ослабевают вплоть до резкого замедления ночью; с 6-7 часов утра огонь снова усиливается (Ильина, 2011; Степные пожары..., 2015). Без проведения активных мероприятий по пожаротушению пожары в аридных сообществах могут длиться в течение многих дней, охватывая территории в сотни и тысячи квадратных км. К примеру, рассмотренный ранее пожар на Уил-Илекском междуречье,

охвативший суммарную площадь более 9000 км², продолжался с 7 по 27 августа 2014 г. (Павлейчик, 2017). Однако обратная сторона степного пожара за счёт высокой скорости – скоротечность оказываемого термического воздействия на биоту. Даже при слабом ветре его фронт редко задерживается на месте более нескольких минут, что позволяет переживать его и семенному банку в почве, и неглубоко погруженным почкам возобновления многолетников, не говоря уже о таких адаптированных к воздействию огня видах, как крупнодерновинные злаки – ковыли, житняки и др. (Степные пожары..., 2015).

2.3. Влияние пожаров на почвы и компоненты биоты

Продолжительная история пирогенного воздействия в аридных травяных биомах позволяет рассматривать их как сообщества, в различной степени адаптированные к воздействию пожаров, вплоть до утверждений о важнейшей роли пожаров в предотвращении мезофитизации ксерофитных сообществ и возобновления древесной растительности (Онипченко, 2014; Степные пожары..., 2015; Donovan et al., 2020), а также о необходимости поддержания регулярных пожаров для сохранения биоразнообразия ксерофитных сообществ (Valkó et al., 2016). За рубежом в безлесных сообществах даже применяется так называемое “предписанное выжигание” (prescribed fires) как метод ведения сельского хозяйства (Arkle, Pilliod, 2010; Ruprecht et al., 2016).

А.А. Тишков (2003) предлагает различать в пирогенной динамике травяных экосистем *пирогенные флуктуации*, которые не приводят к разрушительным последствиям для растительности и после которых структура сообщества нормализуется за несколько лет, и *пирогенные сукцессии*, при которых вследствие накопления горючего материала на поверхности почвы и повышения температуры и продолжительности горения гибнет большинство растений на отдельных участках, впоследствии замещаясь сорно-бурьянным комплексом видов, возобновляющихся из семенного банка. В степях Европейской части России продуктивность травяно-кустарничкового яруса уже

спустя 1-3 года достигает уровня, соответствующего ненарушенным пожаром сообществам (Шилова и др., 2007; Аюшева, 2014), а полный цикл пирогенной сукцессии составляет от 8 до 15 (реже 30) лет, при этом наиболее продолжительны сукцессии в южных и опустыненных вариантах степей (Тишков, 2003; Степные пожары..., 2015).

Пирогенный фактор в аридных сообществах часто рассматривается как “аналог” выпаса, в том числе по роли в сохранении аридных экосистем (Исаков и др., 1986; Степные пожары..., 2015). Помимо стравливания биомассы, огонь выполняет экологические функции устранения из экосистемы излишков мертвой растительной массы и подавления подроста древесно-кустарниковых растений. В то же время отмечается (Исаков и др., 1986; Daga et al., 2020), что при отсутствии выпаса опасность пожаров для устойчивости экосистем возрастает, поскольку увеличивается количество горючих растительных остатков в сообществах, что сказывается на интенсивности и продолжительности пожара.

Для почв аридных экосистем (в частности, черноземов и каштановых почв) характерна низкая теплопроводность и высокая теплоемкость, а также низкое содержание фракции грубой органики, способной гореть. В сочетании с ранее рассмотренными особенностями пожаров в аридных сообществах (высокая скорость прохождения и относительно низкая температура пламени) это обуславливает сравнительно слабую подверженность свойств почв пирогенному фактору и высокую защищенность почвенного компонента экосистем, почвенной биоты и подземных частей растений (Степные пожары..., 2015). Тем не менее, определённые изменения химических и физических свойств почв после пожара регистрируются. Прежде всего, пожар изменяет температурный режим почвы в сторону большей контрастности. В.М. Павлейчик с соавторами (2020) показали, что микроклимат гарей значительно отличается от фоновых территорий вследствие снижения мощности и длительности залегания снегового покрова, а также промерзания почвы зимой на бóльшую глубину и более слабого увлажнения весной. Эти системные

изменения приводят к формированию особых эдафических условий, при которых происходят восстановительные процессы.

Пожары приводят к кратковременным и долговременным изменениям в свойствах почв. К кратковременным можно отнести рост электропроводности и рН и снижение общего углерода, наблюдавшиеся в семиаридных лесных и кустарниковых сообществах Испании (Fontúrbel et al., 2012) и Австралии (Muñoz-Rojas et al., 2016). Кроме того, сгорание надземной фитомассы кратковременно увеличивает в почвах содержание элементов минерального питания растений, которое затем сравнительно быстро возвращается к допожарному уровню (Pereira et al., 2018). Содержание обменных оснований в суглинистых почвах после пожаров увеличивается, а в песчаных, напротив, может уменьшаться за счет выноса поступивших элементов в грунтовые воды, что наблюдали в песчаных почвах Намибии (Nghalipo et al., 2018).

К долговременным изменениям в свойствах почв можно отнести рост содержания растворимых солей после пожаров вследствие усиления испарения с поверхности почвы (Борзунов, Гуров, 2012; Valkó et al., 2016). В первый вегетационный сезон после пожара отмечено снижение содержания органического вещества, общего азота и подвижного фосфора, а также рост значений рН и концентрации обменного Са, Mg, Na и К в верхних 5 см слоя почвы (Snyman, 2002). Однако, если исходное содержание органического углерода менее 0,5%, после пожаров может и не наблюдаться достоверного снижения его количества (Nghalipo et al., 2018). Вероятно, послепожарные изменения в растительных сообществах могут быть связаны не столько со сравнительно слабыми изменениями химических характеристик почв, сколько с существенным нарушением их водно-физических характеристик, например, снижением плотности сложения и запасов влаги (Snyman, 2015).

Компоненты биоты аридных сообществ по-разному реагируют на оказанное пирогенное воздействие. Сравнительно слабо изучен отклик аридных микробоценозов на пирогенное воздействие, особенно в Центральной Азии. Немногочисленные исследования воздействия огня на микробиомы почв

аридных ландшафтов выполнялись в североамериканских прериях, бразильских саваннах-серрадо и кустарниковых сообществах Испании (например, Viana et al., 2011; Fontúrbel et al., 2012; Carson, Zeglin, 2018; Mino et al., 2021). Известно, что бактерии более устойчивы к воздействию пожара, нежели почвенные грибы (Pressler et al., 2018), вследствие чего биоразнообразие первых после пожаров увеличивается, а вторых – уменьшается (Mino et al., 2021). Степень изменения микробоценоза прямо скореллирована с интенсивностью пожара (Dooley, Treseder, 2012). По мнению одних авторов, воздействие слабых пожаров на функционирование микробиома почвы несущественно, в том числе в аридных сообществах (Viana et al., 2011; Dooley, Treseder, 2012; Fontúrbel et al., 2012); другие, однако, наблюдают значимые изменения в бактериальных сообществах после пожаров или, напротив, при их длительном отсутствии (Carson, Zeglin, 2018; Mino et al., 2021; Dao et al., 2022).

Вероятность гибели подземных частей растений в результате воздействия огня в значительной мере зависит от влажности почвы. В более влажных условиях летальные изменения наступают при сравнительно низких температурах и более коротком нагреве (Zwolinski, 1990; Ruprecht et al., 2016). Тем не менее, в травяных сообществах корни растений в значительной мере «изолированы» почвой и с меньшей вероятностью подвергаются воздействию опасных температур (Neary, Leonard, 2020), что способствует успешному возобновлению растений с подземной локализацией почек возобновления. В отношении однолетних видов с семенным возобновлением пожары средней и высокой интенсивности нагревают поверхность почвы до температур, летальных для семян (во влажных почвах около 70 °С, в сухих – 90 °С) и приводящих к гибели большей части семенного банка, локализованного вблизи поверхности почвы (Carrington, 2010). При этом семена разных видов различаются по способности выдерживать при пожарах разные температуры: до 100 °С (Ruprecht et al., 2016), до 200 °С (Dairiel, Fidelis, 2020), до 700 °С (Milich et al., 2012), что определяет участие разных видов в восстановлении растительного покрова после пожаров с различной температурой горения. В то

же время пожар может стимулировать прорастание семян, например, в результате термического разрушения аллелопатических веществ или минерализации почвы (Nearby, Leonard, 2020). Известны и виды-пирофилы, для которых воздействие огня является триггером, запускающим прорастание семян за счёт разнообразных механизмов (термическая или химическая стимуляция зародыша, нарушение целостности оболочек семени и др.) (Онипченко, 2014).

Уязвимость к пожарам характерных групп растений изменяется от низкой (эфимероиды-геофиты) и умеренной (стержнекорневые травянистые многолетники) до высокой (полукустарнички *Artemisia*, *Bassia*, кустарнички *Collinosalsola*). Для последних высокая подверженность пирогенному воздействию обусловлена надземным расположением почек возобновления (Чабовский, Неронов, 2003; Шилова и др., 2007; Аюшева, Джапова, 2012; Степные пожары..., 2015). При этом есть сведения, что особи *Artemisia* в возрасте до 3 лет способны переживать пожары за счёт положения корневой шейки в толще грунта в этом возрастном состоянии (Шилова и др., 2007; Васькина и др., 2013), но, по другим данным, такой эффект чаще наблюдается на суглинистых почвах; при более лёгком гранулометрическом составе почв из-за дефляции корневая шейка выдаётся из почвы, и молодые особи полыни также гибнут при пожарах (Аюшева, Джапова, 2012). В результате пирогенного воздействия после прохождения пожаров полынные сообщества сменяются фитоценозами с доминированием дерновинных злаков, в которых восстановление полыни до позиции доминанта занимает значительно больше времени и, по некоторым данным, невозможно без воздействия копытных фитофагов, которые в первую очередь снижают проективное покрытие злаков (Степные пожары..., 2015).

Предполагается, что последствия пирогенного воздействия в опустыненных полынных сообществах значительно сильнее, чем в злаковых степях (Исаков и др., 1986). Господствующие в последних плотнодерновинные ксерофитные злаки (*Stipa*, *Agropyron*, *Lasiagrostis* и др.) характеризуются набором анатомических и физиологических адаптаций, позволяющих им

переживать непродолжительное воздействие огня (Опарин, Опарина, 2003; Тишков, 2003; Степные пожары... 2015). В то же время, по всей видимости, для разных видов дерновинных злаков характерна различная устойчивость к пожарам. К примеру, есть сведения о выпадении *Stipa barbata* из состава сообществ после пожаров вместе с полынями (Mossivand et al., 2015). Известно, что мелкодерновинные злаки (например, *Poa*, *Festuca*) при пожаре страдают сильнее крупнодерновинных (*Stipa*, *Agropyron*) (Рябцов, 2006; Степные пожары... 2015) в силу меньшей защищённости почек возобновления, однако, по некоторым данным, сильные пожары могут значительно сокращать участие и крупных плотнодерновинных злаков (Дусаева, Калмыкова, 2021). Летние пожары также нередко отрицательно влияют на семенную продуктивность злаков, поскольку из-за вынужденного отрастания новых побегов происходит смещение фаз растений, и цветения и плодоношения растений в этот сезон не происходит (Ильина, 2011). Тем не менее, по мнению большинства исследователей, в целом пожары в полынных сообществах «полупустынь» (под которыми в нашем случае понимаются северные пустыни) способствуют их остепнению и распространению злаковых сообществ (Терехов, 2011; Шагаипов, Булахтина, 2011; Erkovan et al., 2016).

Помимо перечисленных изменений, пожары приводят к исчезновению из сообществ мхов, лишайников и водорослёвых корок, которые очень медленно восстанавливаются после пожара (Опарин, Опарина, 2003; Шагаипов, Булахтина, 2011). Отсутствие этих компонентов напочвенного покрова ведёт к усилению эрозии почв (Степные пожары..., 2015).

Несмотря на ранее приведённые утверждения о роли огня как фактора, способствующего сохранению и поддержанию степных сообществ, нельзя не упомянуть, что при усилении аридности пожары рассматриваются как один из факторов развития опустынивания (Быстрова и др., 2021; Танюкевич и др., 2022). Правда, наблюдаемые эффекты опустынивания более очевидны после лесных пожаров (например, Neary, 2009, 2022), но определённую лепту в этот процесс вносят и пожары на безлесных аридных территориях. В первую

очередь, сильные ветры, типичные для открытых пространств, после пожара способствуют эрозии почвы и возникновению пыльных бурь (Шилова и др., 2007). Для заповедника “Чёрные Земли” в подзоне опустыненных степей в Калмыкии показано усиление эоловой эрозии с образованием очагов выветривания площадью до 1 га, но при этом в большинстве случаев эрозия привела к формированию только мелких эоловых форм (Маштыков, Бадмаев, 2005). Эксперименты, проведённые в северной части пустыни Чиуауа в США в транзитной зоне злаковой и кустарничковой растительности (Ravi et al., 2009), показали, что эрозия почвы после пожаров более интенсивна на участках с преобладанием кустарничков по сравнению с участками с преобладанием злаков и оголёнными участками почвы; авторы предполагают, что причина усиления эрозии заключается в изменении физико-химических свойств поверхностного слоя почвы под воздействием высоких температур. Пожары способствуют и водной эрозии почв, усиливая гидрофобность верхних горизонтов почвы (Максимова и др., 2014); для злаковой прерии неблагоприятны с точки зрения дальнейшей водной эрозии пожары в поздневесенний период (O’Dea, Guertin, 2003).

Пирогенные сукцессии сообществ с преобладанием полукустарничковых полыней достаточно хорошо изучены на территории Республики Калмыкия в России (Чабовский, Неронов, 2003; Маштыков, Бадмаев, 2005; Васькина и др., 2013; Аюшева, 2014; Klink et al., 2024, и др.) и на территории нагорья Большой Бассейн на территории США (Baker, 2006; Bukowski, Baker, 2013, и др.). Однако применять эти данные о скорости и сроках пирогенных сукцессий к рассматриваемой в настоящей работе территории Центрального Казахстана следует с большой осторожностью. Даже в случае географически более близкой Калмыкии единой точки зрения об отнесении её территории к пустынной зоне нет: нередко всю территорию или часть её относят к подзоне опустыненных степей (Сафронова, 2014, 2019) или рассматривают “пустынный облик” растительности как результат систематического перевыпаса, что не позволяет считать её зональной (Мирошниченко, 2006). По мнению многих авторов,

постпирогенная динамика пустынных сообществ нуждается в более детальном и систематическом исследовании, что актуально даже для аридных территорий Евразии с длительной историей их изучения (Рябцов, 2005; Tuvshintogtokh, 2014; Дусаева, Калмыкова, 2021).

2.4. Особенности пожаров, связанных с падением фрагментов ракет-носителей, в пустынях Центрального Казахстана

Ракетно-космическая деятельность – уникальная форма техногенного воздействия на аридные экосистемы Центрального Казахстана. С начала эксплуатации космодрома Байконур в Кызылординской области в конце 50-х гг. XX века регулярному комплексному техногенному воздействию при штатном проведении пусков ракет, а также в случаях аварийных ситуаций подвергаются территория космодрома и районы падения (РП) фрагментов ракет-носителей (РН) на территории Республики Казахстан и Российской Федерации (Королева и др., 2015). Комплексный характер воздействия, оказываемого на наземные экосистемы при падении ступеней ракет-носителей, заключается в сочетании механического, химического, термического и пирогенного воздействия, оказываемого на экосистемы в местах падения на различной площади – от единиц и десятков м² до десятков и сотен тысяч м².

Пирогенному воздействию на пусках ракет-носителей исторически уделяется меньше внимания, чем химическому и механическому, поскольку пожары рассматриваются как естественный фактор формирования аридной растительности. При этом пирогенное воздействие способно распространяться от центра места падения фрагментов ракеты-носителя на значительно большее расстояние, чем разбрасываемые фрагменты или проливы компонентов топлива. Предполагается, что вне участка места падения распространившийся от него пожар не отличается от других возгораний естественного или антропогенного происхождения.

Источником возгорания при падении ступени РН обычно являются разогретые до высокой температуры фрагменты конструкции ступени (особенно фрагменты двигательных установок) и двигательной установки системы аварийного спасения, а также остатки топлива («Экологическая безопасность...», 2015). Возгорания на местах падения характерны для 28% мест падения ступеней РН «Протон-М» и 80% мест падения ступеней РН «Союз» (Koroleva et al., 2018), что связано с различной воспламеняемостью используемых компонентов топлив. При этом в большинстве случаев пожары ограничены незначительными площадями – для мест падения ступеней РН «Протон-М» они, как правило, не превышают 5 м^2 , для мест падения ступеней РН «Союз» – 100 м^2 (Koroleva et al., 2018; Lednev et al., 2018). Крупные пожары также могут отмечаться на местах аварийного падения ракет-носителей (например, Lednev et al., 2019, Леднев и др., 2020), однако такие события случаются сравнительно редко (Koroleva et al., 2021). По статистике за 2014-2023 год, собранной сотрудниками лаборатории экологической безопасности географического факультета МГУ на большинстве пусков РН в этот период (Семенков и др., 2024а, 2024б), максимальная площадь пожара, вызванного падением первой ступени РН «Протон-М», составила $233\,730 \text{ м}^2$; максимальная площадь пожара, вызванного падением одного бокового блока первой ступени РН «Союз-ФГ» – $1\,376\,103 \text{ м}^2$ (для первой ступени того же пуска в целом – $1\,944\,785 \text{ м}^2$; Рисунок 3). Однако в случае сочетания неблагоприятных факторов, в числе которых можно назвать состояние растительного покрова, ландшафтно-экологические условия местообитания, а также неблагоприятную пожароопасную обстановку (сухую и жаркую летнюю погоду, сильные ветры, иссушение надземных частей растений), возникновение очага на месте пожара может привести к формированию крупного пожара, затрагивающего участки размером в несколько квадратных километров и более («Экологическая безопасность...», 2015; Королева и др., 2017; Koroleva et al., 2018). К примеру, в июне 2017 г. возгорания от боковых блоков ступени РН «Союз» привели к возникновению крупного пожара, который только в границах РП зоны Ю25

затронул площадь более 251 675 000 м² (Рисунок 4, А). Другой крупный пожар в эче Ю25, предположительно вызванный приземлением фрагментов ОЧ РН (что мы предполагаем по форме пожарища) и выявленный по современным данным ДЗЗ в 1987 г., занимает площадь более 89 084 000 м² (Рисунок 4, Б).



Рисунок 3. Возгорание в результате падения боковых блоков первой ступени РН “Союз-ФГ” при запуске ТПК “Союз МС-04” 20 апреля 2017 г, левый склон долины сая Ащылысай и междуречье сая Ащылысай и р. Кара-Кенгир. А – спутниковая съёмка участков мест падения (май 2017 г.); жёлтыми линиями отмечены границы возгораний, красными стрелками – места приземления боковых блоков ступени. Б – съёмка вида пожарища с борта вертолёта; на врезках для масштаба показаны часть лагеря наземных служб, обслуживающих пуск РН, и фрагменты бокового блока. Фото автора.

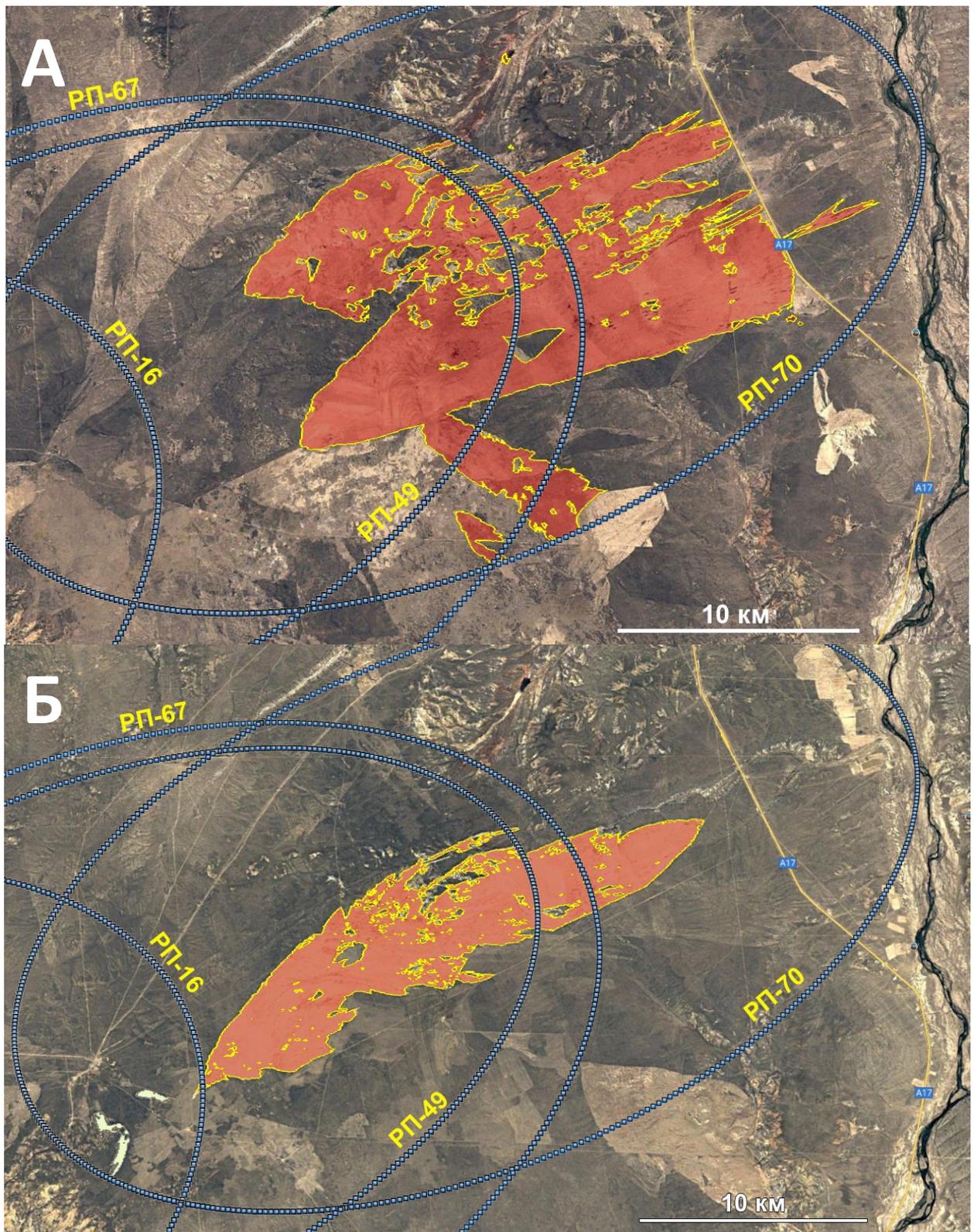


Рисунок 4. Примеры крупных пожаров в зоне Ю25, связанных с пусками РН, по данным ДЗЗ: А – в 2017 г.; Б – в 1987 г. (предположительно от первой ступени РН). Границы пожара отмечены жёлтыми линиями, территория пожарища – красной заливкой. Голубыми точками отмечены границы РП зоны Ю25 (названия районов подписаны возле линий). Линия с голубой меткой А17 - трасса Жезказган-Кызылорда.

то же время периодические пожары в РП, не связанные с падением ракет (как правило, их очаг возникновения находится далеко за пределами границ РП), могут затрагивать значительно большие площади. Большинство крупных пожаров, зарегистрированных в РП в период доступности данных ДЗЗ (см. Таблицу 2), возникли не в результате пусков РН и распространились на территорию РП извне.

Места падения двигательных установок системы аварийного спасения (ДУ САС) отличаются по проявлению техногенного воздействия от боковых блоков ступени РН «Союз», поскольку в ней в качестве топлива используются твёрдые пороховые заряды. При падении ДУ САС всегда происходит детонация большей части топлива и взрыв, который может привести к воспламенению растительности вблизи места падения. При этом область непосредственно вблизи взрывной воронки редко подвергается пирогенному воздействию, поскольку выбрасываемые из неё частицы почвы, формирующие засыпку слоем от 1-2 см до 30-40 см (на брусюре), выступают в качестве пламегасителя. В некоторых случаях разброс мелких фрагментов ДУ САС, в том числе частей порохового заряда, может приводить к формированию очагов возгорания на расстоянии от взрывной воронки. При условии достаточной сомкнутости растительного покрова и неблагоприятных погодных условий пожары на местах падения ДУ САС также могут достигать значительных площадей. К примеру, при пуске РН «Союз» 11 сентября 2024 г., проходившем в условиях высокой пожарной опасности (IV класс по индексу Нестерова), площадь пожара в полынно-боялычевом сообществе с ОПП около 50% составила 39 160 м².

Помимо пирогенного воздействия, на местах падения ступени на растительность вблизи упавших фрагментов и выгоревших участков оказывается и термическое воздействие. Лучше всего такие участки видны в весенне-раннелетний период, когда их границы можно диагностировать по увяданию листьев и стеблей растений. Площадь выраженного термического

воздействия в ряде случаев может достигать сотен квадратных метров (Королева и др., 2017).

По нашим данным, в качестве основных особенностей возгораний, связанных с приземлением ракет-носителей в Центральном Казахстане, можно выделить следующие:

1. Различная горимость мест падения фрагментов различных ракет-носителей, связанная с различной частотой возгорания растительности и площадью формируемых ими пожаров, с учетом разницы в используемых компонентах топлив. РН «Союз» в данном случае следует считать более пожароопасной.

2. Ограниченность распространения: в подавляющем большинстве случаев пирогенное воздействие ограничено площадью в сотни и тысячи м². Тем не менее, в условиях чрезвычайной пожароопасности погодных условий и отсутствии преград для распространения огня площадь пожаров может измеряться в км². В свою очередь, при ярко выраженных лимитирующих факторах, препятствующих распространению огня, площадь возгораний может составлять сотни и десятки м² вплоть до ограничения площадью разлива горючего.

3. Микроочаговость: разброс мелких фрагментов на местах приземления фрагментов ракет-носителей может приводить к формированию отдельных возгораний в пределах зоны разброса, которые в зависимости от условий, в которых происходит возгорание, могут либо сложиться в одну крупную зону пирогенного воздействия, либо сформировать независимые локальные участки пирогенного воздействия.

4. Направленность: от точечного источника возгорания в условиях, способствующих развитию крупного пожара, огонь распространяется по направлению ветра, формируя характерный клин, в пределах которого происходит выгорание большинства растений.

5. Сравнительно низкая интенсивность горения (по сравнению с лесными пожарами) приводит к тому, что узкие линейные преграды в виде долин

водотоков или колея грунтовых дорог могут эффективно ограничивать продвижение огня даже в случае сравнительно крупных пожаров. Сравнительно низкую интенсивность горения степных пожаров неоднократно подчёркивали во многих ранее рассмотренных исследованиях.

6. В целом с учётом рассмотренных особенностей пожары, вызываемые падением ракет-носителей, не следует рассматривать как особый класс пожаров, отличающийся по характеристикам от пожаров с другими антропогенными или естественными источниками возгорания. Регулярные пуски ракет-носителей в течение пожароопасного сезона можно рассматривать как причину увеличения частоты возгораний и снижения сроков оборота огня в районах падения первых ступеней и двигателей, однако только в пределах ограниченных по площади участков.

Глава 3. Материалы и методы

Основной массив геоботанических описаний, использованный в данной работе, насчитывает 231 описание и был собран в период с 2014 по 2025 гг. сотрудниками лаборатории экологической безопасности кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова:

- С. Ледневым (2016-2025 гг.) – 193 описания.
- Н. Кадетовым (2013-2014 гг.) – 26 описаний;
- В. Феодоритовым (2015 г.) – 12 описаний.

Все геоботанические описания собраны в районах падения первой ступени ракет-носителей при осуществлении запусков космических аппаратов с космодрома Байконур, а также в непосредственной близости от их границ. Районы падения (Рисунок 5) расположены в Улытауской области Республики Казахстан и формируют 2 отдельные зоны (далее указаны официальные наименования районов и зон РП):

1) Зона Ю24 – территория РП 15 и РП 25, расположенных от междуречья сая Бозинген и р. Карасуыр до долины сая Кырыксай в среднем течении и включающих в себя участки долин, междуречья рек и крупных саев Дуйсембай, Жаркудук, Кырыксай, Шолаксай, Карасуыр и др. Площадь зоны – 1660 км². РП зоны Ю24 использовались и используются для приёма первой ступени РН “Протон-К” и позднее (с 2001 г.) “Протон-М”.

2) зона Ю25 (основная часть²) – территория РП 16, 49, 67 и 70, расположенных от низовьев р. Кумола (выше места слияния с р. Дуйсембай) до долины р. Кара-Кенгир и включающих в себя участки долин и междуречья рек и крупных саев Кумола, Ащылысай, Жиренбайсай, Аманжолсай и др. Площадь зоны – 2725 км². РП зоны Ю25 использовались и используются для приёма

² В состав зоны Ю25, помимо включённых в исследование районов, входит РП-1, находящийся отдельно от остальных. Геоботанических исследований в данном районе нами не проводилось.

боковых блоков первой ступени и двигательных установок систем аварийного спасения РН семейства “Союз” (“Союз-ФГ”, “Союз-У”, “Союз-2.1a” и др.).

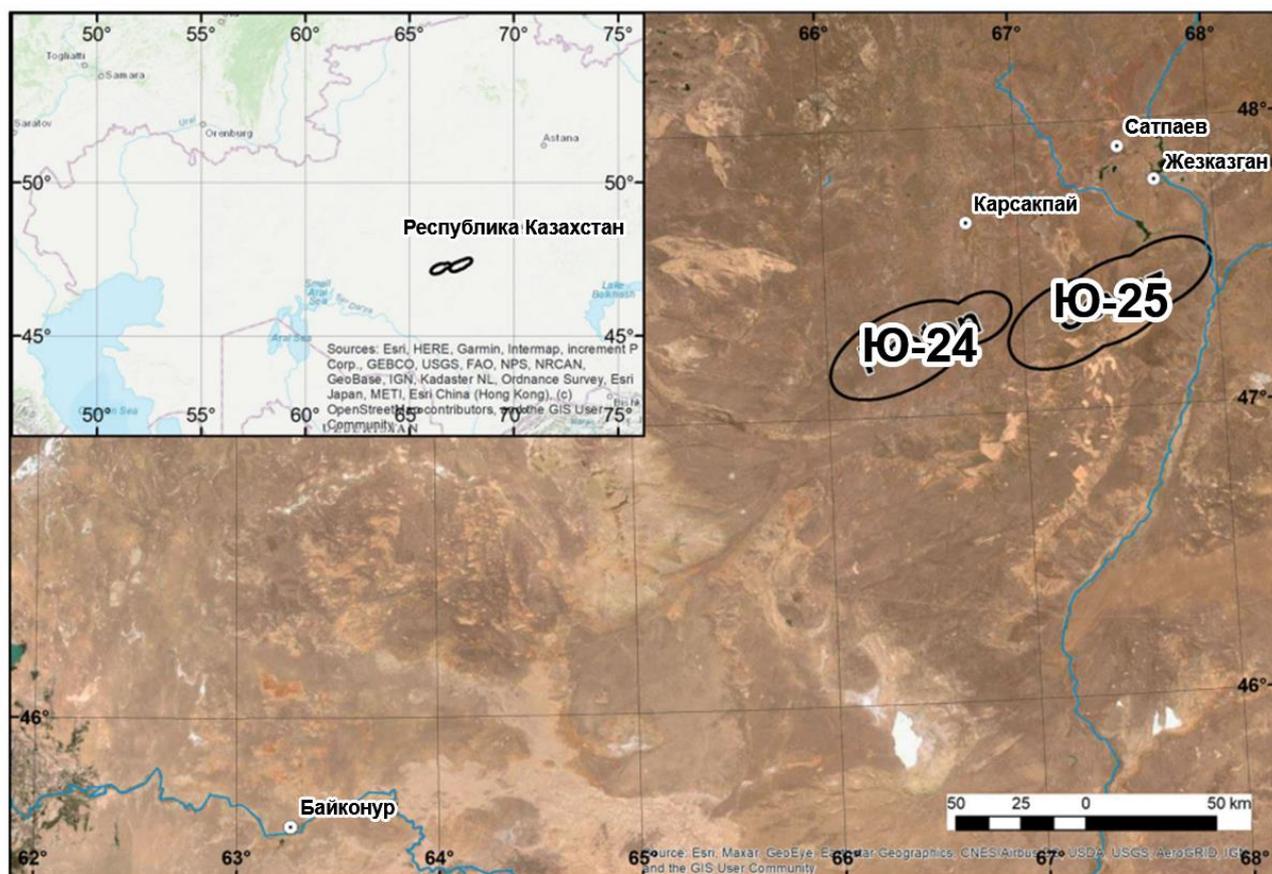


Рисунок 5. Расположение районов исследования на территории Казахстана (из: Каррашевский et al., 2021, с изменениями).

Территории районов падения представляют собой эллипсы, вытянутые по азимутам 44-45 градусов и имеющие диаметр 18-30 км по меньшей оси и 27-50 км по большей оси. В пределах районов падения приземляются отделяющиеся части ракет-носителей (ОЧ РН) – первые ступени и двигательные установки систем аварийного спасения. Районы эксплуатируются круглогодично; за 2014-2023 гг. произведено более 30 пусков РН «Протон-М» с использованием зоны Ю24 и более 40 пусков РН «Союз» с использованием зоны Ю25. После приземления частей ракет осуществляется комплекс работ по ликвидации последствий техногенного воздействия (распил и эвакуация крупных фрагментов блока, детоксикация почвы в местах проливов топлива и т.д.). Медианная площадь зоны общего техногенного воздействия за 2014-2023 гг.

составляет 3687 м² для первых ступеней РН «Протон» и 3950 м² для РН «Союз», что составляет менее 0,0003% и 0,0002% от территории зон Ю24 и Ю25 соответственно. Таким образом, интенсивность техногенного воздействия, связанного с осуществлением пусков РН в штатном режиме, в масштабах всей территории исследования оценивается как низкая, а сообщества – пребывающие в слабой степени деградации, что также соответствует другим видам деятельности в районах падения (на отдельных участках отмечены: выпас скота; сенокосение; эксплуатация автотрассы Жезказган-Кызылорда и других линейных коммуникаций; до 2000-х гг. – орошаемое земледелие в долине р. Кара-Кенгир в восточной части зоны Ю25).

Геоботанические описания выполнялись в районах падения и на их ближайшей периферии в ходе различных работ, сопряжённых с экологическим сопровождением пусков РП. В зависимости от дат выполнения работ геоботанические описания выполнялись в период с середины апреля до начала октября, при этом большая часть описаний выполнена в период выявления максимальной флористической насыщенности (с конца апреля до начала-середины июня).

Геоботанические описания выполнены на пробных площадках 10x10 м² по стандартной методике (Полевая геоботаника, 1972). Участие вида в сообществе регистрировалось по значению проективного покрытия, которое во всех случаях учитывалось глазомерно с использованием следующих градаций: от 10 до 100% – кратно 10%; менее 10% – 5%, 3%, 1%, <1% (в дальнейшем использованы значения 0,5% и 0,1% для рассеянно встречающихся и единичных особей соответственно). По возможности выполнение геоботанического описания сопровождалось фотодокументированием растительности площадки.

Массив описаний для выполнения сравнительных расчётов оцифрован в таблицу Microsoft Excel (с указанием проективного покрытия видов в %) и включает 209 геоботанических описаний, приуроченных к поверхностям водоразделов, склонам речных долин и надпойменным террасам. Во всех

случаях использованы описания, не затронутые напрямую воздействием ракетно-космической деятельности (для мест падения ОЧ РН использованы только описания вне зоны оказанного техногенного воздействия, использованные как фоновые в работах по экологическому сопровождению).

Для установления возраста пирогенного воздействия и число предшествующих пирогенных трансформаций был использован массив данных Landsat за период с 1984 г., находящийся в открытом доступе (<https://www.usgs.gov/news/free-open-landsat-data-unleashed-power-remote-sensing-decade-ago>; дата обращения 19 марта 2025 г.) и позволяющий установить для любой точки в пределах модельной территории годы пожаров (в ряде случаев – срок пожара с точностью до недель), расположение контуров пожаров, приблизительную площадь пирогенного воздействия для каждого пожара (Karpachevskiy et al., 2021). Специфика пирогенного воздействия в центральном Казахстане заключается в ясном отображении контуров выгоревших территорий на космоснимках на 1-2 год после пожаров, при этом границы зон пирогенного воздействия продолжают читаться на космоснимках в течение десятилетий. Это позволяет, как автоматизировать процесс выделения пирогенно-трансформированных территорий с использованием вегетационных индексов (Karpachevskiy et al., 2021), так и оценить другие аспекты динамики растительного покрова, например, визуально выделить участки, пирогенно трансформированные в период до 1984 г.

Согласно данным ДЗЗ за 40 лет (1984-2024), для зоны Ю25 крупные пожары зарегистрированы в 16 из них, для зоны Ю24 – в 13 (что позволяет рассчитать среднюю ежегодную вероятность формирования крупных пожаров, равную 40% для зоны Ю25 и 32,5% для зоны Ю24). Наиболее крупные площадные выгорания в зоне Ю25 приурочены к 2000 г. (185,7 км²), 2005 г. (630,6 км²), 2014 г. (152 км²) и 2017 г. (484,8 км²); в зоне Ю24 - 1985 г. (241 км²), 2001 г. (67,3 км²), 2004 г. (77 км²), 2005 г. (33,2 км²), 2017 г. (1238 км²) и 2022 г. (342 км²) (Таблица 2). При этом в данной статистике не могут быть учтены небольшие по площади участки пирогенного воздействия, характерные

для 66% участков мест падения боковых блоков первой ступени РН «Союз» (Koroleva et al., 2018), поскольку их площадь возгорания чаще всего не превышает сотен м², и такие участки не удаётся дешифровать и однозначно идентифицировать как пирогенно-трансформированные территории по материалам ДЗЗ. В то же время в период высокой пожароопасности при неблагоприятных стечениях обстоятельств (ландшафтные условия места падения и особенности падения ступени) возгорания при падении боковых блоков первой ступени могут приводить к масштабным пожарам. Например, в результате падения боковых блоков первой ступени РН «Союз-2.1а» 14 июня 2017 г. из-за неблагоприятной пожарной ситуации возник крупный пожар, в результате которого в границах зоны Ю25 выгорело более 251 км² территории. В июле того же 2017 г. в обеих зонах зафиксированы крупные пожары, не связанные с пусковой деятельностью космодрома «Байконур» и многократно превосходящие по площади возгорания, возникающие при космических запусках (выгорело более 70% территории зоны Ю24 и около 15 % территории зоны Ю25). Геоботанические описания, выполненные на пожарищах 2017 г. в период 2017-2025 гг., составляют основной массив геоботанических данных для ранних стадий пирогенной сукцессии (возрастом до 8 лет соответственно).

Таблица 2 - Пирогенная трансформация РП зоны Ю24 с 1984 по 2024 г. по данным ДЗЗ

Период	Число лет с крупными пожарами / выгоревшая за период территория РП, км ²	
	Зона Ю24	Зона Ю25
1984-1989	1 / 241	2 / 174,1
1990-1994	2 / 16,5	1 / 70
1995-1999	2 / 44	1 / 39,9
2000-2004	3 / 393	3 / 263,1
2005-2009	1 / 272,5	3 / 650,9
2010-2014	0 / 0	2 / 158,9
2015-2019	1 / 1238	4 / 735
2020-2024	1 / 342	1 / 79

По данным Landsat, 40% территории района не подвергалась пожарам в последние 40 и более лет, что позволяет предположить для них наличие коренных сообществ (с учётом того, что срок оборота огня в полынниках Казахстана обычно описывают как 10-15 лет; Иванов, 1958). При этом для 58,5% территории РП характерно 1-2 выгорания за 35 лет наблюдений, что несколько реже известных данных о сроках оборота огня. Наиболее высокая частота выгорания (4-5 раз) характерна для ограниченного участка, расположенного в центре зоны Ю25 (Рисунок 6) и отдельных участков зоны Ю24.

Собранный нами массив данных характеризуется наличием разновозрастных описаний пожарищ, из которых наиболее старовозрастные пожарища насчитывают 35-40 лет; в то же время большая часть описаний представлена сообществами, выгоравшими в срок до 20 лет. Треть массива составляют описания сообществ, не выгоравших за период доступности данных ДЗЗ (Рисунок 7). Для большинства описаний пирогенно-трансформированных сообществ характерно 1-2 пожара за тот же срок (Рисунок 8). Следует заметить, что массив описаний в целом характеризуется стохастичностью, поскольку большая часть его собрана на местах падения ракет-носителей, которые априори нельзя рассматривать как заранее выбранные/заданные локации. Тем не менее, часть массива (около 30 описаний) была собрана для проекта РФФ №20-77-10010 «Пирогенная метка суббореальных пустынь Евразии» (2021 г.) на территориях, для которых уже был известен возраст пирогенного воздействия, для дополнения имеющихся данных по временным промежуткам пирогенной сукцессии, для которых на тот момент отсутствовали геоботанические описания. Кроме того, в некоторых случаях в одной локации выполнялось несколько геоботанических описаний в пределах ограниченной территории (до 100-200 м друг от друга), характеризующих визуально отличающиеся микроценозы, однако число таких описаний в массиве не превышает 20.

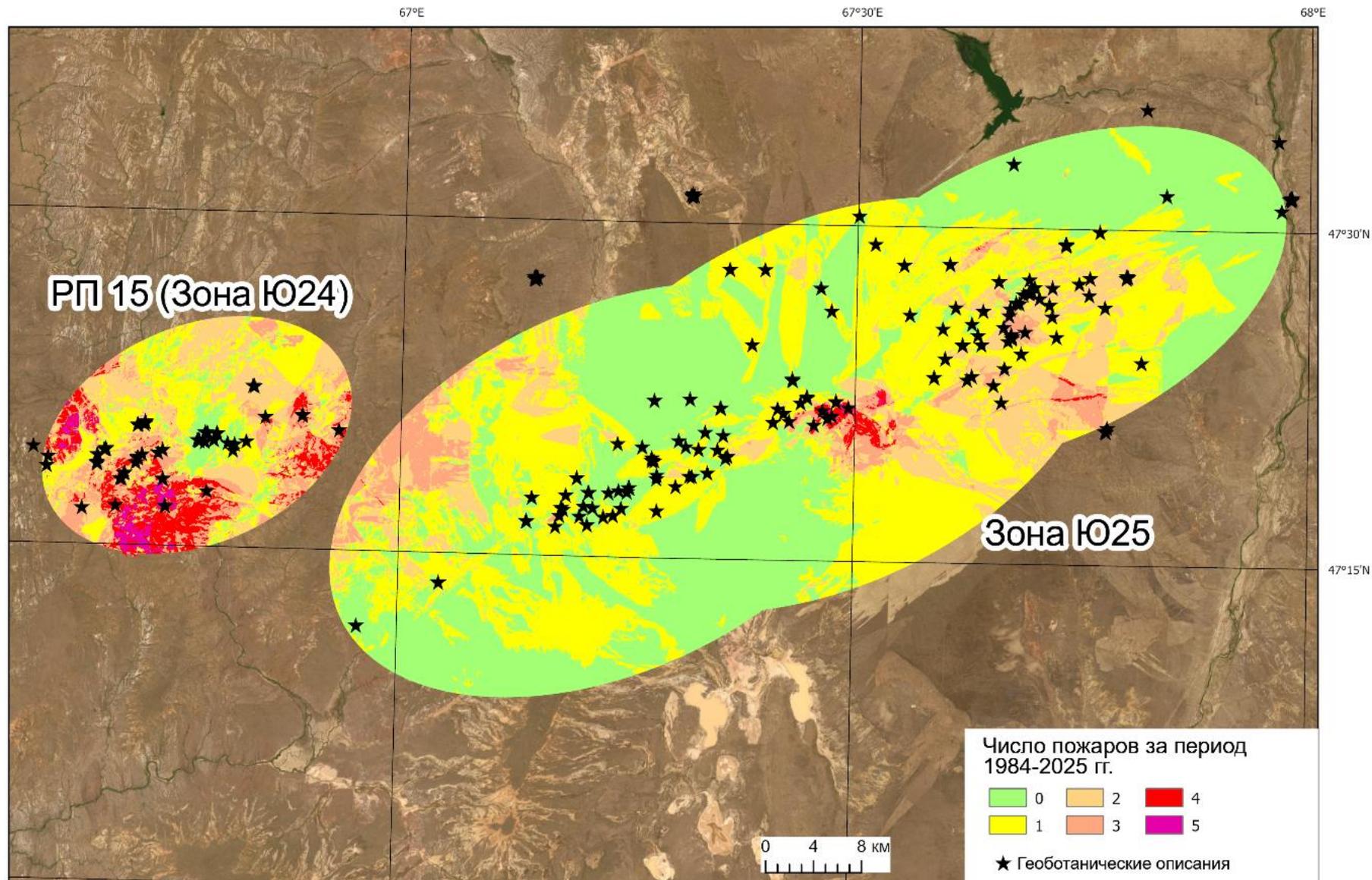


Рисунок 6. Частота пирогенного воздействия в районе исследования (в границах районов падения фрагментов ракет-носителей). Звёздочками обозначены места выполнения геоботанических описаний.

