

УДК 581.524.3

Вторичные сукцессии фитоценозов в степных экосистемах Тувы

Самбуу А. Д.

Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН

Кызыл, Россия

sambuu@mail.ru

Изучение сукцессии растительности под влиянием меняющегося антропогенного режима актуально и в теоретическом плане в аспекте изучения биоразнообразия и в практическом плане с точки зрения сохранения природных возобновляющихся ресурсов. Степной регион Центральной Азии, к которому принадлежат степи Тувы, поддерживал человеческую культуру тысячи лет и в течение этого периода подвергался серьезным климатическим и социальным изменениям. В прошлом эта территория была мало населена, и малая продуктивность травостоя вполне обеспечивала продуктами животноводства местное население, ведущее кочевой образ жизни. Народные обычаи строго регламентировали характер пастбы – ее сроки, циклы и продолжительность. Сыграв исключительную важную роль в истории человечества, степь первой из всех других ландшафтов оказалась на грани полной потери своего первоначального облика и природного потенциала вследствие замены травяных экосистем агроландшафтами. В настоящее время среди природных зон Тувы, степь и лесостепь подверглись наиболее сильной антропогенной трансформации в основном из-за выпаса, распашки, влияния огня, водохранилища и добычи полезных ископаемых открытым способом. В данной статье проведен анализ вторичных сукцессий степных экосистем Республики Тыва, которые происходят под влиянием внешних воздействий. Цель данной работы – изучение особенностей вторичных сукцессий, возникающих под действием выпаса, влияния огня, при зарастании залежей в степных экосистемах Тувы. Объектом исследования являются фитоценозы степного и лесостепного поясов межгорных котловин Тувы. Ключевые участки расположены в степных экосистемах Турано-Уюкской, Центрально-Тувинской и Убсунурской котловин. Выявлено, что пастбищная сукцессия обладает высокой подвижностью, обратимостью и закономерно отвечает на изменение интенсивности выпаса; пирогенные и залежные сукцессии детерминированы и направленно развиваются в сторону исходной экосистемы.

Ключевые слова: пастбище, залежь, сукцессия, степи, растительное сообщество, экосистема, Тува.

ВВЕДЕНИЕ

Согласно Т. А. Работнову (1978), вторичные сукцессии возникают там, где в результате воздействия каких-либо внешних по отношению к биогеоценозу факторов существовавший фитоценоз уничтожается и на его месте возникает новый. Затем происходит смена фитоценозов в направлении к климаксу в соответствии с экотопическими условиями и воздействующими на фитоценоз факторами. Вторичные сукцессии существенно отличаются от первичных тем, что они начинаются в условиях уже сформировавшейся почвы, содержащей микроорганизмы, споры и семена растений. Поэтому вторичные сукцессии протекают достаточно быстро и стадии сукцессии доступны наблюдению год за годом. Стадии сукцессии можно проследить и тогда, когда воздействие человека внезапно прекращается, например, на заброшенных пашнях или на более не используемых пастбищных землях.

За последние 50 лет в растительном покрове Тувы происходят заметные изменения, что связано с изменением нагрузки и режима выпаса скота на пастбищах, распашкой земель и заброшенностью пашен, со строительством Саяно-Шушенской ГЭС, с вырубкой лесов, палами и пожарами, освоением месторождений. В советские времена основные изменения в растительном покрове Тувы были связаны с распашкой целины, а распад государственных сельскохозяйственных предприятий в 1990-ые годы привел к резкому сокращению посевных площадей с переводом их на залежи. В связи с тем, что в республике основной вид ведения хозяйства животноводство, изменение пастбищ происходит постепенно, но с не меньшими последствиями для природы степей. Очевидно, уже с реализацией строительства железной

дороги, связывающей Туву с российской сетью железных дорог, в ближайшей перспективе здесь нужно ожидать изменения в направлении увеличения пресса на растительный покров. Все эти изменения растительного покрова приводят к исчезновению некоторых видов или к серии восстановительной сукцессии. Подобные изменения происходят во всех странах (Самбуу, 2013).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Тува занимает центральную часть Азии между 50–54° с.ш. и 89–99° в.д. Границы Тувы на западе, севере и востоке проходят в основном по водораздельным горным хребтам высотой 2000–3000 м над ур. м, на юге – по приподнятым равнинам и предгорьям на высоте 800–1000 м. Протяженность Тувы с запада на восток более 700 км, с севера на юг – от 100 до 450 км, общая площадь – 170,5 тыс. км².