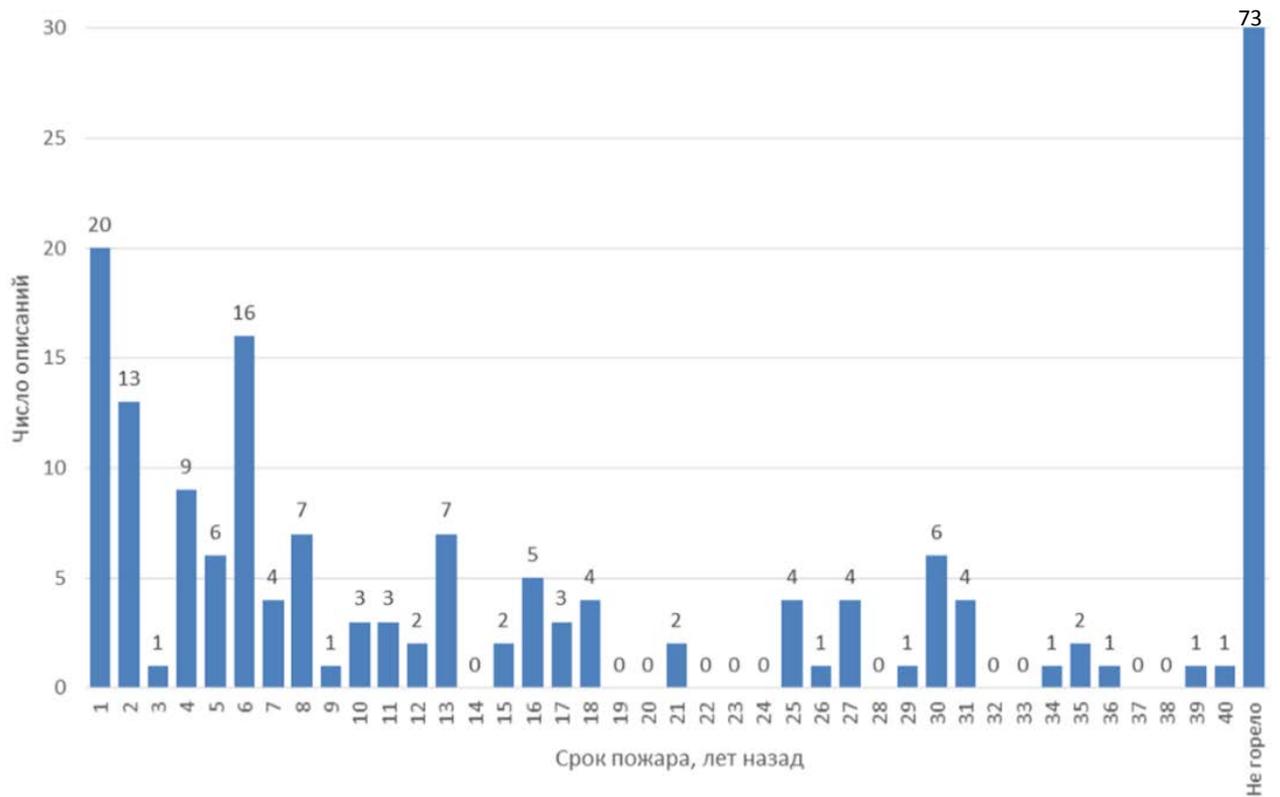


Рисунок 7. Возраст пирогенного воздействия в основном массиве данных геоботанических описаний (до 2024 г. включительно)

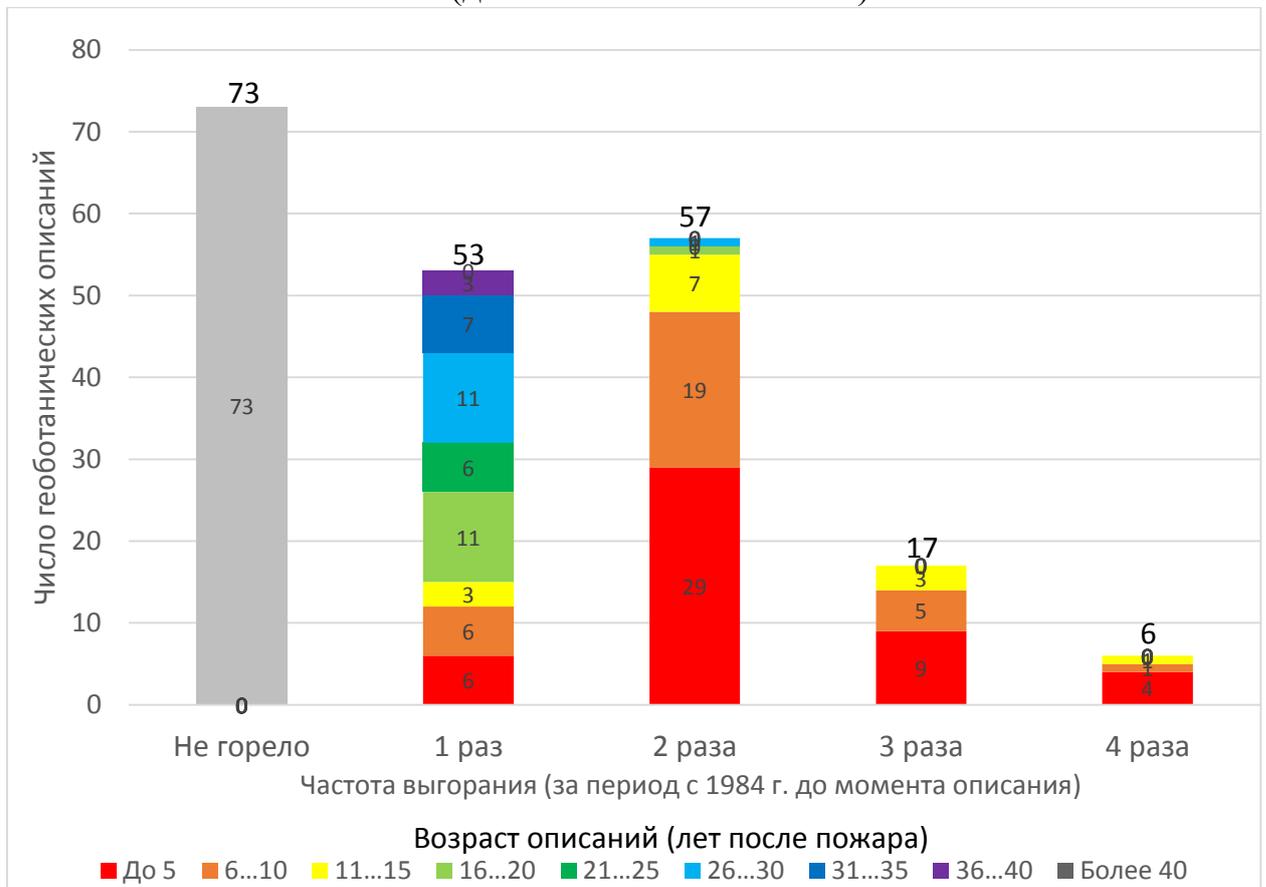


Рисунок 8. Частота пирогенного воздействия на сообщества в основном массиве геоботанических описаний (до 2024 г. включительно).

На основе эколого-ценотического подхода выделены основные формации северных пустынь с учетом доминантов коренных сообществ и активности видов в сообществах формации. В качестве основных источников для выделения ассоциаций и сверки полученных списков сообществ и формаций использовались работы Б.А. Быкова (1962, 1965), монография З.В. Кубанской (1956), монография “Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области)” (2003). При анализе сукцессионных рядов нами использован экосистемный (геосистемный) подход к выделению эпиформации белоземельной полыни как системе коренных и производных сообществ, рассматриваемой на региональном уровне (Сочава, 1972).

Растения в списках для каждой формации расположены в порядке типов жизненных форм («жизненных типов»), разработанной А.В. Прозоровским (1940) для пустынной области Средней Азии, от древесных растений и кустарников к травянистым однолетникам.

В качестве характеристики участия видов в сообществах разных формаций и на разных стадиях сукцессии использованы следующие характеристики:

- проективное покрытие – стандартный показатель участия вида в сообществе, отмечаемый в ходе геоботанического описания по ранее описанной методике;

- встречаемость – доля в выборке описаний (в %), в которых отмечено присутствие вида;

- интегральный показатель активности видов, вычисляемый по формуле Л.И. Малышева и Ю.Н. Петроченко (Малышев, 1973, цит. по: Огуреева, 1991):

$$A = \sqrt{FD},$$

где D – среднее обилие вида в выборке сообществ (в % покрытия), а F – встречаемость того же вида (% описаний в выборке, в которых отмечен вид). Активность пересчитана в баллы по следующей шкале (Таблица 3)

Таблица 3. Расчёт баллов активности по формуле Л.И. Малышева и Ю.Н. Петроченко (по: Огуреева, 1991)

Величина А в формуле	Активность (в баллах)
1-2	1
3-6	2
7-12	3
13-20	4
21-30	5
31-42	6
43-50	7

Сравнение выборок количественных данных между стадиями выполнено в пакете STATISTICA с использованием непараметрического U-критерия Манна-Уитни. Для статистически значимых различий принята величина $p\text{-value} \leq 0,05$.

Ординация геоботанических описаний по методу non-metrical multidimensional scaling (NMDS) выполнена в среде R с использованием пакета *vegan* (Oksanen et al., 2017) и используемым по умолчанию индексом Брея-Кёртиса. Первичная матрица построена для всех описаний, имевшихся на начало 2025 г., за исключением описаний ложбин стока (всего 206 геоботанических описаний, в которых отмечено 156 видов); для каждого вида указано проективное покрытие в каждом описании. В качестве группирующих переменных во вторичной матрице использованы стадии пирогенной сукцессии сообществ (от 1 до 5), выделенные формации растительного покрова и типы почв в формации *Artemisieta terrae-albae*. При построении диаграмм использованы функции *ordiplot* (для отображения точек описаний и видов), *ordispider* (для построения центроидов групп), *envfit* (для построения пассивных векторов ординации). На диаграммах построены векторы изменения параметров сообществ: стадия сукцессии (Stage – от 1 до 5), флористическая насыщенность (*Sp_count* – число видов на 100 м²), общее проективное покрытие (TRC, в %). Также для всех сообществ построены векторы параметров пожара: возраст пожара (*Fire_Age*, для негоревших сообществ

условно задан как 45 лет, т.е. более периода доступности данных), частота пожаров (Fire_count – число пожаров за период доступности данных ДЗЗ), площадь пожаров (Fire_Area – подсчитана в границах района исследования), сравнительная интенсивность пожара на участке описания (Fire_Int – оценена в баллах от 1 до 3 по площади сохранившихся участков допожарной растительности на спутниковых снимках в контуре пожарища вблизи площадки описания). Расчёт векторов ординации выполнен с использованием поправки Бонферрони.

В качестве источника ботанической номенклатуры использована база данных Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org>). Названия таксонов в тексте приводятся без указания авторства; полные названия видов соответственно номенклатуре приведены в Приложении.

Глава 4. Растительность северных пустынь в районе исследования

Для участков, не подвергавшихся пирогенному воздействию по доступным данным ДЗЗ за период более 35-40 лет (в зависимости от даты выполнения описания), предполагается, что они соответствуют коренному или условно коренному состоянию. Аргументом в пользу их коренного состояния является тот факт, что большая часть территории района падения в тот же промежуток времени неоднократно подвергалась пожарам – 1-2 раза (53% описаний) и даже 3-4 раза (11% описаний). Можно предположить, что, по крайней мере, часть сообществ, не горевших за тот же промежуток времени, редко подвергаются воздействию пожаров в принципе, что может быть связано с удачным географическим положением (отдалённым от очагов регулярно возникающих пожаров) и наличием преград для распространения огня. По данным ДЗЗ, на территории РП Ю25 полынные и полынно-боялычевые сообщества на водоразделе р. Кумола и сая Ащылысай редко подвергаются воздействию пожаров, поскольку оба водотока выступают в качестве преград для распространения крупных пожаров, идущих с юга, востока и запада. Распространению пожаров препятствуют также эдафические особенности экосистем, определяющие низкие запасы фитомассы сообществ с низким проективным покрытием, к примеру, на сильно щебнистых или засоленных почвах, что ограничивает возможность перемещения огня от одного растения к другому. В галофитных сообществах горимость дополнительно снижена в силу биологических особенностей растений-галофитов с высокой обводнённостью тканей (прежде всего *Anabasis salsa*).

В растительном покрове района исследования выделено 3 группы формаций, относящихся к эуксерофитной пустынной полукустарничковой растительности (*Desertisuffruticuleta*): полынные и многолетнесолянковые пустыни, а также сообщества ксерофитных кустарников. В пределах массива геоботанических описаний нами выделены условно коренные сообщества ассоциаций, которые приведены в Таблице 4. Приведённые в таблице

синтаксоны в основном были описаны на сопредельных территориях (Кубанская, 1956; Быков, 1962, 1965, 1977; Степанова, 1962; «Ботаническая география...», 2003).

Таблица 4. Растительность северных пустынь района исследования

Класс ассоциаций	Ассоциации	N
ПОЛЫННЫЕ ПУСТЫНИ		
Формация белоземельной полыни (Artemisieta terrae-albae)		41
Белоземельнопопынный (Artemisietum terrae-album)	1. <i>Artemisia terrae-albae</i>	17
Злаково-белоземельнопопынный (Artemisietum terrae-album graminosa)	2. <i>Artemisia terrae-albae</i> - <i>Poa bulbosa</i>	2
	3. <i>Artemisia terrae-albae</i> - <i>Stipa sareptana</i>	2
Полукустарничково-белоземельнопопынный (Artemisietum terrae-album suffruticulosa)	4. <i>Artemisia terrae-albae</i> - <i>Atriplex cana</i>	4
	5. <i>Artemisia terrae-albae</i> - <i>Anabasis salsa</i>	2
Кустарничково-белоземельнопопынный (Artemisietum terrae-album fruticulosa)	6. <i>Artemisia terrae-albae</i> - <i>Nanophyton erinaceum</i>	1
	7. <i>Artemisia terrae-albae</i> - <i>Salsola arbusculiformis</i>	11
Кустарничково-белоземельнопопынный (Artemisietum terrae-album fruticosa)	8. <i>Caragana balchaschensis</i> – <i>Artemisia terrae-albae</i>	2
Формация чёрной полыни (Artemisieta pauciflorae)		1
Чернопопынный (Artemisietum pauciflorum)	9. <i>Artemisia pauciflora</i>	1
Формация лессинговидной полыни (Artemisieta sublessingiana)		7
Лессинговиднопопынный (Artemisietum sublessingianum)	10. <i>Artemisia sublessingiana</i>	3
Кустарничково-лессинговиднопопынный (Artemisietum sublessingianum fruticulosa)	11. <i>Artemisia sublessingiana</i> - <i>Salsola arbusculiformis</i>	4
Формация семиаридной полыни (Artemisieta semiaridae)		3
Семиариднопопынный (Artemisietum semiaridum)	12. <i>Artemisia semiarida</i>	2
Кустарничково-семиариднопопынный (Artemisietum semiaridum fruticulosa)	13. <i>Artemisia semiarida</i> – <i>Salsola arbusculiformis</i>	1
Формация тонковатой полыни (Artemisieta gracilescentis)		1
Тонковатопопынный (Artemisietum gracilescentis)	14. <i>Artemisia gracilescens</i>	1

Продолжение Таблицы 4

Класс ассоциаций	Ассоциации	N
МНОЛЕТНЕСОЛЯНКОВЫЕ ПУСТЫНИ		
Формация биюргуна (<i>Anabaseta salsae</i>)		5
Биюргуновый (<i>Anabasetum salsae</i>)	15. <i>Anabasis salsa</i>	3
Полукустарничково-биюргуновый (<i>Anabasetum salsae suffruticulosa</i>)	16. <i>Anabasis salsa</i> - <i>Atriplex cana</i>	2
Формация кокпека (<i>Atripliceta canae</i>)		7
Кокпековый (<i>Atriplicetum canum</i>)	17. <i>Atriplex cana</i>	1
Полукустарничково-кокпековый (<i>Atriplicetum canum suffruticulosa</i>)	18. <i>Atriplex cana</i> - <i>Artemisia pauciflora</i>	2
	19. <i>Atriplex cana</i> - <i>Artemisia terrae-albae</i>	3
	20. <i>Atriplex cana</i> - <i>Limonium suffruticosum</i>	1
Формация тасбиюргуна (<i>Nanophytoneta erinacei</i>)		2
Полукустарничково-тасбиюргуновый (<i>Nanophytonetum erinacei suffruticulosa</i>)	21. <i>Nanophyton erinaceum</i> - <i>Artemisia terrae-albae</i>	2
СООБЩЕСТВА КСЕРОФИТНЫХ КУСТАРНИКОВ		
Формация зверобоелистной спиреи (<i>Spiraeeta hypericifoliae</i>)		3
Зверобоелистноспиреевый (<i>Spiraeetum hypericifolium</i>)	22. <i>Spiraea hypericifolia</i>	2
Полукустарничково-зверобоелистноспиреевый (<i>Spiraeetum hypericifolium suffruticulosa</i>)	23. <i>Spiraea hypericifolia</i> - <i>Artemisia sublessingiana</i>	1
N – число описаний коренных сообществ в массиве. В названиях ассоциаций приведены доминанты и субдоминанты верхнего яруса сообществ.		

4.1. Группа формаций полынных пустынь (*Artemisieta*) и фитоценохоры с их преобладанием

Полынные пустыни представляют зональный тип растительности, объединяющий сообщества с преобладанием полукустарничковых видов полыни (*Artemisia*) из подрода *Seriphidium*. Эти сообщества господствуют в подзоне северных пустынь, занимая 43% её площади; доля полынных сообществ в средних и южных пустынях существенно ниже (Ботаническая география..., 2003). В пределах района исследования нами выделено 5

формаций полынных пустынь, формируемых полынями из ряда *Pauciflorae* подсекции *Seriphidium* (*A. terrae-albae*, *A. semiarida*, *A. gracilescens*, *A. pauciflora*) и ряда *Sublessingiana* той же подсекции (*A. sublessingiana*).

Формация белоземельной полыни (*Artemisieta terrae-albae*). Полынь белоземельная (*Artemisia terrae-albae*) – северотуранский пустынный вид, достигающий до юго-западной Монголии и южных окраин Евразийской степной области («Ботаническая география...», 2003). Белоземельнополынные сообщества и комплексы с их участием распространены в подзоне северных и средних пустынь и встречаются в самых разнообразных местообитаниях: на равнинах и склонах мелкосопочников, на породах различного литологического состава, на суглинистых, супесчаных и песчаных, с щебнем и без щебня, полнопрофильных и маломощных почвах (Кубанская, 1956; Быков, 1977; «Ботаническая география...», 2003). В районе исследования белоземельнополынные сообщества достаточно разнообразны; наибольшие их площади приурочены здесь к суглинистым почвам плакорных территорий и пологих склонов с различной степенью засоления. Можно выделить следующий экологический ряд по степени засоления почв: полынные на бурых пустынных почвах – полынные на бурых пустынных солонцеватых почвах – полынные на солонцах, с различной степенью защебнённости поверхностного горизонта (от 0 до 100%), вплоть до неполнопрофильных сильно каменистых почв. Эти сообщества преобладают на негорелых участках, что в целом соответствует их зональному статусу в Центральном Казахстане. При этом заметим, что, по ряду литературных источников («Растительность Казахстана...», 1995; «Ботаническая география...», 2003), для района исследования более характерны сообщества с преобладанием полыни семиаридной, или полусухой (*Artemisia semiarida*), тогда как полынь белоземельная (*Artemisia terrae-albae*) в основном рассматривается как вид, встречающийся в комплексах, а основной ценогический ареал данного вида расположен южнее. Сложность заключается также в полиморфности *A. terrae-albae* и в систематическом положении *A. semiarida*: вид впервые описан Н.С.

Филатовой в 1966 году («Ботаническая география...», 2003), а до того рассматривался в составе *A. terrae-albae* (Быков, 1965). Тем не менее, по нашим наблюдениям, в пределах района исследования сообщества *A. semiarida* встречается гораздо реже, чем *A. terrae-albae*. Данная особенность, в том числе, позволяет сблизить рассматриваемую территорию с Бетпак-Далой и использовать монографию З.В. Кубанской (1956) как основу для сравнения сообществ.

В районе исследования в коренных сообществах формации (41 оп.) зарегистрирован 81 вид сосудистых растений (Таблица 5). Помимо ценозообразующей *A. terrae-albae*, в числе наиболее характерных видов формации можно указать полукустарнички и кустарнички, участие которых варьирует от единичных особей в моnodоминантных сообществах до доминантов в компонентах комплексов с *A. terrae-albae* – в их числе *Atriplex cana*, *Anabasis salsa*, *Artemisia semiarida*, *Collinosalsola arbusculiformis*, *Caragana balchaschensis*, *Nanophyton erinaceum*. Группа дерновинных злаков представлена, прежде всего: *Stipa sareptana* и *Poa bulbosa*, в меньшей степени – *Stipa capillata* (чаще на солонцах) и *Festuca valesiaca*. Из травянистых многолетников наиболее характерны *Rheum tataricum* и *Ferula resinosa*. Весенне-раннелетние эфемеры в коренных сообществах: *Alyssum turkestanicum*, *Ceratocephala testiculata*, *Descurainia sophia*, *Lepidium perfoliatum*, *Litwinowia tenuissima*; длительновегетирующие летне-осенние однолетники: *Ceratocarpus arenarius* и *Puankovia brachiata*; при этом покрытие однолетников в коренных сообществах сравнительно невелико (не более 1% для каждого вида).

По субдоминантам сообщества формации можно подразделить на следующие классы ассоциаций:

- Белоземельнополынный (Artemisietum terrae-album) – моnodоминантные полынные сообщества (Рисунок 9) с преобладанием полыни белоземельной и незначительным покрытием (как правило, не выше 1-2%) остальных видов. Встречается на всех типах почв.

Таблица 5. Характеристика коренных сообществ формации *Artemisieta terrae-albae* с указанием характерных видов (баллы активности вида ≥ 2).

Число описаний	40			
Общее проективное покрытие*, %	47,4±14,9 (20 ... 70)			
Общее число видов	75			
Видовая насыщенность на 100 м ²	9,9±5,1 (3 ... 23)			
Характерные виды	Активность (баллы)**	Встречаемость (%)	Среднее ПП	Мин ПП... Макс ПП ***
Кустарники и кустарнички				
<i>Collinosalsola arbusculiformis</i>	4	35,1	8,7	0,5 ... 25
<i>Caragana balchaschensis</i>	3	8,1	10,2	0,5 ... 25
<i>Nanophyton erinaceum</i>	3	29,7	5,6	0,5 ... 30
Полукустарники и полукустарнички				
<i>Artemisia terrae-albae</i>	7	100	32,8	5 ... 70
<i>Atriplex cana</i>	5	21,6	6,8	0,5 ... 30
<i>Anabasis salsa</i>	3	27	2,5	0,1 ... 10
<i>Artemisia semiarida</i>	3	5,4	41,7	1 ... 40
<i>Bassia prostrata</i>	2	16,2	0,8	0,5 ... 2
Травянистые многолетники				
<i>Poa bulbosa</i>	3	35,1	1,6	0,5 ... 10
<i>Rheum tataricum</i>	3	64,9	0,9	0,1 ... 3
<i>Stipa sareptana</i>	3	45,9	1,9	0,1 ... 10
<i>Ferula resinosa</i>	2	35,1	0,8	0,5 ... 3
<i>Festuca valesiaca</i>	2	18,9	0,5	
<i>Hyalolaena bupleuroides</i>	2	56,8	0,6	0,1 ... 1
<i>Pseudosedum lievenii</i>	2	13,5	0,4	0,1 ... 0,5
<i>Stipa capillata</i>	2	5,4	1,3	0,5 ... 2
Однолетники				
<i>Alyssum turkestanicum</i>	2	40,5	0,8	0,5 ... 3
<i>Bassia hyssopifolia</i>	2	16,2	1,1	0,5 ... 3
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	2	21,6	1	0,1 ... 3
<i>Ceratocephala testiculata</i>	2	29,7	0,5	
<i>Descurainia sophia</i>	2	27	0,5	0,1 ... 1
<i>Lepidium latifolium</i>	2	21,6	0,5	
<i>Litwinowia tenuissima</i>	2	21,6	0,5	
<i>Pyanckovia brachiata</i>	2	13,5	0,5	
* Здесь и далее: приведено среднее значение со стандартным отклонением; в скобках – минимальное и максимальное значение.				
** Активность вида дана по Б.А. Юрцеву, с использованием модифицированной формулы Л.И. Малышева и Ю.Н. Петроченко (цит. по: Огуреева, 1991).				
*** Здесь и далее: приведены значения только для видов, демонстрирующих разницу по минимальному и максимальному ПП.				



Рисунок 9. Коренное монодоминантное сообщество *Artemisia terrae-albae* на бурых пустынных почвах на поверхности водораздела р. Дуйсембай и р. Жаркудук (зона Ю24). Июнь 2017 г. Фото автора.

- Злаковый (*Artemisietum terrae-album graminosa*), характеризующийся достаточно высоким покрытием дерновинных злаков – *Stipa sareptana* или *Poa bulbosa* (Рисунок 10). Коренные сообщества данного класса характерны для бурых пустынных почв без выраженной солонцеватости; варианты с *S. sareptana* нами отмечены на слабо щебнистых (0-5%), а с *P. bulbosa* – на заметно более щебнистых (20-40% и более) почвах.



Рисунок 10. Коренное сообщество *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana* на бурых пустынных почвах на водоразделе р. Сары-су и сая Ащылысай (зона Ю25). Май 2014 г. Фото Н.Г. Кадетова

- Сходные по структуре полукустарничковый (*Artemisietum terrae-album suffruticulosa*) и кустарничковый (*Artemisietum terrae-album fruticulosa*) классы ассоциаций, где могут встречаться сообщества со значительным участием *Atriplex cana* и *Collinosalsola arbusculiformis* (Рисунок 11) (более характерны для бурых пустынных и бурых пустынных солонцеватых почв), а также *Anabasis salsa* и *Nanophyton erinaceum* (более характерны для солонцов, в случае *N. erinaceum* – с высокой поверхностной щебнистостью почв). Нередко данные сообщества расположены по периферии комплексов и постепенно переходят в них.



Рисунок 11. Коренное сообщество *Artemisia terrae-albae* – *Collinosalsola arbusculiformis* на бурых пустынных солонцеватых почвах на левом склоне долины сая Ащылысай (зона Ю25). Июнь 2018 г. Фото автора.

- Кустарниковый (*Artemisietum terrae-album fruticosa*) – с *Caragana balchaschensis* (Рисунок 12), наиболее характерную для гряд и пологих склонов в восточной части района исследования; отмечены нами на всех типах почв с разной степенью щебнистости.



Рисунок 12. Коренное сообщество *Caragana balchaschensis* – *Artemisia terrae-albae* на бурых пустынных почвах на пологом склоне сопки на водоразделе р. Кара-Кенгир и р. Кумола к югу от гор Бестобе (зона Ю25). Июнь 2022 г. Фото автора.

Сообщества *A. terrae-albae* формируют ряд **комплексов**, которые распространены на значительных площадях, в том числе в районе исследования.

Наиболее часто встречаемый вариант – 2-членные комплексы *A. terrae-albae* и *Collinosalsola arbusculiformis* (Рисунок 13). Для большей части ареала *S. arbusculiformis* характерно её участие в сложении гетерогенного растительного покрова; в пределах района исследования её монодоминантные сообщества редко встречаются на большой площади, преобладают полынно-боялычевые комплексы сообществ, в составе которых они и рассмотрены. Полынно-боялычевый комплекс характерен для бурых пустынных и бурых пустынных солонцеватых почв с различной степенью щебнистости, главным образом приуроченных к обширным водораздельным пространствам. Соотношение компонентов комплекса различно, но чаще наблюдается преобладание полыни, реже приблизительно равное участие обоих компонентов. Границы компонентов комплекса могут быть как сравнительно чёткими, так и диффузными и трудно различимыми, а распределение растительных компонентов обусловлено неравномерным засолением почв («Ботаническая

география...», 2003). Там же упоминается про трёхчленные комплексы с участием биюргуна или тасбиюргуна в качестве 3-го компонента, однако в районе исследования таких комплексов не выявлено (возможно, они встречаются на сравнительно небольших территориях).



Рисунок 13. Комплекс *A. terrae-albae* и *Collinosalsola arbusculiformis* на водоразделе р. Кара-Кенгир и сая Жиренбайсай (зона Ю25). Май 2023 г. Фото автора.

Второй распространённый комплекс сообществ – двучленный с *Anabasis salsa* (Рисунок 14), характерный для солонцов в долинах рек и замкнутых бессточных понижениях на выровненных водораздельных пространствах («Ботаническая география...», 2003). Для комплекса характерна сравнительно низкая видовая насыщенность (особенно для микроценозов *A. salsa*), хорошо выраженные границы между компонентами комплекса и мелкоконтурность (в ряде случаев на площадке 10x10 м уместается несколько фрагментов микроценозов каждого типа), часто выражен микрорельеф – участки с доминированием *Anabasis salsa* занимают микропонижения, *Artemisia terrae-albae* – микроповышения. В тех же условиях могут формироваться комплексы с *Atriplex cana*, но в большинстве случаев по соотношению компонентов и характеру окружающей растительности такие сообщества в районе исследования отнесены к формации *Atripliceta canae*.

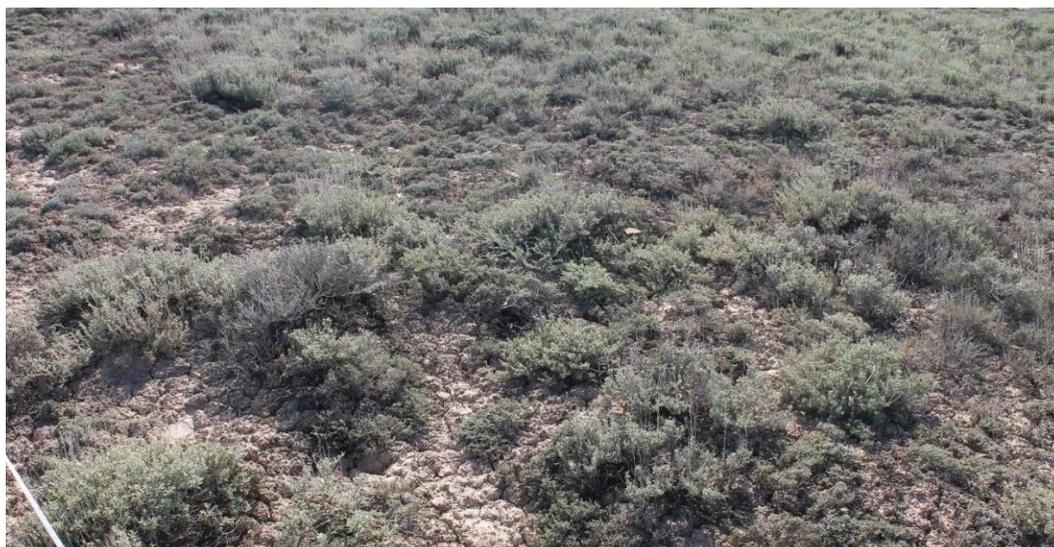


Рисунок 14. Комплекс *Anabasis salsa* с *Artemisia terrae-albae* на солонцах в долине сая Ащылысай (зона Ю25). Май 2014 г. Фото Н.Г. Кадетова.

Формация лессинговидной полыни (*Artemisieta sublessingiana*).

Полынь лессинговидная (*Artemisia sublessingiana*) – петрофильный восточно-северотуранско-джунгарский вид, характерный в том числе для южной части Казахского мелкосопочника и Бетпак-Далы, и приуроченный чаще всего к каменистым и щебнистым почвам равнин и склонов мелкосопочников и низкогорий. В качестве наиболее распространённых ценозов данной формации для Бетпак-Далы и северного Прибалхашья приводятся петросерии ковыльно-сублессингиановых и боялычево-сублессингиановых сообществ («Ботаническая география...», 2003). Эдафическая приуроченность данных сообществ ограничивает их распространение в районе исследования каменистыми склонами долин рек и выходами сланцевых пород. Представлены они главным образом в пределах зоны Ю24 в долине р. Дуйсембай и сая Жаркудук на бурых пустынных почвах (чаще красноцветных) с высокой степенью поверхностной каменистости/щебнистости (минимальная – 15%, чаще от 50%). Небольшие участки этих сообществ также встречаются и в зоне Ю25, в основном в юго-западной части.

На основании 7 описаний, выполненных в коренных сообществах данной формации, в ее составе выявлено 35 видов сосудистых растений, однако полный список видов, очевидно, существенно шире; например, З.В. Кубанская

(1956) приводит 195 видов для данной формации в Бетпак-Дале. В число наиболее активных видов, помимо ценозообразующей *A. sublessingiana*, входит *Collinosalsola arbusculiformis*, остальные кустарнички и полукустарнички (*Atriplex cana*, *Atraphaxis* sp., *Ephedra distachya*, *Krascheninnikovia ceratoides*) представлены меньше (Таблица 6). Своеобразие флористического состава подчёркивается значительным количеством в разной степени петрофильных видов, не характерных для других формаций в районе исследования или встречающихся в них существенно реже – *Tulipa patens*, *Artemisia frigida*, *Galitzkya spathulata*, *Megacarpaea megalocarpa*, *Rindera tetraspis* и др.

Таблица 6. Характеристика коренных сообществ формации *Artemisieta sublessingiana* с указанием характерных видов (баллы активности вида ≥ 2).

Число описаний	7		
Общее проективное покрытие, %	31.5±13,5 (10 ... 50)		
Общее число видов	35		
Видовая насыщенность на 100 м	14,4±3,2 (9 ... 19)		
Вид	Активность (баллы)	Среднее ПП	Мин ПП...Макс ПП
Кустарники и кустарнички			
<i>Collinosalsola arbusculiformis</i>	6	18.1	0,5 ... 40
<i>Atraphaxis</i> sp.	2	0.5	
<i>Ephedra distachya</i>	2	0.6	0,5 ... 1
Полукустарники и полукустарнички			
<i>Artemisia sublessingiana</i>	6	14	5 ... 30
<i>Atriplex cana</i>	2	0.5	
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	2	1	
Травянистые многолетники			
<i>Hyalolaena bupleuroides</i>	3	0.7	0,5 ... 1
<i>Rheum tataricum</i>	3	0.7	0,5 ... 1
<i>Tulipa biflora</i> s.l.	3	0.6	0,5 ... 1
<i>Biebersteinia multifida</i>	2	0.5	
<i>Geranium linearilobum</i>	3	0.9	0,5 ... 2
<i>Ferula caspica</i>	2	0.5	
<i>Gagea</i> sp.	2	0.5	
<i>Galitzkya spathulata</i>	2	0.5	
<i>Megacarpaea megalocarpa</i>	2	0.5	
<i>Poa bulbosa</i>	2	0.8	0,5 ... 1
<i>Pseudosedum lievenii</i>	2	0.5	
<i>Rhinopetalum karelinii</i>	2	0.5	
<i>Rindera tetraspis</i>	2	0.7	0,5 ... 1
<i>Stipa sareptana</i>	2	0.6	0,5 ... 1
<i>Thalictrum isopyroides</i>	2	0.5	

<i>Tulipa alberti</i>	2	0.4	0,1 ... 0,5
<i>Valeriana tuberosa</i>	2	0.5	
Однолетники			
<i>Ceratocephala testiculata</i>	3	0.8	0,5 ... 2
Здесь и далее: показатель встречаемости видов не приводится вследствие небольшого объёма выборки описаний.			

В районе исследования для данной формации нами отмечены две ассоциации – монодоминантная сублессингиановопольная (*Artemisia sublessingiana*; Рисунок 15) и чернобоялычево-сублессингиановопольная (*Artemisia sublessingiana* – *Collinosalsola arbusculiformis*), в которых боялыч достаточно обилен вплоть до того, что на отдельных участках его покрытие существенно выше, чем у полыни (Рисунок 16). Вероятно наличие в районе исследования и других сообществ этой формации, например, терескеново-сублессингиановопольной (*Artemisia sublessingiana* – *Krascheninnikovia ceratoides*) и ковыльно-сублессингиановопольной (*Artemisia sublessingiana* - *Stipa* sp.), выделенных в близлежащих регионах.

Рисунок 15. Коренное сообщество *Artemisia sublessingiana* на бурых пустынных красноцветных почвах на пологом склоне правого борта долины р. Кумола (зона Ю25). Июнь 2019 г. Фото автора.

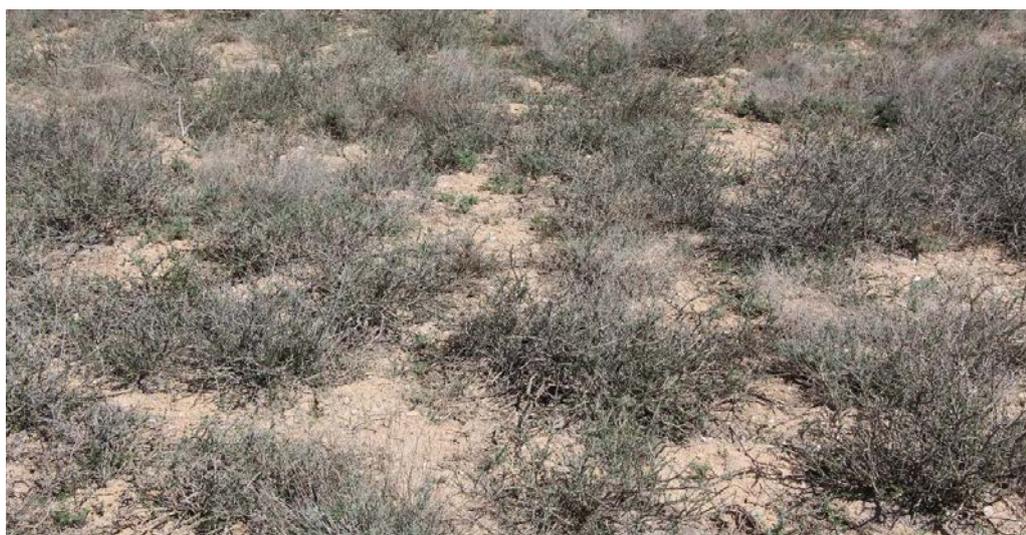


Рисунок 16. Коренное сообщество *Artemisia sublessingiana* – *Collinosalsola arbusculiformis* на бурых пустынных солонцеватых почвах на склоне правого борта долины р. Дуйсембай (зона Ю24). Апрель 2018 г. Фото автора.

Формация семиаридной полыни (*Artemisieta semiaridae*). Полынь семиаридная (*Artemisia semiarida*), также называемая полынью полусухой или полынью серой (в последнем случае возможна путаница с *A. terrae-albae*, подвидом которой ранее считался этот вид) – северотуранско-казахстанский пустынно-степной полукустарничек. Произрастает на суглинистых и супесчаных, часто щебнистых почвах. Для региона в целом характерны злаково-серополынные пустыни с участием *Stipa sareptana*, *Agropyron fragile*, *Poa bulbosa* (Ботаническая география..., 2003). В пределах района исследования семиариднополынные ассоциации выявлены спорадически, что может быть связано в том числе с фактической сложностью однозначного отличия данного вида от *A. terrae-albae* в ряде случаев (см. формацию белоземельнополынных пустынь). При этом, по данным ряда обобщающих исследований («Растительность Казахстана...», 1995; «Ботаническая география...», 2003) сообщества *A. semiarida* должны преобладать в районе исследования. В процессе данной работы достоверно описаны три сообщества, в которых *A. semiarida* выступает в роли доминанта/субдоминанта, что позволяет рассматривать эту формацию, полагая, что её сообщества могут быть представлены значительно шире вне территории исследования.

Общее число видов сосудистых растений в трех сообществах данной формации составило 26 видов. В число наиболее активных видов, помимо ценозообразующей *A. semiarida*, входит *Collinosalsola arbusculiformis* (Таблица 7). В целом по этим описаниям не удалось выявить существенного отличия видового состава данной формации от господствующей белоземельнополынной формации в силу малого количества описаний.

В пределах района исследования выявлено 2 семиариднополынных ассоциации: монодоминантная семиариднополынная (*Artemisia semiarida*) (Рисунок 17) и чернобоялычево-семиариднополынная (*Artemisia semiarida* – *Collinosalsola arbusculiformis*). Все сообщества отмечены на бурых пустынных солонцеватых почвах различной степени щебнистости (от 0 до 60%).

Таблица 7. Характеристика коренных сообществ формации *Artemisieta semiaridae* с указанием характерных видов (баллы активности вида ≥ 3).

Число описаний	3		
Общее проективное покрытие, %	46.7±5,8 (40 ... 50)		
Общее число видов	26		
Видовая насыщенность на 100 м	14±5 (9 ... 19)		
Вид	Активность (баллы)	Среднее ПП	Мин ПП...Макс ПП
Кустарники и кустарнички			
<i>Collinosalsola arbusculiformis</i>	4	20	
Полукустарники и полукустарнички			
<i>Artemisia semiarida</i>	7	33.3	15... 50
Травянистые многолетники			
<i>Ferula resinosa</i>	3	0.8	0,5 ... 1
<i>Hyalolaena bupleuroides</i>	3	0.7	0,5 ... 1
<i>Tulipa biflora</i> s.l.	3	0.5	
Однолетники			
<i>Rochelia retorta</i>	3	0.8	0,5 ... 1
Более высокий порог баллов активности выбран вследствие малого объёма выборки описаний.			



Рисунок 17. Коренное сообщество *Artemisia semiarida* на бурых пустынных солонцеватых почвах в верхней части левого склона долины сая Ащылысай (зона Ю25). Май 2021 г. Фото автора.

Формация тонковатой полыни (*Artemisieta gracilescens*). Полынь тонковатая (*Artemisia gracilescens*) – полукустарничек, характерный для солонцеватых почв и солонцов, песков, каменистых и щебнистых склонов низкогорий в степных и пустынных зонах («Флора Казахстана...», 1966). Сообщества данного вида полыни встречаются сравнительно нечасто, вероятно,

вследствие ограничения по эдафической приуроченности. Во многих сравнительно подробных источниках о растительности региона эти сообщества вовсе не упоминаются (Кубанская, 1956; «Ботаническая география...», 2003). Степные сообщества с *A. gracilescens* описывались в Казахском мелкосопочнике для западного округа Центрально-Казахстанской подпровинции (Карамышева, Рачковская, 1973а). Пустынные сообщества формации *A. gracilescens*, в свою очередь, изначально описаны Е.Ф. Степановой (1962) для хребта Тарбагатай в восточном Казахстане в качестве интразонального пустынного варианта растительности в степном поясе гор на светло-каштановых сильно солонцеватых почвах. Со специфической эдафической приуроченностью, по всей видимости, связана низкая встречаемость на территории района исследования как сообществ *A. gracilescens*, так и данного вида вообще: вид встречен только в одном геоботаническом описании (Рисунок 18) и в нём же является доминантом сообщества. Описанное сообщество данной формации монодоминантно и характеризуется сравнительно низким проективным покрытием (ОПП 20%, из которых 15% – покрытие *A. gracilescens*). В числе характерных видов формации, приводимых Е.Ф. Степановой для Тарбагатая (1962), в нашем описании отмечены *Nanophyton erinaceum*, *Bassia prostrata*, *Limonium suffruticosum*, *Anabasis salsa*, *Festuca valesiaca*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Atriplex cana*.



Рисунок 18. Коренное сообщество *Artemisia gracilescens* на бурых пустынных сильно каменистых почвах вблизи выхода скальных пород на левом склоне долины сая Ащылысай (зона Ю25). Июль 2018 г. Фото автора.

Формация черной полыни (*Artemisieta pauciflorae*). Чёрная полынь, она же малоцветковая или редкоцветковая (*Artemisia pauciflora*) – полукустарничек, встречающийся в степях и северных пустынях на обширном пространстве от нижнего Поволжья до Монголии, произрастая чаще всего на солонцеватых почвах и солонцах («Флора Казахстана...», 1966). Сообщества *A. pauciflora* на юге степной зоны достаточно подробно исследованы на Прикаспийской низменности (Сафронова, 2018; Джапова и др., 2019; Горяев, 2019а, 2019б, и др.); авторами подчёркивается наибольшая приуроченность их к засоленным почвам, а также к степной зоне в целом (Горяев, 2019б). З.В. Кубанская (1956) для расположенной юго-восточнее района исследования территории Бетпак-Далы приводит только сообщества *A. taicara* (также называемой чёрной полынью), рассматриваемой в качестве викарного вида по отношению к более северной *A. pauciflora*, но при этом неоднократно отмечает наличие особей *A. pauciflora* в сообществах других формаций. Несмотря на сравнительно большие площади, которые подчас занимают чернополынники, их характерная «нишевая» экологическая приуроченность привела к тому, что в наиболее фундаментальном освещении растительности региона последних

десятилетий – «Ботанической географии Казахстана и Средней Азии» (2003) – данный вид не рассмотрен в ряду ценозообразующих полыней Казахстана.

В районе исследования особи данного вида полыни спорадически встречаются в сообществах *Artemisia terrae-albae* на солонцеватых почвах и солонцах. В то же время сообщества с выраженным преобладанием *A. pauciflora* в масштабах границ района исследования встречаются сравнительно редко, все геоботанические описания данной формации (1 климаксное и 1 пирогенно-трансформированное) отмечены в долине р. Кумола на её террасах.

Описанное монодоминантное климаксное сообщество *Artemisia pauciflora* (Рисунок 19) на солонцах характеризуется сравнительно невысокой флористической насыщенностью (9 видов на 100 м²) при сравнительно высоком проективном покрытии (50%). Покрытием 1% и более обладают *Artemisia terrae-albae*, *Limonium suffruticosum* и *Suaeda physophora*.



Рисунок 19. Коренное сообщество *Artemisia pauciflora* на солонцах в долине р. Кумола (зона Ю25). Июль 2016 г. Фото автора.

4.2. Группа формаций многолетнесолянковых пустынь (*Salsoleta*) и фитоценохоры с их преобладанием

Данная группа формаций объединяет сообщества с преобладанием различных видов подсемейства *Chenopodiaceae* (в семействе *Amaranthaceae*), достаточно широко распространена в северных пустынях (занимает 34%

площади подзоны), но наиболее характерна для средних пустынь. («Ботаническая география...», 2003). Многолетнесолянковые пустыни на территории района исследования представлены несколько меньше полынных, при этом их сообщества нередко включают белоземельную или другие виды полыни в качестве субдоминантов, либо формируют с ними комплексы. В составе группы выделено 3 формации: кокпексовая (преобладает *Atriplex cana*), биюргуновья (преобладает *Anabasis salsa*) и тасбиюргуновья (преобладает *Nanophyton erinaceum*). Вероятно также существование в регионе сообществ отдельной чернобоялычевой формации с преобладанием *Collinosalsola arbusculiformis* (в настоящей работе все описанные сообщества с участием *S. arbusculiformis* рассмотрены в составе формаций *Artemisieta terrae-albae* и *A. sublessingiana*). Все описанные сообщества следует отнести к полукустарничковым (*suffruticosa*), поскольку злаки и разнотравье не формируют значительного покрытия в силу эдафических особенностей местообитаний этих сообществ.

Формация кокпека (*Atripliceta canae*). Кокпек, или лебеда седая (*Atriplex cana*) – североказахстанско-туранский степно-пустынный полукустарничек, сообщества с преобладанием которого играют значительную роль в растительном покрове Северного Турана. На большей части фитоценотического ареала вид формирует комплексы с участием *Artemisia pauciflora*, *A. semiarida*, *A. terrae-albae*, *Anabasis salsa* и другими видами («Ботаническая география...», 2003). В районе исследования кокпексовые сообщества распространены довольно ограниченно и приурочены главным образом к террасам в долинах рек, выположенным поверхностям вблизи русел, конусам выноса временных водотоков. Почвы, характерные для кокпексовых сообществ в районе исследования – солонцы, преимущественно с низкой поверхностной щебнистостью (в большинстве описаний – 0%). В то же время упоминается о существовании петрофитных вариантов кокпексовых сообществ, которые должны быть приурочены к местообитаниям с сильной каменистостью субстрата («Ботаническая география...», 2003).

Видовой состав формации по 7 описаниям – 29 видов сосудистых растений. Сообщества характеризуются сравнительно низкой флористической насыщенностью (в среднем около 8 видов на 100 м²); З.В. Кубанская (1956) указывает видовую насыщенность кокпечников Бетпак-Далы в 11-25 видов, что несколько выше наблюдаемой в наших описаниях в большинстве случаев. Помимо ценозообразующей *Atriplex cana*, большую роль в сложении растительных сообществ играют полыни – *Artemisia terrae-albae* и *A. pauciflora*, а также характерные галофильные виды – *Anabasis salsa*, *Climacoptera lanata*, *Limonium gmelinii*, *L. suffruticosum*, *Pyankovia brachiata*, *Suaeda physophora* и другие (Таблица 8). Злаковый компонент в сообществах почти не выражен, за исключением изредка присутствующего *Stipa sareptana*, не формирующего высокого покрытия в данных сообществах.

Таблица 8. Характеристика коренных сообществ формации *Atripliceta canae* с указанием характерных видов (баллы активности вида ≥ 2).

Число описаний	7		
Общее проективное покрытие, %	50,8±9,3 (40 ... 70)		
Общее число видов	29		
Видовая насыщенность на 100 м	8,3±5 (4 ... 19)		
Вид	Активность (баллы)	Среднее ПП	Мин ПП ... Макс ПП
Кустарники и кустарнички			
<i>Nanophyton erinaceum</i>	3	3	1 ... 5
<i>Suaeda physophora</i>	3	1.2	0,1 ... 3
<i>Collinosalsola arbusculiformis</i>	2	1	
<i>Ephedra distachya</i>	2	3	
Полукустарники и полукустарнички			
<i>Atriplex cana</i>	7	33.6	30 ... 40
<i>Artemisia terrae-albae</i>	5	11.3	5 ... 25
<i>Artemisia pauciflora</i>	4	8	1 ... 20
<i>Limonium suffruticosum</i>	3	2.2	0,5 ... 5
<i>Anabasis salsa</i>	2	1	
Травянистые многолетники			
<i>Allium caeruleum</i>	3	5	
<i>Limonium gmelinii</i>	3	2.6	0,1 ... 5
<i>Hyalolaena bupleuroides</i>	2	1.2	0,5 ... 2
<i>Pseudosedum lievenii</i>	2	0.5	
<i>Stipa sareptana</i>	2	1.5	1 ... 2
<i>Tulipa</i> sp.	2	0.5	
Однолетники			

<i>Climacoptera lanata</i>	3	2.3	0,5 ... 6
<i>Pyankovia brachiata</i>	2	0.7	0,5 ... 1

В составе формации выделено 4 ассоциации: монодоминантная кокпековая (*Atriplex cana*; Рисунок 20); белоземельнопопынно-кокпековая (*Atriplex cana* - *Artemisia terrae-albae*); чернопопынно-кокпековая (*Atriplex cana* – *Artemisia pauciflora*; Рисунок 21); кермеково-кокпековая (*Atriplex cana* – *Limonium suffruticosum*). Все выделенные ассоциации распространены на солонцах, в большинстве случаев – на террасах в долинах рек (Кумола и Кара-Кенгир).

На территории района исследования также отмечены двучленные комплексы *Atriplex cana* и *Artemisia terrae-albae*, встречающиеся как в долинах рек, так и на водораздельных пространствах, где определяющим фактором является наличие засоленных глинистых и нередко щебнистых почв.



Рисунок 20. Коренное сообщество *Atriplex cana* на солонцах в долине р. Кумола (зона Ю25). Июль 2017 г. Фото автора.



Рисунок 21. Коренное сообщество *Atriplex cana* – *Artemisia pauciflora* на солонцах на террасе в долине р. Кумола (зона Ю25). Июнь 2019 г. Фото автора.

Формация биюргуна (*Anabaseta salsae*). Ежовник солончаковый, или биюргун (*Anabasis salsa*) – казахстанско-джунгаро-северотуранский пустынный суккулентный полукустарничек, произрастающий на почвах различной степени засоления (от солонцеватых до солончаковатых). В северных пустынях ассоциации биюргуна приурочены к сильносолонцеватым почвам, солонцам, выходам мелов и засоленных глин; они являются одним из постоянных компонентов в составе разнообразных комплексов растительности северного Турана («Ботаническая география...», 2003). Биюргуновые ассоциации встречаются в районе исследования на речных террасах, в бессточных понижениях, вблизи такыров и чаще всего формируют комплексы с *Artemisia* spp. и *Atriplex cana* на различных элементах ландшафта. При этом отмечена приуроченность сообществ к различным типам почв по степени засоления – от слабо солонцеватых бурых почв до солонцов.

Большинство авторов рассматривают биюргуновые сообщества как сравнительно бедные и с низким флористическим разнообразием (Кубанская, 1956; «Ботаническая география...», 2003). В 5 описаниях, выполненных в районе исследования, в составе сообществ формации отмечено всего 18 видов. Набор видов в целом сходен с характерными для кокпековых сообществ, но отличается в сторону распространения более галофильных видов (Таблица 9).

Низкое проективное покрытие, низкие запасы горючей мортмассы и обводнённость тканей суккулентных стеблей растений, по нашим наблюдениям, приводит к очень редкой пирогенной трансформации данных сообществ, поэтому большинство описанных в РП сообществ данной формации можно отнести к климаксным.

Таблица 9. Характеристика коренных сообществ формации *Anabaseta salsae* с указанием характерных видов (баллы активности вида ≥ 2)

Число описаний	5		
Общее проективное покрытие, %	28±4,5 (20 ... 30)		
Общее число видов	18		
Видовая насыщенность на 100 м	6,6±4 (3 ... 13)		
Вид	Активность (баллы)	Среднее ПП	Мин ПП ... Макс ПП
Кустарники и кустарнички			
<i>Nanophyton erinaceum</i>	3	2.5	2 ... 3
<i>Suaeda physophora</i>	3	1.1	0,5 ... 2
Полукустарники и полукустарнички			
<i>Anabasis salsa</i>	7	22	10 ... 30
<i>Atriplex cana</i>	4	7.5	5 ... 10
<i>Artemisia terrae-albae</i>	3	1.8	0,5 ... 3
<i>Artemisia pauciflora</i>	2	0.8	0,5 ... 1
<i>Artemisia semiarida</i>	2	1	
<i>Artemisia sp.</i>	2	0.5	
<i>Limonium suffruticosum</i>	2	0.5	
Травянистые многолетники			
<i>Allium pallasii</i>	2	0.5	
<i>Ferula resinosa</i>	2	0.3	0,1 ... 0,5
<i>Poa bulbosa</i>	2	0.5	
<i>Pseudosedum lievenii</i>	2	0.5	
<i>Rheum tataricum</i>	2	0.8	0,5 ... 1
Однолетники			
<i>Alyssum turkestanicum</i>	2	0.5	
<i>Lepidium perfoliatum</i>	2	0.5	
<i>Pyanckovia brachiata</i>	2	0.3	0,1 ... 0,5

В районе исследования отмечено 2 ассоциации данной формации. Монодоминантные сообщества *Anabasis salsa* (Рисунок 22) характерны для более засоленных вариантов почв – бурых пустынных солонцеватых и солонцов. Кокпеково-биюргуновое сообщества (*Anabasis salsa* - *Atriplex cana*;

Рисунок 23) отмечены на бурых пустынных почвах. Во всех сообществах почвы характеризуются очень низкой поверхностной щебнистостью (от 0 до 5 %).



Рисунок 22. Коренное сообщество *Anabasis salsa* на солонцах в долине р. Кумола (зона Ю25). Июль 2018 г. Фото автора.



Рисунок 23. Коренное сообщество *Anabasis salsa* – *Atriplex cana* в долине р. Кара-Кенгир (зона Ю25). Июнь 2019 г. Фото автора.

Сообщества с доминированием *Anabasis salsa* в северных пустынях часто входят в качестве компонентов в различные комплексы. Наиболее распространённый вариант – комплекс *Anabasis salsa* с *Artemisia terrae-albae*;

все описанные комплексы этого типа по соотношению компонентов были отнесены ранее к формации *Artemisieta terrae-albae*.

Формация тасбиюргуна (*Nanophytoneta erinacei*). Тасбиюргун, или нанофитон ежевый (*Nanophyton erinaceum*) – северотуранский или турано-джунгарский полукустарничек, сообщества которого в Северотуранской провинции, несмотря на повсеместное распространение, не занимают больших площадей и чаще всего участвуют в различных типах комплексов («Ботаническая география...», 2003). В пределах района исследования описаны двучленные комплексы, образуемые сообществами *N. erinaceum* и сообществами *Artemisia terrae-albae* (Рисунок 24) на бурых пустынных почвах с сильной поверхностной щебнистостью (70-100%) на склонах ложбин временных водотоков и р. Кумола. Для комплекса характерно довольно резко очерченные границы микроценозов, невысокое видовое богатство (в 2 описаниях – 8 и 9 видов на 100 м²), мелкоконтурность (на площадке 10x10 м уместается несколько фрагментов микроценозов каждого типа). Несмотря на приуроченность к каменистым субстратам, в описанных сообществах не отмечено ярко выраженных петрофильных видов (см. формацию сублессингиановополынных пустынь), в основном встречаются виды, характерные для в разной степени защебнённых почв (*Festuca valesiaca*, *Collinosalsola arbusculiformis*, *Atraphaxis* sp. и др.).



Рисунок 24. Фрагмент комплекса сообществ *Nanophyton erinaceum* и *Artemisia terrae-albae* на бурых пустынных сильно каменистых почвах в нижней части склона к долине водотока в системе сая Ащылысай (зона Ю25). Июль 2018 г. Фото автора.

4.3. Группа формаций ксерофитных кустарников

Формация спиреи зверобоелистной (*Spiraeeta hypericifoliae*). Спирея зверобоелистная (*Spiraea hypericifolia*) – степной евразийский кустарник; эдификатор многих ассоциаций кустарников, особенно часто встречающийся на каменистых почвах (Лавренко, 1940). Несмотря на то, что спирейные сообщества в зоне северных пустынь сравнительно нередки, подавляющее большинство авторов (Лавренко, 1940; Кубанская, 1956; Карамышева, Рачковская, 1973а) рассматривает эти варианты растительности как в большей степени опустыненно-степные сообщества, приуроченные в подзоне северных пустынь к долинам водотоков и западинам или к выходам пород и сильно каменистым почвам (петрофитные варианты). Аналогичная приуроченность спирейных сообществ наблюдается и в районе исследования; значительных территорий здесь они не занимают ввиду общего равнинного характера рельефа, низкой обводнённости и редко встречающихся выходов подстилающих пород.

В составе формации по 3-м геоботаническим описаниям отмечен 21 вид сосудистых растений. Набор видов отражает петрофитную специфику и близость к степным сообществам. В роли субдоминанта часто выступает *Artemisia sublessingiana* (Таблица 10), нередко встречается также *A. austriaca*. Относительно велико участие злаков, в особенности *Poa bulbosa*, *Agropyron cristatum*, *Stipa lessingiana* и *S. sareptana*. Подобные сообщества в Казахском мелкосопочнике описаны для южной полосы опустыненных степей в западном округе Центрально-Казахстанской подпровинции в области контакта с пустынной зоной (Карамышева, Рачковская, 1973а), однако ввиду малого объёма выборки приводимая здесь характеристика может рассматриваться как предварительная и нуждающая в более детальном анализе для уточнения структуры и родственных связей сообществ.

В районе исследования отмечены 2 растительные ассоциации данной формации – собственно спирейная (*Spiraea hypericifolia*, Рисунок 25) и сублессингиановопольнно-спирейная (*Spiraea hypericifolia* – *Artemisia sublessingiana*). Обе характерны для бурых пустынных почв без выраженной солонцеватости и с высокой щебнистостью (чаще всего неполнопрофильных), а также для выходов каменистых пород.



Рисунок 25. Коренное сообщество *Spiraea hypericifolia* на выходах каменистых пород на склоне долины р. Дуйсембай (зона Ю24). Июль 2018 г. Фото автора.

Таблица 10. Характеристика коренных сообществ формации *Spiraeeta hypericifoliae* с указанием характерных видов (баллы активности вида ≥ 3). Более высокий порог баллов активности выбран вследствие малого объема выборки описаний.

Число описаний	3		
Общее проективное покрытие, %	38,3±30,1 (10 ... 70)		
Общее число видов	21		
Видовая насыщенность на 100 м	11,3±1,5 (10 ... 13)		
Вид	Активность (баллы)	Среднее ПП	Мин ПП...Макс ПП
Кустарники и кустарнички			
<i>Spiraea hypericifolia</i>	6	16,7	5 ... 35
<i>Ephedra distachya</i>	3	2,5	1 ... 4
<i>Rosa persica</i>	4	3	1 ... 5
Полукустарники и полукустарнички			
<i>Artemisia sublessingiana</i>	5	9,2	0,5 ... 25
Травянистые многолетники			
<i>Agropyron cristatum</i>	4	2,75	0,5 ... 5
<i>Dodartia orientalis</i>	4	10	
<i>Poa bulbosa</i>	4	5,5	1 ... 10
<i>Allium pallasii</i>	3	5	
<i>Hyalolaena bupleuroides</i>	3	5	
<i>Leuzea repens</i>	3	3	

Глава 5. Пирогенные сукцессии сообществ района исследований

5.1. Представления о сукцессионной динамике

Структура и функционирование экосистем даже в условиях относительно стабильной природной среды не остаются неизменными в течение времени (Исаков и др., 1986). В зависимости от масштаба времени и характера изменений можно выделить суточную, сезонную, многогодичную (флуктуационную), сукцессионную, историческую и эволюционную динамику растительных сообществ (Онипченко, 2014). Настоящая работа посвящена сукцессионной динамике экосистем, соответствующей на временной шкале масштабам десятилетних и столетних изменений в сообществах. Флора и растительность являются базовым компонентом экосистем и наиболее чутким индикатором их развития в целом (Исаков и др., 1986), вследствие чего понимание сукцессионной динамики разрабатывалось в большей степени в рамках геоботаники и изменений, происходящих в растительном покрове.

Под сукцессией обычно подразумевается процесс смены сообществ с течением времени, однако взгляды на определение сукцессии растительности отличаются у разных авторов, что связано не только с различными точками зрения учёных, но и эволюцией представлений о динамике сообществ. Наиболее «классическое» определение сукцессии можно найти в трудах Т.А. Работнова (1992), Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (2017): сукцессии – необратимые, направленные изменения растительного покрова, проявляющиеся в смене одних фитоценозов другими. По мнению Г. Вальтера, «сукцессии – последовательный ряд фитоценозов во времени и пространстве, а сами фитоценозы – её стадии» (1982, цит. по: Онипченко, 2014). L. Walker и С. Chapin, поддерживая дискретное понимание сукцессии, дополняют, что на ранних стадиях ход сукцессии определяют внешние факторы, а на поздних – факторы, определяющие старение и смертность видов. С.В. Burrows (1990, цит. по: Онипченко, 2014) определяет растительную сукцессию более широко – как

последовательные изменения в видовом составе растительного покрова на каком-либо участке. Сукцессии можно также рассматривать как реакцию биоты на изменение условий среды, исходящую из возможностей биоты к адаптации к совершившимся изменениям, в том числе на уровне экосистем (Исаков и др., 1986). D. Tilman под сукцессией понимает динамику растительности, связанную с преобразованием среды (в частности, ростом почвенного плодородия) (Онипченко, 2014). А.А. Тишков (2012), подходя к вопросу сукцессий экосистем с позиций биогеографии, отмечает важную особенность сукцессий – поддержание разнообразия состояний элементарных структур ландшафта (эпифаций в представлениях В.Б. Сочавы) и их биоты во времени, что способствует сохранению биоразнообразия.

Отличие сукцессии от иных форм динамики сообществ, в первую очередь многолетних флуктуаций, заключается не только в сроках наблюдаемых изменений, но и, что более важно, в значимости изменений. Флуктуации, зависящие от многолетних колебаний условий среды, характеризуются ненаправленностью (отсутствию выраженного тренда смены видового состава), обратимостью и отсутствием существенного изменения видового состава сообществ (Онипченко, 2014). В то же время наиболее выраженные дигрессионно-демутационные флуктуации можно рассматривать как вариант, промежуточный между флуктуациями и сукцессиями (Онипченко, 2014) или как событие, способное приводить к началу сукцессионных преобразований (Исаков и др., 1986). С позиции же исторических и эволюционных изменений растительного покрова уже сукцессии, в свою очередь, рассматриваются как циклический процесс, не выводящий экосистемы из равновесия в данном масштабе времени (Левченко, Старобогатов, 2015).

Со времён разработки теорий экологических сукцессий в конце XIX-первой половине XX века Ф. Клементсом и В.Н. Сукачёвым взгляды на протекание сукцессий и характеристику их стадий неоднократно менялись, что было связано в том числе с накоплением данных о динамике сообществ и усилением антропогенного пресса природных экосистем в течение XX века. В

современный период развития направления о сукцессиях очевидно, что процессы динамики растительности столь разнообразны, что не могут быть сведены к ранее предложенному ограниченному числу моделей сукцессии (Миркин, Наумова, 2017).

Ф. Клементс (1916, 1928, цит. по: Онопченко, 2014), внёсший наибольший вклад в развитие теорий сукцессий на начальном этапе изучения динамики сообществ, подразделял сукцессии на первичные (протекающие на новых субстратах) и вторичные (связанные с территориями, где растительный покров был нарушен или уничтожен, но сохранился слой почвы). Это «географическое» подразделение несколько условно, вследствие чего позднее R. Peet (1992, цит. по: Онопченко, 2014), предложил связать первичные сукцессии с долговременным изменением естественной среды, а вторичные – с популяционными процессами. По мнению Ф. Клементса, сукцессии растительного покрова проходят дискретные и детерминированные (строго определённые) фазы, завершающиеся климаксом – устойчивым, равновесным состоянием экосистемы. При этом Клементс рассматривал «моноклимакс» - финал сукцессии, общий для различных субстратов в пределах обширных географических регионов, с некоторыми возможными его вариациями (Работнов, 1992; Онопченко, 2014; Миркин, Наумова, 2017).

В России в первой половине XX века идеи Клементса и других зарубежных геоботаников были восприняты и развиты В.Н. Сукачёвым, который выделял две группы сукцессий

1. Эндодинамические (также в разных источниках называемые автогенными или эндогенными) – сукцессии, идущие под влиянием внутренних механизмов с кумулятивным изменением среды. Среди них выделяют 2 основных типа:

– Сингенез – сукцессии, изменения в которых происходят под влиянием только взаимоотношений между растениями в ходе их участия в зарастании территории;

– (Эндо)экогенез – сукцессии, изменения в которых затрагивают условия среды обитания вследствие жизнедеятельности растений. В.Н. Сукачёв также выделял третью группу сукцессий – филогенетические сукцессии, связанные с длительным процессом эволюции видов растений и, как следствие, слагаемых ими сообществ

2. Экзодинамические (также в разных источниках называемые аллогенными или экзогенными) - сукцессии, идущие под влиянием долговременного изменения внешних условий (Сукачёв, 1972; Миркин, Наумова, 2017).

В.Б. Сочава (1972) переложил идеи о последовательном изменении стадий растительного покрова на геосистемы, сформировав представления об их динамике в целом. Автор разделяет эволюционный процесс и динамику: с первым связывается становление флоры и фауны, филоценогенез, формирование ландшафтной структуры природных регионов в течение длительного времени. В каждый промежуток времени при этом биоценозы (а далее и геосистемы в целом) существуют в состоянии инварианта и многочисленных переменных состояний. Согласно В.Б. Сочаве, “инвариант – это то неизменное сочетание присущих сообществу свойств, которое сохраняется при всех его преобразованиях, т.е. в его производных состояниях”; в свою очередь, под динамикой сообществ же подразумевается переход от инварианта к переменным состояниям и обратно (Сочава, 1978; Емельянова, Огуреева, 2006).

Унаследовав от геоботанических исследований представления о климаксом состоянии сообществ (Полевая геоботаника, 1972), В.Б. Сочава (1978) выделил аналогичное понятие их эквифинального состояния, в котором выделяются следующие состояния экосистем:

– Коренные геосистемы – устойчивые геомеры и геохоры с прочно установившимися связями как внутри системы, так и вне её;

– Условнокоренные геосистемы – геосистемы, близкие к коренным, но отличаются тем, что ещё не успели прийти в равновесие вследствие недостатка времени;

– Квазикоренные геосистемы – геосистемы, изменённые по сравнению с коренными в результате гипертрофии или гипотрофии одного из компонентов системы (например, избытка влаги, недостатка кислорода, засоления и т.п.).

При этом все рассмотренные геосистемы эквифинального вида представляют собой материнские ядра серийных геосистем (=сукцессионных рядов в понимании экологов), ряды которых отходят от коренного состояния, когда сукцессия начинает прогрессировать, и восходят к нему, когда эквифинальное состояние начинает восстанавливаться. Объединённой системе эквифинальной геосистемы и связанных с ней переменных состояний автор дал название эпифации (Сочава, 1978); при рассмотрении динамики растительного покрова для аналогичного объекта – климаксного сообщества и связанных с ним сукцессионных рядов – используется понятие эпиассоциации, и более высокого уровня – эпиформации (Сочава, 1972, 1978, 1979).

Одна из наиболее детальных классификаций сукцессий приведена в монографии Ю.А. Исакова, Н.С. Казанской и А.А. Тишкова (1986). Отталкиваясь от схемы, предложенной В.Н. Сукачёвым, авторы ввели в неё недостающий единый критерий выделения типов сукцессий – причинно-следственные связи изменений экосистем. Кроме того, подход к разработке схемы здесь не столько ботанический, сколько общий экосистемный (например, зоогенные сукцессии не выделяются как отдельный тип, поскольку не могут рассматриваться как экзогенные по отношению к экосистемам). Эндогенные сукцессии в этой схеме разделены на три главные категории:

– Сукцессии развития (первичные), началом которых служит освоение биотой занятого ей субстрата;

– Сукцессии восстановительные (вторичные), возникающие после нарушения экосистем и прекращения действия причин, вызвавших это нарушение;

– Сукцессии циклические, характеризующиеся сменой режима функционирования.

Среди экзогенных сукцессий выделены:

– Климатогенные сукцессии, вызываемые многолетним изменением климатических условий;

– Катастрофические сукцессии, вызываемые стихийными природными явлениями;

– Антропогенные сукцессии, вызываемые ненаправленной деятельностью человека (например, пирогенные сукцессии, пасквальные сукцессии, рекреационные сукцессии, токсикогенные сукцессии и др.);

– Антропогенные сукцессии, вызываемые направленной деятельностью человека, в результате которых экосистемы переходят в состояние полуприродных или полностью управляемых человеком антропогенных экологических комплексов (мелиоративные сукцессии, лесокультурные работы, создание полей и плантаций растений, искусственных водоёмов и др.).

В середине-второй половине XX века идеи Ф. Клементса, В.Н. Сукачёва и других геоботаников получили дальнейшее развитие. На смену концепции «моноклимакса» Клементса после признания идеи о континуальности растительного покрова пришли представления о «поликлимаксе» (за авторством Дж. Николса и А. Тенсли), где климаксы разделялись по факторам их поддержания (огонь, выпас и др.) или субстрату, на котором протекает сукцессия (на песках, скалах, в болотах и т.д.) (Онипченко, 2014; Миркин, Наумова, 2017). В развитие этой идеи Р. Уиттекером (1953, цит. по: Миркин, Наумова, 2017) была изложена концепция «климакс-континуума», или «климакс-мозаики» («climax-pattern»). Согласно ей, при континуальности растительного покрова в каждой «точке» земной поверхности выделяется своё климаксное сообщество – наиболее устойчивое и самоподдерживающееся сочетание видов растений, наиболее полно использующее условия среды на этом участке, поэтому фактическое число климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности (Онипченко, 2014; Миркин, Наумова, 2017). Д. Тильманом в

1988 г. была разработана теоретическая модель сукцессий с учётом смен видов с различной аллокацией биомассы, поддерживающая идею климакс-континуума: согласно ей, любая из жизнеспособных аллокаций была лучшей в отдельном типе местообитаний, который определяется по интенсивности поступления ресурсов и интенсивности нарушений (Онипченко, 2014).

Дальнейшее развитие представлений о сукцессиях связано с выявлением механизмов сукцессионных смен. В частности, 4 модели таковых (модель стимуляции, модель толерантности, модель нейтральности и модель ингибирования) были выделены Дж. Коннелом и П. Слатиером в 1977 г. и Д. Боткином в 1981 г. (цит. по: Миркин, Наумова, 2017). Ф. Грайм (2001, цит. по: Онипченко, 2014) рассматривал сукцессионные процессы с точки зрения выдвинутой им концепции конкурентных стратегий растений. По его мнению, первичные и вторичные сукцессии отличаются последовательностью преобладания видов растений разных конкурентных стратегий.

А.А. Тишков (2012) характеризует общие закономерности сукцессий для зональной растительности различных природных зон:

- продолжительность – от 25 (100)-200 до 3000-3500 лет в зависимости от «удаленности» состояния исходного экотопа от «локального» оптимума на физическом и химическом градиентах среды и других факторов (максимум – для первичных сукцессий);

- количество стадий сукцессии (выделяемых по смене доминантов, жизненных форм и пр.) – от 2-3 до 5-6;

- по мере сукцессий для темнохвойных лесов и субарктических тундр показано возрастание роли автохтонных процессов, а для полярных пустынь, арктических тундр и пустынь – возрастание роли аллохтонных процессов;

- преемственность флоры между разными стадиями, особенно высокая для безлесных экосистем (тундр, степей и пустынь);

- различие продуктивности сообществ на разных стадиях сукцессий: по продукции фитомассы степи и темнохвойные леса достигают максимума на ранней стадии сукцессии, пустыни и широколиственные леса – на средней,

арктические тундры – на поздней. При этом запасы фитомассы, накапливаемые в ходе сукцессий, для всех сообществ обычно максимальны на близких к климаксу стадиях;

– главная движущая сила сукцессии – средообразующая роль биоты. Животные-фитофаги, с одной стороны, стимулируют смены на средних и близких к климаксу стадиях, с другой – поддерживают относительно равновесное состояние в климаксовой стадии;

– антропогенное воздействие вносит отклонение в характер вторичных сукцессий. Например, для аридных зон следствием антропогенного воздействия является «движение» производной сухостепной и пустынно-степной растительности на север, формирование очагов «остепенения» на землях, ранее занятых пустынными комплексами. В ряде случаев антропогенное воздействие способно блокировать климаксовую стадию, делая её недостижимой и приводя к доминированию субклимаксовых и дисклимаксовых сообществ (Тишков, 2012).

Помимо классической “клементсовской” концепции сукцессии экосистем как последовательного ряда дискретных сообществ, ведущих к климаксовой стадии, и континуальной модели развития экосистем, представляющих собой поливариантную сетку, существует системно-круговоротный подход к сукцессиям, главный постулат которого – процесс взаимодействия и взаимозамещения видов и популяций определяется превращениями биомассы и энергии. В контексте этого сукцессия представляет собой процесс упорядочивания структуры и функционирования экосистем, при котором увеличивается количество энергии, направленной на поддержание системы в целом, а не отдельных её элементов (Одум, 1975, цит. по: Титлянова, Самбуу, 2016). Движущая сила сукцессий – биотический круговорот химических элементов и веществ, и по мере “взросления” экосистемы биогенные элементы всё больше удерживаются в них как единственный способ придать количественно ограниченному веществу стабильность. Эту модель развития экосистем также можно назвать спиралевидной (Титлянова, Самбуу, 2016).

Конкретно пирогенные сукцессии рассматривались Ю.П. Одумом как циклический процесс, где более-менее регулярная частота пожарных событий связана с запасанием горючего материала в слабо разлагающейся подстилке. По мнению автора, для подобных циклических процессов понятие климакса может отсутствовать, поскольку ни одно из состояний экосистемы не является стационарным и самоподдерживающимся. В то же время можно рассматривать конец каждого цикла как короткоживущий, "катастрофический климакс" – состояние, в котором "запрограммирован" последующий процесс, перестраивающий экосистему (Одум, 1986).

Сукцессии как форма динамики экосистем чаще всего происходят при одновременном влиянии естественных и антропогенных факторов, и вычлнить эти составляющие проблематично. Также затруднительно бывает выделить роль отдельных систематических или функциональных групп организмов, поскольку в сукцессионных процессах участвуют в той или иной мере все компоненты биоты (Исаков и др., 1986).

Несомненно, характер сукцессионных изменений различается в разных биомах Земли. Ключевым фактором нарушения аридных экосистем рассматривают засуху, в травяных экосистемах – пожары и воздействие ветра. В пустынях стабилизация происходит достаточно быстро, а смены видов в процессе развития незначительны, тогда как в лесных экосистемах процесс восстановления значительно более длителен и проходит через контрастно различающиеся состояния растительного покрова на разных выделяемых стадиях (Исаков и др., 1986). Всё это, с одной стороны, делает необходимым изучение сукцессионной динамики разных регионов Земли с характеристикой их локальных особенностей, а с другой стороны, лишней раз подчёркивает неоднократно выводимое различными исследователями экосистем заключение об отсутствии "универсального ключа" к пониманию протекания сукцессионных процессов и многообразию их возможных вариантов.

Исходя из вышеизложенных представлений, в настоящей работе мы рассматриваем пирогенные сукцессии сообществ Центрального Казахстана как

экзогенные антропогенные кратковременные циклические процессы динамики растительного покрова.

5.2. Изучение сукцессионной динамики растительных сообществ Казахстана

В отношении объекта настоящей работы – аридных экосистем Казахстана – динамика их сообществ изучалась наиболее подробно в советское время в середине прошлого века. В этот период результаты исследования динамики растительности степной зоны в границах СССР были отражены в сводке Е.М. Лавренко “Степи СССР” (Лавренко, 1940); несколько позднее в западном Казахстане динамику полынных сообществ исследовал В.В. Иванов (1958). На основании современных им представлений В.Н. Сукачёва о динамике растительного покрова в их работах выделяются экзо- и эндодинамические сукцессии. Е.М. Лавренко также добавляет разделение сукцессий в степях на длительные (вековые) и относительно кратковременные смены, длящиеся годы и десятки лет. Оба автора при этом трактуют понятие сукцессий очень широко, синонимизируя с ним любые варианты смены фитоценозов, в том числе длящиеся столетиями климатогенные смены или, напротив, процессы, не всегда рассматриваемые в ранге сукцессий (например, демутацию степных залежей после распашки). Кроме того, отличаются взгляды обоих авторов на пирогенные и пастбищные сукцессии. Е.М. Лавренко рассматривает оба процесса “с точки зрения самих фитоценозов”, рассматривая пастбищные смены как вариант зоогенных, а пирогенные – как отдельный вариант кратковременных экзодинамических сукцессий. В свою очередь, В.В. Иванов рассматривает оба варианта в составе антропогенных сукцессий, основываясь на том, что в современных степных сообществах (как в середине XX века, так и в наши дни) оба фактора, инициирующих сукцессию, чаще связаны с деятельностью человека, нежели с природными явлениями. Однако оба автора

подчёркивают в значительной мере условность отнесения этих вариантов сукцессий к тем или иным группам.

Вопросами динамики растительности Казахстана в условиях антропогенного воздействия и развития процессов опустынивания во второй половине XX века занималась Л.Я. Курочкина, также рассматривая сукцессионные процессы в контексте взглядов В.Н. Сукачева, В.В. Алёхина и Е.М. Лавренко. Регионы, затронутые исследованиями Л.Я. Курочкиной – пустыня Мойынкум (Бижанова, Курочкина, 1989), Приаралье (Курочкина, 2015) и многие другие территории Казахстана (Димеева, 2018). При этом наибольшее внимание Л.Я. Курочкина уделяла псаммофитной растительности и её пасквальным сменам; кроме того, для растительности песков она выделяла особые формы эндоэкогенетических смен – дефляционные и аккумулятивные (Бижанова, Курочкина, 1989). Она подчёркивала неравнозначность антропогенных и природных сукцессий пустынь, особенно по степени деградации (опустынивания), потери флористической и фитоценотической полнотности; для разных вариантов сукцессий пустынь возможно как прогрессивное развитие (с усложнением структуры растительности), так и регрессивное с её упрощением (Курочкина, Кузнецов, 1991). Для региона Приаралья Л.Я. Курочкиной охарактеризованы особенности антропогенного опустынивания в различных растительных формациях, описывая различные сукцессионные ряды в разных эдафических условиях, оценена важность деструктуризации (потери средообразующей роли эдификаторного зонального вида) в развитии процессов опустынивания (Курочкина, 2015).

В современный исторический период в отношении динамики растительного покрова Казахстана наибольшего внимания заслуживают исследования Л.А. Димеевой (2011), выполненные в Приаралье и Прикаспии и посвящённые частному случаю сукцессий на осушенном дне Аральского моря и приморских террасах в условиях снижения уровня моря. Основываясь на классических представлениях о сукцессиях растительности, автор выделяет различные сукцессионные ряды в зависимости от эдафических условий

местообитания (галосерии, псаммосерии, потамосерии), состоящие из 3-5 стадий, при этом финальные стадии могут быть представлены несколькими вариантами. Л.А. Димеева также замечает, что под влиянием повышения уровня моря сукцессия может отступать к более ранним стадиям, что также осложняет рассматриваемые сукцессионные схемы.

5.3. Формирование сукцессионных рядов и выделения стадий пирогенных сукцессий северных пустынь

Для построения сукцессионных рядов пирогенной динамики в растительных формациях района исследования мы использовали следующий алгоритм анализа:

1. Выделение в растительном покрове коренных (условно климаксных) сообществ основных формаций, не выгоравших в течение периода доступности данных ДЗЗ, с использованием оригинальных материалов и имеющихся публикаций (см. главу 4);

2. Определение принадлежности пирогенно трансформированных сообществ различного возраста к ассоциациям определённых формаций, к которым они наиболее вероятно относятся;

3. Построение сукцессионных рядов в пределах каждой формации от коренных к производным на разных типах почв с учётом возраста пожара и состава доминантов сообществ;

4. Определение стадий и продолжительности сукцессии

5. Сравнение хода сукцессии сообществ на разных типах почв

В процессе работы проанализирован имеющийся массив геоботанических описаний пирогенно трансформированных пустынных сообществ (136 описаний³) на исследованной территории со сроком воздействия огня от 1 до 40

³ Из массива исключены описания растительных сообществ в руслах рек и временных водотоках (22 шт.), сильно отличающиеся от пустынных сообществ в автоморфных условиях вследствие более благоприятного водного режима.

лет. Отнесение сообщества к определённой формации осуществлялось на основании следующих показателей:

- наличие видов-доминантов и субдоминантов, соответствующих коренным сообществам данной формации (применимо преимущественно к поздним хронологическим этапам сукцессии);

- информация о растительном сообществе, характерном для данного участка до пожара (применимо только к описаниям фоновых сообществ тех мест падения ступеней ракет-носителей, которые обследовались повторно в разные годы, с прохождением пожара между моментами обследования);

- сравнение флористического состава описаний сообществ и покрытия видов с эталонными списками видов. Ввиду отсутствия референсных флористических исследований для нашей территории в качестве источника для сравнения привлечена монография З.В. Кубанской (1956), в которой приведены списки видов геоботанических описаний типичных сообществ для большинства распространённых формаций с указанием обилия видов по шкале Друде;

- информация о коренных растительных сообществах, ближайших к рассматриваемому пирогенно трансформированному, с учётом их попадания в выделы карты «Растительность Казахстана и Средней Азии» (1995), а также архивные данные ДЗЗ.

Таким образом, имеющийся массив пирогенно трансформированных описаний распределён по ранее выделенным формациям следующим образом:

Наибольшее количество описаний (126 оп.; >90% массива) отнесено к сообществам белоземельнополынной формации. Кроме того, пирогенно-трансформированные сообщества выделены для кокпековой формации (5 оп.), чернополынной формации (2 оп.), по одному описанию – для семиариднополынной и бюргуновой формаций. Для остальных формаций описания пирогенно-трансформированных сообществ в выборке отсутствуют.

Площадь, занимаемая сообществами некоторых формаций (сообщества тонковатополынной, зверобоелистностпиреевой, тасбюргуновой, сублессингиановополынной формаций) значительно ограничены эдафическими

условиями, что снижает вероятность нахождения в пределах района исследования для них большого количества разновозрастных пирогенно трансформированных сообществ. Для ряда формаций редко встречаются пирогенно трансформированные сообщества в силу низкой их подверженности пожарам, что связано с низкими запасами горючей фитомассы и низким ОПП сообществ (в первую очередь это характерно для бюргуновой формации);

Полученное неравномерное распределение описаний послепожарных сообществ сильно сужает спектр возможностей анализа и позволяет установить закономерности пирогенной сукцессии только для сообществ белоземельнопопынной формации. Большая часть массива исходных данных была собрана преимущественно на участках мест падения ступеней ракет-носителей, расположение которых в границах РП в значительной степени случайно; в свою очередь, белоземельнопопынные сообщества занимают наибольшую площадь на территории РП, и, соответственно, вероятность падения ступеней на занятые этими сообществами территории максимальна. При этом белоземельнопопынные пустыни представляют зональный тип растительности и, соответственно, могут отражать информацию о возможных схемах послепожарных сукцессий в северотуранских пустынях.

В результате рассмотренных выше ограничений для анализа отображены только пирогенно-трансформированные сообщества белоземельнопопынной формации. При этом рассмотрено протекание сукцессии в различных эдафических условиях, где к анализу привлечены разные типы почв района исследования, различающиеся по степени выраженности поверхностного засоления (бурые пустынные; бурые пустынные солонцеватые; солонцы).

Массив описаний, отнесённых к белоземельнопопынной формации, был разбит на хронологический ряд из следующих временных стадий по принципу наиболее равномерного распределения по количеству описаний (Таблица 11).

Таблица 11. Распределение массива описаний сообществ по одновозрастным группам

Лет после пожара	N	Лет после пожара	N
1 год	16	11-15 лет	13
2-3 года	14	16-20 лет	9
4-5 лет	14	21-29 лет	12
6-7 лет	20	30-40 лет	16
8-10 лет	10	Не горело	17

Имеющиеся в массиве данных варианты ассоциаций распределены по вышеуказанному хронологическому ряду, начиная с коренных сообществ, по принципу сходства доминантов и содоминантов/субдоминантов, и подразделены для трёх типов почв. В результате получены хронологические ряды для следующих эдафических вариантов пирогенной сукцессии белоземельнополынных на бурых пустынных почвах (41 описание), на бурых пустынных солонцеватых почвах (28 описаний) и на солонцах (74 описания) (см. главы 5.4-5.6).