Климат Тувы резко континентальный, обусловленный, главным образом, удалением от морей и океанов. Зимой территория находится почти в центре Азиатского антициклона. Среднегодовая температура составляет -3,7 °С, средняя января – -28°–35 °С, июля – 15–20 °С. Наибольшие амплитуды температур (100–120°) характерны для межгорных котловин. Распределение осадков по территории и по сезонам неравномерное. Среднегодовые осадки в котловинах составляют 200–300 мм, в горах – 700 мм. Большая часть осадков (80 %) выпадает в июле и августе, преимущественно в виде ливневых дождей. Вегетационный период составляет в среднем 125 дней. Мощность снегового покрова в котловинах – 10–20 см, в горах – 50–70 см (Бахтин, 1968).

Повышенная континентальность климата Тувы создает большое разнообразие фитоценозов, принадлежащих к высокогорно-тундровому, лесному, степному, луговому и болотному типам растительности. Леса занимают 49 % территории республики и приурочены к горным поднятиям. Степи в Туве являются широко распространенным типом растительности, занимают 17 % территории и расположены в основном в котловинах (Кушев, 1957).

Объектами исследования послужили фитоценозы степного и лесостепного поясов межгорных котловин Тувы. Ключевые участки расположены в степных экосистемах Турано-Уюкской, Центрально-Тувинской и Убсунурской котловин (рис. 1). Гидротермические показатели и координаты котловин приведены в таблице 1.

Исследования по изучению вторичной сукцессии степной растительности проводились в сезоны 1996–2022 годов. В каждой местности были выбраны ключевые участки (размером от 1 до 10 га), представляющие определенную стадию изучаемой сукцессии. Описывался видовой состав растительности этих участков и исходной экосистемы и тип воздействия. При изучении сукцессий мы использовали изменение двух основных показателей: 1. Изменение видового состава сообществ (Александрова, 1964; Шенников, 1964); 2. Изменение структуры доминантов (Воронов, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В течение тысячелетий землепользование в Туве обусловлено своеобразием природно-климатических условий и развитием отгонно-пастбищного животноводства. В настоящее время животноводство является главной традиционной отраслью хозяйства республики (Самбуу, Аюнова, 2016).

Пастбищная сукцессия. Типичный пример вторичной сукцессии – деградация пастбищ при усилении нагрузки и их восстановление при ее снижении.

За годы исследований в общем систематическом списке флоры ключевых участков зарегистрировано всего 92 вида высших сосудистых растений, относящихся к 59 родам, 24 семействам (табл. 2). Наиболее богаты видами семейства Poaceae, Asteraceae, Fabaceae и другие. Видовое богатство этих семейств по «Флоре СССР» (Мальшев, 1972) характеризует