Анализ полученных черновых сукцессионных схем с учётом активности видов позволил выявить для всех эдафических вариантов следующие стадии сукцессии:

1. Однолетниково-злаковая стадия (1-3 года после пожара). Пирогенно трансформированная территория заселяется преимущественно разнообразными однолетниками (*Ceratocarpus arenarius*, *Descurainia sophia*, *Alyssum turkestanicum*, *Tauscheria lasiocarpa* и др.) из семенного банка почвы или за счёт заноса семян с участков, избежавших выгорания. Кроме того, существенно увеличивается покрытие ряда видов, переживающих воздействие пожара благодаря защищённости их почек возобновления – в первую очередь, дерновинных злаков, почки возобновления которых переживают воздействие пожара за счёт расположения внутри дернины (*Stipa* spp., *Agropyron desertorum*, в меньшей степени *Poa bulbosa*) и ряд кустарничков, у которых нами отмечено возобновление побегов после пожара от корня (*Rosa persica* и *Caragana*

balchaschensis). Таким образом, наиболее активные виды – доминанты и субдоминанты сообществ – представлены исключительно пирорезистентными видами, переживающими периодическое выгорание, и видами, колонизировавшими территорию извне после пожара. Проективное покрытие *Artemisia terrae-albae* на этой стадии чаще всего не превышает 1%, и вид представлен, главным образом, отдельными особями, избежавшими сгорания при пожаре; нередко наблюдается полное отсутствие полыни на площадке. Быстрое увеличение покрытия *Artemisia terrae-albae* в сообществе не происходит вследствие обилия однолетников, иссушающих верхний слой почвы в летнюю засуху и препятствующих приживанию проростков полыни (Димеева, 2017).

2. Полынно-злаково-рогачёвая стадия (4-7 лет), которую также можно образно назвать “стадией трёх доминантов”, связана с высокой активностью дерновинных злаков (в рассмотренных сообществах это чаще всего *Stipa sareptana*, но также возможны варианты с другими видами *Stipa* и с *Agropyron desertorum*), рогача песчаного (*Ceratocarpus arenarius*) и полыни белоземельной (*Artemisia terrae-albae*). Переход к данной стадии связан со снижением участия однолетников (в том числе выпадением некоторых видов из состава сообществ) и ростом покрытия указанных «трёх доминантов». Помимо них, на позиции субдоминанта или доминанта может присутствовать другие виды, определяющие отдельные ассоциации – например, *Caragana balchaschensis* для полынно-карагановой ассоциации или *Poa bulbosa* для мятликово-полынной ассоциации, однако вторым компонентом сообщества (доминантом или субдоминантом соответственно) на этой стадии обязательно будет либо дерновинный злак, либо полынь, либо рогач. Таким образом, практически весь спектр наблюдаемых сообществ на этой стадии состоит из сообществ ковыля, рогача или полыни, а также всех возможных сочетаний сообществ, где один из этих видов – доминант, а другой – субдоминант/содоминант. Ограничение стадии в 7 лет может быть связано с климатическими особенностями, обуславливающими возобновление полыни: как сообщает Б.А. Быков для

территории северного Приаралья (1977), ювенильные особи *A. terrae-albae* массово развиваются в годы с влажными вёснами (когда, как мы предполагаем, обилие однолетников недостаточно иссушает верхний слой почвы), периодичность проявления которых составляет около 5-7 лет; таким образом, за 7 лет после пожара на большинстве гарей хотя бы в 1 вегетационный период возрастает покрытие полыни. В отсутствие развитого покрова полыни в сообществе доминируют либо рогач, либо ковыль, что может быть обусловлено частотой выгорания сообщества или эдафическими условиями, благоприятствующими разрастанию одного или другого вида.

3. Стадия становления полынной синузии (8-20 лет). На этой стадии во всех рассматриваемых сообществах (за единичными исключениями) *Artemisia terrae-albae* занимает позицию доминанта, содоминанта или субдоминанта сообществ. В возрасте 11-15 лет после пожара более половины сообществ уже представляют собой монодоминантные полынники, и в ходе дальнейшей сукцессии доля белоземельнополынников среди сообществ с тем же возрастом после пожара продолжает увеличиваться. Другие сообщества соответственно могут включать в качестве доминантов или субдоминантов *Stipa sareptana*, *Ceratocarpus arenarius* или *Caragana balchaschensis* (редко - другие виды; отмечены варианты с *Festuca valesiaca*, *Puankovia brachiata* и *Anabasis salsa*), высокое покрытие которых с наибольшей вероятностью обусловлено эдафической спецификой местообитаний. Сроки, характерные для данной стадии, также соответствуют срокам оборота огня для полынников западного Казахстана (10-15 лет), ранее приводимых В.В. Ивановым (1958)

4. Стадия полынных сообществ (21 год и старше). Полынь, роль которой в ходе предшествующей стадии возросла до доминанта сообщества, становится единственным видом с высоким классом активности; наиболее часто наблюдаемый вариант сообщества на данной стадии – монодоминантный белоземельнополынный. Покрытие *Ceratocarpus arenarius* и *Stipa sareptana*, если они остаются в сообществе в качестве субдоминантов, продолжает снижаться. При этом рогач в старовозрастных пирогенных сообществах и

сообществах, не подвергавшихся выгоранию, встречается в небольшом количестве (не более 1%), тогда как ковыль может формировать в однородных полынных локальные ковыльно-полынные микроценозы небольшой площади. Карагана (*Caragana balchaschensis*) сохраняется на участках, где она ранее отмечалась, в качестве субдоминанта сообществ; её покрытие несколько уступает полыни. Отсутствие значимых изменений в составе доминантов сообществ на протяжении 20 лет, на которых прослежена данная стадия, позволяют предварительно оценить её как условно коренную (субклимаксную), однако необходимо сопоставить её структурные показатели с коренными сообществами для проверки целесообразности выделения данной стадии (см. Таблицу 13).

5. Прямой переход к **коренным (климаксным) полынным** (не выгоравшим за период доступности данных ДЗЗ, то есть по меньшей мере 35-40 лет) по нашему массиву данных ожидается для ассоциаций *Artemisia terrae-albae*, *Artemisia terrae-albae* - *Stipa sareptana*, *Artemisia terrae-albae* – *Poa bulbosa* и *Artemisia terrae-albae* - *Caragana balchaschensis*.

На всех типах почв формацию *Artemisieta terrae-albae*, независимо от стадии пирогенной сукцессии (включая коренные сообщества), характеризуют следующие виды:

- *Artemisia terrae-albae* (встречаемость 92,3%)
- *Rheum tataricum* (73,5%);
- *Hyalolaena bupleuroides* (70%)

A. terrae-albae как доминант и эдификатор сообществ формации встречается почти во всех описаниях, за исключением части описаний 1-й стадии после пожара, где все особи были уничтожены при воздействии огня, и не произошло возобновление из семенного банка или за счёт заноса семян с прилегающих невыгоревших участков. Ко 2-й стадии сукцессии возобновление *A. terrae-albae* хотя бы в виде единичных особей фиксируется уже во всех сообществах. Два других вида – *Rheum tataricum* и *Hyalolaena bupleuroides* –

помимо регулярной встречаемости в сообществах, не меняют своей активности после воздействия огня, поскольку относятся к эфемероидам и возобновляются из подземных частей, не подвергающихся воздействию огня. Следует также отметить, что данные виды не жёстко привязаны к формации *Artemisieta terrae-albae* и столь же регулярно встречаются в других формациях (например, *Artemisieta sublessingiana*).

Распространение белоземельнопопынных сообществ в районе исследования, пребывающих на различных стадиях пирогенной сукцессии по состоянию на 2025 год, отображено на Рисунке 26 (для зоны Ю24 приведён только РП-15, в пределах которого выполнено большинство геоботанических исследований в районе). В белоземельнопопынных сообществах, занимающих почти 80% территории района, ярко выражена пирогенная мозаичность растительного покрова, формирующаяся в результате, с одной стороны, регулярных крупных пожаров с периодичностью раз в несколько лет, а также, с другой стороны, наличия многочисленных преград для распространения огня – чаще всего колеи дорог и долин крупных водотоков. При этом пожарам за последние 40 лет не подвергалась значительная часть белоземельнопопынников (24,8% от всей территории зоны). Недавно трансформированные пирогенные сообщества (I и II стадии) составляют суммарно 7,8% территории района; более трети белоземельнопопынников (35,9%) находятся в III стадии сукцессии. Таким образом, в растительном покрове зоны все сукцессионные стадии представлены значительными по площади территориями.

Сравнение территорий, занятых сообществами белоземельнопопынной формации в разных степенях сукцессий в пределах исследованной территории, приведено на Рисунке 27.

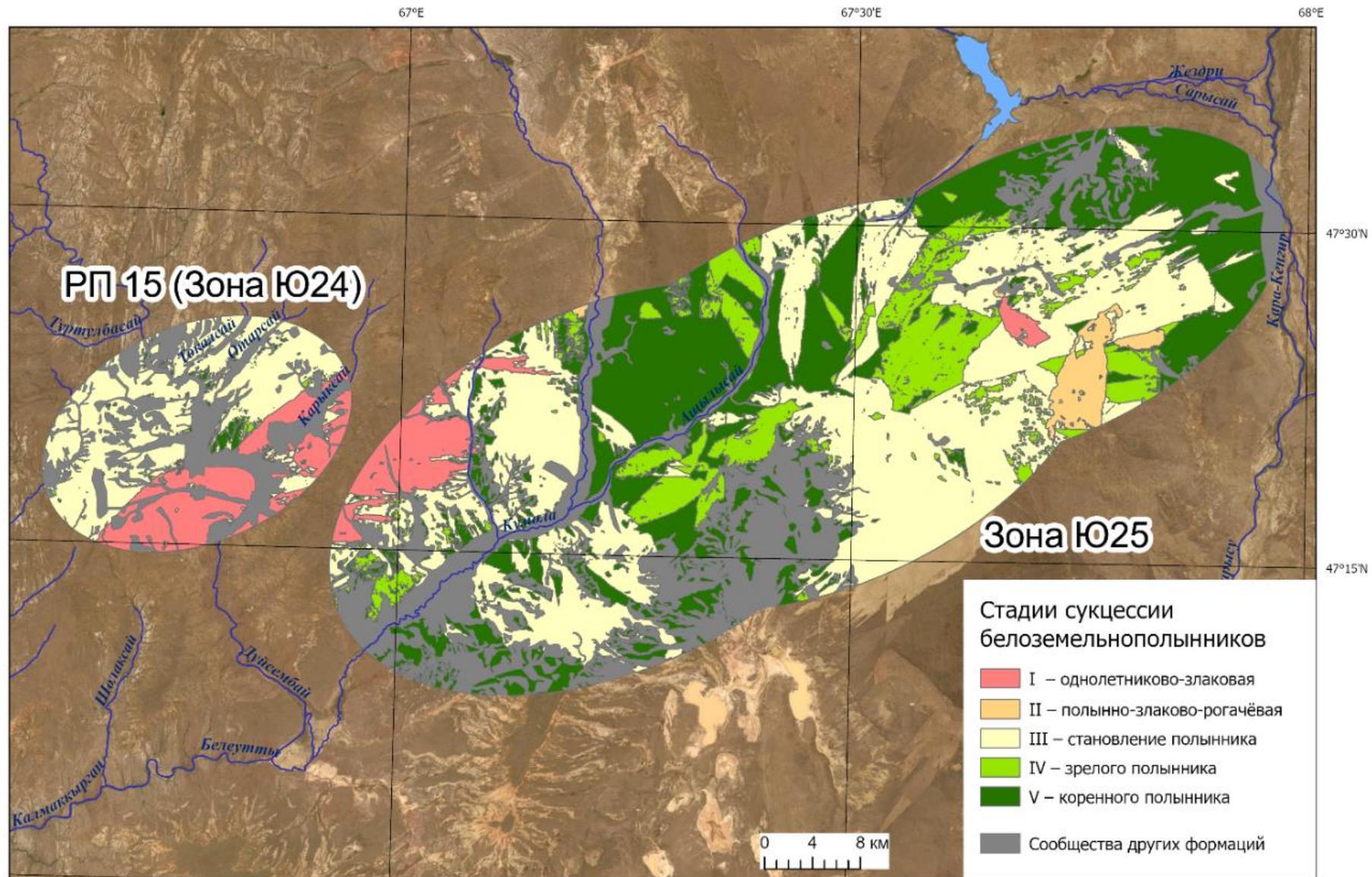


Рисунок 26. Распространение белоземельнополынных сообществ на различных стадиях сукцессии в районе исследования на 2025 год.

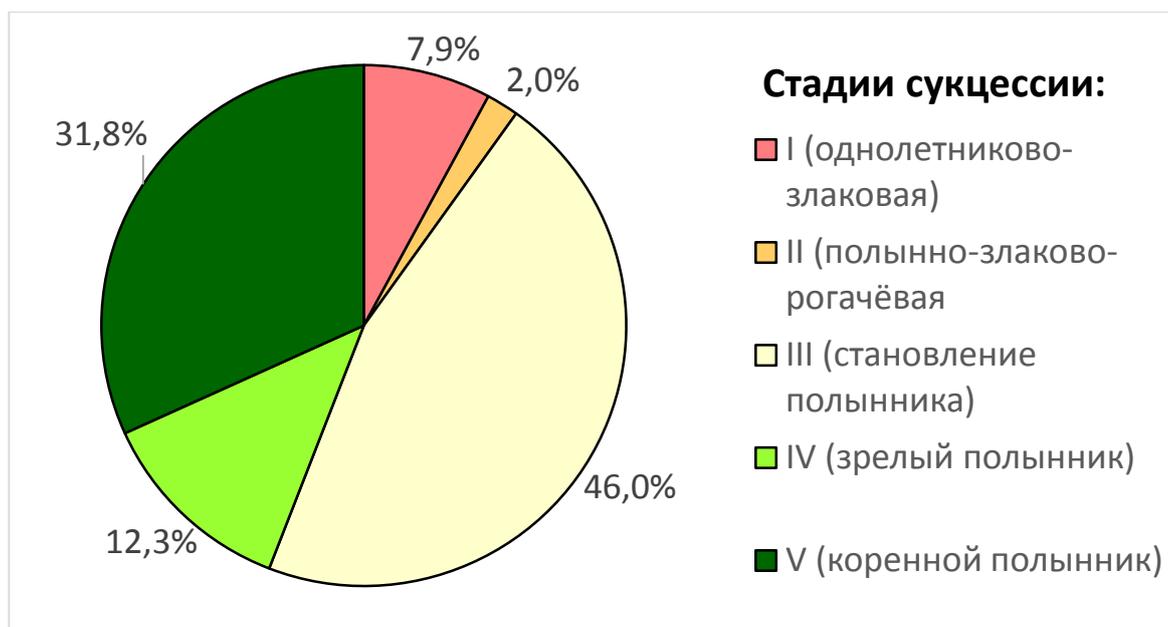


Рисунок 27. Соотношение площадей, занимаемых сообществами белоземельнополынной формации на разных стадиях сукцессии, в границах районов с Рисунка 26.

Наблюдаемое соотношение сообществ на разных стадиях сукцессии объяснимо, в первую очередь, фактической историей пирогенного воздействия в границах районов. Преобладание в спектре сообществ на III стадии сукцессии – в основном результат крупных пожаров 2017 г., затронувших большую часть района исследования. Сравнительно большая доля сообществ на I стадии сукцессии при наименьшей её продолжительности (3 года) – главным образом результат одного крупного пожара в 2022 г. в западной части полигона (Рисунок 26). Более половины белоземельнополынных сообществ района (55,9%) было затронуто пожарами за последние 20 лет (фактически почти все – в последние 10 лет); остальную территорию можно отнести к сообществам с относительно редкой пирогенной трансформацией, что может быть обусловлено наличием преград для распространения огня, эдафическими особенностями местообитаний и другими факторами.

Специфика собранного нами массива геоботанических данных заключается в неравномерности распределения описаний по хронологическому ряду (поскольку большинство описаний представляют собой фоновые состояния растительного покрова вблизи мест падения фрагментов ступени

ракеты-носителя и не выбирались с целью охвата стадий сукцессионного процесса). Наиболее полно хронологическая серия сообществ может быть реконструирована для солонцов (где нет временных промежутков, не охваченных ни одним описанием), а наименее полно – для ряда бурых пустынных солонцеватых почв. С другой стороны, выделение сукцессионных стадий позволит уйти от максимально дробных временных этапов, рассмотренных в этой схеме, и за счёт группировки смежных сроков в одну стадию несколько нивелировать недостаточное количество данных для большинства стадий.

5.4. Характеристика пирогенной сукцессии сообществ белоземельнополынной формации на солонцах

Данный сукцессионный ряд рассмотрен нами в первую очередь как наиболее полно представленный фактическим полевым материалом. На солонцах в собранном массиве данных хорошо прослеживаются сукцессионные стадии для сообществ 2-х ассоциаций коренных сообществ: 1) белоземельнополынной (*Artemisia terrae-albae*, см. Рисунок 29); 2) белоземельнополынно-карагановой (*Caragana balchaschensis* - *Artemisia terrae-albae*). При этом в качестве коренных сообществ на солонцах чаще распространены монодоминантные белоземельнополынные сообщества; полынно-карагановое сообщество описано единично, и сообщества со значимым участием караганы чаще характерны для более ранних стадий сукцессии. Кроме того, в числе коренных сообществ описаны и галофитно-полынные ассоциации (*Artemisia terrae-albae* – *Nanophyton erinaceum* и *Artemisia terrae-albae* – *Anabasis salsa*), по всей видимости, крайне редко подвергающиеся пирогенной трансформации вследствие низких значений ОПП и горючей биомассы. Предполагаемая схема сукцессии в белоземельнополынной формации на солонцах для двух рассмотренных ассоциаций приведена на Рисунке 28.

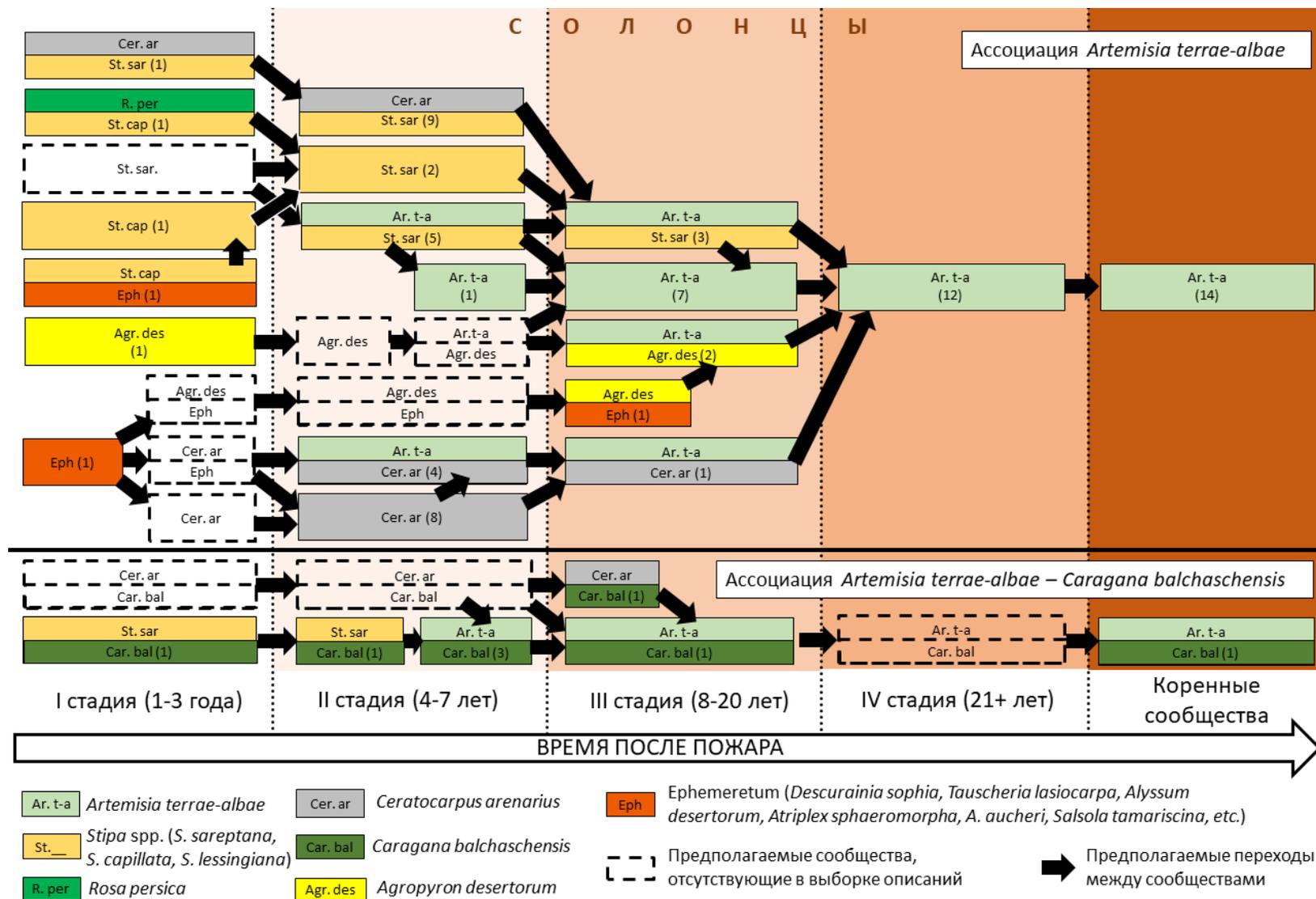


Рисунок 28. Схема пирогенной сукцессии в белоземельнопопынной формации на солонцах. Прямоугольные ячейки обозначают сообщества (однородные - монодоминантные сообщества, составленные из двух горизонтальных субъчеек - с доминантами и субдоминантами). В ячейках указаны доминанты сообществ (расшифровка сокращений в легенде). В скобках в ячейках указано число описаний.

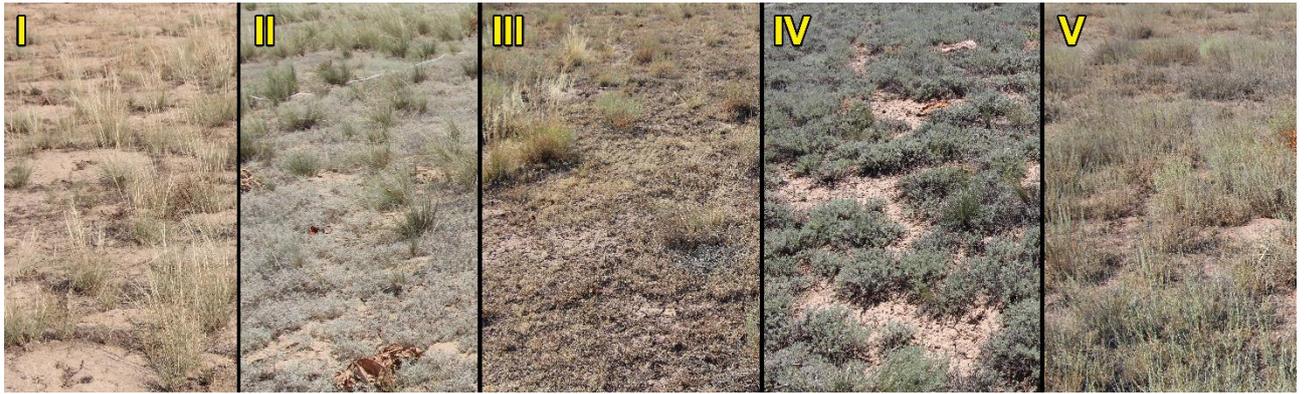


Рисунок 29. Примеры сообществ сукцессионного ряда белоземельнопопынной растительной ассоциации на солонцах. Римскими цифрами обозначены выделяемые стадии сукцессии.

Выделенные сукцессионные стадии для солонцов хорошо прослеживаются в ранее указанные сроки: однолетниково-злаковая стадия – 1-3 года; полынно-злаково-рогачёвая стадия – 4-7 год; стадия становления полынной синузии – 8-20 лет; стадия полынных сообществ – с 21 года.

В числе массовых видов на протяжении всей сукцессии на солонцах отмечен однолетник рогоглавник пряморогий (*Ceratocephala orthoceras*), высокая встречаемость которого равная 59,2%, видимо, обусловлена неприхотливостью вида и краткосрочностью жизненного цикла, позволяющих выживать в условиях осолонцевания верхнего горизонта почвы в короткий промежуток более благоприятных условий. Кроме того, в ряде описаний на всех стадиях характерным видом является ферула феруловидная (*Ferula resinosa*), но её встречаемость существенно ниже (32,9%).

С 1-й по 4-ю стадии сукцессии характерным видом с высокой встречаемостью (75,8%) во всех ассоциациях можно считать *Stipa sareptana*, при этом проективное покрытие вида постепенно снижается в ходе сукцессии; на 4-й стадии вид встречается только в виде единичных особей с низким покрытием. Почти столь же длительным участием (со 2-й по 4-ю стадию сукцессии) в сообществах характеризуется ряд однолетников: *Ceratocarpus arenarius* (76,2%), *Alyssum desertorum* (встречаемость 49,2%), *Tauscheria lasiocarpa* (47,2%). При этом рогач может быть доминантом сообществ на 2-й и

3-й стадиях, тогда как покрытие *A. desertorum* и *T. lasiocarpa* никогда не превышает 1%.

Значения активности видов на разных стадиях для сукцессий на солонцах приведены в Приложении (Таблица 16), а краткий список наиболее характерных и активных видов – в Таблице 12. Из итогового списка исключены виды, высокая активность которых, очевидно, в большей степени обусловлена эдафической спецификой местообитания, нежели ходом сукцессии (*Anabasis salsa*, *Atriplex cana*, *Nanophyton erinaceum*, *Collinosalsola arbusculiformis*), а также определяющие другие формации (*Artemisia semiarida*) или отдельные ассоциации (*Caragana balchaschensis*).

Таблица 12. Характерные виды для различных стадий пирогенной сукцессии в сообществах белоземельнопопынной формации на солонцах. Виды с максимальной активностью ≥ 3 балла выделены жирным шрифтом.

Стадия	Активные виды (с высокой активностью)	Характерные виды (с высоким постоянством)
Злаково-однолетниковая (1-3 года)	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Chorispora tenella</i> , <i>Descurainia sophia</i> , <i>Galatella tatarica</i> , <i>Litwinowia tenuissima</i> , <i>Rosa persica</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i>	<i>Allium caeruleum</i> , <i>Alyssum desertorum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Ceratocephala orthoceras</i> , <i>Descurainia sophia</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Litwinowia tenuissima</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i>
Польнно-злаково-рогачёвая (4-7 лет)	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Stipa sareptana</i>	<i>Alyssum desertorum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Ceratocephala orthoceras</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i>
Становления попынной синузии (8-20 лет)	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Astragalus testiculatus</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Ceratocephala orthoceras</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Ferula resinosa</i> , <i>Geranium linearilobum</i> , <i>Meniocus linifolius</i> , <i>Pyankovia brachiata</i> , <i>Ranunculus</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Ceratocephala orthoceras</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Rochelia retorta</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Tulipa biflora</i> s.l.

	<i>platyspermus</i> , <i>Rochelia retorta</i> , <i>Rhinopetalum karelinii</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Tulipa biflora</i> s.l., <i>Tulipa suaveolens</i> , <i>Veronica biloba</i>	
Полынных сообществ (21+ лет)	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia hyssopifolia</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Climacoptera lanata</i> , <i>Veronica biloba</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Rheum tataricum</i>
Коренного (климаксного) полынного (не горело)	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia hyssopifolia</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Poa bulbosa</i>	<i>Anabasis salsa</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Collinosalsola arbusculiformis</i> , <i>Nanophyton erinaceum</i> , <i>Rheum tataricum</i>

1-я стадия (однолетниково-злаковая) - 7 описаний, 7 сообществ.

В составе сообществ, формирующихся на этой стадии, отмечен 41 вид сосудистых растений. Флористическая насыщенность сообществ на данной стадии составляет в среднем 12 видов на 100 м² (варьирует от 9 до 14 видов). Из них наиболее характерные виды в сообществе – однолетники из семейства Brassicaceae (*Descurainia sophia* – встречаемость 86%, *Litwinowia tenuissima* – 71%) и виды рода *Allium* (71%). В дальнейшем эти растения также регулярно входят в состав постпирогенных сообществ, но с существенно меньшей активностью. В список видов с наибольшей активностью на данной стадии, помимо ранее упомянутых *D. sophia* и *L. tenuissima*, входят *Agropyron desertorum*, *Chorispora tenella*, *Rosa persica*, *Stipa capillata*, *Tauscheria lasiocarpa*.

Пожар, негативно отражающийся в первую очередь на покрытии полукустарничков и ряда кустарничков с надземным расположением почек возобновления, начиная с допозарных сообществ в 3-й стадии сукцессии приводит к полному изменению состава доминантов. В двух случаях, когда удалось проследить фактическое изменение растительного покрова на одном и том же участке до и после пожара, отмечен переход от белоземельнополынной (*Artemisia terrae-albae*) с 3-й стадии к житняковой ассоциации (*Agropyron desertorum*) на 1-й стадии, а также переход от коренного

белоземельнопопынного сообщества в 5-й стадии (*Artemisia terrae-albae*) к однолетниковому сообществу (с равномерно низким покрытием нескольких однолетних видов, ОПП 0,5%) на 1-й стадии.

Для белоземельнопопынной ассоциации на 1-й стадии сукцессии на солонцах отмечено 6 вариантов, из которых в 5-ти преобладают дерновинные злаки; варианты сообществ: *Agropyron desertorum* (Рисунок 30); *Stipa capillata* – *Rosa persica*; *Stipa capillata*; *Stipa capillata* – ephemeretum (Рисунок 31); *Stipa sareptana* – *Ceratocarpus arenarius*; ephemeretum.

Можно предположить, что преобладание того или иного дерновинного злака (*Agropyron desertorum*, *Stipa capillata* или *Stipa sareptana*) в сообществе на однолетниково-злаковой стадии в первую очередь связано с преобладанием того или иного вида в сообществе до пожара. Аналогичная закономерность для пионерных видов пирогенной сукцессии ранее наблюдалась нами в опустыненных степях Чёрных Земель (Klink et al., 2024). В свою очередь, высокое участие того или иного злака в сообществе до пожара может быть



Рисунок 30. Сообщество *Agropyron desertorum* с аспектирующими *Galatella tatarica* (зелёный) и *Allium* sp. (голубовато-белый) на пожарище возрастом 1 год на солонцах на водораздельной поверхности р. Дуйсембай и сая Жаркудук (зона Ю24). Июль 2018 г. Фото автора.



Рисунок 31. Сообщество *Stipa sareptana* – *Ceratocarpus arenarius* на пожарище возрастом 2 года на солонцах на водораздельной поверхности р. Кара-Кенгир и сая Ащылысай (зона Ю25). Июль 2018 г. Фото автора.

обусловлено эдафической спецификой местообитания (Карамышева, Рачковская, 1973; Гудкова и др., 2017а) или сукцессионной стадией, предшествовавшей последнему пожару. В частности, житняковые сообщества чаще встречались нам в более западной зоне Ю24, тогда как в Ю25 данный вид встречается изредка. Для более подробно исследованной зоны Ю25 на 3-4 стадии сукцессии в сообществах на всех типах почв из крупнодерновинных злаков нами отмечен только *Stipa sareptana* в числе субдоминантов; по всей видимости, он же сохраняет участие и в пирогенных сообществах после очередного пожара, повышая роль до доминанта. Ковыли также могут сочетаться в сообществах с пирорезистентными кустарничками (в частности, *Rosa persica*), отрастающими от подземных почек возобновления после пожара, однако такие ассоциации встречаются несколько реже.

Выбор между «дерновиннозлаковым» или «однолетниковым» характером сообщества, по всей видимости, может зависеть не только от наличия дерновинных злаков в сообществах до пожара, но и от интенсивности воздействия огня на данном конкретном участке. Известно, что сильные пожары приводят к сокращению участия дерновинных злаков, несмотря на их общую адаптацию к пирогенному воздействию (Степные пожары..., 2015).

Среди однолетников значительный рост покрытия в первые годы после пожара также демонстрируют *Atriplex aucheri* и *Chorispora tenella*. С переходом к дальнейшим стадиям эти однолетники снижают своё покрытие, но в большинстве случаев не выпадают из состава сообществ, регулярно встречаясь отдельными особями и микрогруппировками с покрытием до 1%. В свою очередь, переход к следующей стадии может осуществляться за счёт разрастания *Ceratocarpus arenarius*, дерновинных злаков или, в отдельных случаях, постепенного возобновления *Artemisia terrae-albae*.

Для сообществ караганово-белоземельнополынной ассоциации на первой стадии сукцессии характерно сохранение караганы балхашской (*Caragana balchaschensis*) в качестве субдоминанта сообществ; отмечено, что обычно по крайней мере часть особей переживает пожар, почки могут отрастать даже на обугленных побегах. В таком случае отмечено формирование ковыльно-караганового варианта сообществ (*Stipa sareptana* – *Caragana balchaschensis*). В случае, когда кустарники полностью уничтожаются огнём (что возможно на отдельных участках, согласно данным ДЗЗ), формируются сообщества, структурно не отличимые от описанных ранее для белоземельнополынной ассоциации.

2-я стадия (полынно-злаково-рогачёвая) – 34 описания, 9 сообществ

Данная стадия характеризуется значительно большим разнообразием флористического состава сообществ (75 видов), что можно объяснить, с одной стороны, сочетанием видов, сохраняющихся с первой стадии и внедряющихся в сообщества в ходе сукцессии, а с другой - в 4 раза большим числом выполненных описаний (диспропорция в числе описаний связана с особенностями выполнения работ в районе исследования и истории прохождения пожаров в нём). Флористическая насыщенность сообществ на данной стадии заметно выше предшествующей и составляет в среднем 16 видов на 100 м² (варьирует в широких пределах – от (5)7 до 24(33) видов на 100 м²). В ассоциации *Artemisia terrae-albae* к характерным видам можно отнести

Astragalus testiculatus, *Ranunculus platyspermus*, виды родов *Tulipa* (*T. biflora* s.l., *T. suaveolens*) и *Taraxacum* (например, *T. glaucanthum*); в данной ассоциации они нередко переходят и на 3-ю стадию сукцессии. В полынно-карагановой ассоциации отмечены собственно *Caragana balchaschensis*, многолетники *Geranium linearilobum*, *Rindera tetraspis* и однолетники *Lallemantia royleana* и *Eremopyrum orientale*; *Trigonella arcuata*, *Nonea caspica*, однолетние солянки (*Salsola collina*, *S. tamariscina*), в ряде описаний – *Meniocus linifolius* и *Goldbachia laevigata*. Наиболее активные виды для данной стадии – *Stipa sareptana* и *Ceratocarpus arenarius*, формирующие все возможные сочетания как друг с другом, так и с постепенно восстанавливающей покрытие *Artemisia terrae-albae* (как было указано ранее, по Б.А. Быкову, 1977 – в наиболее влажные годы). Монодоминантные сообщества на этой стадии чаще характерны для *Ceratocarpus arenarius* в условиях солонцов с низкой поверхностной щебнистостью почв.

Для белоземельнополынной ассоциации на данной стадии отмечены следующие варианты производных сообществ: *Artemisia terrae-albae*; *Artemisia terrae-albae* - *Ceratocarpus arenarius*; *Artemisia terrae-albae* - *Stipa sareptana*; *Ceratocarpus arenarius* (Рисунок 32); *Stipa sareptana*; *Stipa sareptana* - *Ceratocarpus arenarius* (Рисунок 33).

Очевидно, что сообщества с преобладанием *Stipa sareptana* на данной стадии формируются из сообществ с его преобладанием на первой стадии. Не вполне ясна причина отсутствия в массиве данных на данной стадии дерновиннозлаковых сообществ с преобладанием *Stipa capillata*. Исходя из того, что этот вид часто трактуется как степной (Гудкова и др., 2017б), можно предположить, что он быстро уступает в конкуренции видам более пустынного оптимума, но может сохраняться как редкий вид в отдельных сообществах, а также в почвенном семенном банке.



Рисунок 32. Сообщество *Ceratocarpus arenarius* на пожарище возрастом 4 года на солонцах в верхней части пологого левого склона долины сая Ащылысай (зона Ю25). Май 2021 г. Пятно, лишённое растительности в верхней части кадра – место произрастания особи *Rheum tataricum*, побеги которой отмерли на момент съёмки. Фото автора.



Рисунок 33. Сообщество *Stipa sareptana* – *Ceratocarpus arenarius* на пожарище возрастом 4 года на солонцах на водоразделе сая Ащылысай и р. Кара-Кенгир (зона Ю25). Май 2021 г. Фото автора.

Монодоминантные сообщества *Ceratocarpus arenarius*, по всей видимости, являются в сукцессии дальнейшим развитием эфемерных сообществ на 1-й стадии. *C. arenarius* также является обязательным участником ковыльных и полынных сообществ вплоть до роли содоминанта. Очевидно, данный вид можно охарактеризовать как наиболее «успешный» рудеральный

однолетник северных пустынь, характерный не только для сбитых пастбищ (Nasiyev et al., 2021; Усен и др., 2023), но и для недавних пожарищ, где он способен быстро замещать другие однолетники.

Участки с доминированием *Artemisia terrae-albae* на данной стадии, очевидно, могут быть следствием либо изначально низкой интенсивности пожара, не приведшего к полной гибели особей полыни, либо погодных условий, способствующих успешному приживанию проростков полыни до формирования сплошного покрова *Ceratocarpus arenarius*. В целом данные сообщества встречаются единично, чаще полынь отмечается только как рядовой участник сообщества или субдоминант, и возрастание её роли в сообществах более характерно для следующей стадии сукцессии.

В караганово-полынной ассоциации на данной стадии отмечено наибольшее разнообразие вариантов, в которых в качестве доминантов и содоминантов выступают те же виды, что и в белоземельнополынной ассоциации: *Artemisia terrae-albae* – *Caragana balchaschensis*; *Stipa sareptana* – *Caragana balchaschensis*; *Ceratocarpus arenarius* – *Caragana balchaschensis*. Карагана на данной стадии обычно выступает как субдоминант, хотя на отдельных участках, где огонь не привёл к гибели большого числа особей, возможно её участие в роли содоминанта сообществ. С климатически обусловленным восстановлением полыни происходит ослабление роли рогача и ковыля и переход сообществ в следующую стадию, в большинстве случаев в срок не ранее 8 лет.

3-я стадия (стадия становления полынной синузии) – 17 описаний, 8 сообществ

На данной стадии в составе сообществ отмечено 88 видов растений, что является максимальным флористическим разнообразием, превышающим как предшествующую стадию (75 видов при вдвое большем числе описаний на ней), так и коренные сообщества без пирогенной трансформации (70 видов). Отчасти это связано с большой временной протяжённостью стадии (12 лет), а

также с тем, что в начале этой стадии в некоторых сообществах ещё могут присутствовать многочисленные эфемеры и эфемероиды, характерные для более ранних стадий сукцессии. Флористическая насыщенность на данной стадии приблизительно соответствует предыдущей – в среднем 15 видов на 100 м², диапазон варьирования от 8-9 до 22-24 видов на 100 м². В сообществах на этой стадии не выделяется характерных групп видов с высокой встречаемостью, хотя, как было указано ранее, часть видов, характерных для 2-й стадии, может спорадически встречаться и на 3-й (при этом часть видов, характерных для 2-й стадии по встречаемости, показывает высокую активность на 3-й). По показателю активности на данной стадии выделяются *Rhinopetalum karelinii*, *Tulipa biflora* s.l., а также однолетники *Meniocus linifolius* и *Veronica* sp. На данной стадии также отмечено участие галофильных субдоминантов *Pyankovia brachiata* и *Anabasis salsa*, однако их следует отнести к своеобразным эдафическим вариантам сообществ в условиях повышенного засоления почв.

Восстановление доминирующего положения полыни приводит к постепенному приближению сообщества к коренному состоянию. При этом в начале данной стадии (8-10 лет) полынь может ещё не формировать в сообществах значимого покрытия (не более 3%), из-за чего не входит в состав доминантов (например, в отмеченном сообществе *Agropyron desertorum* – ephemeretum ПП полыни сильно уступает и житняку, и однолетникам).

В составе вариантов белоземельно-полынной ассоциации на данной стадии сукцессии отмечены следующие варианты: *Agropyron desertorum* – ephemeretum; *Artemisia terrae-albae*; *Artemisia terrae-albae* – *Agropyron desertorum* (Рисунок 34); *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana* (Рисунок 35); *Artemisia terrae-albae* – *Ceratocarpus arenarius*; *Artemisia terrae-albae* – *Anabasis salsa*; *Artemisia terrae-albae* – *Pyankovia brachiata*.

В составе караганово-полынной ассоциации на данной стадии ввиду восстановления покрытия полыни чаще всего встречается одноимённый вариант *Caragana balchaschensis* – *Artemisia terrae-albae* с различным соотношением покрытия этих видов. Варианты с высоким покрытием рогача и

ковыля на данной стадии не отмечены как на солонцах, так и на других типах почв. Не исключено, что сохраняющиеся особи *C. balchaschensis* формируют в сообществе фитосреду, благоприятствующую более успешному возобновлению *A. terrae-albae*.



Рисунок 34. Сообщество *Agropyron desertorum* – *Artemisia terrae-albae* на пожарище возрастом 8 лет на солонцах на водораздельной поверхности р. Дуйсембай и сая Жаркудук (зона Ю24). Май 2025 г. Фото автора.



Рисунок 35. Сообщество *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana* на пожарище возрастом 16 лет в верхней части пологого левого склона долины сая Ащылысай (зона Ю25). Май 2021 г. Фото автора.

4-я стадия (полынные сообщества) – 12 описаний, 1 сообщество

Максимально гомогенная стадия с точки зрения растительного покрова: фактически для неё отмечены лишь монодоминантные сообщества *Artemisia terrae-albae* (Рисунок 36) в составе одноимённой ассоциации. Наблюдается двукратное обеднение флористического состава по сравнению с предыдущей стадией (всего 32 вида). Флористическая насыщенность видов снижается в среднем до 8 видов на 100 м² (диапазон варьирования – от 4 до 15 видов на 100 м²). Характерные виды не выделяются; среди активных видов выделяется *A. terrae-albae* с несравнимо более высокой активностью, чем у остальных.

Стадию можно охарактеризовать как субклимаксную, поскольку, несмотря на внешнее сходство, для коренных сообществ описан существенно больший набор ассоциаций и большее число видов сосудистых растений; в терминологии В.Б. Сочавы (1979), по всей видимости, её следует считать условнокоренной. В то же время не исключено, что некоторые полынные сообщества на данной стадии не имеют существенных отличий от коренных монодоминантных полынных (см. далее Таблицу 13), и в таком случае выделение данной сукцессионной стадии для них не требуется.

Сообщества караганово-полынной ассоциации на солонцах на этой стадии сукцессии отсутствуют в собранном нами массиве данных, однако ввиду их наличия на следующей стадии очевидно, что это артефакт недостаточной выборки данных, и они должны присутствовать по крайней мере в виде варианта *Caragana balchaschensis* – *Artemisia terrae-albae*.



Рисунок 36. Сообщество *Artemisia terrae-albae* на пожарище возрастом 31 год на солонцах на правом склоне долины сая Ащылысай (зона Ю25). Май 2021 г. На переднем плане вегетирующая особь *Ferula resinosa*. Фото автора.

5-я стадия (коренной полынный) – 17 описаний, 2 сообщества

Коренные (климаксные) полынные, длительное время не подвергавшиеся воздействию пожаров, отличаются заметно большим флористическим разнообразием по сравнению с предшествующей стадией (отмечено 70 видов), однако здесь следует учесть не только большее число выполненных описаний, но и значительно большее количество эдафических вариантов сообществ, способствующее росту выявляемого видового богатства. Среди характерных видов коренных сообществ формации *A. terrae-albae* на солонцах отмечены *Collinosalsola arbusculiformis* (встречаемость 30%) и *Anabasis salsa* (50%), а на щебнистых солонцах – *Nanophyton erinaceum*. При этом если *S. arbusculiformis* и *N. erinaceum* характерны для коренных сообществ и на других типах почв, то регулярное участие в сообществах *Anabasis salsa* характерно только для солонцов.

Поскольку из составляемой схемы сукцессии исключены ассоциации и комплексы с ежовником и нанофитомом, для стадии характерны следующие сообщества одноимённых ассоциаций:

- *Artemisia terrae-albae* (Рисунок 37)
- *Artemisia terrae-albae* – *Caragana balchaschensis*



Рисунок 37. Коренное сообщество *Artemisia terrae-albae* на солонцах на междуречье р. Кара-Кенгир и сая Жиренбайсай на пологом юго-западном склоне возвышенности гор Бестобе (зона Ю25). Май 2021 г. Фото автора.

Для проверки предположения о том, что пирогенная сукцессия на солонцах завершается ранее рассмотренного срока в 40 лет, и стадия полынных сообществ соответствует коренным сообществам, мы сравнили флористические характеристики коренных (не выгоравших) сообществ, фитоценозов на стадии полынных сообществ, а также на предшествующей ей стадии становления полынной синузии. Для сравнения отобраны только сообщества ассоциации *Artemisia terrae-albae*; результаты сравнения приведены в Таблице 13.

Белоземельнополынные сообщества, отмеченные на 4-й стадии сукцессии на солонцах, демонстрируют внешнее сходство с коренными сообществами за счёт сходных значений проективного покрытия вида-эдификатора (*Artemisia terrae-albae*) и сходного проективного покрытия однолетников, заметно отличаясь по тем же показателям от предшествующей стадии. Однако, ряд показателей существенно отличается в этих сообществах от коренных: в частности, при одинаковом размере выборки описаний зрелые постпирогенные полынные сообщества обладают существенно меньшим видовым составом (разница более чем в 1,5 раза) и тенденцией к низкой флористической насыщенности (различия по этому показателю между коренными и постпирогенными полынными сообществами всё

же статистически недостоверны, хоть и близки к таким – p-value = 0,1 по критерию Манна-Уитни).

Таблица 13. Сравнение характеристик полынных сообществ белоземельнополынной формации для поздних сукцессионных стадий на солонцах.

Характеристика	3-я стадия (8-20 лет); N=15	4-я стадия (21+ лет); N=10	5-я стадия (не выгорал); N=10
Среднее ОПП сообщества	42±10,1%	45,5±7,6	43,5±13,8
Среднее ПП <i>A. terrae-albae</i>	25,7±17,5%	44±7,3%	36±14,3%
Среднее ПП однолетников	5,4±6,1%	1,3±1,6%	2±2%
Общее число видов	76	28	46
Доля однолетников от общего числа видов	30,2%	39,3%	28,3%
Доля видов, отмеченных в коренных сообществах	60,5%	85,7%	100%
Среднее число видов на 100 м ²	16,7±5,5	8,3±3,8	11,7±5,1
Доля однолетников от числа видов на 100 м ²	33,5±11,6%	29,7%±23,5%	23,6%±16%
Число видов, отмеченных только на данной стадии (и не отмеченных на двух других)	19	2	11
Характерные виды	Нет (за исключением остающихся со 2-й стадии)	Нет	<i>Anabasis salsa</i> , <i>Collinosalsola arbusculiformis</i> , <i>Nanophyton erinaceum</i>
Виды с максимумом активности на этой стадии	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Pyankovia brachiata</i> , <i>Stipa sareptana</i> и др.	<i>Artemisia terrae-albae</i> <i>Bassia prostrata</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> <i>Bassia prostrata</i>
N - размер выборки описаний Показатели, по которым смежные стадии близки друг к другу, выделены заливкой ячеек и полужирным шрифтом. Для усреднённых величин приведено стандартное отклонение.			

По другим показателям (доля видов коренных сообществ, доля однолетников от числа видов на 100 м²) зрелые полынные 4-й стадии занимают промежуточное положение между предшествующей стадией сукцессии и коренными сообществами. Наконец, для данной стадии не выявлены “характерные” виды с высокими показателями активности именно на ней, и отмечено всего 2 специфичных вида, которые, вероятно, являются результатом случайного заноса, поскольку встречены единично. В то же время сообщества как 3-й стадии (становление полынного), так и 5-й стадии (коренные) характеризуются как «собственными» активными видами, так и значительно большим количеством специфичных видов. Перечисленные доводы позволяют предположить, что сообщества на 4-й стадии всё ещё не тождественны коренным и демонстрируют существенные отличия от них, однако данная стадия является переходной к коренному полынному. Таким образом, можно предположить, что полный срок пирогенной сукцессии составляет для белоземельнополынных сообществ на солонцах более 40 лет, а по таким показателям, как ОПП сообщества, покрытие вида-эдификатора (*A. terrae-albae*) и доля однолетников, отсутствие достоверных отличий от коренных сообществ регистрируется уже в возрасте 20-40 лет после пожара.

5.5. Характеристика пирогенной сукцессии сообществ белоземельнополынной формации на бурых пустынных солонцеватых почвах

Предполагаемая схема сукцессии в белоземельнополынной формации на бурых пустынных солонцеватых почвах приведена на рис. 38. На бурых пустынных солонцеватых почвах хорошо прослеживаются сукцессионные стадии для тех же ассоциаций, которые отмечены на солонцах: 1) белоземельнополынной (*Artemisia terrae-albae*; рис. 39); 2) белоземельнополынно-карагановой (*Caragana balchaschensis* – *Artemisia terrae-albae*).

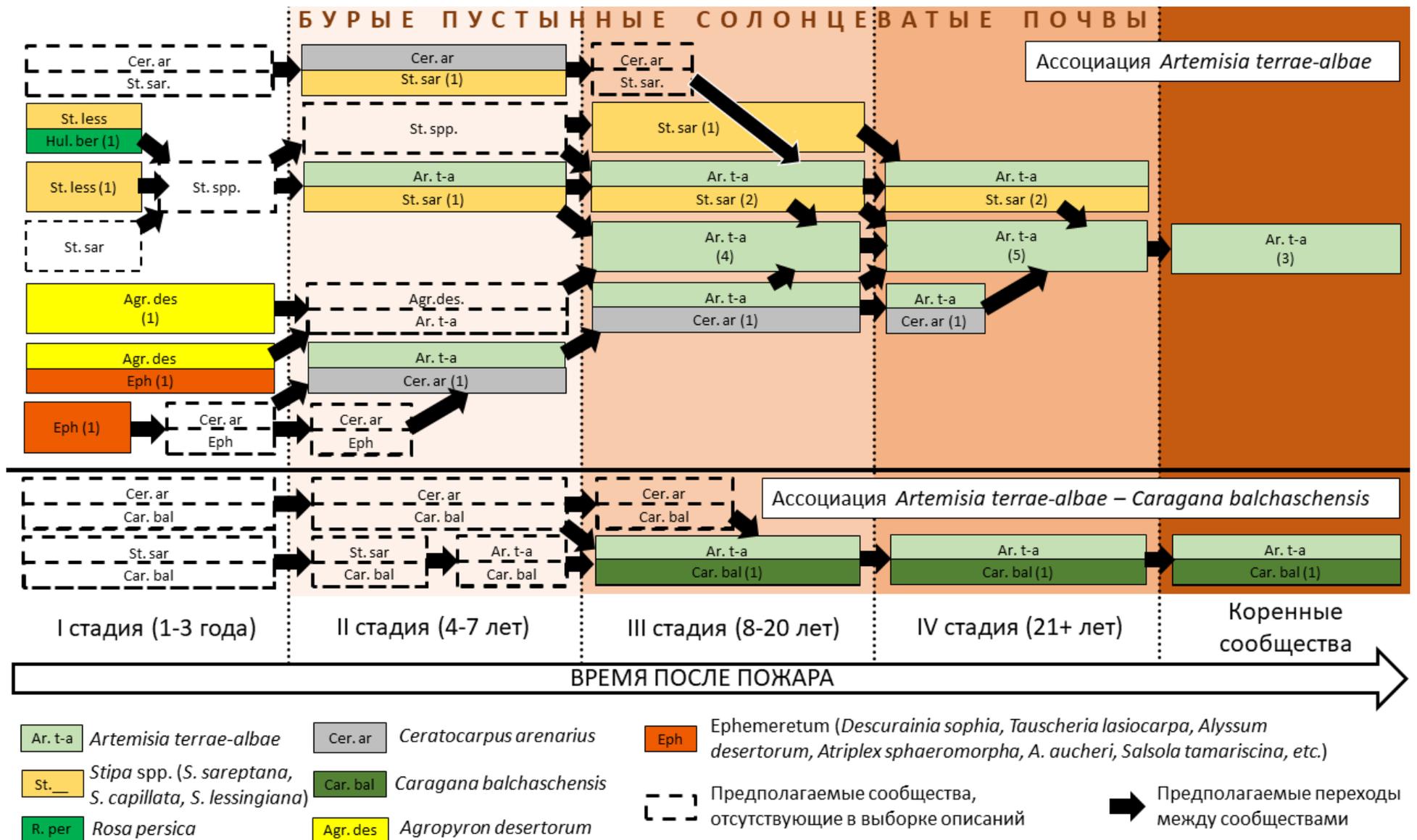


Рисунок 38. Схема пионерной сукцессии в белоземельнопопынной формации на бурых пустынных солонцеватых почвах. Условные обозначения аналогичны рисунку 28.

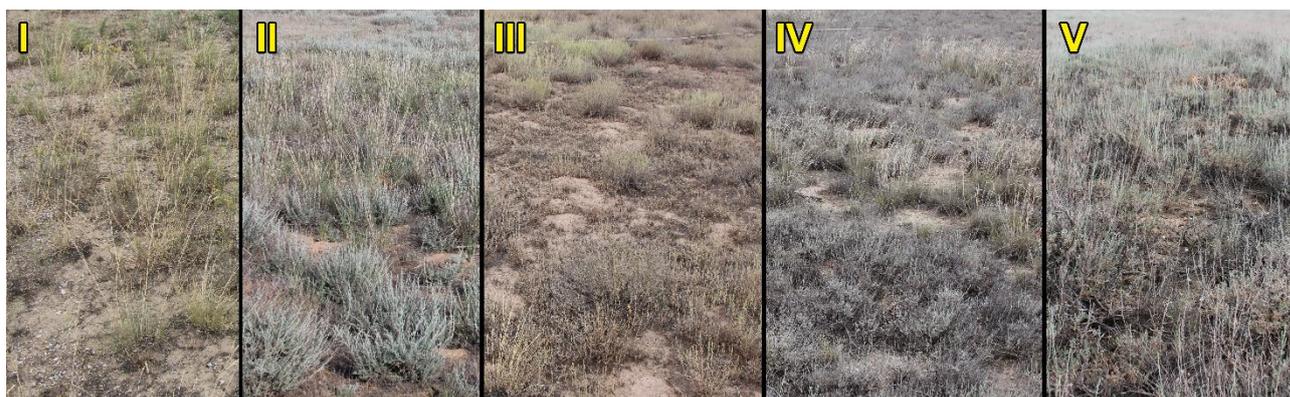


Рисунок 39. Примеры сообществ сукцессионного ряда белоземельнополынной растительной ассоциации на бурых пустынных солонцеватых почвах. Римскими цифрами обозначены выделяемые стадии сукцессии.

При этом до поздних стадий доходят также полынно-ковыльные сообщества, что позволяет, вероятно, встречаться и им в составе коренных сообществ (косвенно на возможность этого также указывает наименьший размер выборки как коренных, так и пирогенно-трансформированных сообществ на данном типе почв).

По материалам нашего исследования, в отличие от солонцов, монодоминантные полынные сообщества на 4-й стадии здесь встречаются реже. Несмотря на совпадение по срокам двух первых сукцессионных стадий, стадия становления полынной синузии, начинаясь с 8 года сукцессии, может не завершаться к 20-летнему сроку, как это отмечено на солонцах; описаны рогачёво-полынное сообщество на гари возрастом 21 год, а также ковыльно-полынные сообщества на гарях возрастом 27 и 31 год.

При описании характерных видов сообществ на бурых пустынных солонцеватых почв следует учесть, что их распространение в РП в значительной степени приурочено к зонам влияния временных водотоков. В связи с этим видовой состав формации и набор характерных видов с высокой встречаемостью и активностью обусловлен не только определённым уровнем засоления почв, промежуточным между бурыми пустынными и солонцами, но и несколько более благоприятным водным режимом. В числе характерных видов с высокой встречаемостью на всех стадиях формации (60,6%), за

исключением пионерной стадии, отмечен *Stipa sareptana*; предполагается, что на первой стадии сообществ его нишу могут занимать другие виды ковыля (в частности, *S. lessingiana*).

Значения активности видов на разных стадиях для сукцессий на бурых пустынных солонцеватых почвах приведён в Приложении (Таблица 17), а краткий список наиболее характерных и активных видов – в Таблице 14. Виды выделены по тем же критериям, которые использовались для солонцов, с аналогичными исключениями.

Таблица 14. Характерные виды для различных стадий пирогенной сукцессии в сообществах белоземельнополынной формации на бурых пустынных солонцеватых почвах. Виды с максимальной активностью ≥ 3 балла выделены жирным шрифтом.

Стадия	Активные виды (с высокой активностью)	Характерные виды (с высокой встречаемостью)
Злаково-однолетниковая (1-3 года)	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Allium caeruleum</i> , <i>Galatella tatarica</i> , <i>Lepidium perfoliatum</i> , <i>Pyankovia brachiata</i> , <i>Stipa lessingiana</i> , <i>Takhtajaniantha pusilla</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i>	<i>Allium caeruleum</i> , <i>A. pallasii</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Lepidium perfoliatum</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Rosa persica</i> , <i>Stipa lessingiana</i>
Полынно-злаково-рогачёвая (4-7 лет)	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Stipa sareptana</i>	Не установлены ввиду малой выборки описаний
Становления полынной синузии (8-20 лет)	<i>Allium protensum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Stipa sareptana</i>	<i>Alyssum desertorum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Ceratocephala orthoceras</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Geranium linearilobum</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Meniocus linifolius</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Rochelia retorta</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i> , <i>Trigonella arcuata</i>
Полынных сообществ (21+ лет)	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Rheum tataricum</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Stipa sareptana</i>
Коренного (климаксного) полынного (не горело)	<i>Artemisia terrae-albae</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Ferula resinosa</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Salsola arbusculiformis</i> , <i>Stipa sareptana</i>

1-я стадия (однолетниково-злаковая) – 5 описаний, 5 сообществ

В составе сообществ, формирующихся в первые годы после пожара на бурых пустынных солонцеватых почвах, отмечен 41 вид сосудистых растений. Видовая насыщенность сообществ составляет в среднем 15 видов на 100 м² (варьирует от 8-10 до 18-20 видов на 100 м²). На 1-й стадии сукцессии для данных почв выделяется ряд характерных видов: помимо представителей рода *Allium* (напр., *A. caeruleum*, *A. pallasii* и др.), характерных для данной стадии и на других типах почв, достаточно обычны здесь *Rosa persica*, *Lepidium perfoliatum* и в ряде случаев *Festuca valesiaca*. Наибольшей активностью обладают *Agropyron desertorum*, *Allium caeruleum*, *Lepidium perfoliatum*, *Ryankovia brachiata*, *Stipa lessingiana* и *Tauscheria lasiocarpa*.

Сообщества этой стадии принципиально не отличаются от описанных ранее для однолетниково-злаковой стадии на солонцах. В двух случаях, когда удалось проследить фактическое изменение растительного покрова на одном и том же участке до и после пожара, отмечен переход от белоземельнополынной (*Artemisia terrae-albae*) с 3-й стадии к житняковой ассоциации (*Agropyron desertorum*) на 1-й стадии, а также переход от ковыльно-полынной ассоциации (*Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana*) к гультемие-ковыльному сообществу на 1-й стадии (*Stipa lessingiana* – *Rosa persica*). Всего для 1-й стадии сукцессии на солонцах нами отмечено 5 возможных вариантов сообществ, в которых преобладают либо дерновинные злаки, либо однолетники: *Agropyron desertorum*; *Agropyron desertorum* – *ephemeratum* (Рисунок 40); *Stipa lessingiana* – *Rosa persica* (Рисунок 41); *Stipa lessingiana*; *ephemeratum*.

Хотя единственный пирорезистентный кустарничек, отмеченный для данной стадии – *Rosa persica*, однако логично предположить и возможность образования сообществ с *Caragana balchaschensis*, отмеченной как один из доминантов сообществ только с 3-й стадии сукцессии (что, по всей видимости, обусловлено лишь недостаточной выборкой описаний для данного типа почв).

Особенностью пионерной растительности на бурых пустынных солонцеватых почвах является наличие сообществ *Stipa lessingiana*, не

описанных нами для солонцов и бурых пустынных почв. Сообщества *S. lessingiana* как в целом более степного вида (Рачковская, 2016; Сафронова, 2021) встречаются в районе исследования в основном в зоне влияния ложбин временных водотоков, где также наблюдается осолонцевание бурых пустынных почв. Остальные варианты сообществ не отличаются от ранее описанных для солонцов.



Рисунок 40. Сообщество *Agropyron desertorum* – *ephemeretum* (с преобладанием *Tauscheria lasiocarpa*) на однолетней гари на бурых пустынных солонцеватых почвах на водораздельной поверхности р. Дуйсембай и сая Жаркудук (зона Ю24). Июнь 2018 г. Фото автора.



Рисунок 41. Сообщество *Stipa lessingiana* – *Rosa persica* на однолетней гари на бурых пустынных солонцеватых почвах у края ложбины временного водотока на водораздельной поверхности р. Дуйсембай и сая Жаркудук (зона Ю24). Июнь 2018 г. Фото автора.

2-я стадия (полынно-злаково-рогачёвая) – 3 описания, 3 сообщества

В нашем массиве данных эта стадия характеризуется наименьшим объёмом выборки данных для бурых пустынных солонцеватых почв (3 описания, 14 видов). По причине ограниченности выборки мы не приводим информацию о флористической насыщенности сообществ на данной стадии, а также о характерных и активных видах.

Предполагается, что на данной стадии, как и в случае сукцессии на солонцах, образуется максимальное разнообразие вариантов сообществ, в доминантах которых в разных позициях встречаются полынь, ковыль, рогач и (по аналогии с сукцессией на солонцах) карагана в составе сообществ караганово-полынной ассоциации. Несмотря на малый размер выборки описаний, сами они вполне укладываются в предполагаемую схему. *Ceratocarpus arenarius* и *Stipa sareptana* могут быть доминантами или субдоминантами сообществ; отмечены такие варианты, как *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana* (Рисунок 42); *Artemisia terrae-albae* – *Ceratocarpus arenarius*; *Ceratocarpus arenarius* – *Stipa sareptana*.

Поскольку полынно-ковыльные и полынно-рогачёвые сообщества на бурых пустынных солонцеватых почвах отмечены на 4-й стадии (в сообществах, выгоравших более 20 лет назад), можно также предположить, что и фактическое окончание полынно-злаково-рогачёвой стадии может регистрироваться позже, что сложно подтвердить ввиду нехватки фактических данных. Но, во всяком случае, первые полноценные монодоминантные белоземельнополынные сообщества, более характерные для следующей стадии, здесь отмечены только в интервале 11-15 лет после пожара.



Рисунок 42. Сообщество *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana* на гари возрастом 7 лет на бурых пустынных солонцеватых почвах на водоразделе р. Кара-Кенгир и сая Ащылысай (зона Ю25). Май 2014 г. Фото Н.Г. Кадетова

3-я стадия (стадия становления полынной синузии) – 11 описаний, 5 сообществ

На данной стадии в составе сообществ отмечено 72 вида растений, что является максимальным показателем для сукцессии на бурых пустынных солонцеватых почвах, однако, принимая во внимание небольшой объём выборки на всех стадиях для данного типа почв, этот показатель следует считать предварительным. Флористическая насыщенность сообществ в среднем составляет 15 видов на 100 м² (диапазон варьирования от 6-7 до 24-25 видов на 100 м²). Для данной стадии характерно наиболее позднее в нашем массиве данных описание монодоминантного ковыльника (на гари возрастом 16 лет), что является скорее исключением, поскольку большая часть того же пожарища на момент описания уже была занята ковыльно-полынными и полынными сообществами. В числе характерных видов (особенно во второй половине стадии) отмечены *Meniocus linifolius*, *Trigonella arcuata*, *Eremopyrum orientale*, *Tauscheria lasiocarpa*, *Rochelia retorta*, *Alyssum desertorum*, *Ceratocephala orthoceras*), из многолетников – *Geranium linearilobum*; ряд видов из этого списка может встречаться в сообществах и в начале следующей 4-й стадии. Кроме того, с 1-й по 3-ю стадию сукцессии характерным видом является

однолетник *Ceratocarpus arenarius*. В числе наиболее активных видов для данной стадии отмечены *Agropyron desertorum* (что скорее является артефактом, поскольку вид обнаружен всего в одном описании, и сравнительно высокое покрытие вероятнее всего обусловлено локальной эдафической спецификой), *Artemisia terrae-albae*, *Bassia prostrata* и *Stipa sareptana*. «Продлённое» участие *S. sareptana* в наиболее активных видах сообщества на этой стадии по сравнению с ранее рассмотренной сукцессией на солонцах, вероятно, можно объяснить большей конкурентоустойчивостью по сравнению с полынью при более низких уровнях засоления почв, чем характерные для солонцов.

Для белоземельнополынной ассоциации на данной стадии отмечены следующие варианты сообществ: *Artemisia terrae-albae* (Рисунок 43); *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana*; *Artemisia terrae-albae* – *Ceratocarpus arenarius*; *Stipa sareptana*.



Рисунок 43. Сообщество *Artemisia terrae-albae* на гари возрастом 13 лет на бурых пустынных солонцеватых почвах на водоразделе р. Жиде и р. Бозинген (зона Ю24). Май 2018 г. Фото автора.

В составе караганово-полынного ряда для данной стадии отмечен только одноимённый вариант *Artemisia terrae-albae* – *Caragana balchaschensis*.

4-я стадия (полынные сообщества) – 9 описаний, 4 сообщества

Для данной стадии сукцессии отмечено 44 вида растений; больший по сравнению с данным этапом сукцессии на солонцах видовой состав, очевидно, связан с бóльшим разнообразием сообществ. Флористическая насыщенность сообществ снижается относительно предыдущей стадии, однако также остаётся в среднем выше отмеченной на солонцах на той же стадии (11 видов на 100 м² против 8; диапазон варьирования – от 5 до 20 видов на 100 м²). На 4-й стадии сукцессии не выделяется собственных характерных видов; в их числе отмечены только общие для всей формации (*Artemisia terrae-albae*, *Hyalolaena bupleuroides*, *Rheum tataricum*) и *Stipa sareptana*, а также ряд однолетников, остающихся с предыдущей стадии (выпадают в ходе обеднения сообществ начиная с возраста 25 лет после пожара).

По сравнению с ранее рассмотренной сукцессией на солонцах данная стадия отличается бóльшим разнообразием сообществ, поскольку в белоземельнополынной ассоциации помимо монодоминантных полынных (*Artemisia terrae-albae*, Рисунок 44) здесь отмечаются и ковыльно-полынные (*Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana*), и рогачёво-полынные сообщества (*Artemisia terrae-albae* – *Ceratocarpus arenarius*) по крайней мере в начале данной стадии (21-25 лет). Тем не менее, полынь во всех случаях (кроме ассоциации с караганой) является основным доминантом, а монодоминантные полынные на данной стадии описаны более чем в половине случаев, поэтому мы выделяем эту стадию сукцессии для данного типа почв. Здесь, однако, подразумевается, что при большем объёме выборки данных (особенно в части старовозрастных пожарищ) можно существенно уточнить границы наступления этапа сукцессии, когда ковыльно-полынные и рогачёво-полынные окончательно сменяются полынными, сдвинув границу между 3-й и 4-й стадиями сукцессии вправо по хронологическому ряду.



Рисунок 44. Сообщество *Artemisia terrae-albae* с участием *Stipa sareptana* на гари возрастом 25 лет на бурых пустынных солонцеватых почвах на водоразделе сая Ащылысай и сая Жиренбайсай (зона Ю25). Май 2021 г. Фото автора.

В составе караганово-полынной ассоциации для данной стадии отмечен только одноимённый вариант *Artemisia terrae-albae* – *Caragana balchaschensis*.

5-я стадия (коренной полынный) – 8 описаний, 2 сообщества

Оба коренных варианта ассоциаций, включённых нами в схему пирогенной сукцессии (см. Рисунок 38), не отличаются от описанных для солонцов – это полынная (*Artemisia terrae-albae*; Рисунок 45) и караганово-полынная (*Artemisia terrae-albae* – *Caragana balchaschensis*) ассоциации, представленные одноимёнными сообществами. В то же время сообщества, не включенные в схему сукцессии по причине отсутствия выводящих на них промежуточных этапов, отличаются от характерных для солонцов (*Artemisia terrae-albae* – *Collinosalsola arbusculiformis* и *Artemisia terrae-albae* – *Atriplex cana*). При этом если для сообществ с *Atriplex cana* характерно эдафическое своеобразие, ограничивающее их распространение в районе, то в случае с широко встречаемыми в районе сообществами с *Collinosalsola arbusculiformis* фактически отсутствие ювенильных особей в описанных пирогенных сообществах на всём протяжении сукцессии наводит на мысли о замещении

боялычных сообществ полынными после пожаров и возможных более длительных сроках сукцессии, необходимых для восстановления сообществ чёрного боялыча в данных условиях. Аналогичная смена ассоциации на белоземельнополынную ранее была нами предположена для сообществ *Caragana balchaschensis* в условиях более интенсивного пожара (см. стр. 115), но, в отличие от данного вида, для *Collinosalsola arbusculiformis* мы не наблюдали успешного массового отрастания и возобновления после пожаров. В целом, несомненно, вопрос пирогенной устойчивости кустарниковых сообществ *C. arbusculiformis* требует отдельных специальных исследований.

Видовой состав видов для данной стадии по нашим описаниям насчитывает 35 видов сосудистых растений. Флористическая насыщенность в среднем составляет 9 видов на 100 м² и варьирует от 4-5 до 11-14(20) видов на 100 м². По характерным видам коренные сообществ на бурых пустынных солонцеватых почвах в районе исследования не отличаются от остальных типов почв – относительно высокой встречаемостью по сравнению с пирогенно трансформированными сообществами любых стадий здесь характеризуются *Collinosalsola arbusculiformis* (50%) и *Nanophyton erinaceum* (37,5%), а также *Ferula resinosa* (62,5%).



Рисунок 45. Коренное сообщество *Artemisia terrae-albae* (после летней засухи) на бурых пустынных солонцеватых почвах на водоразделе р. Сары-су и сая Ащылысай (зона Ю25). Сентябрь 2017 г. Фото автора.

5.6. Характеристика пирогенной сукцессии сообществ белоземельнополынной формации на бурых пустынных почвах

Бурые пустынные почвы отличаются от ранее рассмотренных вариантов почв наименьшей выраженностью солонцеватости поверхностного горизонта (при этом необходимо принимать во внимание, что все почвы района исследования солонцеваты в разной степени и границы между рассматриваемыми типами почв не всегда отчётливо выражены). Помимо типичного для всех трёх вариантов сукцессии коренного белоземельнополынного сообщества (*Artemisia terrae-albae*), в числе коренных отмечены злаково-полынные ассоциации со *Stipa sareptana* или *Poa bulbosa* в качестве содоминантов сообществ (причём в имеющейся выборке описаний число полынных с содоминантами/субдоминантами в виде дерновинных злаков такое же, как для монодоминантных полынных). Предполагается, что на бурых пустынных почвах эдафические условия в большей степени соответствуют характерным для южной части степной зоны, что и обуславливает большую распространённость полынно-злаковых сообществ на поздней стадии сукцессии. Караганово-полынные сообщества для бурых пустынных почв в коренном состоянии в выборке описаний отсутствуют, однако ввиду наличия описания караганово-полынного сообщества на бурых пустынных почвах на наиболее старовозрастных гарях (интервал 31-40 лет) мы предполагаем, что коренные (климаксные) полынно-карагановые сообщества на бурых пустынных почвах также встречаются, как и в других ранее рассмотренных случаях.

Сообщества на бурых пустынных почвах характеризуются достаточно большим (по сравнению с другими рассматриваемыми типами почв) набором «сквозных» характерных видов, относительно часто встречаемых на всех стадиях сукцессии, включая коренные сообщества. Помимо видов, общих для формации, отмечена высокая встречаемость однолетников *Alyssum desertorum* (45,9%) и *Descurainia sophia* (44,2%), а также дерновинных злаков *Stipa*

sareptana (59%) и *Poa bulbosa* (44,2%); этот набор видов также может отражать близость к сообществам опустыненных степей и обусловлен наименьшей солонцеватостью почв среди рассмотренных в нашей работе. Кроме того, высокой встречаемостью с 1-й по 3-ю стадию сукцессии характеризуются *Ceratocarpus arenarius* (84,6%) и *Tauscheria lasiocarpa* (43,6%), видимо, в целом характерные для большей части пирогенной сукцессии на всех типах почв.

Предполагаемая схема сукцессии в белоземельнополынной формации на бурых пустынных почвах приведена на Рисунке 47. В составе формации на бурых пустынных почвах можно выделить сукцессионные ряды трёх ассоциаций: 1) белоземельнополынной (*Artemisia terrae-albae*; Рисунок 46); 2) белоземельнополынно-карагановой (*Artemisia terrae-albae* – *Caragana balchaschensis*); 3) мятликово-белоземельнополынной (*Artemisia terrae-albae* – *Poa bulbosa*). При этом мятликовые сообщества (*P. bulbosa*) в целом более характерны для степей; в Центральном Казахстане мятлик встречается только в некоторых типах полынно-злаковых степей (Рачковская, 2016). В районе исследования данный вид встречается нерегулярно, в основном тяготея к территории зоны Ю24. Вероятно, к таким же ограниченно распространённым степным элементам следует относить и единичное описанное типчаково-полынное сообщество на 3-й стадии сукцессии (на рис. ЯЗ не приводится).

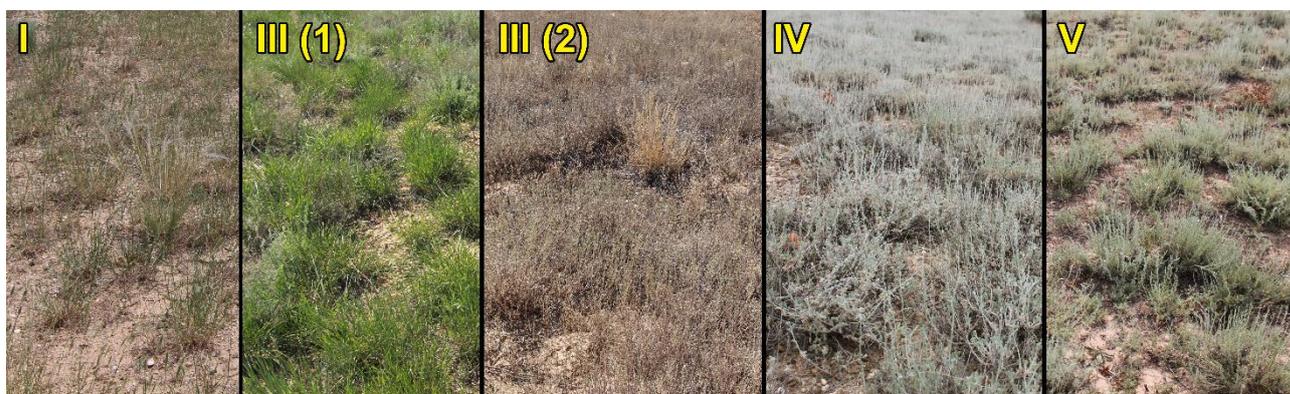


Рисунок 46. Примеры сообществ сукцессионного ряда белоземельнополынной растительной ассоциации на бурых пустынных почвах. Римскими цифрами обозначены выделяемые стадии сукцессии. Ввиду отсутствия описаний 2-й сукцессионной стадии показаны два варианта 3-й сукцессионной стадии (III (1) – более ранний, III (2) – более поздний).

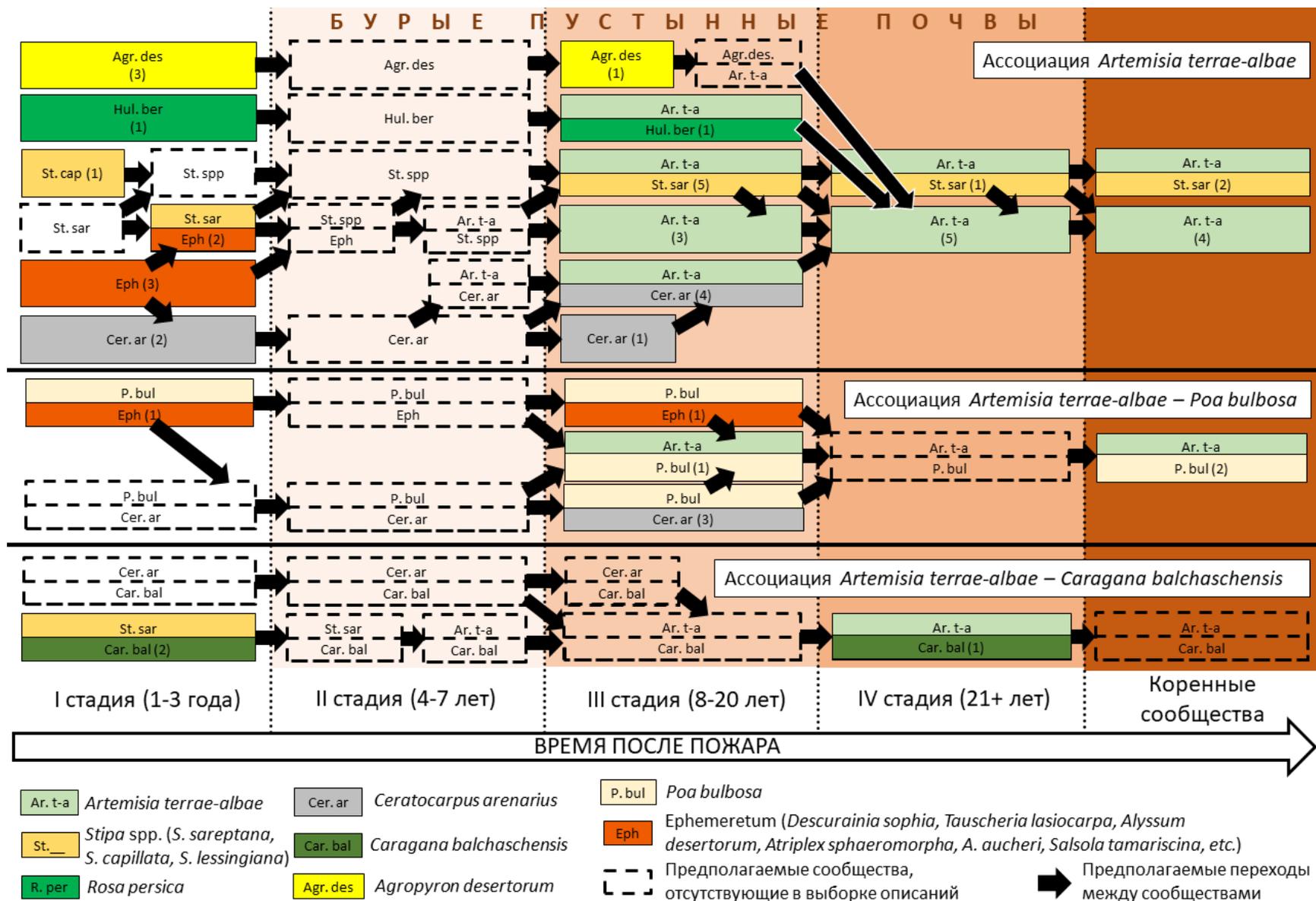


Рисунок 47. Схема пирогенной сукцессии в белоземельнополынной формации на бурых пустынных почвах. Условные обозначения аналогичны рисунку 28.

Ввиду участия злаков в коренных сообществах полынных на данном типе почв вплоть до финальных стадий сукцессии возможность выделения стадии полынных сообществ, ранее описанной для солонцов и бурых пустынных солонцеватых почв (21-40 лет), здесь представляется затруднительной, поэтому в качестве характерного признака перехода к данной стадии можно рассматривать снижение покрытия *Ceratocarpus arenarius*, обильного на предшествующих стадиях, до фоновых значений.

Значения активности видов на разных стадиях для сукцессий на бурых пустынных почвах приведён в Приложении (Таблица 18), а краткий список наиболее характерных и активных видов – в Таблице 15. Недостатком имеющегося массива данных является отсутствие описаний для ковыльно-злаково-полынной стадии (4-7 лет), поэтому активные виды для данной стадии не указаны, но по аналогии с другими вариантами сукцессии здесь можно предположить с наибольшей вероятностью высокую активность *Stipa sareptana* и *Ceratocarpus arenarius*, отмеченную и на следующей стадии. Характерные виды выделены по тем же критериям, которые использовались для солонцов (с поправкой на отсутствие данных по 2-й стадии активными считались виды, отмеченные уже на 2-х стадиях сукцессии, при условии высокой активности вида (≥ 3 балла) только на одной из них). Помимо видов, исключаемых из итогового списка по критерию эдафической специфичности (см. раздел 5.4), в итоговом списке не указан *Poa bulbosa* как определяющий сукцессионный ряд отдельной ассоциации в белоземельнополынной формации на бурых пустынных почвах.

Таблица 15. Характерные виды для различных стадий пирогенной сукцессии в сообществах белоземельнопопынной формации на бурых пустынных почвах. Виды с максимальной активностью ≥ 3 балла выделены жирным шрифтом.

Стадия	Активные виды (с высокой активностью)	Характерные виды (с высокой встречаемостью)
Злаково-однолетниковая (1-3 года)	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Allium caeruleum</i> , <i>A. protensum</i> , <i>Atriplex aucheri</i> , <i>A. sphaeromorpha</i> , <i>Descurainia sophia</i> , <i>Rosa persica</i> , <i>Lepidium latifolium</i> , <i>L. perfoliatum</i> , <i>Rindera tetraspis</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>S. sareptana</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i>	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Allium caeruleum</i> , <i>A. turkestanicum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Atriplex aucheri</i> , <i>A. sphaeromorpha</i> , <i>Bassia sedoides</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Descurainia sophia</i> , <i>Girghensohnia oppositiflora</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Lepidium perfoliatum</i> , <i>Pseudosedum lievenii</i> , <i>Salsola tamariscina</i> , <i>Soda foliosa</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i> , <i>Tetracme quadricornis</i>
Полынно-злаково-рогачёвая (4-7 лет)	Нет данных	
Становления полынной синузии (8-20 лет)	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Ceratocephala orthoceras</i> , <i>Rosa persica</i> , <i>Rochelia retorta</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Tanacetum achilleifolium</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i>	<i>Alyssum desertorum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Ceratocephala orthoceras</i> , <i>Geranium transversale</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Ixiolyrion tataricum</i> , <i>Lallemantia royleana</i> , <i>Lappula microcarpa</i> , <i>Medicago medicaginoides</i> , <i>Ranunculus platyspermus</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Rhinopetalum karelinii</i> , <i>Rochelia retorta</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Thalictrum isopyroides</i>
Полынных сообществ (21+ лет)	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Tanacetum achilleifolium</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> ; <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Rheum tataricum</i> ; <i>Stipa sareptana</i>
Коренного (климаксного) полытника	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Atriplex cana</i> , <i>Bassia hyssopifolia</i> , <i>Collinosalsola arbusculiformis</i> , <i>Tanacetum achilleifolium</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> ; <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Rheum tataricum</i> ; <i>Stipa sareptana</i>

1-я стадия (однолетниково-злаковая) – 17 описаний, 8 сообществ

В составе производных сообществ 1-й стадии, формирующихся на этой стадии, отмечено 60 видов сосудистых растений, что является максимальным показателем для начальной стадии сукцессии на разных типах почв. Флористическая насыщенность сообществ в среднем составляет 14 видов; диапазон варьирования – от (6) 10-13 до 18-19 видов на 100 м². В качестве характерных видов на данной стадии можно выделить *Agropyron desertorum*, *Allium caeruleum*, *A. turkestanicum*, *Atriplex aucheri*, *A. sphaeromorpha*, *Bassia sedoides*, *Girghensohnia oppositiflora*, *Lepidium perfoliatum*, *Pseudosedum lievenii*, *Salsola tamariscina*, *Soda foliosa* *Tetracme quadricornis*. Наибольшей активностью обладают *Agropyron desertorum*, *Atriplex aucheri*, *A. sphaeromorpha*, *Descurainia sophia*, *Lepidium latifolium*, *Stipa capillata* и *S. sareptana*.

Сообщества, формирующиеся на этой стадии, принципиально не отличаются от описанных ранее для однолетниково-злаковой стадии на солонцах и бурых пустынных солонцеватых почвах. В двух случаях, когда удалось проследить фактическое изменение растительного покрова на одном и том же участке до и после пожара, на двух участках с белоземельнопопынными (*Artemisia terrae-albae*) сообществами на 3-й стадии сукцессии после пожара отмечен переход к житняковому (*Agropyron desertorum*) сообществу на 1-й стадии в одном случае и эфемерово-мятликовому (*Poa bulbosa – ephemeretum*) в другом случае. Всего для этой стадии сукцессии в белоземельнопопынной ассоциации нами отмечено 7 возможных вариантов сообществ, в 6 из которых преобладают либо дерновинные злаки, либо однолетники: *Agropyron desertorum* (Рисунок 48), *Ceratocarpus arenarius*, *Poa bulbosa – ephemeretum*, *Rosa persica*, *Stipa capillata*, *Stipa sareptana – ephemeretum*, *ephemeretum*



Рисунок 48. Сообщество *Agropyron desertorum* с отдельными аспектирующими особями *Stipa lessingiana* на однолетней гари на бурых пустынных почвах на водоразделе р. Дуйсембай и сая Жаркудук (зона Ю24). Июнь 2018 г. Фото автора.

Мятликово-полынная ассоциация на данном этапе сукцессии соответствует мятликово-однолетниковым сообществом (*Poa bulbosa* – *ephemeretum*; Рисунок 49), в котором большинство особей мятлика переживает пожар и увеличивает покрытие в первые годы после пожара.



Рисунок 49. Сообщество *Poa bulbosa* – *ephemeretum* (с преобладанием *Meniocus linifolius*) на однолетней гари на бурых пустынных почвах на водоразделе р. Дуйсембай и сая Жаркудук (зона Ю24). Июль 2018 г. Фото автора.

Караганово-полынная ассоциация на данном этапе сукцессии представлена караганово-ковыльным сообществом (*Stipa sareptana* – *Caragana balchaschensis*), сходным с ранее указанным для солонцов.

Предполагаемая 2-я стадия сукцессии (4-7 лет) по аналогии с ранее рассмотренными сукцессиями на солонцах и бурых пустынных солонцеватых почвах также представлена сообществами с преобладанием *Artemisia terrae-albae*, *Ceratocarpus arenarius*, *Stipa sareptana*, *Agropyron desertorum* для белоземельно-полынной ассоциации, тех же видов с *Caragana balchaschensis* для полынно-карагановой ассоциации, а также *Ceratocarpus arenarius* и других однолетников вместе с *Poa bulbosa* в мятликово-полынной ассоциации. Также в списке должны быть представлены монодоминантные сообщества *Ceratocarpus arenarius*, отмеченные как на предшествующей однолетниковой стадии, так и на следующей стадии становления полынной синузии.