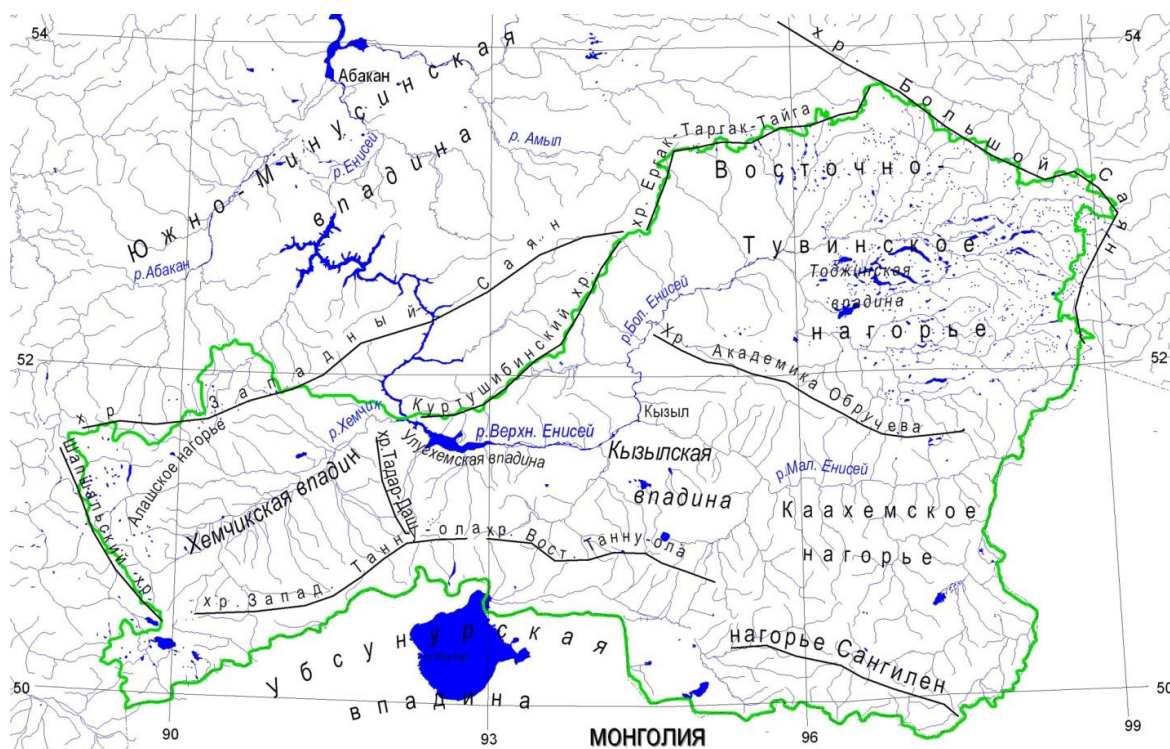


Рис. 1. Картограмма орографии Тувы и сопредельных регионов

Таблица 1

Характеристика районов исследования

Местность	Координаты	Высота над уровнем моря, м	Годовое количество осадков, мм	Среднеголетняя температура, °С		
				года	января	июля
Турано-Уюкская котловина	52°077' с.ш. 94°173' в.д.	800–1000	350–400	–3,7	–30,0	18,0
Центрально-Тувинская котловина	51°20'–51°33' с.ш. 90°22'–94°25' в.д.	500–1100	250–350	–4,5	–33,7	19,6
Убсунурская котловина	49°50'–50°05' с.ш. 95°03' в.д.	900–1250	180–290	–5,7	–31,5	17,7

аридные черты флоры. Полный список включает виды, зарегистрированные в сезоны 1998–2022 годов на ключевых участках.

Один из признаков сукцессии – смена видового состава сообществ.

Участок Эрзин характеризуется неизменным режимом выпаса. Круглогодичная пастбищная нагрузка составляет 1 овца на 0,5 га, что приводит к перевыпасу. За годы исследования выпало 11 %, вновь появилось до 17 %, постоянно существовали в сообществе 44 % растений. Высокая нагрузка и не меняющийся режим выпаса приводят к некоторому постоянству определенного состава сообществ.

Участок Морен находился на VI стадии пастбищной дигрессии (менее 1 овцы/0,2 га). В 1999 году пастбище было полностью оставлено, и его сообщества начали постепенно восстанавливаться, что характеризовалось большим (44 %) количеством появившихся видов и малым (4 %) – выпавших.

Участок Ямаалыг в течение 30 лет был под сильной пастбищной нагрузкой (1 овца/0,3 га) (рис. 2). В 1993 году с созданием государственного биосферного заповедника «Убсунурская котловина» степь используется как зимнее пастбище с минимальной нагрузкой (1 овца/5 га). В ходе сукцессии доля постоянных видов составляла 21 % от списка видов, флуктуирующих – 9, выпавших – 51 и появившихся – 19 %. Коренная смена режима выпаса привела к восстановительной пастбищной сукцессии.