3-я стадия (стадия становления полынной синузии) – 21 описание, 11 сообществ

На данной стадии в составе сообществ отмечены 83 вида сосудистых растений. Флористическая насыщенность сравнительно высока и составляет в среднем 17 видов на 100 м² (варьирует от (6) 8-9 до 26-28 видов на 100 м²). К характерным для данной стадии видам можно отнести *Alyssum desertorum*, *Bassia prostrata*, *Ceratocephala orthoceras*, *Geranium transversale*, *Lappula microcarpa*, *Rhinopetalum karelinii*, *Rochelia retorta*, *Stipa sareptana*, *Thalictrum isopyroides*; несколько реже встречаются *Ixiolyrion tataricum*, *Lallemantia royleana*, *Medicago medicaginoides* и *Ranunculus platyspermus*. В числе активных видов чаще всего представлены *Agropyron desertorum*, *Artemisia terrae-albae*, *Ceratocarpus arenarius*, *Ceratocephala orthoceras*, *Rochelia retorta*, *Rheum tataricum* и *Stipa sareptana*.

В пределах стадии происходит увеличение активности полыни в сообществах; для одного участка, обследованного с разницей в 2 года (11 и 13

лет после пожара) отмечен переход от рогачёво-полынного к полынному сообществу. На данной стадии для белоземельнополынной ассоциации отмечены следующие варианты сообществ: *Agropyron desertorum*; *Artemisia terrae-albae*; *Artemisia terrae-albae* – *Rosa persica*; *Artemisia terrae-albae* – *Ceratocarpus arenarius*; *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana* (Рисунок 50); *Ceratocarpus arenarius*.



Рисунок 50. Сообщество *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana* на гари возрастом 8 лет на бурых пустынных почвах на водораздельной поверхности р. Сары-су и сая Ащылысай (зона Ю25). Май 2021 г. Фото автора.

В составе мятликово-полынной ассоциации на данной стадии выявлены сообщества *Artemisia terrae-albae* – *Poa bulbosa*; *Poa bulbosa* – *Ceratocarpus arenarius* (Рисунок 51); *Poa bulbosa* – *ephemeretum*.

Для полынно-карагановой ассоциации на данной стадии вероятно наличие вариантов сообществ *Artemisia terrae-albae* – *Caragana balchaschensis* и *Stipa sareptana* – *Caragana balchaschensis* ввиду более длительного доминирования ковыля в ходе пирогенной сукцессии на данном типе почв. Переход к следующей стадии в них выражен за счёт снижения активности рогача и ковыля.



Рисунок 51. Сообщество *Poa bulbosa* – *Ceratocarpus arenarius* с участием *Artemisia terrae-albae* на гари возрастом 8 лет на бурых пустынных почвах на водоразделе р. Дуйсембай и сая Жаркудук (зона Ю24). Май 2025 г. Фото автора.

4-я стадия (полынные сообщества) – 7 описаний, 3 сообщества

На данной стадии в составе сообществ отмечены 37 видов сосудистых растений, что связано как со снижением видового разнообразия с течением времени после пожара (отмеченного и для других ранее рассмотренных вариантов сукцессии), так и с меньшим размером выборки. Флористическая насыщенность сообществ на данной стадии в среднем составляет 11 видов на 100 м² с варьированием от 7-8 до 18-20 видов на 100 м². Со второй половины 3-й стадии и на 4-й стадии в полынных сообществах бурых почв наблюдается снижение флористического богатства с постепенным выпадением видов, характерных для предшествующих стадий (при этом сообщества караганово-полынной ассоциации сохраняют относительно высокое флористическое богатство и на 4-й стадии сукцессии, тогда как полынные утрачивают большую часть однолетников уже к концу 3-й стадии). Из характерных видов отмечаются только виды, характерные для формации в целом (*Artemisia terrae-albae*, *Hyalolaena bupleuroides*, *Rheum tataricum*) и *Stipa sareptana*. Пиком активности среди видов на данной стадии сукцессии обладает только *Artemisia*

terrae-albae, что соответствует аналогичным стадиям сукцессии в других эдафических условиях.

На данной стадии отмечены следующие варианты сообществ: для белоземельнополынной ассоциации – *Artemisia terrae-albae*; *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana*; для полынно-карагановой ассоциации – *Artemisia terrae-albae* – *Caragana balchaschensis* (Рисунок 52).



Рисунок 52. Сообщество *Artemisia terrae-albae* - *Caragana balchaschensis* с участием *Stipa sareptana* на гари возрастом 34 года на бурых пустынных почвах на водораздельной поверхности р. Кара-Кенгир и сая Жиренбайсай в южной части возвышенности гор Бестобе (зона Ю25). Май 2021 г. Фото автора.

Для мятликово-полынной ассоциации, сообщества которой для данного возраста отсутствуют в нашей выборке описаний, предполагается как основной вариант сообщество *Artemisia terrae-albae* – *Poa bulbosa*, приближающееся к коренному состоянию.

5-я стадия (коренной полынный) – 16 описаний, 4 сообщества

Описанные в районе исследования коренные полынные сообщества на бурых пустынных почвах насчитывают 49 видов сосудистых растений. Флористическая насыщенность коренных сообществ составляет в среднем порядка 10 видов на 100 м² и варьирует от (4) 6-7 до 13-15 (22) видов на 100 м². Характерные виды не отличаются от предшествующей стадии. Как и на других

типах почв, только для данной стадии отмечены отсутствующие в пирогенно трансформированных сообществах *Collinosalsola arbusculiformis* и *Nanophyton erinaceum*, причём последний приурочен преимущественно к сильно щебнистым местообитаниям и неполнопрофильным почвам. Однако оба вида имеют низкую встречаемость в общем массиве из-за специфической эдафической приуроченности. Характерной особенностью данных вариантов белоземельнополынных пустынь является длительное участие дерновинных злаков на позициях субдоминантов сообществ, вследствие чего на не выгоравших в течение 40 лет территориях мы обнаружили изредка встречающиеся злаково-полынные сообщества (с ковылём или мятликом в качестве субдоминанта). Мы рассматриваем для данной формации эти сообщества как коренные, хотя не исключено, что полынно-ковыльные сообщества являются лишь “продлением” сукцессионной стадии становления полынной синузии, которая переходит к монодоминантному полыннику в условиях отсутствия выгораний в более продолжительное время.

Таким образом, на бурых пустынных почвах распространены следующие коренные сообщества: в белоземельнополынной ассоциации – *Artemisia terrae-albae* (и *Artemisia terrae-albae* – *Stipa sareptana*); в мятликово-полынной ассоциации – *Artemisia terrae-albae* – *Poa bulbosa* (Рисунок 53); в полынно-карагановой ассоциации – *Artemisia terrae-albae* – *Caragana balchaschensis*.



Рисунок 53. Коренное сообщество *Artemisia terrae-albae* – *Poa bulbosa* на бурых пустынных почвах на поверхности водораздела р. Дуйсембай и сая Жаркудук (зона Ю24). Июнь 2019 г.

5.7. Влияние пожаров на характеристики растительных сообществ района исследования

Влияние пожаров на разнообразие растительных ассоциаций. Состав пирогенно трансформированных сообществ можно рассматривать как производную, зависящую как от самого допожарного сообщества и принадлежности его к определённой формации, так и от разнообразных параметров пожара и эдафотопы, затруднительных для учёта в каждом конкретном случае: температуры прогрева почвы на каждом локальном участке (в зависимости от количества мортмассы, скорости движения огненного фронта и др.), наличия локальных препятствий на пути огня и появления связанных с ними невыгоревших участков; состава семенного банка почвы, сложившегося до пожара, и т.д. Ввиду этого пирогенное воздействие может рассматриваться как фактор, повышающий разнообразие растительных сообществ территорий как за счёт формирования пирогенной мозаики выгоревших и невыгоревших участков, так и за счёт формирования различных сообществ на выгоревших участках.

Количество вариантов растительных сообществ на разновозрастных горях, различающихся по составу доминантов и субдоминантов, приведено на Рисунке 54. Приведено как общее количество уникальных (не повторяющихся) сообществ, так и относительное разнообразие сообществ, вычисляемое нами по формуле:

$$I = N_1/N_{tot},$$

где N_1 – число уникальных сообществ (по составу доминантов) в данной возрастной группе, а N_{tot} – общее число описаний сообществ, выполненных в той же группе. В качестве точек использованы средние для временных периодов, по которым ранее описывались варианты пирогенной сукцессии на разных почвах (1, 2-3, 4-5, 6-7, 8-10, 11-16, 17-20, 21-30, 31-40 лет; см. Таблицу 11).

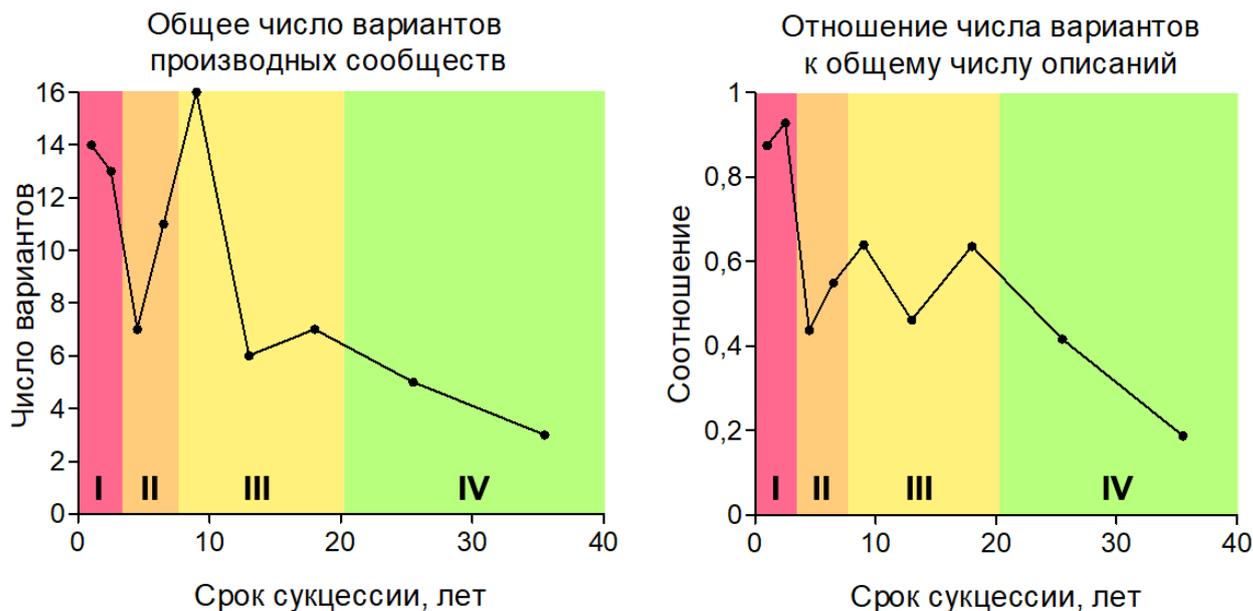


Рисунок 54. Динамика числа вариантов сообществ и их отношения к общему числу сообществ (пояснения в тексте). Римскими цифрами обозначены выделяемые стадии сукцессии.

По данным рисунка F1 для рассматриваемой сукцессии можно выделить 3 основных этапа:

- Период максимального разнообразия сообществ – до 10 лет после пожара; на этом этапе могут формироваться не встречающиеся на поздних стадиях сукцессии сообщества с доминированием эфемеров (например, *Descurainia sophia*, *Alyssum turkestanicum*, *Tauscheria lasiocarpa*, *Chorispora tenella*) и однолетников с вегетацией в течение всего сезона (*Atriplex aucheri*, *A. sphaeromorpha*, однолетние виды *Salsola*, *Ceratocarpus arenarius*). В ряде случаев возрастает роль многолетников, хорошо переживающих пожар, но впоследствии не играющих значимой роли в растительном покрове (*Rosa persica*). Часто в роли доминантов/субдоминантов сообществ выступают дерновинные злаки (*Stipa sareptana*, *Agropyron desertorum*, *Poa bulbosa* и др.), сохраняющие эти роли и в дальнейшем. При этом многие рассмотренные сообщества (за исключением сообществ с преобладанием *Ceratocarpus arenarius*) уже не характерны для гарей 4-5-летнего возраста, когда при входе сукцессии в “фазу трёх доминантов” всё разнообразие сообществ обусловлено

только сочетаниями доминантов нескольких видов (что также обуславливает временное снижение полученных значений в этот период). Этим же обусловлено и падение относительного разнообразия после 4 лет сукцессии. Относительное разнообразие сообществ в первые 3 года превышает 0,8, затем резко снижается до интервала 0,45 – 0,65, в котором пребывает до конца следующего интервала.

- Период стабилизации разнообразия в растительном покрове – 10-25 лет.

В растительном покрове наблюдается всего лишь 6-8 вариантов растительных сообществ, которые представлены сочетаниями полыни, рогача, злаков и караганы. Относительное снижение разнообразия сообществ связано с постепенным возрастанием роли полыни, выходящей на роль доминанта сообществ; соответственно, по мере этого периода растительный покров всё чаще представлен полынными, различающимися только составом субдоминантов. Индекс разнообразия растительных сообществ может изменяться приблизительно от 0,45 до 0,65. Приводимый В.В. Ивановым (1958) срок оборота огня полынных в 10-15 лет, а также отмеченная нами преобладающая периодичность выгорания по данным ДЗЗ до 1 раза в 20 лет (см. главу) укладываются в этот период, что предполагает наибольшую вероятность достижения на этом этапе состояния сообществ, способствующего прохождению повторного пожара.

- Период обеднения – после 25 лет. В случае, когда перезапуска цикла пиrogenной сукцессии не происходит, полынь на большинстве участков (особенно на солонцах) вытесняет другие растения и формирует монодоминантные сообщества с относительно низким флористическим богатством. Относительное разнообразие растительных сообществ снижается вплоть до 0,2.

Нетрудно заметить, что выделяемые градации разнообразия в целом соответствуют ранее выделенным стадиям сукцессии. 1-я и 2-я стадия по временным рамкам подходят под период максимального разнообразия ассоциаций; 3-я стадия – по большей части под период стабилизации

разнообразия, 4-я стадия – под период обеднения. С одной стороны, это позволяет подтвердить правомочность ранее выделенных стадий; с другой, ярко иллюстрирует роль периодических пожаров для поддержания биоразнообразия и горизонтальной структуры растительного покрова северных пустынь.

Влияние пожаров на флористическую насыщенность и общее проективное покрытие сообществ. Анализ важнейших общих показателей сообщества – флористической насыщенности (числа видов на 100 м²) и ОПП (общего проективного покрытия) для формации *Artemisieta terrae-albae* приведён на Рисунке 55. В анализе использованы те же временные интервалы, что и для предшествующего анализа.

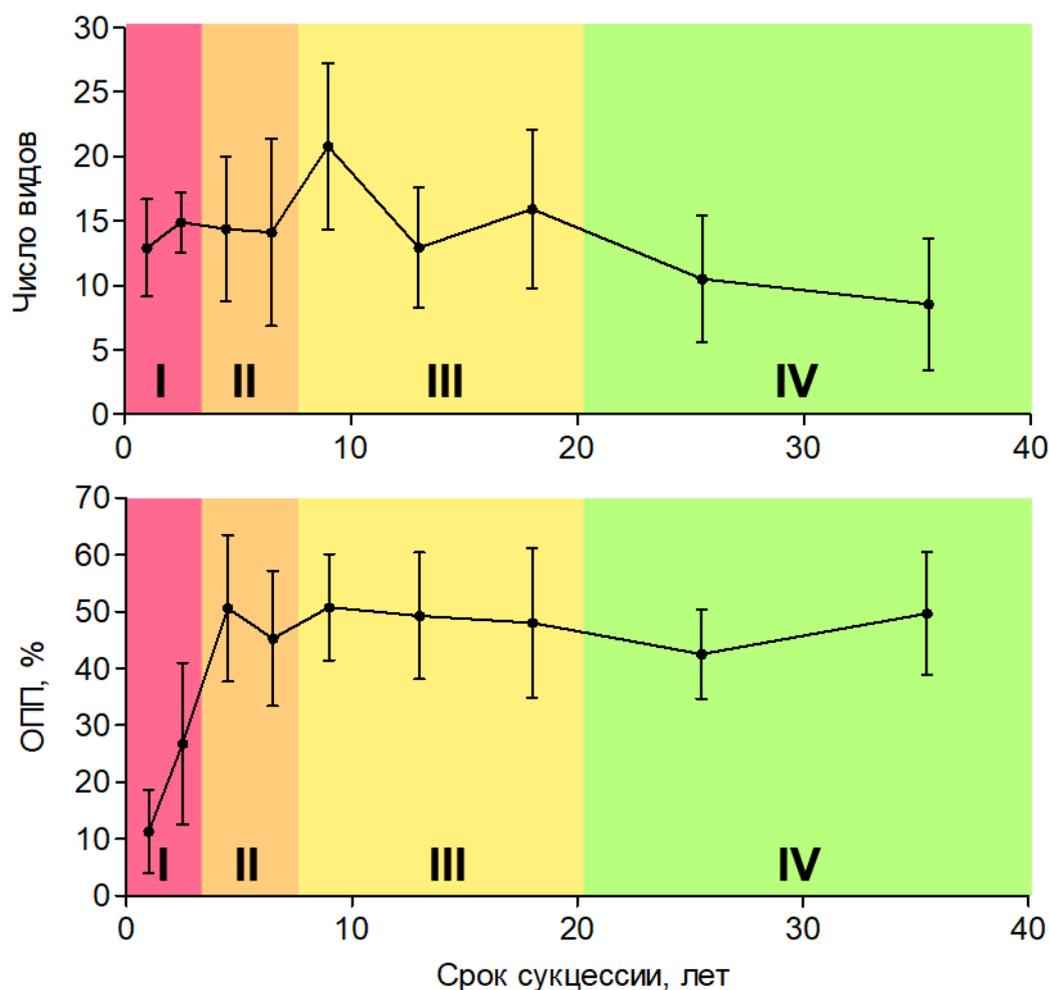


Рисунок 55. Динамика среднего значения флористической насыщенности (вверху) и общего проективного покрытия (внизу) в ходе сукцессии в сообществах формации *Artemisieta terrae-albae*. Интервалом обозначено стандартное отклонение; римскими цифрами обозначены стадии сукцессии.

Пионерные сообщества, появляющиеся в первые годы после пожара, демонстрируют в среднем достаточно стабильное среднее значение флористической насыщенности около 12 видов на 100 м² (с колебаниями в основном в диапазоне 10-15 видов на 100 м²). При этом максимальные значения видового богатства в выборках описаний увеличиваются вплоть до достижения максимума на 8-10-летних гарях (20 и более видов на 100 м²). В течение 20 лет не наблюдается значительного снижения средних значений флористической насыщенности; таким образом, при сохранении 20-летней периодичности пожаров можно предполагать и сохранение флористического богатства сообществ. В срок 21-40 лет сукцессии наблюдается постепенное снижение флористической насыщенности, статистически достоверное относительно интервала 16-20 лет в обоих случаях (для 21-30 лет $p\text{-value} = 0,05$; для 31-40 лет $p\text{-value} = 0,004$). Ввиду того, что на участке 16-20 лет флористическая насыщенность в нашей выборке данных растёт, мы также сопоставили данные с более низким показателем флористической насыщенности в предшествующем интервале (11-15 лет). При таком сопоставлении статистически достоверное снижение флористической насыщенности ($p\text{-value} = 0,03$) отмечено между интервалами 11-15 лет и 31-40 лет. Таким образом, снижение флористической насыщенности относительно предшествующих значений статистически достоверно для стадии зрелых полынных.

Динамика ОПП отличается от динамики флористической насыщенности. Покрытие в первые годы после пожара растёт до среднего значения $50,6 \pm 12,9\%$, достигаемого на 4-5 год сукцессии (т.е. ко 2-й стадии сукцессии). После этого существенных изменений в проективном покрытии сообществ не наблюдается; определённые колебания связаны с уменьшением роли массовых мелких однолетников (особенно *Ceratocarpus arenarius*) в ходе сукцессии, разрастанием особей полыни и т.д. В целом, начиная с 5-го года сукцессии значения ОПП сообществ не выходят из диапазона 40-50%. Возможное колебание ОПП в сообществах 3-4 стадий может быть связано с засушливыми условиями в отдельные годы, приводящими к гибели части старовозрастных

особей полыни и замены её однолетниками (Быков, 1977) и, таким образом, не связано с ходом пирогенной сукцессии.

Сравнение наиболее активных видов. При сопоставлении наиболее активных видов, ранее приведённых в таблицах для каждого сукцессионного ряда (см. также Приложение, Таблица 19) можно выявить различия как между стадиями сукцессии, так и между сукцессионными рядами. Стадии 1 и 3 обладают бóльшим количеством видов с пиком активности на них, чем стадии 2 и 4. Видов, наиболее активных на 2-й стадии, немного (*Artemisia terrae-albae*, *Ceratocarpus arenarius*, *Stipa sareptana*, для солонцов – *Eremopyrum orientale*), и, что характерно, ни один из них не «подчёркивает» своим пиком эту стадию – пик активности этих видов также затрагивает смежные 1-ю или 3-ю стадии. При этом 1-я и 3-я стадия в каждом сукцессионном ряду сильно отличаются между собой по набору активных видов (например, типичные активные виды 1-й стадии – *Descurainia sophia*, *Lepidium perfoliatum*, однолетние *Atriplex*, *Allium caeruleum* и др; 3-й стадии – *Ceratocarpus arenarius*, *Bassia prostrata*, *Stipa sareptana* и др.). Таким образом, можно воспринимать 1-ю и 3-ю стадии как основные, наиболее важные этапы сукцессионного процесса, а 2-ю – как промежуточную, переходную между ними. В отношении дальнейшего хода сукцессии логично рассматривать 4-ю стадию сукцессии, также выделяющуюся небольшим числом активных видов, как переходную к 5-й (коренным сообществам), однако по рассматриваемому критерию пика активности видов эти стадии сходны за счёт преобладания *Artemisia terrae-albae* в растительном покрове; видов, пик активности которых приходится на коренные сообщества, очень мало (*Bassia hyssopifolia*, *Bassia prostrata*, *Tanacetum achilleifolium*).

В отношении различия сукцессионных рядов по активным видам заметна разница между «крайними» типами почв по степени солонцеватости – бурыми пустынными почвами и солонцами. В активных видах, более характерных для сукцессии на бурых пустынных почвах – виды родов *Allium*, *Atriplex*, *Lepidium*, а также *Rindera tetraspis* и *Tanacetum achilleifolium*; для сукцессии на солонцах – *Chorispora tenella*, *Litwinowia tenuissima*, *Ferula resinosa*, *Veronica biloba*, а

также виды рода *Tulipa*. При этом следует заметить и большое число общих видов между данными сукцессионными рядами, что в том числе объяснимо сравнительно слабо выраженной дифференциацией этих типов почв в районе исследования.

Непрямая ординация геоботанических описаний. Массив геоботанических описаний проанализирован при помощи непрямой ординации данных по методу NMDS. Для полученных данных во вторичной матрице использованы различные варианты группировки описаний:

- по растительной формации;
- по типу почв;
- по стадии сукцессии.

Также построены варианты, рассматривающие формацию *Artemisieta terrae-albae* отдельно от остальных ввиду наибольшей представленности в районе исследования.

Базовый вариант ординации, сочетающий группировку по стадии сукцессии и формации растительности с наложением векторов приведён на Рисунке 56. Главным направлением сукцессии является вектор Stage, логично совпадающий с вектором возраста пожара Fire_age. Соответственно в направлении этого вектора можно видеть группировку сообществ на разных стадиях сукцессии в частично пересекающиеся кластеры. Характерно довольно резкое отделение стадий 1 и 2 от стадий 4 и 5; стадия 3 занимает промежуточное положение между ними. Это отражает континуальность смен сообществ в ходе сукцессии и соответствует нашим представлениям о восстановлении полных сообществ начиная с 3-й стадии сукцессии (8-20 лет). Наибольшему возрасту пожара соответствуют сообщества многолетнесолянковых формаций (особенно *Anabaseta salsae* и *Atripliceta canae*), редко подвергающиеся пожарам ввиду разреженности и низким запасам горючей фитомассы.

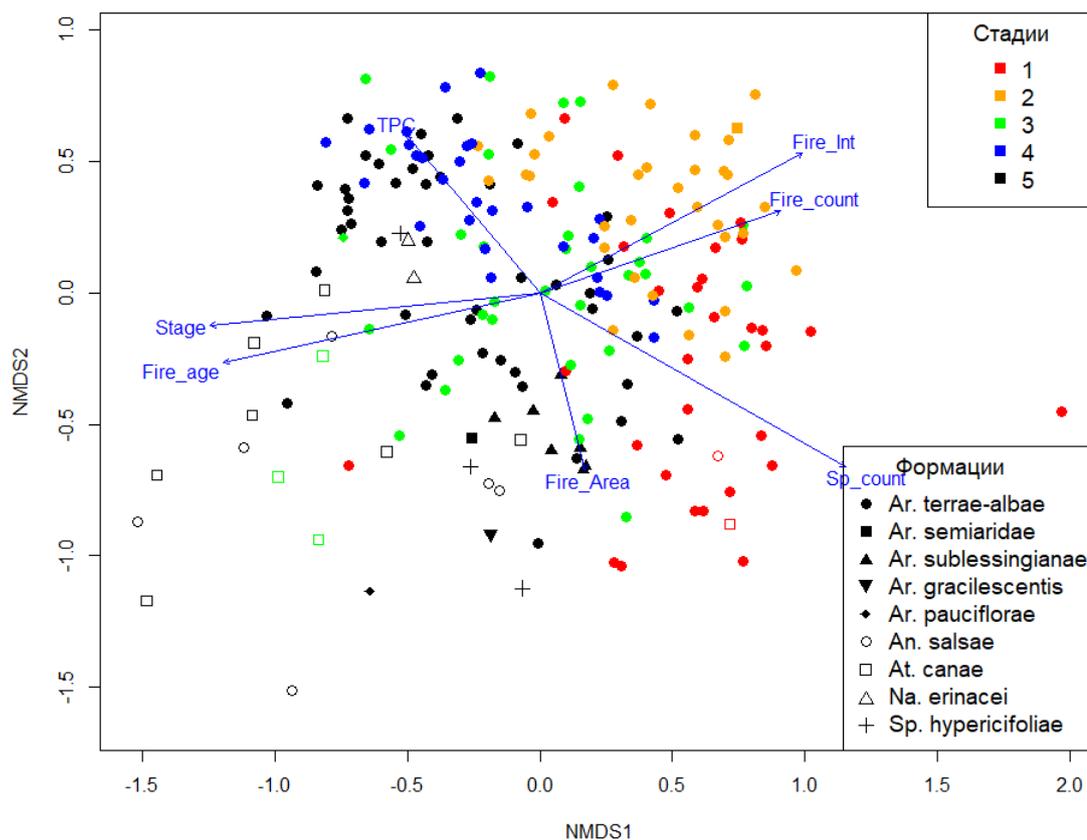


Рисунок 56. Вариант ординации с группировкой по стадии сукцессии и формации и наложением пассивных экологических векторов. Обозначения: Fire_age – возраст пожара (лет назад); Fire_Area – площадь пожара (м²); Fire_count – число пожаров за 40 лет; Fire_Int – относительная интенсивность пожара (оценена по ДЗЗ в градации от 1 до 3 по выраженности локусов допожарной растительности вблизи места описания); Stage – стадия сукцессии (от 1 до 5); Sp_count – число видов в описании; TPC – общее проективное покрытие сообщества (%). P-value для всех векторов составляет 0,07.

Противоположно направлены ходу сукцессии и вектору возраста сообществ векторы частоты пожаров (Fire_count) и интенсивности пожаров (Fire_Int). Взаимонаправленность векторов Fire_age и Fire_count обусловлена свойством пирогенной динамики в ограниченном временном диапазоне данных ДЗЗ (чем больше пожаров было в истории сообщества, тем меньше времени назад мог быть последний пожар). В свою очередь, вектор интенсивности пожаров логично сочетается со стадией сукцессии: чем выше интенсивность пожара, тем больше трансформируется им исходная растительность и тем дольше происходит восстановление полынного сообщества.

Вектор площади пожара (Fire_Area) в значительной мере ортогонален парам векторов Stage/Fire_age и Fire_count/Fire_Int, т.е. площадь пожара значительно не коррелирует ни с возрастом, ни с интенсивностью, ни с частотой пожара. С одной стороны, это объясняется тем, что крупный пожар, затрагивающий площадь сотен и тысяч км² в пределах района падения, крайне неоднороден и приводит к разным последствиям на разных участках исходя как из их эколого-географических особенностей, так и от особенностей распространения огня. С другой стороны, в направлении, противоположном этому вектору, расположены зрелые полынные (4 стадия, возраст пожара 21-40 лет) и основная масса рогачёво-злаково-полынных сообществ (2-я стадия, возраст пожара 4-7 лет), т.е. они связаны с пожарами сравнительно малой площади.

Вектор роста флористической насыщенности (Sp_count) направлен в сторону части описаний злаково-однолетниковой стадий (1-3 года после пожара), что соответствует нередко наблюдаемой максимальной флористической насыщенности именно на этой стадии (за счёт внедрения большого количества рудеральных однолетников, позднее выпадающих из травостоя). При этом данный вектор зависит, с одной стороны, от площади пожара, а с другой – от интенсивности пожара, располагаясь (в грубом приближении) по биссектрисе угла между этими векторами. Таким образом, наивысшие значения флористической насыщенности характерны для пионерных сообществ в первые годы после крупных пожаров при условии практически полного уничтожения исходного растительного покрова.

Наконец, вектору роста флористической насыщенности (Sp_count) противоположно направлен вектор роста общего проективного покрытия (TRC), что отражает процесс обеднения видового состава сообществ при загущении травостоя и, как следствие, роста конкуренции за условия среды (что представляется особенно важным в пустынных условиях). Что характерно, оба вектора лишь частично коррелируют с основным направлением сукцессии (вектор Stage), что обусловлено тем, что динамика этих параметров зависит не

только от стадии сукцессии, но и других факторов (например, эдафических особенностей местообитаний).

Ось NMDS1, таким образом, при рассмотренном положении векторов в большой степени соответствует векторам пирогенной трансформации сообществ и подверженности их пожарам. Ось NMDS2 частично сопряжена с ростом ОПП сообществ и уменьшением площади пожара.

При выделении центроидов описаний на различных стадиях в формации *Artemisieta terrae-albae* (Рисунок 57) становится более очевидной близость её сообществ на стадии 3 и 4 к коренным вариантам, не подвергавшимся пожарам. В то же время заметно отклонение пионерных сообществ (стадия 1) от последующих этапов; центроиды 2-5 стадий по вертикальной оси находятся сравнительно близко друг к другу, тогда как стадия 1 сильно отличается от 2-й (разница между центроидами превышает полусмену сообществ по оси NMDS 2). Эти данные можно интерпретировать как своеобразие пирогенных сообществ в 1-3 год после развития (на злаково-однолетниковой стадии), очевидно, связанное в первую очередь с появлением разнообразных однолетних сообществ (например, с преобладанием *Descurainia sophia*, *Tauscheria lasiocarpa*, *Atriplex aucheri*, *A. sphaeromorpha* и др.), не наблюдаемых на более поздних стадиях. На втором этапе сукцессии участок «встаёт на путь» возобновления коренной растительности; в сообществах определяется состав доминантов, которые сохраняются на последующих стадиях, причём травянистые растения (*Ceratocarpus*, *Stipa*) в ходе дальнейшей сукцессии постепенно уступают полукустарничкам (*Artemisia*) и кустарничкам (*Caragana*).

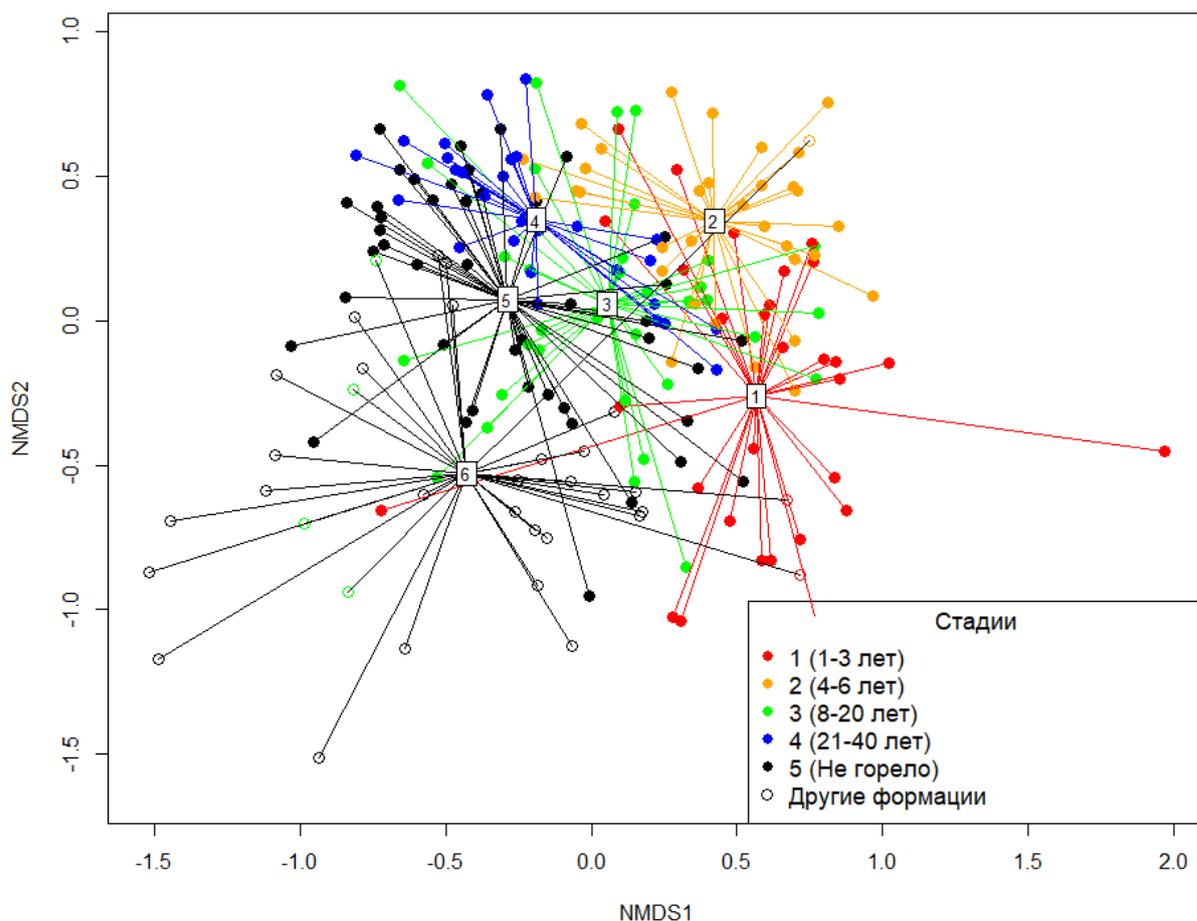


Рисунок 57. Вариант ординации с группировкой сообществ формации *Artemisieta terrae-albae* по стадии сукцессии и выделением центров групп.

Распределение видов растений по ординационной плоскости осей NMDS1 и NMDS2 приведено на Рисунке 58. С первой стадией сукцессии и ростом флористической насыщенности ассоциированы такие виды, как *Stipa kirghisorum* (Sti_kir), *Sophora alopecuroides* (Pse_alo), *Soda foliosa* (Sal_fol), *Anabasis aphylla* (Ana_aph), *Lappula spinocarpos* (Lap_spi), *Agropyron desertorum* (Agr_des), *Dianthus leptopetalus* (Dia_lep, за легендой) и др. По набору видов, однако, можно сделать предположение, что определяющим фактором для высокого видового разнообразия в наибольшей степени может являться эдафическое своеобразие местообитания (поскольку большинство этих видов немногочисленны в районе исследования и встречаются в отдельных описаниях или в специфических условиях, например, *Sophora alopecuroides* – только вблизи водотоков).

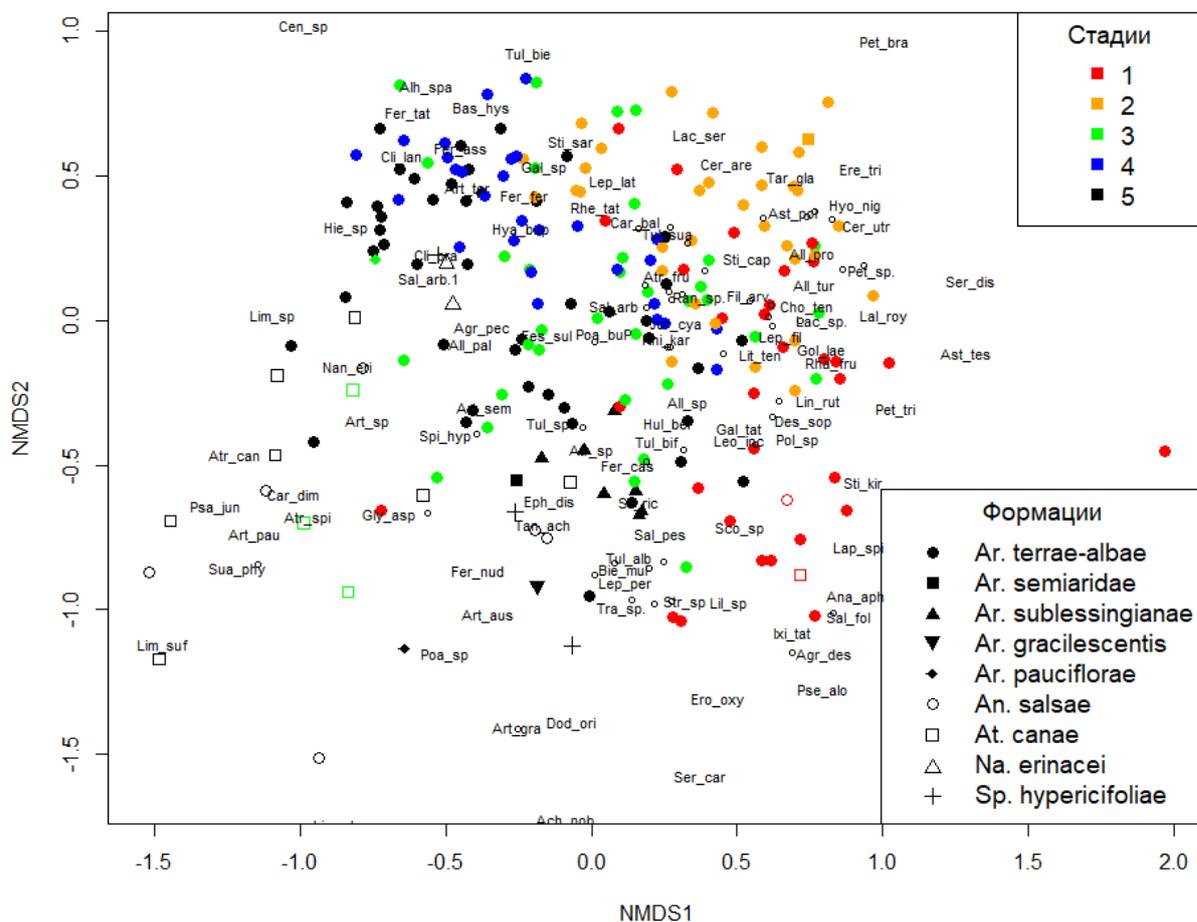


Рисунок 58. Вариант ординации с группировкой по стадии сукцессии и формации и отображением видов (обозначены мелким текстом; приведены три первые буквы видового и родового названий). Расшифровку значимых названий см. в тексте.

Со второй стадией сукцессии, а также ростом частоты пирогенной трансформации и ростом интенсивности пожара могут быть связаны такие виды, как *Allium protensum* (All_pro), *Eremopyrum triticeum* (Ere_tri), *Hyoscyamus niger* (Hyo_nig), *Taraxacum glaucanthum* (Tar_gla), *Astragalus polyceras* (Ast_pol), *Ceratocarpus arenarius* (Cer_are) и др.

С заметно выделяющимся кластером полынных на 4-й стадии сукцессии, а также ростом ОПП сообществ могут быть связаны такие виды, как *Artemisia terrae-albae* (Art_ter), *Hyalolaena bupleuroides* (Hya_bup), *Ferula*

resinosa (Fer_fer), *Bassia hyssopifolia* (Bas_hys), *Climacoptera lanata* (Cli_lan) и др.

Наконец, с увеличением возраста сукцессии и низкой подверженностью пожарам связано высокое покрытие таких видов, как *Atriplex cana* (Atr_can), *Carex stenophylla* subsp. *stenophylloides* (Car_dim), *Suaeda physophora* (Sua_phy), *Limonium* sp. (Lim_sp), *Nanophyton erinaceum* (Nan_eri) и др. Большинство перечисленных видов характерно для разреженных сообществ на засоленных или сильно щебнистых/каменистых почвах, где естественные барьеры в виде участков голой почвы между растениями обуславливают редкость пирогенной трансформации этих сообществ.

При сопоставлении на ординационной диаграмме разных типов почв (Рисунок 59), с одной стороны, не наблюдается явной кластеризации сообществ по типам почв, что связано в том числе с достаточно слабой дифференциацией бурых пустынных, бурых пустынных солонцеватых почв и солонцов в районе исследования, а также значительно динамикой степени солонцеватости в течение года. Тем не менее, сообщества на солонцах в большей степени приурочены к верхней части диаграммы, т.е. в основном противоположно направлению вектора площади пожара (Fire_Area) на Рисунке 55. В то же время в правой нижней части диаграммы, соответствующей росту флористической насыщенности (Sp_count) на Рисунке 55, представлены сообщества на других типах почв (а также сообщества других формаций). Можно предположить, что пирогенная трансформация сообществ на солонцах может приводить к меньшему изменению исходной растительности, чем в случае бурых пустынных и бурых пустынных солонцеватых почв. Однако, в то же время при росте частоты и интенсивности пирогенного воздействия (векторы Fire_count/Fire_Int) сообщества на всех трёх типах почв становятся менее отличимыми друг от друга на первых двух стадиях сукцессии).

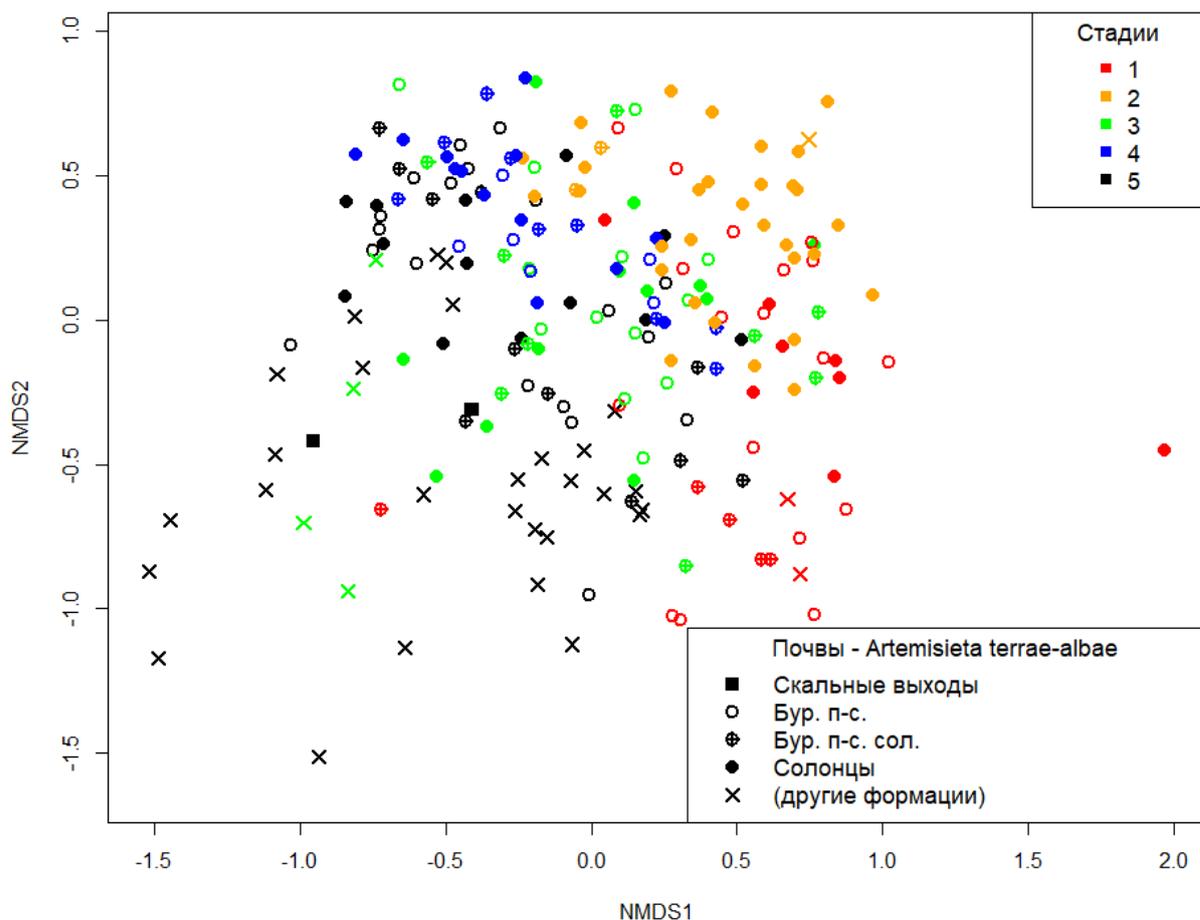


Рисунок 59. Вариант ординации с группировкой сообществ формации *Artemisieta terrae-albae* по стадии сукцессии и типу почв. Обозначения: Бур. п.-с. – бурые пустынно степные; сол. – солонцеватые.