Таблица 2

Флористическая характеристика видов ключевых участков

№	Семейство	Число родов	Число видов	Доля от общего числа видов, %
1	Poaceae	10	18	20,0
2	Asteraceae	7	13	14,0
3	Chenopodiaceae	8	13	14,0
4	Rosaceae	4	6	7,0
5	Brassicaceae	5	5	5,4
6	Fabaceae	4	5	5,4
7	Caryophyllaceae	2	2	2,3
8	Lamiaceae	2	3	3,3
9	Ranunculaceae	3	3	3,3
10	Cyperaceae	1	2	2,3
11	Scrophulariaceae	1	1	1,1
12	Boraginaceae	1	1	1,1
13	Polygonaceae	1	1	1,1
14	Alliaceae	1	5	5,4
15	Convolvulaceae	1	1	1,1
16	Iridaceae	1	3	3,3
17	Plantaginaceae	1	1	1,1
18	Urticaceae	1	1	1,1
19	Apiceae	1	1	1,1
20	Ephedraceae	1	3	3,3
21	Limoniaceae	1	1	1,1
22	Primulaceae	1	1	1,1
23	Athyriaceae	1	1	1,1
24	Crassulaceae	1	1	1,1
	Всего	59	92	100

Участок Чоогей в течение 30 лет находился под сильным выпасом. Ответом на смену сильной пастбищной нагрузки с 1995 года (1 овца/0,25 га) на легкую (1 овца/3,3 га) явилась демулационная сукцессия, характерной особенностью которой была смена видовой состава сообществ. За 26 лет сукцессии доля появившихся видов составляла 22 %, флуктуирующих – 19, постоянных – 31, выпавших – 28 %.

Участок Ончалаан более ста лет находится под постоянной умеренной зимней нагрузкой и в течение 26 лет наблюдения здесь сохраняется постоянный видовой состав сообществ. Вне зависимости от погодных условий в фитоценозе не появилось и не выпало ни одного вида.

Следующий показатель сукцессии – структура доминирования видов.

На участке Эрзин в период 1997–2022 годах доминантами сообщества были дигрессионные виды *Artemisia frigida* (43 % от зеленой фитомассы), *Potentilla acaulis* (16 %), *Cleistogenes squarrosa* (21 %). В период 2008–2010 годов значительных изменений в структуре



Рис. 2. Ключевой участок сухой степи Чоогей в Убсунурской котловине (Тува , 2022)

доминирования не происходит. В сообществах по-прежнему доминируют *Artemisia frigida* (28 %), *Cleistogenes squarrosa* (15 %), *Potentilla acaulis* (25 %), хотя их доли несколько поменялись. *Stipa krylovii* остается в числе субдоминантов.

На участке Морен смена режима выпаса с тяжелого на нулевой приводит к коренному изменению структуры доминантов. Так, в течение первого периода исследования доминантами сообществ были *Artemisia frigida* (35 %), *Carex duriuscula* (25 %) и *Cleistogenes squarrosa* (24 %), во втором периоде доля *Stipa krylovii* составляет 12 %, *Artemisia frigida*, *Carex duriuscula* выпадают из числа доминантов, их замещают *Achnatherum splendens*, *Agropyron cristatum*, *Festuca valesiaca*. В 2012 году доля *Achnatherum splendens* составляет 25 % фитомассы.

На участке Ямаалыг в 1998–2000 годах основными доминантами сообществ были *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum* и *Cleistogenes squarrosa*. Доля *Artemisia frigida* составляла в 1998 году 10 %. За десятилетие в фитоценозе произошли кардинальные изменения: доля *Stipa krylovii* и *Cleistogenes squarrosa* уменьшилась почти в 3 раза, *Artemisia frigida* выпала из числа доминантов, основными доминантами становятся *Festuca valesiaca* и *Caragana pygmaea*. За последние 2019–2022 годы участие *Festuca valesiaca* повысилось с 18 до 25 %, а *Caragana pygmaea* с 27 до 38 %. Недовыпас приводит к закустаренности степи.