Таким образом, анализ результатов непрямой ординации сообществ позволяет нам сделать следующие выводы:

- Сообщества на 1 и 2 стадиях сукцессии (т.е. до 7 лет включительно) сильно отличаются от коренных, тогда как на 3 и 4 стадиях наблюдается постепенное приближение к коренному состоянию со значительным пересечением параметров коренных и пирогенно-трансформированных сообществ. При этом наибольшие отличия в составе сообществ наблюдаются между 1 и 2 стадиями.

- Флористическая насыщенность сообществ может сильно возрасти на 1-й стадии после пожара на бурых пустынно степных и бурых пустынных солонцеватых почвах, однако этот фактор сильно зависит от эдафических

особенностей местообитания, а также от площади и интенсивности пожара. При росте частоты пожаров изменение флористической насыщенности в ходе сукцессии для этих почв менее выражено.

- Формация *Artemisieta terrae-albae* может оцениваться как в значительной мере зависящая от пирогенной цикличности; её сообщества демонстрируют континуальные переходы между выделенными стадиями. Рост частоты пирогенного воздействия не приводит к существенным отклонениям в ходе сукцессий в районе исследования при текущих значениях этого показателя.

5.8. Общая схема пирогенной сукцессии в сообществах белоземельнополынной формации (*Artemisieta terrae-albae*)

Рассмотрение полученных схем пирогенных сукцессий на разных типах почв в районе исследования позволяет предположить следующие закономерности:

1. Для белоземельнополынной формации на всех типах почв характерны полынная и полынно-карагановая ассоциации; на бурых пустынных почвах также выделяется мятликово-полынная ассоциация.

2. Типы производных (пирогенно-трансформированных) сообществ и выделяемые стадии сукцессионного процесса в целом сходны для всех рассматриваемых типов почв в районе исследования;

3. Сроки стадий на разных типах почв в целом сопоставимы;

4. По мере увеличения солонцеватости почв уменьшается участие *Stipa sareptana* в растительном покрове на поздних сроках сукцессии и увеличивается вероятность формирования монодоминантных сообществ *Artemisia terrae-albae*, что, по всей видимости, связано с различными эдафическими оптимумами этих видов. Данная закономерность также выглядит ожидаемой в географическом контексте, поскольку уровень засоления почв в целом также растёт в направлении с севера на юг, и фитоценотический оптимум белоземельной полыни находится в более южной подзоне средних

пустынь (Ботаническая география..., 2003), а преобладание *Stipa sareptana*, напротив, характерно для более северных опустыненных степей (например, Сафронова и др., 2023), в том числе предгорий Улытау (Лавренко, 1940).

Ввиду общего сходства сукцессионных рядов ниже мы приводим обобщенную схему пирогенных сукцессий белоземельнопопынной формации северных пустынь (без учёта эдафотопы), охватывающую большую часть обнаруженных вариантов сообществ для белоземельнопопынной формации (Рисунок 60). В состав схемы включены сообщества белоземельнопопынной, караганово-белоземельнопопынной и мятликово-белоземельнопопынной ассоциаций, для которых наиболее полно прослежены сукцессионные стадии (и которые, соответственно, можно расценивать как ассоциации, существование которых тесно связано с пирогенной цикличностью).

Схема построена по принципу циклограммы. Концентрические круги, составляющую основу схемы, представляют собой последовательность сукцессионных этапов, выделяемых в процессе демутиации сообществ. Круг в центре (V) - коренные сообщества, не подвергавшиеся пожарам по доступным данным ДЗЗ. Наружный, периферийный круг (I) – злаково-однолетниковые сообщества, формирующиеся в первые годы после пожара. Между этими кругами расположены промежуточные стадии пирогенной сукцессии сообщества. Сообщество, отмеченное в периферийном круге, в ходе сукцессии изменяется через стадии, располагающиеся по радиусу от периферии к центру; соответственно, по описанию сообщества в первый год после пожара можно предположить возможные схемы стадий сукцессии, расположенных по радиусу к центру от этого состояния на схеме. Такой принцип построения схемы соотносится с представлениями В.Б. Сочавы (1978) о коренных сообществах как эквифинальном состоянии экосистемы, занимающем центральное положение в эпиассоциации, и производных сообществах как “отклонениях” от этого состояния, возвращающихся к коренному в ходе сукцессии. Мы также

Стадии сукцессии:

I Однолетниково-злаковая
(1-3 год)



II Полынно-злаково-
рогачёвая
(4-7 лет)



III Становление
полынной синузии
(8-20 лет)



IV Полынные сообщества
(21-40+ лет)



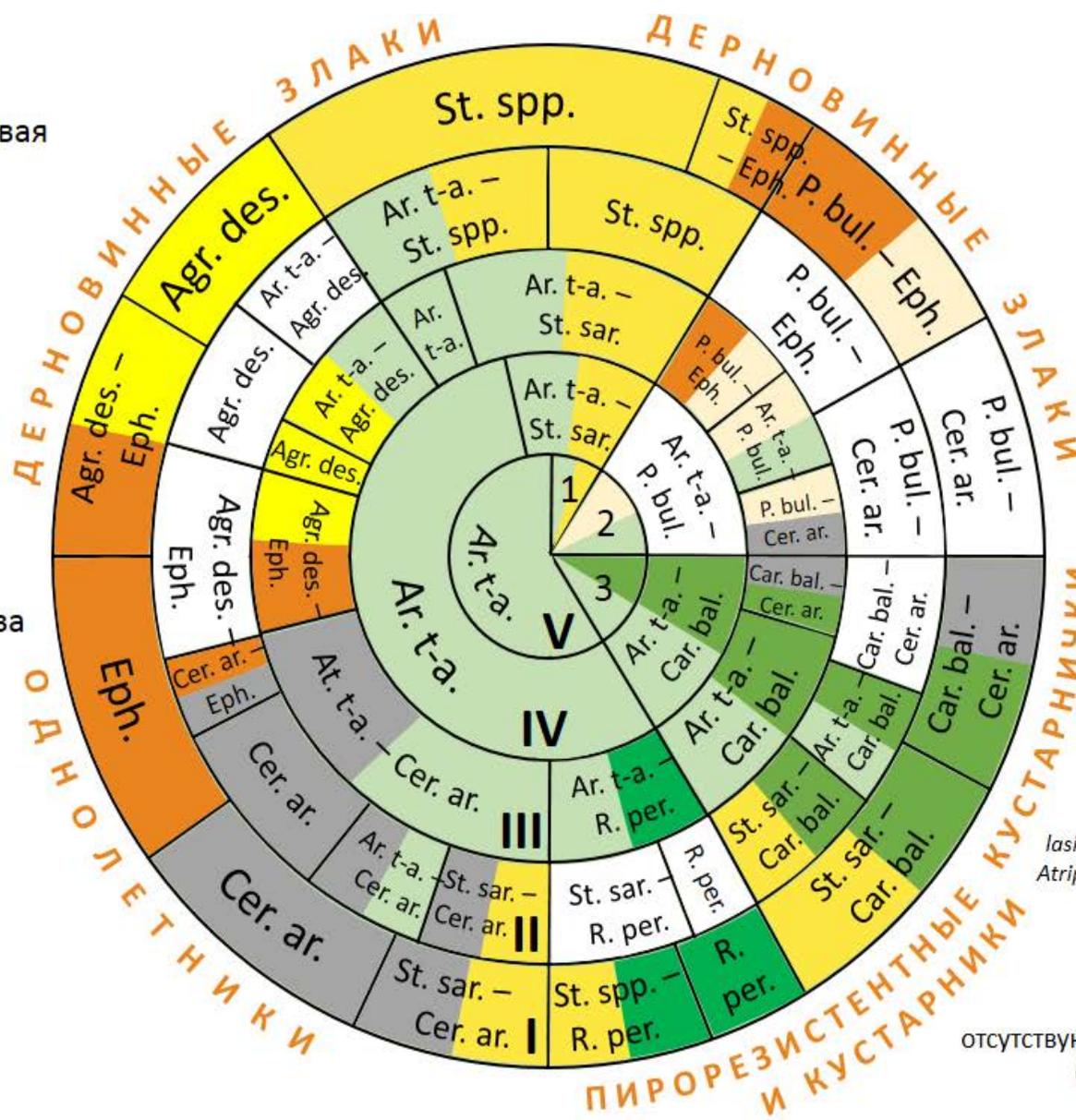
V Коренные полынные
сообщества (40+ лет)

Цифрами обозначены
сообщества:

1 – Ar. t-a. – St. sar.

2 – Ar. t-a. – P. bul.

3 – Ar. t-a. – Car. bal.



Доминанты сообществ:

<i>Artemisia terrae-albae</i>	Ar. t-a.
<i>Stipa sareptana</i>	St. sar.
Разные <i>Stipa</i> (<i>S. sareptana</i> , <i>S. capillata</i> , <i>S. lessingiana</i>)	St. spp.
<i>Agropyron desertorum</i>	Agr. des.
<i>Poa bulbosa</i>	P. bul.
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	Cer. ar.
<i>Caragana balchaschensis</i>	Car. bal.
<i>Rosa persica</i>	R. per.
Однолетники (<i>Descurainia sophia</i> , <i>Tauscheria</i> <i>lasiocarpa</i> , <i>Alyssum turkestanicum</i> , <i>Atriplex sphaeromorpha</i> , <i>A. aucheri</i> , <i>Lepidium latifolium</i> , <i>Salsola tamariscina</i> и др.)	Eph.
Предполагаемые стадии, отсутствующие в выборке описаний (указаны предположительные доминанты)	

Рисунок 60. Пирогенная сукцессионная система эпиформации белоземельной полыни в районе исследования

предполагаем, что в ряде случаев в пределах некоторых стадий (особенно длительных 3-й и 4-й) можно наблюдать «отклонение» от строгого радиуса, обозначающего наиболее вероятный ход сукцессии, и смещение на соседние сектора круга, что соответствует разным вариантам переходов между сообществами внутри стадий на ранее отражённых схемах сукцессий на разных типах почв (см. Рисунки 28, 38, 47).

Сообщества в циклограмме сгруппированы по принципу сходства экобиоморф их доминантов, преобладающих в пионерных сообществах, вследствие чего на схеме выделяется три кластера: 1) верхняя половина – преобладание различных дерновинных злаков на пионерной стадии; 2) левая нижняя четверть – преобладание однолетников с семенным возобновлением; 3) правая нижняя четверть – преобладание пирорезистентных (т.е. переживающих пирогенное воздействие в большинстве случаев) кустарничков. В первой группе характерные доминанты сообществ – *Agropyron desertorum*, различные виды *Stipa* и *Poa bulbosa* (последний только для бурых пустынных почв); во второй – эфемеры (*Descurainia sophia*, *Tauscheria lasiocarpa*, *Rochelia retorta* и др.) и *Ceratocarpus arenarius*; в третьей – *Rosa persica* и *Caragana balchaschensis*. При этом все доминанты в составе группы существенно различаются по своим биоморфам, срокам развития, размерам особей и т.д., поэтому их объединение в одну группу несколько условно, и его вряд ли следует рассматривать как особую «сукцессионную стратегию», общую для всех доминантов сообществ в группе. С другой стороны, можно предположить, что пирорезистентные кустарнички формируют пирогенное сообщество только в случае их изначального присутствия в нём преимущественно за счёт отрастания от корня, однолетники - только из почвенного семенного банка, а дерновинные злаки в сообществе могут использовать оба способа возобновления (в том числе в зависимости от интенсивности пожара, по-разному сказывающейся на злаках с мелкими и крупными размерами дерновин; Степные пожары..., 2015). Во всех случаях сообщества пионерных видов замещаются на полынные в ходе сукцессии, но, как было рассмотрено ранее,

Caragana balchaschensis и *Poa bulbosa* присутствуют в сообществах на всех стадиях вплоть до коренной, определяя сукцессионные ряды для отдельных ассоциаций в составе формации.

Безусловно, данную схему следует рассматривать как не исчерпывающую все возможные варианты сукцессионных рядов и сообществ даже для рассматриваемых нами белоземельнопопынных пустынь. Она может быть переработана и дополнена впоследствии, в том числе за счёт редко подвергающихся пожарам полынно-галофитных сообществ (с участием *Anabasis salsa*, *Atriplex cana*, *Nanophyton erinaceum*) и комплексов с галофитами, либо для них могут быть разработаны отдельные схемы по сходному принципу. Кроме того, остаётся неясным вопрос с восстановлением полынно-чернобоялычевых сообществ (*Artemisia terrae-albae* – *Collinosalsola arbusculiformis*), поскольку в районе исследования они описаны нами только на участках, не подвергавшихся воздействию огня за период доступности данных ДЗЗ (в единичных случаях в пирогенных сообществах отмечены только особи, избежавшие пожара).

Заключение

Основные выводы, полученные в результате представленной работы:

1. В растительном покрове северных пустынь в районе исследования выделены пять полынных формаций (14 ассоциаций), три многолетнесолянковых формации (7 ассоциаций) и одна формация ксерофитных кустарников (2 ассоциации). Преобладают сообщества белоземельнополынной формации (*Artemisieta terrae-albae*), включающей 8 ассоциаций.

2. На основе анализа характерных видов для белоземельнополынной формации выделены 5 стадий пирогенной сукцессии: 1) злаково-однолетниковая – до 3 лет; 2) полынно-ковыльно-рогачёвая – 4–7 лет; 3) стадия становления полынной синузии – 8–20 лет; 4) стадия полынных сообществ – от 21 года; 5) коренные полынные сообщества. Полный срок пирогенной сукцессии составляет более 40 лет; полытники на 4-й стадии рассматриваются как субклимаксные.

3. Сукцессионные ряды сообществ белоземельнополынной формации на бурых пустынных, бурых пустынных солонцеватых почвах и солонцах различаются по составу характерных видов. Наибольшие различия наблюдаются на начальных стадиях сукцессий; в дальнейшем при постепенном приближении к коренному состоянию увеличивается сходство формирующихся сообществ.

4. Пирогенная сукцессионная система белоземельной полыни, обладая определённой устойчивостью, поддерживает общее биоразнообразие в регионе и экологический потенциал территории. Периодические пожары увеличивают разнообразие вариантов производных сообществ; в ходе сукцессии происходит их унификация.

Список литературы

1. Акжигитова, Н.И. Галофильная растительность Средней Азии и её индикационные свойства / Н.И. Акжигитова. — Ташкент: Издательство “Фан”, 1982. — 192 с.
2. Анализ отечественного и зарубежного опыта управления пожарами в степях и связанных с ними экосистемах, в частности, в условиях ООПТ / Ю. А. Буйволов, Е. П. Быкова, В. С. Гавриленко и др. — 2012. — URL: http://savesteppe.org/project/docs/fires-in-steppe_review21012012.pdf (дата обращения 24.06.2025).
3. Андреев, Ю.А. Профилактика, мониторинг и борьба с природными пожарами (на примере Алтае-Саянского экорегиона) / Ю.А. Андреев, А.В. Брюханов. — Красноярск: Издательство «Город», 2011. — 271 с.
4. Асылбаев, Н.А. О распространении степного пожара по наклонной подстилающей поверхности / Н.А. Асылбаев // Вестник Башкирского университета. — 2013. — Т. 18, № 4. — С. 979–983.
5. Атлас Казахской ССР. Природные условия и ресурсы / Под ред. А.М. Кулаева, К.Б. Ахмедовой и др. — М., 1982. — 81 с.
6. Аюшева, Е.Ч. Динамика растительности фитомелиорированных участков в пустынной зоне Калмыкии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Аюшева Елена Чопаевна, КалмГУ. — Саратов, 2014. — 19 с.
7. Аюшева, Е.Ч. Состав и продуктивность фитоценозов, улучшенных путём мелиорации на бурых полупустынных почвах Калмыкии / Е.Ч. Аюшева, Р.Р. Джапова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2012. — Т. 14, № 1(5). — С.1187-1190.
8. Базилевич, Н.И. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем / Н.И. Базилевич, О.С. Гребенщиков, А.А. Тишков. — М.: Наука, 1986. — 296 с.

9. Бижанова, Г. Антропогенные смены пастбищ Мойынкумов и их картографирование / Г. Бижанова, Л.Я. Курочкина. — Алма-Ата: Издательство «Наука» Казахской ССР, 1989. — 164 с.

10. Борзунов, А.А. Проблема деградации наземных экосистем в результате пожаров / А.А. Борзунов, А.В. Гуров // Проблемы обеспечения безопасности при ликвидации последствий чрезвычайных ситуаций. — 2012. — №1. — С. 59-61.

11. Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) / Е.И. Рачковская, Е.А. Волкова, В.Н. Храмцов (ред). — СПб., 2003. — 424 с. + 38 цв.вкл.

12. Бурасов Д.М. Математическое моделирование низовых лесных и степных пожаров и их экологических последствий. Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук: 03.00.16 / Бурасов Дмитрий Михайлович, ТГУ. — Томск, 2006. — 17 с.

13. Быков, Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Том 2 / Б.А. Быков. — Алма-Ата: Издательство “Наука”, 1962. — 436 с.

14. Быков, Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Том 3 / Б.А. Быков. — Алма-Ата: Издательство “Наука”, 1965. — 462 с.

15. Быков, Б.А. Серая полынь - *Artemisia terrae-albae* Krasch. (монографический очерк) / Б.А. Быков // Ботанические материалы гербария Института ботаники Академии наук КазССР. — 1977. — Вып. 10. — С. 70-91.

16. Быстрова, И.В. Экологическое опустынивание земель юга России / И.В. Быстрова, Т.С. Смирнова, Г.В. Вайчулис // Геология, география и глобальная энергия. — 2021. — №3(82). — С. 75-81.

17. Вальтер, Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т.3: Тундры, луга, степи, внутропические пустыни / Г. Вальтер. — М.: Издательство “Прогресс”, 1975. — 429 с.

18. Васькина, Н.А. Злаковые сообщества в зоне Чёрных земель Калмыкии / Н.А. Васькина, Е.Ч. Аюшева, Б.В. Халгинова, Р.Р. Джапова //

Известия Оренбургского государственного аграрного университета. — 2013. — №3 (41). — С. 35-37.

19. Габбасов, А.М. Пустыни Центрального Казахстана и пути их сельскохозяйственного освоения / А.М. Габбасов // Труды Института ботаники Академии наук Казахской ССР. — 1957. — Т.5. — С.3-17.

20. Гвоздецкий, Н.А. Физическая география СССР. Азиатская часть: учеб. для студ. геогр. спец. вузов. - 4-е изд., исп. и доп. / Н.А. Гвоздецкий, Н.И. Михайлов. — М.: Высшая школа, 1987. — 448 с.

21. Голоскоков, В.П. Особенности видового эндемизма во “Флоре Казахстана” (материалы к анализу “Флоры Казахстана”, 1). / В.П. Голоскоков // Ботанические материалы гербария института ботаники Академии наук КазССР. — 1969. — Вып. 6. — С. 3-12.

22. Горяев, И.А. Галофитные полынные на Прикаспийской низменности (в пределах Калмыкии) / И.А. Горяев // Ботанический журнал. — Т. 104, №1. — 2019а. — С. 93-106.

23. Горяев, И.А. Закономерности распространения галофитной растительности на Прикаспийской низменности / И.А. Горяев // Ботанический журнал. — Т. 104, №7. — 2019б. — С. 1072-1089.

24. Государственная почвенная карта СССР в масштабе 1:1000000. Объяснительная записка к листу L-42 (Карсакпай). Авторы: Д.М. Стороженко, Е.В. Лобова (ред). — Издательство АН СССР, 1962 — 48 с.

25. Григорьева, Н.М. География растений (учебное пособие) / Н.М. Григорьева. — М.: КМК, 2014. — 400 с. + 59 с. цв. вкл.

26. Гришин, А.М. Об определении скорости распространения степных пожаров / А.М. Гришин, Д.М. Бурасов // Вычислительные технологии и математическое моделирование в науке, технике и образовании (материалы международной конференции, Алматы, 18-20 сентября 2002 г.). — Алматы: Изд-во Казахского национального университета им. Аль-Фараби, 2002. — С. 208-215.

27. Гришин, А.М. Экспериментальные исследования возникновения и распространения степного пожара в природных условиях / А.М. Гришин, А.И. Фильков, Е.Л. Лобода [и др.] // Вестник Томского государственного университета. Математика и механика. — 2011. — № 2 (14). — С. 91–102.

28. Гудкова, П.Д. Популяционная изменчивость *Stipa capillata* L. на территории Алтайского края / П.Д. Гудкова, М.В. Олонова, Р.С. Романец, И.Ю. Бойко // Ukrainian Journal of Ecology. — Т. 7, вып. 4. — 2017а. — С. 277–289.

29. Гудкова, П.Д. Сравнение эколого-климатических ниш двух видов ковылей – *Stipa sareptana* A.K. Becker и *S. krylovii* Roshev. (*Poaceae*) / П.Д. Гудкова, М.В. Олонова, Д.С. Феоктистов // Ukrainian Journal of Ecology. — Т. 7, вып. 4. — 2017б. — С. 263–269.

30. Джапова, Р.Р., Гавинова, А.Н., Комолова, А.С., Будаев, Д.А. Фитоценологическое разнообразие растительности автоморфных солонцов Сарпинской низменности в границах Республики Калмыкия / Р.Р. Джапова, А.Н. Гавинова, А.С. Комолова, Д.А. Будаев // Полевые исследования. — 2019. — №6. — С. 13-20.

31. Димеева, Л.А. Динамика растительности пустынь Приаралья и Прикаспия. Автореф. дис. ... док. биол. наук: 03.02.08 / Димеева Лилия Аминовна, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК. — СПб., 2011. — 48 с.

32. Димеева, Л.А. Классификация растительности приморских равнин Аральского и Каспийского морей / Л.А. Димеева // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки. — 2011. — Вып. 7. — С. 132-139.

33. Димеева, Л.А. Растительность пустынь в исследованиях Л.Я. Курочкиной (к 90-летию со дня рождения) / Л.А. Димеева // Аридные экосистемы. — 2018. — Т. 24, № 3 (76). — С. 89-93.

34. Димеева, Л.А. Оценка восстановительной динамики белоземельнопопынников (*Artemisia terrae-albae*) в Северном Приаралье / Л.А.

Димеева, В.Н. Пермитина, Б.М. Султанова [и др.] // Аридные экосистемы. — 2017. — Т. 23, № 4 (73). — С. 50-60.

35. Дусаева, Г.Х. Влияние пожаров на растительный покров степей Евразии: обзор литературы / Г.Х. Дусаева, О.Г. Калмыкова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 2021. — Т. 126, Вып. 2. — С.25-37.

36. Евстифеев, Ю.Г. Закономерности пространственной дифференциации пустынных экосистем / Ю.Г. Евстифеев, Е.И. Рачковская // Проблемы освоения пустынь. — 1991. — №3-4. — С. 36-48.

37. Емельянова, Л.Г. Биогеографическое картографирование. Учебное пособие / Л.Г. Емельянова, Г.Н. Огуреева. — М.: Географический факультет МГУ, 2006. — 132 с.

38. Золотокрылин, А.Н. Аридизация засушливых земель Европейской части России и связь с засухами / А.Н. Золотокрылин, Е.А. Черенкова, Т.Б. Титкова // Известия РАН. Серия географическая. — 2020. — Т. 84, № 2. — С. 207–217.

39. Иванов, В.В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова / В.В. Иванов. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. — 288 с.

40. Ивлев, В.И. Дикорастущая флора Жезказганского ботанического сада / В.И. Ивлев. // *Spiraeanthus*. — 2024. — №1. — С. 24-28.

41. Ильина, В.Н. Пирогенное воздействие на растительный покров / В.Н. Ильина // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. — 2011. — Т.20, №2. — С. 4-30.

42. Исаков, Ю.А. Зональные закономерности динамики экосистем / Ю.А. Исаков, Н.С. Казанская, А.А. Тишков. — М., Наука, 1986. — 150 с.

43. Исаченко, А.Г. Природа мира: Ландшафты. / А.Г. Исаченко, А.А. Шляпников. — М.: Мысль, 1989. — 503 с.

44. Ишмуратова, М.Ю. Флора гор Улытау (Центральный Казахстан) / М.Ю. Ишмуратова, Г.Ж. Мырзалы, В.И. Ивлев, А.Н. Матвеев. — Караганды: РИО «Болашак-Баспа», 2016. — 127 с.

45. Карамышева, З.В. Первичные сукцессии на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике / З.В. Карамышева // Стационарные исследования растительности (Труды БИН им. Л.В. Комарова, Серия 3 Геоботаника, Вып. 15). — М.-Л., Издательство Академии наук СССР, 1963. — 194 с.; с. 146-158

46. Карамышева, З.В. Растительность каменистых степей юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника / З.В. Карамышева // Ботанический журнал. — 1960. — Т.45 №1. — С. 48-63.

47. Карамышева, З.В. Опыт крупномасштабного геоботанического картирования (на примере растительности юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника) / З.В. Карамышева, Е.И. Рачковская // Принципы и методы геоботанического картографирования. — М.-Л., 1962. — С. 54-63.

48. Карамышева, З.В. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана / З.В. Карамышева, Е.И. Рачковская. — Л., изд-во “Наука”, 1973а. — 279 с.

49. Карамышева, З.В. Карта растительности степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника как основа для ботанико-географического районирования / З.В. Карамышева, Е.И. Рачковская // Геоботаническое картографирование. — Л.: Наука, 1973б. — С.30-49.

50. Классификация и диагностика почв России. — Смоленск: Ойкумена, 2004. — 342 с.

51. Классификация и диагностика почв СССР. — М., Колос, 1977. — 221 с.

52. Копылов, Н.П. Прогнозирование параметров загрязнения атмосферы при крупных пожарах / Н.П. Копылов, И.Р. Хасанов // Стратегические риски чрезвычайных ситуаций: оценка и прогноз. Материалы 8-й Всероссийской научно-практической конференции по проблемам защиты населения и территорий от чрезвычайных ситуаций. — М.: МЧС России, 2003. — С. 302-308.

53. Коровин, Е.П. Растительность Средней Азии и южного Казахстана. Т.1 / Е.П. Коровин. — Ташкент: Издательство Академии наук УзССР, 1961. — 452 с.
54. Королева, Т.В. Совершенствование экологических характеристик ракетно-космической техники и мониторинг её воздействия на окружающую среду / Т.В. Королева, А.Д. Кондратьев, П.П. Кречетов [и др.] // Экология и промышленность России. — 2015. — Т. 19, № 6. — С. 17-23.
55. Королева, Т.В. Техногенная трансформация наземных экосистем при эксплуатации ракетно-космической техники / Т.В. Королева, П.П. Кречетов, А.В. Шарапова, А.Д. Кондратьев // Экология и промышленность России. — 2017. — Т. 21, № 8. — С. 26–32.
56. Кубанская, З.В. Растительность и кормовые ресурсы пустыни Бет-Пак-Далы / З.В. Кубанская. — Алма-Ата, Издательство Академии Наук Казахской ССР, 1956. — 266 с.
57. Куприянов, А.Н. Конспект флоры Казахского мелкосопочника / А.Н. Куприянов. — Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2020а. — 423 с.
58. Куприянов, А.Н. Особенности флоры Казахского мелкосопочника / А.Н. Куприянов // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Труды VII Международной научной конференции, посвященной 135-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета и 170-летию со дня рождения П.Н. Крылова. — Томск: Издательство ТГУ, 2020б. — С. 73-75.
59. Куприянов, А.Н. Обзор видов *Polypodiophyta* Казахского мелкосопочника / А.Н. Куприянов, И.А. Хрусталёва // *Turczaninowia*. — 2018. — № 21 (1). — С. 124–130.
60. Куприянов, А.Н. Обзор лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) флоры Казахского мелкосопочника / А.Н. Куприянов, Н.В. Щёголева, А.Л. Эбель // Систематические заметки по материалам гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета. — 2016. — № 113. — С. 51–63.

61. Курочкина, Л.Я. Мониторинг и картографирование деградации растительных формаций в экосистемах аридного Приаралья / Л.Я. Курочкина // Аридные экосистемы. — 2015. — Т. 21, № 4 (65). — С. 5-21.

62. Курочкина, Л.Я., Кузнецов, Л.Л. Вопросы современной эволюции и сохранения биологического разнообразия растительности пустынь / Л.Я. Курочкина, Л.Л. Кузнецов // Проблемы освоения пустынь. — 1991. — №3-4. — С. 64-71.

63. Лавренко, Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки / Е.М. Лавренко. — М.-Л.: Издательство Академии Наук СССР, 1962. — 169 с.

64. Лавренко, Е.М. Степи СССР / Е.М. Лавренко // Растительность СССР, т.2. — М.-Л.: Издательство Академии Наук СССР, 1940. — С. 1-266.

65. Ландшафтная карта СССР. Ред. Исаченко, А.Г. Масштаб: 1:4 000 000. — М., 1988.

66. Левченко, В.Ф. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) / В.Ф. Левченко, Я.И. Старобогатов // Русский орнитологический журнал. — 2014. — Т.23. — С.3533-3550.

67. Леднев, С.А. Состояние пустынных фитоценозов Республики Казахстан на территориях аварийного падения ракет-носителей / С.А. Леднев, И.Н. Семенов, Т.В. Королева, А.В. Шарапова // Аридные экосистемы. — 2020. — Т. 26, № 3. — С. 88–95.

68. Лобода, Е.Л. Экспериментальные исследования влияния природных пожаров на атмосферу и новые принципы их обнаружения / Е.Л. Лобода, Д.П. Касымов, М.В. Агафонцев [и др.] // Оптика атмосферы и океана. Физика атмосферы: XXVII Международный симпозиум, 5-9 июля 2021 года, Москва: тезисы докладов. — Томск, 2021. — С. 48-49.

69. Максимова, Е.Ю. Характеристика физических свойств послепожарных почв / Е.Ю. Максимова, Г.С. Быкова, Е.В. Абакумов //

Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2014. — Т. 16, № 5. — С. 51-57.

70. Максутбекова, Г.Т. Географическая и климатическая характеристика Жезказганского промышленного региона / Г.Т. Максутбекова // Известия вузов Кыргызстана. — 2020. — №1. — С. 18-25.

71. Маштыков, Н.Л.-Г. Влияние степных пожаров на растительные сообщества на территории биосферного заповедника “Чёрные Земли” / Н.Л.-Г. Маштыков, В.С. Бадмаев // Экология и природная среда Калмыкии: Сб. науч. тр. государственного природного биосферного заповедника “Чёрные Земли”. — Элиста, 2005. — С. 41-45.

72. Мирзадинов, Р.А. Урожайность синтаксонов полыни узкодольчатой (*Artemisia sublessingiana*) в растительном покрове Казахстана / Р.А. Мирзадинов, С.Т. Уристемова // International Journal of Professional Science. — 2021. — №5. — С.5-10.

73. Мирзадинов, Р.А. Синтаксоны полыни черной (*Artemisia pauciflora* Web) в сложении растительного покрова Казахстана / Р.А. Мирзадинов, Т.И. Хаджакулова // Современные научные исследования и инновации — 2021 — № 5. — [Электронный ресурс]. URL: <https://web.snauka.ru/issues/2021/05/95347> (дата обращения: 15.06.2025).

74. Миркин, Б.М. Введение в современную науку о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. — М.: ГЕОС, 2017. — 280 с.

75. Мировая реферативная база почвенных ресурсов. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и составления легенд почвенных карт: пер. с англ. Софии Фортовой. Науч. ред. пер. М.И. Герасимовой, П.В. Красильникова. — 4-е издание. Международный союз наук о почве, Москва, 2024. — Москва: МАКС Пресс, 2024. — 248 с.

76. Мирошниченко, Ю.М. Степи Евразии и новые границы между степями и пустынями / Ю.М. Мирошниченко // Фиторазнообразии Восточной Европы. — 2006. — № 1. — С. 215-231.

77. Никищенко, Н.Г. Природные и антропогенные факторы возникновения лесных пожаров в Воронежской области / Н.Г. Никищенко, Т.В. Овчинникова // Вестник ВГУ, серия: География, Геоэкология. — 2007. — №2. — С. 100-102.
78. Николаев, В.А. Ландшафты Тургайской полупустыни / В.А. Николаев // Ландшафтоведение. — М., 1972. — С. 107-127.
79. Огуреева, Г.Н. Ботанико-географическое районирование СССР / Г.Н. Огуреева. — М.: Изд-во МГУ, 1991. — 80 с.; ил.
80. Одум Ю.П. Экология: в 2-х томах. Т.2 / Ю.П. Одум. — М.: Мир, 1986. — 376 с., ил.
81. Онихченко, В.Г. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. Учебное пособие. Изд. 2-е, стер. / В.Г. Онихченко. — М.: КРАСАНД, 2014. — 576 с.
82. Опарин, М.Л., Влияние палов на динамику степной растительности / М.Л. Опарин, О.С. Опарина // Поволжский экологический журнал. — 2003. — № 2. — С. 158 – 171.
83. Павлейчик, В.М. Пространственно-временная структура пожаров на заповедном участке "Буртинская степь" / В.М. Павлейчик // Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН. — 2015. — № 4. — С. 1-11.
84. Павлейчик, В.М. Условия распространения и периодичность возникновения травяных пожаров в Заволжско-уральском регионе / В.М. Павлейчик // География и природные ресурсы. — 2017. — № 2. — С. 56–65.
85. Павлейчик, В.М. Особенности теплового режима и увлажнения постпирогенных степных ландшафтов / В.М. Павлейчик, О.Г. Калмыкова, О.В. Сорока // Известия РАН. Серия географическая. — 2020. — Т. 84, № 4. — С. 541-550.
86. Паршина, А.П. Методика проведения экспериментального исследования динамики температуры газовой среды при пожаре / А.П. Паршина, М.В. Паршин, В.Л. Мурзинов // Новые технологии и проблемы технических наук: Сборник научных трудов по итогам международной научно-

практической конференции. Инновационный центр развития образования и науки. — Красноярск, 2014. — С. 131-136.

87. Полевая геоботаника. Том IV / А.А. Корчагин, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовская (ред). — Л.: Наука, 1972. — 336 с.

88. Почвы СССР / Т.В. Афанасьева, В.И. Василенко, Т.В. Терешина, Б.В. Шеремет. — М.: Мысль, 1979. — 380 с.

89. Прозоровский А.В. Полупустыни и пустыни СССР / А.В. Прозоровский // Растительность СССР. Т.2. — М., Л.: Издательство Академии наук СССР, 1940. — С. 207-480.

90. Работнов Т.А. Фитоценология: Учебное пособие для вузов. 3-е изд., перераб. и доп. / Т.А. Работнов. — М.: Изд-во МГУ, 1992. — 352 с.

91. Растительность Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области): пояснительный текст и легенда к карте / Рачковская Е.И. (ред.). — СПб.: БИН РАН, 1995. — 128 с.

92. Рачковская, Е.И. Новая карта ботанико-географического районирования Казахстана и Средней Азии в пределах пустынной области / Е.И. Рачковская, И.Н. Сафронова // Геоботаническое картографирование. — СПб.: «Наука», 1992. — С. 33-49.

93. Рачковская, Е.И. Опустыненные полынно-дерновиннозлаковые степи Центрального Казахстана / Е.И. Рачковская // Растительность России. — 2016. — № 28. — С. 108–124.

94. Рачковская, Е.И. Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация / Е.И. Рачковская // Стационарные исследования растительности (Труды БИН им. Л.В. Комарова, Серия 3 Геоботаника, Вып. 15). — М.-Л., Издательство Академии наук СССР, 1963. — С. 159-174.

95. Рачковская, Е.И., Сафронова, И.Н., Храмцов, В.Н. К вопросу о зональности растительного покрова пустынь Казахстана и Средней Азии / Е.И. Рачковская, И.Н. Сафронова, В.Н. Храмцов // Ботанический журнал. — Т.75, №1. — 1990. — С. 17-26.

96. Родин, Л.Е. Классификация растительности пустынь Средней Азии / Л.Е. Родин // Ботанический журнал. — 1958. — Т.43, №1. — С. 3-11.

97. Рябцов, С.Н. Влияние пирогенной нагрузки на растительный покров степи Южного Предуралья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Рябцов Сергей Николаевич, ГОУ ВПО «Оренбургский государственный педагогический университет». — Оренбург, 2005. — 24 с.

98. Рябцов, С.Н. Динамика структуры растительных сообществ под воздействием пала / С.Н. Рябцов // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий. Материалы III междунар. научной конф. — Оренбург: Принтсервис, 2006. — С. 101-103.

99. Самсонов, Ю.Н. Причины и последствия пожаров в бореальных лесах Сибири / Ю.Н. Самсонов, Г.А. Иванова // Регион: экономика и социология. — 2014. — №1 (81). — С. 257–271.

100. Сафронова, И.Н. Ботанико-географическое районирование пустынь Турана как основа рационального природопользования / И.Н. Сафронова // Аридные экосистемы. — 2010. — Т.16, №2 (42). — С.47-53.

101. Сафронова, И.Н. Заволжско-зауральские степи средней подзоны степной зоны: формационное разнообразие и региональные особенности / И.Н. Сафронова // Ботанический журнал. — 2021. — Т. 106, № 12. — С. 1180–1191.

102. Сафронова, И.Н. Полупустыня – парадокс XX века / И.Н. Сафронова // Аридные экосистемы. — 2019. — Т. 25, № 1 (78). — С. 3-9.

103. Сафронова, И.Н. Полынники в растительном покрове степной зоны на Прикаспийской низменности / И.Н. Сафронова // Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV международной научной конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). — Екатеринбург: Издательство Уральского университета, Гуманитарный институт, 2018. — С. 860-863.

104. Сафронова, И.Н. Степная зона Европейской России: особенности и современное состояние / И.Н. Сафронова // Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В.Л. Комарова

Российской академии наук): тр. междунар. науч. конф. — СПб., 2014. — С. 91-94.

105. Сафронова, И.Н. Фитоценотическая характеристика полынных Мангышлака - *Artemisieta terrae-albae*, *Artemisieta lerchianae* и *Artemisieta kemrudicae* / И.Н. Сафронова // Ботанический журнал. — 1998. — Т.83, №4. — С. 16-30.

106. Сафронова, И.Н. Карта современной растительности на территорию распространения популяции сайгака (*Saiga tatarica tatarica* L., 1766) в северо-западном Прикаспии / И.Н. Сафронова, Н.Ю. Степанова, Т.Ю. Каримова [и др.] // Аридные экосистемы. — 2023. — Т. 29, № 3 (96). — С. 46-56.

107. Свидетельство о государственной регистрации баз данных № 2024626058, Российская Федерация. Площади возгораний растительности на местах падения первой ступени ракет-носителей «Союз» в районах падения отделяющихся частей ракет-носителей космодрома Байконур, расположенных в Центральном и Северном Казахстане (2014 – 2023 гг.): № 2024626058: регистрация 17.12.2024, опубликовано 17.12.2024 (2024а) / Семенов И.Н., Карпачевский А.М., Леднев С.А., Королева Т.В. – 1 с.

108. Свидетельство о государственной регистрации баз данных № 2024623417, Российская Федерация. Площади механических, химических и пироженных нарушений, возникших в 2014 – 2018 гг. на местах падения первой ступени ракет-носителей «Протон-М» в зоне Ю-24 космодрома Байконур (Улытауская область, Республика Казахстан) до эвакуации фрагментов: № 2024623417: регистрация 06.08.2024, опубликовано 06.08.2024 (2024б) / Семенов, И.Н., Карпачевский А.М., Леднев С.А., Королева Т.В. – 1 с.

109. Сочава, В.Б. Введение в учение о геосистемах / В.Б. Сочава. — Новосибирск: Наука, 1978. — 320 с.

110. Сочава, В.Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем / В.Б. Сочава // Геоботаническое картографирование. — Л.: Наука, 1972. — 96 с., с.3-17.

111. Сочава, В.Б. Растительный покров на тематических картах / В.Б. Сочава. — Новосибирск: Наука, 1979. — 190 с.
112. Степанова, Е.Ф. Растительность и флора хребта Тарбагатай / Е.Ф. Степанова. — Алма-Ата, Издательство Академии наук Казахской ССР, 1962. — 434 с.
113. Степные пожары и управление пожарной ситуацией в степных ООПТ: экологические и природоохранные аспекты. Аналитический обзор / Смелянский, И.Э. (ред.). — М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2015. — 144 с.
114. Сукачѳв, В.Н. Избранные труды в трёх томах. Т.1: Основы лесной типологии и биогеоценологии / Под ред. Е.М. Лавренко. — Л.: Наука, 1972. — 419 с.
115. Танюкевич, В.В. Влияние аридности климата на ландшафтные пожары в Волгоградской области / В.В. Танюкевич, Е.В. Верещагин, В.В. Танюкевич // Научно-агрономический журнал — 2022. — №3 (118). — С. 57-64.
116. Тахтаджян, А.Л. Флористические области Земли / А.Л. Тахтаджян. — Л.: Наука, 1978. — 248 с.
117. Теревнев, В.В. Леса, торфяники, лесосклады. Противопожарная защита и тушение пожаров. Книга № 5 / В.В. Теревнев, Н.С. Артемьев, В.А. Грачев, О.Ю. Сабинин. — М.: Пожнаука, 2007. — 300 с.
118. Терехов, А.Г. Спутниковая диагностика долговременных изменений растительного покрова полуаридных территорий Казахстана / А.Г. Терехов // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. — 2011. — Т. 8., №4. — С. 327-332.
119. Тимофеева, С.С. Физико-химические основы развития и тушения пожаров: учебное пособие / С.С. Тимофеева, Т.И. Дроздова, Г.В. Плотникова, В.Ф. Гольчевский. — Иркутск: Изд-во ИрГТУ, 2013. — 178 с.
120. Титлянова, А.А. Продуктивность травяных экосистем мира / А.А. Титлянова // География продуктивности и биогеохимического круговорота

наземных ландшафтов: к 100-летию профессора Н.И. Базилевич. — М.: Товарищество КМК, 2010. — С. 144–153.

121. Титлянова, А.А. Сукцессии в травяных экосистемах / А.А. Титлянова, А.Д. Самбуу, отв. ред. В.Г. Мордкович. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. — 191 с

122. Тишков, А.А. Пожары в степях и саваннах / А.А. Тишков // Вопросы степеведения. — 2003. — №4. — С.9-22.

123. Тишков, А.А. Сукцессии растительности зональных экосистем: сравнительно-географический анализ, значение для сохранения и восстановления биоразнообразия / А.А. Тишков // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2012. — Т. 14, № 1(5). — С. 1387-1390.