На участке Чоогей с 1998 по 2022 годы при снятии пастбищной нагрузки произошло увеличение доли дерновинных злаков с 66 до 73 % и выпадение из числа доминантов непоедаемого вида *Potentilla acaulis*. Усиление нагрузки в 2021 году вновь приводит к смене доминантов с увеличением в несколько раз обилия *Potentilla acaulis* и *Artemisia frigida* и выпадением из числа доминантов *Agropyron cristatum*.

На стабильном пастбищном участке Ончалаан изменений в составе доминантов не происходит. В результате пастбищной сукцессии происходит незначительное изменение в структуре экологических групп растений с некоторой ксерофитизацией растительности на участках подгорных равнин.

Проведенный анализ по таким показателям как изменение видового состава, структуры доминирования видов доказывает тесную связь всех показателей фитоценоза с пастбищной нагрузкой. На любое изменение режима выпаса фитоценоз отвечает закономерными изменениями его видового состава, структуры доминирования и интенсивности продукционного процесса.

Пирогенная сукцессия. Пожар или пал воздействует на степную растительность по-разному в зависимости от силы и частоты горения травостоя или интенсивности выпаса. Когда не горевшее ранее сообщество подвергается пожару, возникает пик видов, который затем уменьшается.

В нашем случае пожар (или пал) был однократным, и мы наблюдали быстрое восстановление травостоя. В луговой степи количество видов за 10 лет повысилось в 2,6 раза, в настоящей степи – в 1,8, в сухой – в 2,3. Такое увеличение числа видов – результат их регенерации из почек или семян. Авторы указанные выше наблюдали увеличение роли клональных растений после пожара и предположили регенерацию видов из подземных органов.

При сохранении узлов кушения быстро восстанавливаются *Bromopsis inermis*, *Stipa krylovii*, *S. capillata*, *Carex pediformis*, *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca* и *Pulsatilla patens*.

На горевших участках выделились виды, устойчивые к сгоранию *Bromopsis inermis*, *Stipa krylovii*, *S. capillata*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla patens* и неустойчивые – виды рода *Poa*, *Dianthus versicolor* и *Helictotrichon altaicum*. Последние сильно повреждаются огнем, так как *Dianthus versicolor* имеет тонкие, сухие и быстро сгорающие листья, а *Helictotrichon altaicum* отличается рыхлыми и сухими узлами кушения, которые значительно повреждаются огнем.

Послепожарная сукцессия влияет на структуру экологических групп (табл. 3). В качестве индикатора изменения мы выделили долю ксерофитов (%) от общего числа видов. В луговой степи структура экологических групп не меняется, в настоящей степи доля ксерофитов незначительно уменьшается. В сухой степи травостой двух первых лет сукцессии состоял из одних ксерофитов. За последние четыре года в фитоценозе появились ксеромезофиты, мезоксерофиты и один мезофит.

Таблица 3

Доля ксерофитов от общего числа видов в сукцессионных сериях

Ключевые участки	Годы восстановления и доля ксерофитов, %				
	1	2	3	4	5–6
Луговая степь (Сушь)	29	24	25	31	28
Настоящая степь (Чагытай)	40	32	33	35	36
Сухая степь (Элегест)	100	100	80	80	78

В целом в послепожарной сукцессии в первое десятилетие отмечается некоторая мезофитизация растительности. Характерной особенностью пирогенной сукцессии является отсутствие в травостое сорных видов и низших растений. Лишь на участке сухой степи Элегест отмечено появление *Parmelia vagans* на 5–6 год сукцессии сухой степи.

Необходимо отметить, что все наши данные относятся к влиянию однократного сжигания растительности. Если же выжигание производится регулярно, то в травостое может произойти смена одних доминирующих видов другими.

Основываясь на шестилетнем наблюдении, мы предполагаем, что последствие пожара или пала длится около 10 лет, после чего экосистема возвращается в терминальное состояние. За десятилетие эффект выжигания теряется, в связи с чем видовой состав и структура растительного вещества фитоценозов степей полностью восстанавливаются.

Залежная сукцессия. Нами при изучении залежной сукцессии определялись жизненные формы доминирующих видов по И. Г. Серебрякову (1962). Принималось во внимание около 70 % общей фитомассы. Если доля определенной жизненной формы была более 15 %, то она входила в название соответствующей стадии.

Анализ, учитывающий доминирование тех или иных жизненных форм растений, показал резкие различия в ходе сукцессии.

Корневищные злаки доминируют наравне со стержнекорневыми или дерновинными в луговой степи на всех стадиях сукцессии. В настоящей степи с 7 по 11 год сукцессии преобладают корневищные виды. В сухих степях дерновинные растения составляют основу травостоя в 11–17 год (II–III стадии). Во вторично опустыненной степи на 7 год восстановления в фитоценозе преобладают корневищные и дерновинные растения, к 26 году сообщество представлено типичной дерновинной степью.

С изменением видового состава и состава доминантов в ходе залежной сукцессии происходит изменение соотношения экологических групп растений (рис. 3). На начальной стадии сукцессии на участке луговой степи значительную долю в травостое составляют мезофиты (28%), на участке вторично опустыненной степи – ксерофиты (22%). Причем из степных растений встречаются как сорные, так и типичные степные виды. Количество мезофитов незначительно (до 8%). Резко снижается доля галофитов и мезофитов во всех травостоях сухих степей. На залежах 11 и 26 лет в 2–3 раза увеличивается обилие ксерофитов.

Таким образом, в ходе залежной сукцессии на участках наблюдается усиление ксерофитизации от ранних стадий восстановления к более поздним. Так, степень ксерофитизации, то есть отношение числа ксерофитов к мезофитам (К/М), на участках