124. Усен, К. Современное состояние растительных сообществ ландшафтно-экологического профиля Чу-Илийские горы - песчаная пустыня Таукум / К. Усен, А.А. Иманалинова, Л.А. Димеева // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. — 2023. — Т. 22, № 1. — С. 381-385.

125. Флора Казахстана. Т.9 / Павлов, Н.В., Быков, Б.А., Голоскоков, В.П., Кубанская, З.В. (ред.). — Алма-Ата: Издательство «Наука» Казахской ССР, 1966. — 640 с.

126. Хараим Н.Н. Пряноароматические растения рода *Artemisia* L. / Н.Н. Хараим // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия — 2007. — №4 (59). — С. 109-114.

127. Храмцов, В.Н. Векторная карта растительности Казахстана и Средней Азии / В.Н. Храмцов, Е.И. Рачковская // Геоботаническое картографирование. — 2000. — С. 77-84.

128. Чабовский, А.В. Чёрные земли: полупустыня вновь становится степью / А.В. Чабовский, В.В. Неронов // Природа. — 2003. — № 2. — С. 72–79.

129. Шагаипов, М.М. Восстановительные сукцессии растительности на полупустынных естественных пастбищах, подвергнутых пирогенному

воздействию / М.М. Шагаипов, Г.К. Булахтина // Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса. — 2011. — №4 (24). — С. 87-91.

130. Шилова, С.А. Пожары на современном этапе развития полупустыни юга России: влияние на растительность и население грызунов / С.А. Шилова, В.В. Неронов, М.В. Касаткин [и др.] // Успехи современной биологии. — 2007. — Т. 127, № 4. — С. 372-386.

131. Шинкаренко, С.С., Динамика площади гарей в зональных ландшафтах юго-востока европейской части России / С.С. Шинкаренко, В.В. Дорошенко, А.Н. Берденгалиева // Известия Российской академии наук. Серия географическая. — 2022. — Т. 86, № 1. — С.122-133.

132. Шинкаренко, С.С. Пространственно-временная динамика выгоревших площадей на федеральных ООПТ юго-востока Европейской России / С.С. Шинкаренко, Н.М. Иванова, А.Н. Берденгалиева // Nature Conservation Research. Заповедная наука. — 2021. — № 6 (3). — С. 23–44.

133. Шишов, С.Г. Характеристика ландшафтных пожаров и их влияние на пожаробезопасность объектов хранения боеприпасов / С.Г. Шишов // Молодежь. Образование. Наука. — 2019. — № 1 (14). — С. 178-204.

134. Шомуродов, Х.Ф. Современное состояние растительности острова Возрождения (Узбекистан) / Х.Ф. Шомуродов, Б.А. Адилов // Аридные экосистемы. — 2019. — Т. 25, № 2 (79). — С. 27-34.

135. Эбель, А.Л. Обзор крестоцветных (*Brassicaceae*) флоры Казахского мелкосопочника / А.Л. Эбель, Д.А. Герман, А.Н. Куприянов, И.А. Хрусталева // Систематические заметки по материалам гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета. — 2014. — № 109. — С. 20–38.

136. Экологическая безопасность ракетно-космической деятельности / А.Д. Кондратьев, Н.С. Касимов, П.П. Кречетов [и др.]. — М.: Издательство “Спутник+”, 2015. — 280 с.: ил.

137. Экологический мониторинг ракетно-космической деятельности. Принципы и методы / Под ред. Н.С. Касимова, О.А. Шпигуна. - М.: Рестарт, 2011. — 472 с.; 32 с. ил.

138. Юнатов, А.А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики / А.А. Юнатов. — М.-Л.: Издательство АН СССР, 1950. — 224 с.
139. Arkle, R.S. Prescribed fires as ecological surrogates for wildfires: A stream and riparian perspective / R.S. Arkle, D.S. Pilliod // *Forest Ecology and Management*. — 2010. — Vol. 259, Iss. 5. — P. 893-903,
140. Baker, W.L. Fire and restoration of sagebrush ecosystems / W.L. Baker // *Wildlife Society Bulletin*. — 2006. — №34. — P. 177-185.
141. Balch, J.K. Human-started wildfires expand the fire niche across the United States / J.K. Balch, B.A. Bradley, J.T. Abatzoglou [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2017. — № 114 (11). — P. 2946-2951.
142. Bond, W.J. The global distribution of ecosystems in a world without fire / W.J. Bond, F.I. Woodward, G.F. Midgley // *New Phytologist*. — 2005. — № 165. — P. 525– 538.
143. Bukowski, B.E. Historical fire regimes, reconstructed from land-survey data, led to complexity and fluctuation in sagebrush landscapes / B.E. Bukowski, W.L. Baker // *Ecological Applications*. — 2013. — № 23. — P. 546-564.
144. Carrington, M.E. Effects of soil temperature during fire on seed survival in Florida sand pine scrub / M.E. Carrington // *International Journal of Forestry Research*. — 2010. — Vol. 2010 Iss. 1. — Article № 402346.
145. Carson, C.M. Long-term fire management history affects N-fertilization sensitivity, but not seasonality, of grassland soil microbial communities / C.M. Carson, L.H. Zeglin // *Soil Biology and Biochemistry*. — 2018. — Vol. 121. — P. 231-239
146. Dairel, M. How does fire affect germination of grasses in the Cerrado? / M. Dairel, A. Fidelis // *Seed Science Research*. — 2020. — Vol. 30. — P. 275–283.
147. Dao, V.Q. Substrate and low intensity fires influence bacterial communities in longleaf pine savanna / V.Q. Dao, S.E. Potts, C.N. Johnson [et al.] // *Scientific Reports*. — 2022. — Vol. 12. — Article № 20904

148. Dara, A. Post-Soviet land use change affected fire regimes on the Eurasian steppes/ A. Dara, M. Baumann, N. Hölzel [et al.] // *Ecosystems*. — 2020. — Vol. 23(5). — P. 943–956.

149. de Ronde, C. Wildland fire-related fatalities in South Africa - A 1994 case study and looking back at the year 2001 / D.X. Viegas (ed.) // *Forest Fire Research & Wildland Fire Safety*. — Rotterdam: Millpress, 2002.

150. Donovan, V.M. Resilience to large, “catastrophic” wildfires in North America's grassland biome / V.M. Donovan, D. Twidwell, D.R. Uden [et al.] // *Earth's Future*. — 2020. — Vol. 8, Iss. 7. — Article № e2020EF001487.

151. Dooley, S.R. The effect of fire on microbial biomass: a meta-analysis of field studies / S.R. Dooley, K.K. Treseder // *Biogeochemistry*. — 2012. — Vol. 109, № 1. — P. 49-61

152. Engel, E. Vegetation recovery in a desert landscape after wildfires: influences of community type, time since fire and contingency effects / E. Engel, S. Abella // *Journal of Applied Ecology*. — 2011. — № 48. — P. 1401 - 1410.

153. Erkovan, S. The effect of fire on the vegetation and soil properties of ungrazed shortgrasssteppe rangeland of the Eastern Anatolia region of Turkey / S. Erkovan, A. Koç, M.K. Güllap [et al.] // *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. — 2016. — Vol. 40: № 2 — Article № 18.

154. Fidelis, A. Fire intensity and severity in Brazilian Campos grasslands / A. Fidelis, M. Cartay, C. Blanco [et al.] // *Interciencia*. — 2010. — № 35 — P. 739-745.

155. Fontúrbel, M.T. Effects of an experimental fire and post-fire stabilization treatments on soil microbial communities / M.T. Fontúrbel, A. Barreiro, J.A. Vega [et al.] // *Geoderma*. — 2012. — Vol. 191. — P. 51-60.

156. Fynn, R.W.S. Effect of burning and mowing on grass and forb diversity in a long- term grassland experiment / R.W.S. Fynn, C.D. Morris, T.J. Edwards // *Applied Vegetation Science*. — 2004. — № 7. — P. 1-10.

157. Garcia-Hurtado, E. Carbon emissions in Mediterranean shrubland wildfires: An experimental approach / E. Garcia-Hurtado, J. Pey, M. Jaime Baeza [et al.] // *Atmospheric Environment*. — 2013. — Vol. 69. — P. 86-93.

158. Global Biodiversity Information Facility (GBIF) home page. URL: <https://www.gbif.org> (дата обращения 08.07.2025).
159. Granström, A. Spatial and temporal variation in lightning ignitions in Sweden / A. Granström // *Journal of Vegetation Science*. — 1993. — № 4. — P. 737-744.
160. Karpachevskiy, A. Delineation of burned arid landscapes using Landsat 8 OLI data: a case study of Karaganda region in Kazakhstan / A. Karpachevskiy, S. Lednev, I. Semenov [et al.] // *Arid Land Research and Management*. — 2021. — Vol. 35, № 3. — P. 292–310.
161. Keeley, J.E. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage / J.E. Keeley // *International Journal of Wildland Fire*. — 2009. — № 18. — P. 116–126.
162. Keeley, J.E. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands / J.E. Keeley, P.W. Rundel // *Ecology Letters*. — 2005. — № 8. — P. 683–690.
163. Klink, G.V. Influence of fires on desert plant communities at the Chernye Zemli (SW Russia) / G.V. Klink, S.A. Lednev, I.N. Semenov [et al.] // *Fire*. — 2024. — № 7(3). — Article № 96.
164. Koroleva, T.V. The environmental impact of space transport / T.V. Koroleva, P.P. Krechetov, I.N. Semenov [et al.] // *Transportation Research Part D: Transport and Environment* — 2018. — № 58. — P. 54–69.
165. Koroleva, T.V. Ecological consequences of space rocket accidents in Kazakhstan between 1999 and 2018 / T.V. Koroleva, I.N. Semenov, A.V. Sharapova [et al.] // *Environmental Pollution*. — 2021. — Vol. 268 (Part A). — Article № 115711.
166. Laris, P. Methane gas emissions from savanna fires: what analysis of local burning regimes in a working West African landscape tell us / P. Laris, M. Koné, F. Dembélé [et al.] // *Biogeosciences*. — 2021. — № 18. — P. 6229–6244.
167. Lednev S. Approaches to the study of vegetation dynamics in arid Eurasia biomes: A review // *E3S Web of Conferences*. — 2023. — Vol. 392. — P. 02006.

168. Lednev, S. Revegetation of areas disturbed by rocket impact in Central Kazakhstan / S. Lednev, T. Koroleva, P. Krechetov [et al.] // *Ecoscience*. — 2018. — № 25 (1). — P. 25–38.

169. Lednev, S. The impact of fire on plant biodiversity in the semideserts of Central Kazakhstan / S. Lednev, I. Semenov, A. Sharapova, T. Koroleva // *E3S Web of Conferences*. — 2021. — Vol. 265. — P. 01020.

170. Lednev, S.A. The natural regeneration of desert ecosystem vegetation at the 2013 crash site of a Proton-M launch vehicle, Republic of Kazakhstan / S.A. Lednev, T.V. Koroleva, I.N. Semenov [et al.] // *Ecological Indicators*. — 2019. — № 101. — P. 603–613.

171. Lednev, S. Yielding capacity of pyrogenic communities in Central Kazakhstan / S. Lednev, A. Sharapova, I. Semenov, T. Koroleva // *E3S Web of Conferences*. — 2023. — Vol. 389. — P. 02017.

172. Levine, J.S. Global biomass burning a case study of the gaseous and particulate emissions released to the atmosphere during the 1997 fires in Kalimantan and Sumatra, Indonesia. / Innes, J.L., Beniston, M., Verstraete, M.M. (eds) // *Biomass Burning and Its Inter-Relationships with the Climate System*. — Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. — P. 15–32.

173. Lipsett-Moore, G.J. Emissions mitigation opportunities for savanna countries from early dry season fire management / G.J. Lipsett-Moore, N.H. Wolff, E.T. Game // *Nature Communications*. — 2018. — № 9. — Article № 2247.

174. Loboda, E. Effect of small-scale wildfires on the air parameters near the burning centers / E. Loboda, D. Kasymov, M. Agafontsev [et al.] // *Atmosphere*. — 2021 — № 12 (1). — Article № 75.

175. Milich, K.L. Seed viability and fire-related temperature treatments in serotinous California native *Hesperocyparis* species / K.L. Milich, J.D. Stuart, J.M. Varner, K.E. Merriam // *Fire ecology*. — 2012. — № 8. — P. 107–124.

176. Mino, L. Watershed and fire severity are stronger determinants of soil chemistry and microbiomes than within-watershed woody encroachment in a tallgrass

prairie system / L. Mino, M.R. Kolp, S. Fox [et al.] // FEMS Microbiology Ecology. — 2021. — № 97(12). — Article № fiab154.

177. Mossivand, A.M. Assessment of fire effects on surface cover changes and forage production (case study: Delfan county, Lorestan province, Iran) / A.M. Mossivand, F.K. Behjou, E.Z. Esfahan, A. Ghorbani // Journal of Rangeland Science. — 2015. — Vol. 5, № 1. — P. 60-71.

178. Muñoz-Rojas, M. Soil respiration dynamics in fire affected semi-arid ecosystems: effects of vegetation type and environmental factors / M. Muñoz-Rojas, W. Lewandrowski, T.E. Erickson [et al.] // Science of the Total Environment. — 2016. — Vol. 572. — P. 1385-1394.

179. Nasiyev, B.N. Digression processes of natural lands of the semi-desert zone / B.N. Nasiyev, D.K. Tulegenova, A.K. Bekkaliyev, N. Zh. Zhanatalapov // Доклады НАН РК. — 2021. — № 4. — С. 71–79.

180. Neary, D.G. Post-wildland fire desertification: can rehabilitation treatments make a difference? / D.G. Neary // Fire ecology. — 2009. — № 5. — P. 129–144.

181. Neary, D.G. Recent megafires provide a tipping point for desertification of conifer ecosystems / D.G. Neary // Conifers – recent advances. — 2022. — URL: <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.101595> (дата обращения 14.06.2025).

182. Neary, D.G. Effects of fire on grassland soils and water: a review / D.G. Neary, J.M. Leonard // Grasses and Grassland Aspects. — 2020. — URL: <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.90747> (дата обращения 14.06.2025).

183. Nghalipo, E. The effect of fire history on soil nutrients and soil organic carbon in a semi-arid savanna woodland, central Namibia / E. Nghalipo, D. Joubert, H. Throop, A. Gröngröft // African Journal of Range & Forage Science. — 2018. — № 36. — P. 1-8.

184. O'Dea, M.E. Prescribed fire effects on erosion parameters in a perennial grassland / M.E. O'Dea, D.P. Guertin // Journal of Range Management. — 2003. — № 56. — P. 27-32.

185. Oksanen, F.J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P. et al., 2020. Vegan: community ecology package. Ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. Version 2.7-1. — 2020. — URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (дата обращения 24.06.2025).
186. Pereira, P. Post-fire soil management / P. Pereira, M. Francos, E. Brevik [et al.] // *Current opinion in environmental science & health*. — 2018. — Vol. 5. — P. 26-32.
187. Pressler, Y. Belowground community responses to fire: meta-analysis reveals contrasting responses of soil microorganisms and mesofauna / Y. Pressler, J. Moore, M.F. Cotrufo // *Oikos*. — 2018. — № 128. — P. 309-327.
188. Ravi, S. Post-fire resource redistribution in desert grasslands: a possible negative feedback on land degradation / S. Ravi, P. D'Odorico, L. Wang [et al.] // *Ecosystems*. — 2009. — № 12. — P. 434-444.
189. Ruprecht, E. Hydration status influences seed fire tolerance in temperate European herbaceous species / E. Ruprecht, K. Lukács, P. Domokos [et al.] // *Plant Biology*. — 2016. — № 18. — P. 295-300.
190. Scheiter, S. Fire and fire-adapted vegetation promoted C4 expansion in the late Miocene / S. Scheiter, S.I. Higgins, C.P. Osborne [et al.] // *New Phytologist*. — 2012. — № 195 (3). — P. 653-666.
191. Simeoni, A. Physical modelling of forest fire spreading through heterogeneous fuel beds / A. Simeoni, P. Salinesi, F. Morandini // *International Journal of Wildland Fire*. — 2011. — Vol. 20, № 5. — P. 625-632.
192. Snyman, H.A. Fire and the dynamics of a semi-arid grassland: influence on soil characteristics / H.A. Snyman // *African Journal of Range and Forage Science*. — 2002. — Vol. 19, Iss. 3. — P. 137-145.
193. Snyman, H.A. Short-term responses of southern African semi-arid rangelands to fire: a review of impact on soils / H.A. Snyman // *Arid Land Research and Management*. — 2015. — Vol. 29, № 2. — P. 222-236
194. Stoof, C.R. Hot fire, cool soil / C.R. Stoof, D. Moore, P.M. Fernandes [et al.] // *Geophysical research letters*. — 2013. — Vol. 40. — P. 1534-1539

195. Tuvshintogtokh, I. The steppe vegetation of Mongolia / I. Tuvshintogtokh. — Ulaanbaatar: Bembi san, 2014. — 610 p.

196. Valkó, O. Supporting biodiversity by prescribed burning in grasslands — A multi-taxa approach / O. Valkó, B. Deák, T. Magura [et al.] // Science of the Total Environment. — 2016. — Vol. 572. — P. 1377-1384.

197. Viana, L.T. Microbial communities in Cerrado soils under native vegetation subjected to prescribed fire and under pasture / L.T. Viana, M.M. da Cunha Bustamante, M. Molina [et al.] // Pesquisa Agropecuária Brasileira. — 2011. — Vol. 46, № 12. — P. 1665-1672.

198. Zwolinski, M.J. Fire effects on vegetation and succession / Krammes, J.S. (ed) // Effects of fire management of southwestern natural resources. General Technical Report RM-GTR-191. — Fort Collins, CO: USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. — 1990. — P.18-24.

Приложение

Таблица 16. Активность видов (в баллах) в ходе пирогенной сукцессии в сообществах белоземельнопопынной формации на солонцах. Виды, выделяющиеся высокой активностью на конкретных стадиях сукцессии и соответствующие стадии выделены жирным шрифтом и заливкой фона

Вид	Стадия сукцессии (лет после пожара)				
	1 (1-3)	2 (4-7)	3 (8-20)	4 (21)	5 (не горело)
Количество видов	40	72	85	32	69
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn.					1
<i>Agropyron desertorum</i> (Fisch. ex Link) Schult.	3		4		
<i>Allium caeruleum</i> Pall.	1	1			1
<i>Allium protensum</i> Wendelbo	1	1	1		
<i>Allium pallasii</i> Murray	1	1			1
<i>Allium</i> sp.	2	1	2	1	
<i>Allium turkestanicum</i> Regel	2	1			
<i>Alyssum turkestanicum</i> Regel & Schmalh.		2	2	2	2
<i>Anabasis salsa</i> (C.A.Mey.) Benth. ex Volkens	1		2	2	3
<i>Artemisia pauciflora</i> Weber		1	2		
<i>Artemisia semiarida</i> (Krasch. & Lavrova) Filatova					3
<i>Artemisia</i> sp.				1	
<i>Artemisia terrae-albae</i> Krasch.	2	5	7	>7	>7
<i>Astragalus polyceras</i> Kar. & Kir.		1			
<i>Astragalus testiculatus</i> Pall.	1	1	2	1	1
<i>Astragalus</i> sp.		1			
<i>Atraphaxis</i> sp.		1			
<i>Atraphaxis frutescens</i> (L.) Eversm.			1		
<i>Atraphaxis replicata</i> Lam.			1		
<i>Atraphaxis spinosa</i> L.			1		
<i>Atriplex aucheri</i> Moq.	2	1	2		1
<i>Atriplex cana</i> Ledeb.			1	1	5
<i>Bassia hyssopifolia</i> (Pall.) Kuntze			1	2	2
<i>Bassia prostrata</i> (L.) Beck	1	1	2		2
<i>Caragana balchaschensis</i> (Kasn. ex Kom.) Pojark.	3	4	3		3
<i>Carex stenophylla</i> subsp. <i>stenophylloides</i> (V.I.Krecz.) T.V.Egorova					1
<i>Centaurea</i> sp.					1
<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	3	7	4	2	2
<i>Ceratocephala orthoceras</i> DC.	2	2	3	2	2
<i>Chorispora tenella</i> (Pall.) DC.	3	1	2	1	1
<i>Climacoptera lanata</i> (Pall.) Botsch.			1	4	
<i>Collinosalsola arbusculiformis</i> (Drobnick)					4

<i>Corydalis schanginii</i> subsp. <i>ainae</i> Ruksans ex Lidén			2		
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	4	2	2	1	2
<i>Dianthus leptopetalus</i> Willd.	1				
<i>Ephedra distachya</i> L.		1	1		1
<i>Eremopyrum orientale</i> (L.) Jaub. & Spach		2	2	1	1
<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevski		1			
<i>Erysimum canescens</i> Roth			1		
<i>Ferula caspica</i> M.Bieb.	1	1	1		1
<i>Ferula resinosa</i> Siev.	1	2	3	2	2
<i>Ferula nuda</i> Spreng.			1		1
<i>Ferula songarica</i> Pall. ex Schult.		1			
<i>Ferula tatarica</i> Fisch. ex Spreng.			1	2	1
<i>Ferula varia</i> (Schrenk) Trautv.					1
<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin					2
<i>Filago arvensis</i> L.		1	1		
<i>Gagea</i> sp.			2		
<i>Galatella tatarica</i> (Less.) Novopokr.	3	1	2	1	1
<i>Gelasia tuberosa</i> (Pall.) Zaika, Sukhor. & N.Kilian			1		
<i>Geranium linearilobum</i> DC.		2	3	1	1
<i>Girghensohnia oppositiflora</i> (Pall.) Fenzl		1			
<i>Glycyrrhiza aspera</i> Pall.	1		1		1
<i>Goldbachia laevigata</i> (M.Bieb.) DC.		1	1		1
<i>Hieracium</i> sp.					1
<i>Hyalolaena bupleuroides</i> (Schrenk) Pimenov & Kljuykov	3	2	3	2	2
<i>Hyoscyamus niger</i> L.		1			
<i>Ixiolirion tataricum</i> (Pall.) Schult. & Schult.f.			1		
<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Rchb.					1
<i>Jurinea multiloba</i> Iljin			1		
<i>Klasea cardunculus</i> (Pall.) Holub			1		
<i>Klasea dissecta</i> (Ledeb.) L.Martins		1			
<i>Koelpinia linearis</i> Pall.		1			
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst.		1	1		1
<i>Lactuca serriola</i> L.			1		
<i>Lallemantia royleana</i> (Benth.) Benth.		2	1		
<i>Lappula spinocarpos</i> (Forssk.) Asch.	1	1			1
<i>Lappula microcarpa</i> (Ledeb.) Gürke		1	1		
<i>Leontice incerta</i> Pall.		1	1		
<i>Lepidium latifolium</i> L.	2	2	2	1	2
<i>Lepidium perfoliatum</i> L.	1	1	1		1
<i>Leptaleum filifolium</i> (Willd.) DC.		1			1
<i>Leuzea repens</i> (L.) D.J.N.Hind.					1
<i>Limonium suffruticosum</i> (L.) Kuntze					1
<i>Linaria biebersteinii</i> subsp. <i>ruthenica</i> (Blonski) Ivanina	1				

<i>Litwinowia tenuissima</i> (Pall.) Woronow ex Pavlov	3	2	2	2	2
<i>Medicago medicaginoides</i> (Retz.) E.Small		1	1		
<i>Megacarpaea megalocarpa</i> (Fisch. ex DC.) Schischk. ex B.Fedtsch.		1			1
<i>Meniocus linifolius</i> (Stephan ex Willd.) DC.		1	2		1
<i>Nanophyton erinaceum</i> (Pall.) Bunge					3
<i>Nonea caspica</i> (Willd.) G.Don		1	1		
<i>Orobanche amoena</i> C.A.Mey.			1		
<i>Petrosimonia</i> sp.		1	1		
<i>Poa bulbosa</i> L.	1	2	2		3
<i>Polygonum</i> sp.	1	1	1	1	
<i>Psathyrostachys juncea</i> (Fisch.) Nevski					1
<i>Pseudosedum lievenii</i> (Ledeb.) A.Berger		2	2		2
<i>Pyankovia brachiata</i> (Pall.) Akhani & Roalson	1	2	3	1	2
<i>Ranunculus platyspermus</i> Fisch. ex DC.		1	2	1	1
<i>Rhammatophyllum frutex</i> Botsch. & Vved.		1	1		1
<i>Rheum tataricum</i> L.fil.	3	3	3	3	3
<i>Rhinopetalum karelinii</i> Fisch. ex Sweet		1	2	1	1
<i>Rindera tetraspis</i> (Pall.) L'Hér. ex DC. & A.DC.		1			1
<i>Rochelia retorta</i> (Pall.) Lipsky	1	2	3	2	1
<i>Rosa persica</i> Michx. ex J.F.Gmel.	4		1		1
<i>Salsola collina</i> Pall.		1	1		
<i>Salsola tamariscina</i> Pall.	1	1			
<i>Sedobassia sedoides</i> (Pall.) Freitag & G.Kadereit			1		
<i>Soda foliosa</i> (L.) Akhani	1		1		
<i>Stipa capillata</i> L.	4	1	2	1	2
<i>Stipa kirghisorum</i> P.A.Smirn.		1	1		
<i>Stipa lessingiana</i> Trin. & Rupr.		1			
<i>Stipa richteriana</i> Kar. & Kir.			2		
<i>Stipa sareptana</i> A.K.Becker	3	5	4	2	3
<i>Suaeda physophora</i> Pall.			1		1
<i>Takhtajianantha pusilla</i> (Pall.) Nazarova			1		1
<i>Tanacetum achilleifolium</i> (M.Bieb.) Sch.Bip.			1		1
<i>Taraxacum officinale</i> Weber ex F.H.Wigg.			1		
<i>Taraxacum glaucanthum</i> (Ledeb.) Nakai ex Koidz.		1	2		
<i>Tauscheria lasiocarpa</i> Fisch.	3	2	2	1	1
<i>Tetracme quadricornis</i> (Stephan) Bunge		1	1		1
<i>Thalictrum isopyroides</i> C.A.Mey.		1	2		
<i>Tragopogon marginifolius</i> Pawl.			2		
<i>Tulipa alberti</i> Regel			1		
<i>Tulipa biflora</i> Pall. sensu lato	1	1	2		1
<i>Tulipa suaveolens</i> Roth	1	2	2		1
<i>Tulipa</i> sp.		1	1	1	1ë

<i>Valeriana tuberosa</i> L.			1		
<i>Veronica biloba</i> Schreb. ex L.		1	2	2	1
<i>Xylosalsola arbuscula</i> (Pall.) Tzvelev					1

Таблица 17. Активность видов (в баллах) в ходе пирогенной сукцессии в сообществах белоземельнопопынной формации на бурых полупустынных солонцеватых почвах.

Вид	Стадия сукцессии (лет после пожара)				
	1 (1-3)	2 (4-7)	3 (8-20)	4 (21+)	5 (не горело)
Количество видов	39	14	70	41	34
<i>Adonis aestivalis</i> L.			1		
<i>Agropyron desertorum</i> (Fisch. ex Link) Schult.	3				
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn.			1		
<i>Allium caesium</i> Schrenk			1		
<i>Allium caeruleum</i> Pall.	3		1		
<i>Allium protensum</i> Wendelbo	1		2	1	
<i>Allium pallasii</i> Murray				1	
<i>Allium turkestanicum</i> Regel			2	1	
<i>Alyssum turkestanicum</i> Regel & Schmalh.		2	2	2	2
<i>Anabasis salsa</i> (C.A.Mey.) Benth. ex Volkens	2		2		
<i>Artemisia pauciflora</i> Weber			2		
<i>Artemisia semiarida</i> (Krasch. & Lavrova) Filatova	2				
<i>Artemisia terrae-albae</i> Krasch.	2	6	>7	>7	>7
<i>Astragalus testiculatus</i> Pall.			1	1	
<i>Atraphaxis</i> sp.				1	
<i>Atriplex aucheri</i> Moq.	2		1		
<i>Atriplex cana</i> Ledeb.				2	3
<i>Bassia hyssopifolia</i> (Pall.) Kuntze					1
<i>Bassia prostrata</i>	2		2	2	1
<i>Caragana balchaschensis</i> (Kasn. ex Kom.) Pojark.			3	4	4
<i>Carex stenophylla</i> subsp. <i>stenophylloides</i> (V.I.Krecz.) T.V.Egorova					1
<i>Centaurea</i> sp.					1
<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	2	6	4	3	
<i>Ceratocephala orthoceras</i> DC.	2		2	2	1
<i>Climacoptera lanata</i> (Pall.) Botsch.	2		2	2	
<i>Collinosalsola arbusculiformis</i> (Drobnick)	1		1		4
<i>Corydalis schanginii</i> subsp. <i>ainae</i> Ruksans ex Lidén	2				
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	2		2	1	2
<i>Ephedra distachya</i> L.			2		
<i>Eremopyrum orientale</i> (L.) Jaub. & Spach		2	2	1	

<i>Erysimum canescens</i> Roth			1		
<i>Ferula caspica</i> M.Bieb.	1		1	1	
<i>Ferula resinosa</i> Siev.		2	2	2	2
<i>Ferula nuda</i> Spreng.					1
<i>Ferula tatarica</i> Fisch. ex Spreng.			2	1	
<i>Ferula varia</i> (Schrenk) Trautv.			1		
<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin	2		2		1
<i>Galatella</i> sp.			1	1	
<i>Galatella tatarica</i> (Less.) Novopokr.	2	1	1	1	
<i>Geranium linearilobum</i> DC.			2	2	
<i>Goldbachia laevigata</i> (M.Bieb.) DC.			1		
<i>Hyalolaena bupleuroides</i> (Schrenk) Pimenov & Kljuykov	2	2	3	2	2
<i>Ixiolirion tataricum</i> (Pall.) Schult. & Schult.f.	2		1		
<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Rchb.			1		1
<i>Koelpinia linearis</i> Pall.				1	
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst.		2	1		1
<i>Lactuca</i> sp.	2		1		
<i>Lallemantia royleana</i> (Benth.) Benth.			1	1	
<i>Lappula spinocarpos</i> (Forssk.) Asch.	2				1
<i>Leontice incerta</i> Pall.			1		
<i>Lepidium latifolium</i> L.		2	2	2	2
<i>Lepidium perfoliatum</i> L.	3		2		1
<i>Leptaleum filifolium</i> (Willd.) DC.			2		1
<i>Leuzea repens</i> (L.) D.J.N.Hind.	2				
<i>Litwinowia tenuissima</i> (Pall.) Woronow ex Pavlov	2		2	2	1
<i>Medicago medicaginoides</i> (Retz.) E.Small			2		
<i>Megacarpaea megalocarpa</i> (Fisch. ex DC.) Schischk. ex B.Fedtsch.	2		2	2	
<i>Meniocus linifolius</i> (Stephan ex Willd.) DC.			2		1
<i>Nanophyton erinaceum</i> (Pall.) Bunge			2		4
<i>Nonea caspica</i> (Willd.) G.Don			1		
<i>Orobanche amoena</i> C.A.Mey.			1		
<i>Petrosimonia</i> sp.			1		
<i>Poa bulbosa</i> L.	2	2	2	1	2
<i>Polygonum</i> sp.			2		
<i>Pseudosedum lievenii</i> (Ledeb.) A.Berger			1		
<i>Pyankovia brachiata</i> (Pall.) Akhani & Roalson	3		2		1
<i>Ranunculus platyspermus</i> Fisch. ex DC.			1	1	
<i>Rhammatophyllum frutex</i> Botsch. & Vved.			1	1	
<i>Rheum tataricum</i> L.fil.	2	2	2	3	2
<i>Rhinopetalum karelinii</i> Fisch. ex Sweet				1	
<i>Rindera tetraspis</i> (Pall.) L'Hér. ex DC. & A.DC.				1	
<i>Rochelia retorta</i> (Pall.) Lipsky	2		2	2	
<i>Rosa persica</i> Michx. ex J.F.Gmel.	3		2		

<i>Salsola tamariscina</i> Pall.		2			
<i>Sedobassia sedoides</i> (Pall.) Freitag & G.Kadereit			1		
<i>Sophora alopecuroides</i> L.	2				
<i>Takhtajiantha pusilla</i> (Pall.) Nazarova	2		1		1
<i>Stipa capillata</i> L.				2	1
<i>Stipa lessingiana</i> Trin. & Rupr.	3				
<i>Stipa sareptana</i> A.K.Becker		6	6	4	2
<i>Suaeda physophora</i> Pall.	2				
<i>Tanacetum achilleifolium</i> (M.Bieb.) Sch.Bip.			1		1
<i>Tauscheria lasiocarpa</i> Fisch.	3		2	2	1
<i>Tetracme quadricornis</i> (Stephan) Bunge			2		
<i>Thalictrum isopyroides</i> C.A.Mey.			1	2	
<i>Tulipa alberti</i> Regel			1		
<i>Tulipa biflora</i> Pall. sensu lato	2		2	1	1
<i>Tulipa suaveolens</i> Roth	2		2		
<i>Tulipa</i> sp.	2	2	2	2	2
<i>Veronica biloba</i> Schreb. ex L.	2		1	1	

Таблица 18. Активность видов (в баллах) в ходе пирогенной сукцессии в сообществах белоземельнопопынной формации на бурых полупустынных почвах.

Вид	Стадия сукцессии (лет после пожара)				
	1 (1-3)	2 (4-7)	3 (8-20)	4 (21+)	5 (не горело)
Количество видов	60	н/д	79	37	47
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn.		н/д	2		
<i>Agropyron desertorum</i> (Fisch. ex Link) Schult.	4	н/д	4		1
<i>Alhagi pseudalhagi</i> (M.Bieb.) Desv. ex Wangerin		н/д			1
<i>Allium caesium</i> Schrenk	1	н/д	1		
<i>Allium caeruleum</i> Pall.	2	н/д	1		1
<i>Allium protensum</i> Wendelbo	2	н/д	1	1	
<i>Allium</i> sp.		н/д	2	2	1
<i>Allium pallasii</i> Murray		н/д		1	
<i>Allium turkestanicum</i> Regel	2	н/д		1	
<i>Alyssum dasycarpum</i> Stephan ex Willd.		н/д	1		
<i>Alyssum turkestanicum</i> Regel & Schmalh.	2	н/д	2	2	2
<i>Anabasis salsa</i> (C.A.Mey.) Benth. ex Volkens	2	н/д	1		2
<i>Artemisia terrae-albae</i> Krasch.	2	н/д	7	>7	>7
<i>Astragalus polyceras</i> Kar. & Kir.		н/д		1	
<i>Astragalus testiculatus</i> Pall.		н/д	1		
<i>Atraphaxis spinosa</i> L.		н/д	1		
<i>Atriplex aucheri</i> Moq.	5	н/д	1	2	
<i>Atriplex cana</i> Ledeb.	1	н/д			4

<i>Atriplex sphaeromorpha</i> Iljin	4	н/д			
<i>Bassia hyssopifolia</i> (Pall.) Kuntze		н/д	1	1	2
<i>Bassia prostrata</i> (L.) Beck	1	н/д	2	2	1
<i>Caragana balchaschensis</i> (Kasn. ex Kom.) Pojark.	2	н/д	1	3	2
<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	4	н/д	6	2	2
<i>Ceratocephala orthoceras</i> DC.	1	н/д	3	1	2
<i>Chorispora tenella</i> (Pall.) DC.	1	н/д	1		1
<i>Climacoptera lanata</i> (Pall.) Botsch.	1	н/д	1	1	
<i>Collinosalsola arbusculiformis</i>		н/д	1		5
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	3	н/д	2	1	2
<i>Dodartia orientalis</i> L.		н/д	1		
<i>Ephedra distachya</i> L.	1	н/д	1		1
<i>Eremopyrum orientale</i> (L.) Jaub. & Spach	1	н/д	1	2	1
<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevski		н/д	1		
<i>Erysimum canescens</i> Roth		н/д	1		
<i>Ferula caspica</i> M.Bieb.	2	н/д	2		1
<i>Ferula resinosa</i> Siev.	1	н/д	2	2	2
<i>Ferula varia</i> (Schrenk) Trautv.		н/д	1		1
<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin	2	н/д	2		2
<i>Filago arvensis</i> L.		н/д	1		
<i>Gagea</i> sp.		н/д	1		
<i>Galatella tatarica</i> (Less.) Novopokr.	1	н/д	2		
<i>Geranium linearilobum</i> DC.		н/д	2	1	1
<i>Girghensohnia oppositiflora</i> (Pall.) Fenzl	2	н/д			
<i>Glycyrrhiza aspera</i> Pall.		н/д			1
<i>Goldbachia laevigata</i> (M.Bieb.) DC.		н/д	1		1
<i>Hyalolaena bupleuroides</i> (Schrenk) Pimenov & Kljuykov	3	н/д	2	3	2
<i>Ixiolirion tataricum</i> (Pall.) Schult. & Schult.f.		н/д	1		
<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Rchb.	2	н/д			
<i>Jurinea multiloba</i> Iljin		н/д	2		
<i>Klasea cardunculus</i> (Pall.) Holub	1	н/д			
<i>Koelpinia linearis</i> Pall.		н/д		1	
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst.		н/д		1	
<i>Lactuca serriola</i> L.		н/д	1		
<i>Lactuca</i> sp.	1	н/д	1		
<i>Lallemantia royleana</i> (Benth.) Benth.		н/д	1		
<i>Lappula spinocarpos</i> (Forssk.) Asch.	1	н/д			
<i>Lappula microcarpa</i> (Ledeb.) Gürke	2	н/д	2		
<i>Lepidium latifolium</i> L.	3	н/д	2	2	2
<i>Lepidium perfoliatum</i> L.	2	н/д	2		1
<i>Leptaleum filifolium</i> (Willd.) DC.		н/д	1	1	
<i>Leuzea repens</i> (L.) D.J.N.Hind.	1	н/д			1
<i>Linaria biebersteinii</i> subsp. <i>ruthenica</i> (Blonski) Ivanina	1	н/д			

<i>Litwinowia tenuissima</i> (Pall.) Woronow ex Pavlov	2	н/д	2	1	2
<i>Medicago medicaginoides</i> (Retz.) E.Small		н/д	2		
<i>Megacarpaea megalocarpa</i> (Fisch. ex DC.) Schischk. ex B.Fedtsch.	1	н/д	1		
<i>Meniocus linifolius</i> (Stephan ex Willd.) DC.	2	н/д	1		
<i>Nanophyton erinaceum</i> (Pall.) Bunge		н/д			2
<i>Orobanche amoena</i> C.A.Mey.		н/д	1		
<i>Petrosimonia</i> sp.	1	н/д	1		
<i>Petrosimonia glaucescens</i> (Bunge) Iljin		н/д		1	
<i>Poa bulbosa</i> L.	2	н/д	5	1	3
<i>Polygonum</i> sp.	1	н/д	1	1	
<i>Pseudosedum lievenii</i> (Ledeb.) A.Berger	2	н/д	1		1
<i>Pyankovia brachiata</i> (Pall.) Akhani & Roalson	1	н/д	1		1
<i>Ranunculus platyspermus</i> Fisch. ex DC.		н/д	1	1	1
<i>Rheum tataricum</i> L.fil.	2	н/д	3	3	2
<i>Rhinopetalum karelinii</i> Fisch. ex Sweet		н/д	2	1	
<i>Rindera tetraspis</i> (Pall.) L'Hér. ex DC. & A.DC.	2	н/д	1		1
<i>Rochelia retorta</i> (Pall.) Lipsky	1	н/д	3	1	2
<i>Rosa persica</i> Michx. ex J.F.Gmel.	3	н/д	3		2
<i>Salsola collina</i> Pall.		н/д	1		
<i>Salsola tragus</i> L.		н/д	1		
<i>Salsola tamariscina</i> Pall.	3	н/д			
<i>Sedobassia sedoides</i> (Pall.) Freitag & G.Kadereit	2	н/д	1		
<i>Soda foliosa</i> (L.) Akhani	3	н/д			
<i>Stipa capillata</i> L.	3	н/д	1	1	
<i>Stipa kirghisorum</i> P.A.Smirn.	2	н/д			
<i>Stipa lessingiana</i> Trin. & Rupr.	2	н/д		1	
<i>Stipa richteriana</i> Kar. & Kir.		н/д	1		
<i>Stipa sareptana</i> A.K.Becker	5	н/д	5	3	3
<i>Strigosella</i> sp.		н/д	1		
<i>Suaeda physophora</i> Pall.		н/д			1
<i>Takhtajianantha pusilla</i> (Pall.) Nazarova		н/д	1		
<i>Tanacetum achilleifolium</i> (M.Bieb.) Sch.Bip.	1	н/д	2		2
<i>Tauscheria lasiocarpa</i> Fisch.	2	н/д	2		1
<i>Tetracme quadricornis</i> (Stephan) Bunge	2	н/д	1		
<i>Thalictrum isopyroides</i> C.A.Mey.		н/д	2	1	
<i>Tulipa biflora</i> Pall. sensu lato	2	н/д	1		1
<i>Tulipa suaveolens</i> Roth	1	н/д	1	1	1
<i>Tulipa</i> sp.	2	н/д	2	2	1
<i>Valeriana tuberosa</i> L.		н/д	1		
<i>Veronica biloba</i> Schreb. ex L.		н/д	1		
<i>Xylosalsola arbuscula</i> (Pall.) Tzvelev		н/д			1

Таблица 19. Сопоставление наиболее активных видов в ходе пирогенной сукцессии на разных типах почв. Жёлтым цветом выделены виды, общие для двух сукцессионных рядов в пределах этой стадии; зелёным – для трёх сукцессионных рядов.

Стадия (возраст)	БУРЫЕ ПУСТЫННЫЕ ПОЧВЫ	БУРЫЕ ПУСТЫННЫЕ СОЛОНЦЕВАТЫЕ ПОЧВЫ	СОЛОНЦЫ
Злаково-однолетниковая (1-3 года)	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Allium caeruleum</i> , <i>Allium protensum</i> , <i>Atriplex aucheri</i> , <i>Atriplex sphaeromorpha</i> , <i>Descurainia sophia</i> , <i>Lepidium latifolium</i> , <i>L. perfoliatum</i> , <i>Rindera tetraspis</i> , <i>Rosa persica</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i>	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Allium caeruleum</i> , <i>Galatella tatarica</i> , <i>Lepidium perfoliatum</i> , <i>Pyankovia brachiata</i> , <i>Stipa lessingiana</i> , <i>Takhtajianantha pusilla</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i>	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Chorispora tenella</i> , <i>Descurainia sophia</i> , <i>Galatella tatarica</i> , <i>Litwinowia tenuissima</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i> , <i>Rosa persica</i>
Полынно-злаково-рогачёвая (4-7 лет)	Нет данных	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Stipa sareptana</i>	(<i>Agropyron desertorum</i>), <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Stipa sareptana</i>
Стадия становления полынной синузии (8-20 лет)	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Ceratocephala orthoceras</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Rochelia retorta</i> , <i>Rosa persica</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Tanacetum achilleifolium</i> , <i>Tauscheria lasiocarpa</i>	<i>Allium protensum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Hyalolaena bupleuroides</i> , <i>Stipa sareptana</i>	<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Astragalus testiculatus</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Ceratocephala orthoceras</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Ferula resinosa</i> , <i>Geranium linearilobum</i> , <i>Meniocus linifolius</i> , <i>Pyankovia brachiata</i> , <i>Ranunculus platyspermus</i> , <i>Rochelia retorta</i> , <i>Rhinopetalum karelinii</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Tulipa biflora</i> s.l., <i>Tulipa suaveolens</i> , <i>Veronica biloba</i>
Стадия полынных сообществ (21+ лет)	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Rheum tataricum</i> , <i>Tanacetum achilleifolium</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Rheum tataricum</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia hyssopifolia</i> , <i>Climacoptera lanata</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Veronica biloba</i>
Коренные полынники (не горело)	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia hyssopifolia</i> , <i>Tanacetum achilleifolium</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i>	<i>Artemisia terrae-albae</i> , <i>Bassia hyssopifolia</i> , <i>Bassia prostrata</i> , <i>Poa bulbosa</i>