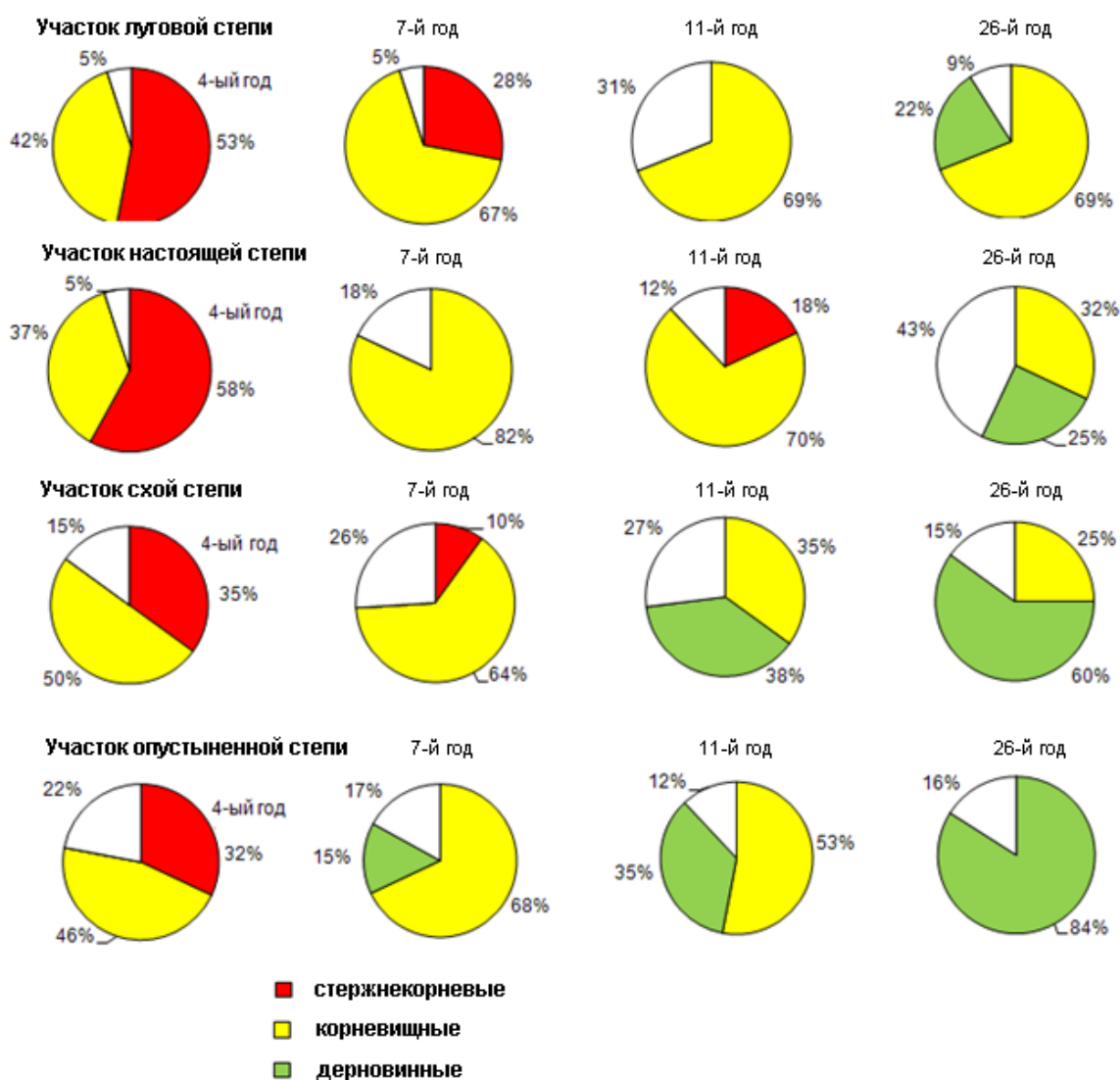


Рис. 3. Степень ксерофитизации фитоценозов в ходе залежной сукцессии

постепенно возрастает как от I стадии сукцессии к IV, так и от луговой степи к сухим степям. Если степень ксерофитности в IV стадии на участках луговой и настоящей степей составляет 1,2–1,7, то в сухой степи она повышается до 23. На участке вторично опустыненной степи показатель К/М также поднимается до 25. Высокая степень ксерофитности характерна для вторично опустыненной степи Унегети. На этих участках отмечена максимальная скорость ксерофитизации. Общая ксерофитизация растительного покрова в ходе сукцессии определяется уплотнением и иссушением почвы.

Показатель сходства видового состава сообществ в период 4–7 лет на всех участках был низким и мало изменился к 11 году. В период 7–26 лет сукцессионный процесс идет активно с максимальным количеством выпавших видов. К 11-му году сложились фитоценозы, близкие по составу к фитоценозам 26 лет. Показатель сходства для этих лет менялся от 0,6 на участке сухой степи до 0,75 на участке вторично опустыненной степи. Наиболее близки по видовому составу фитоценозы 26-летних залежей и исходных коренных степей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При *пастбищной дигрессии* происходит упрощение структуры и обеднение видового состава травостоя. Выпас и состояние пастбища находятся в тесной взаимосвязи: на каждое изменение характера выпаса экосистема отвечает сменой составов видов и доминантов. При неизменности воздействия фитоценоз сохраняет постоянный видовой состав, который меняется под влиянием погодных условий. При резком снижении нагрузки восстановительные процессы идут очень быстро. Из семенного фонда, содержащегося в почве, появляются виды разной экологии и различных местообитаний. В начальной стадии демуляции одновременно происходят вспышка видового обилия и постепенное выпадение видов. Два этих процесса со временем приводят к установлению довольно стабильного видового состава. При новом изменении режима выпаса в сторону увеличения нагрузки, вновь начинается деградация травостоя.

При однократном пале в ходе *пирогенной сукцессии* в начале происходит падение числа видов, а затем идет их быстрое восстановление. По нашим наблюдениям за шесть лет в луговой степи число видов повысилось в 2,6 раза, в настоящей степи – в 1,8, в сухой – в 2,3. На горевших участках зарегистрированы виды, устойчивые и неустойчивые к сгоранию. Последние сильно повреждаются огнем, т.к. имеют тонкие, сухие и быстро сгорающие листья или рыхлые и сухие узлы кущения. Характерной особенностью пирогенной сукцессии является отсутствие в травостое сорных видов и низших растений. Последствие весеннего пала или пожара длится около 10 лет, после чего экосистема возвращается в терминальное состояние.

В ходе *залежной сукцессии*, которая изучалась нами в течение 26 лет, на различных стадиях закономерно менялись жизненные формы доминирующих видов. Корневищные злаки доминируют наравне со стержнекорневыми или дерновинными на залежах в луговой и настоящей степях на всех стадиях сукцессии. На залежах в сухих степях дерновинные виды составляют основу травостоя уже на 11 год сукцессии. Во вторично опустыненной степи фитоценоз залежи на 7 год был представлен корневищно-дерновинными видами, к 26 году на месте залежи сформировалась типично дерновинная степь. Через 26 лет сукцессии фитоценоз приближается по своему видовому составу к терминальному состоянию.

Таким образом, пастбищная сукцессия обладает высокой подвижностью, обратимостью и закономерно отвечает на изменение интенсивности выпаса. Пирогенные и залежные сукцессии детерминированы и направлены развиваются в сторону исходной экосистемы.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-29-05208/19 мк «Эколого-экономическая оценка деградации сельскохозяйственных земель Республики Тыва», частично в рамках госзадания ФГБУН Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН Проект № 0307-2021-0003.

Список литературы

- Работнов Т. А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 384 с.
- Самбуу А. Д. Сукцессии растительности в травяных экосистемах Тувы // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 10. – С. 1095–1099.
- Бахтин Н. П. Климатические особенности и агроклиматические ресурсы Тувинской АССР // Сборник работ Красноярской гидрометеорологической обсерватории. – 1968. – № 1. – С. 26–68.
- Кушев С. Н. Рельеф // Природные условия Тувинской Автономной области. – М.: АН СССР, 1957. – Вып. 3. – С. 11–14.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. – 447 с.
- Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. – Л., 1964. – Т. 3. – 222 с.
- Воронов А. Г. Геоботаника. – М.: Высшая школа, 1973. – 385 с.
- Самбуу А. Д., Аюнова О. Д. Стадии пастбищной дигрессии в сухих степях Тувы // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2016. № 5–2. – С. 293–295; URL: <http://applied-research.ru/ru/article/view?id=9241>
- Мальшев Л. И. Флора СССР. – Л.–М.: Изд-во АН СССР, 1972. – 302 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений // Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 375 с.

Sambuu A. D. Secondary successions of phytocenoses in steppe ecosystems of Tuva // *Ekosistemy*. 2022. Iss. 32. P. 15–23.

The study of vegetation succession under the influence of a changing anthropogenic regime is relevant both theoretically in terms of studying biodiversity and in terms of conservation of natural renewable resources. The steppe region of Central Asia, including the steppes of Tuva, supported human culture for thousands of years and during this period undergone serious climatic and social changes. In the past, this territory was sparsely populated and the low productivity of the grasses fully provided the local nomadic population with livestock products. Folk customs strictly regulated the nature of grazing – its timing, cycles and duration. Having played an exceptionally important role in the history of mankind, the steppe was the first of all other landscapes to be on the verge of losing its original appearance and natural potential completely due to the replacement of grass ecosystems with agricultural landscapes. Currently, among the natural zones of Tuva, the steppe and forest-steppe have undergone the most severe anthropogenic transformation mainly due to grazing, plowing, fire, reservoirs and open-pit mining. This article analyzes the secondary successions of steppe ecosystems of the Republic of Tuva, which occur under the influence of external influences. The purpose of this work is to study the features of secondary successions arising under the influence of grazing, fire, during the overgrowth of deposits in the steppe ecosystems of Tuva. Phytocenoses of steppe and forest-steppe soils of the intermountain basins of Tuva are the object of the study. The key sites are located in the steppe ecosystems of the Turan-Uyuk, Central Tuva and Ubsunur basins. It is revealed that pasture succession has high mobility, reversibility and responds naturally to changes in the intensity of grazing. Moreover, the findings prove that pyrogenic and fallow successions are determined and are developing back to the original ecosystem.

Key words: pasture, fallow, succession, steppes, plant community, ecosystem, Tuva.

*Поступила в редакцию 08.11.22
Принята к печати 27.11.22*