

## ОСОБЕННОСТИ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ АЛЬПИЙЦЕВ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ХАКАСИЯ

**М.А. Полякова, А.В. Ларионов**

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,*

*630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: galatella@mail.ru, LarionovAlexey000@yandex.ru*

Петрофитные степи с участием альпийских и арктоальпийских видов представляют собой уникальный элемент степного пояса Хакасии. В высокогорьях Сибири и Средней Азии эти виды связаны с ксерокриофитными тундрами, но на территории Хакасии они встречаются в степных сообществах по сухим каменистым склонам на высоте 300–500 м над ур. м. Приводится подробная характеристика этих сообществ и анализ состава ценофлоры.

**Ключевые слова:** *степи, Хакасия, петрофитные степи, альпийские виды, плейстоценовые реликты.*

## PECULIARITY STEPPE COMMUNITIES WITH PARTICIPATION OF ALPINE SPECIES IN THE KHAKASIA

**M.A. Polyakova, A.V. Larionov**

*Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,*

*630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: galatella@mail.ru, LarionovAlexey000@yandex.ru*

The petrophytic steppes with participation of alpine and arctic-alpine species represent unique element of the steppe belt. The ranges of these species are dominantly related to dry high-mountainous tundra in Siberia and Central Asia but in the Khakasia they occur in steppe communities in dry stony slopes at altitudes of 300–500 m. In the article description of floristic features petrophyte steppe communities, their detailed characteristic and the structure analysis vegetation is resulted.

**Key words:** *steppes, Khakasia, petrophytic steppes, alpine species, Pleistocene relicts.*

### ВВЕДЕНИЕ

На большей части территории Республики Хакасия преобладает степная растительность, которая является зональной. Степи распространены в степном и лесостепном поясах, и в характере растительного покрова прослеживаются черты как высотной поясности, так и широтной зональности.

На территории республики каменистые варианты степей занимают большие пространства. Как правило, они приурочены к склонам южных ориентаций или встречаются по верхним выровненным эродированным частям склонов гор и увалов.

Одним из уникальных элементов петрофитной степной растительности выступают степи с участием сниженных альпийцев. На своеобразии их флористического состава влияет комплекс экологических процессов, таких как интенсивность выветривания, особые режимы тепло- и влагообеспечения, степень сформированности почвенного покрова. Также большое влияние имеют сложные ботанико-географические связи Хакасии, обеспечившие обогащение степной флоры альпийскими и арктоальпийскими видами.

Одно из первых упоминаний о сообществах с участием реликтовых видов, часть которых относится к сниженным альпийцам, на территории Хакасии было в работах В.В. Ревердатто (1940, 1960).

Позднее уникальность сообществ с участием альпийцев отражена в ходе анализа развития флоры Средней Сибири в работе К.А. Соболевской (1941). Реликтовые перигляциальные комплексы были ею обнаружены и описаны в 1936 г. на окраинах Хакасских степей. Выделены следующие типы: 1) осоково-разнотравные болотистые луга; 2) кобрезиево-кустарниковые заросли; 3) кустарниково-болотно-степной комплекс. Большой интерес в концентрации элементов альпийской флоры представляет ассоциация каменистой степи, преимущественно распространенная на крутых каменистых склонах южной экспозиции, на россыпях и скалах.

В коллективной монографии “Растительный покров Хакасии” (1976) степные сообщества с участием альпийцев описываются как пионерные группировки каменистых степей. Авторы указывают, что наиболее часто они встречаются в предгорьях Кузнецкого Ала-

тау, но более подробная характеристика и ареал распространения сообществ не отражены.

В статье А.В. Положий (1999) дается общая характеристика гляциальных реликтов Приенисейских степей, приводится их уточненный список, основанный на более ранних работах В.В. Ревердатто. Также подобные сообщества были представлены в работе А.Ю. Королюка и Н.И. Макуниной (1998), где была дана характеристика сообществ, описанных с территории Ширинского и Орджоникидзевского районов, расположенных на севере Хакасии. Авторами выделена новая ассоциация *Androsaco dasyphyllae-Caricetum pediformis* и две субассоциации (*A.d.-C.p. caricetosum humilis*, *A.d.-C.p. helictotrichetosum desertorum*). Ссылаясь на отсутствие хорошо проработанной классификации, на момент написания статьи, авторы отнесли сообщества к союзу *Caraganion altaicae* Arbuzova et Zhitl. 1987, порядку *Stipetalia sibiricae* Arbu-

zova et Zhitl. 1987, но окончательно их место в системе синтаксонов в этой работе не было определено. В более поздней публикации Н.И. Макуниной (2006) эти сообщества были отнесены к классу *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. ex Korotkov 1991, порядку *Helictotrichetalia schelliani* Hilbig 2000, одноименному союзу *Helictotrichion schelliani* Hilbig 2000 и подсоюзу *Kitagawio baicalensis-Caricenion pediformis* Korolyuk et Makunina 2006.

Цель настоящей работы – на основе более географически обширного материала проанализировать особенности флорофитоценоотического разнообразия сообществ с участием сниженных альпийцев и установить их ботанико-географические связи с сообществами высокогорных степей, а также уточнить синтаксономическое положение данных сообществ в соответствии с современной системой классификации.

## ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ

Хакасия занимает площадь 61.9 тыс. км<sup>2</sup> и вытянута с севера на юг на 450 км. Территория республики оконтурена естественными, довольно четко выраженными рубежами. На западе отделена системой гор Кузнецкого Алатау. Южная граница идет по осевому гребню Западного Саяна и его ответвлениям – Кантегирскому и Сабинскому хребтам. На востоке республику отделяют Джебашский хребет и воды Енисея, а на севере она не имеет ярко выраженных границ. Здесь она пересекает степные пространства Чулымо-Енисейской котловины, которая представляет собой естественный выход на широкие просторы Сибири (Николькая, 1968).

Расположенная в зоне Алтае-Саянских палеозойских складчатых сооружений, Хакасия отличается сложным геологическим строением и разнообразием рельефа. В ее пределах выделяют два основных типа геотектонических структур – Минусинскую котловину и примыкающие к ней складчатые системы Западного Саяна и Кузнецкого Алатау.

Центральную, наиболее пониженную область (250–300 м) занимает собственно Минусинская котловина. Имея общие размеры 280 × 120 км, она заходит в пределы Хакасии своим меньшим, западным участком. Отличается равнинным, но сильно пересеченным эрозионным рельефом. Отдельные

участки котловины носят различное название: Кайбальская степь, Уйбатская, или Абаканская степь (северо-западная часть последней называется Карасукской степью). Кайбальская степь охватывает холмистый водораздел между Енисеем и Абаканом (Бейский и Алтайский районы). Уйбатская степь занимает левобережье р. Абакан в пределах Усть-Абаканского, Аскизского и Таштыпского районов. Здесь водораздельные пространства заняты холмами и увалами, которые поднимаются над окружающей долиной на 300–400 м, имея часто довольно крутые склоны.

Климат Хакасии резко континентальный с холодной зимой и жарким летом, что обусловлено как особенностью географического положения, так и специфическими условиями рельефа. В холодное время года здесь преобладает ясная сухая и очень морозная погода. Летом погода жаркая, умеренно ясная, маловетренная.

Формирование почвенного покрова тесно связано с периодом альпийского орогенеза. По мере поднятия горных районов и дифференцировки климата, в связи с нарастанием похолодания и сухости почвы степных впадин преобразовались в малогумусные, маломощные карбонатные разновидности (Никольская, 1968; Растительный покров..., 1976).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовательские работы проводились на территории Аскизского и Усть-Абаканского районов Республики Хакасия (южная и юго-западная части). В анализ было включено 60 полных геоботанических описаний, собранных в ходе полевых работ 2011 г. (в таблице приводятся наиболее типичные описания сообществ). Описания выполнены по стандартной ме-

тодике, на площадках 100 м<sup>2</sup> (Полевая геоботаника, 1964, 1972; Миркин, Наумова и др., 2000).

Из геоботанических описаний создана база данных на основе TURBO (VEG) (Hennekens, 1996). Классификация проведена методом Браун-Бланке (Westhoff, van der Maarel, 1973) с использованием JUICE 7.0. Дополнительно использованы более поздние источ-

Сообщества ассоциации *Androsaco dasyphyllae-Caricetum pediformis* и субассоциации *A.d.-C.p. helictotrichetosum desertorum*

Номер описания в базе	40	300	230	58	238	302	59	277	1501	1488	183	1484	173	1495	1487	1482	1481	281	90	280	279		
Высота над уровнем моря, м	615	442	697	646	684	523	656	785	537	682	741	782	653	506	713	798	786	802	592	840	875		
Экспозиция, град	285	135	180	180	120	180	120	180	150	180	120	180	135	135	180	180	300	300	315	330			
Крутизна склона, град	3	3	3	1	3	5	3	5	4	3	12	3	3	3	7	10	8	3	3	5	3		
Выходы материнских пород, %	40		20		10		60	17		17		17		17		12							
Щебень, %	10	50	80	50	30	60	30	60	80	60	80	50	70	80	95	80	50	60	60	60	10		
Покрывтие травяного яруса, %	30	30	20	20	40	20	30	55	35	30	35	30	30	30	35	30	25	40	50	30	30		
Количество видов в описании	37	33	40	37	40	36	46	43	31	39	42	46	47	23	30	34	26	34	65	34	30		
Площадь описания, м <sup>2</sup>																							
Номер столбца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23

100

Д.в. ассоциации *Androsaco dasyphyllae-Caricetum pediformis*

<i>Kobresia filifolia</i>	-hl	+	2	.	.	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Festuca sibirica</i>	-hl	.	1	.	2	2	2	.	1	2	1	2	.	1	1	+	2	1	2	1	2	2	2
<i>Allium stellerianum</i>	-hl	.	+	.	+	+	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.
<i>Androsace dasyphylla</i>	-hl	.	1	1	1	+	1	.	1	2	1	1	1	2	+	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arctogeron gramineum</i>	-hl	+	2	+	1	2	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Minuartia verna</i>	-hl	+	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.
<i>Oxytropis intermedia</i>	-hl	.	+	.	2	1	.	1	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca lenensis</i>	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Д.в. субассоциации *A.d.-C.p. helictotrichetosum desertorum*

<i>Helictotrichon desertorum</i>	-hl	.	1	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Scorzonera radiata</i>	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sanguisorba officinalis</i>	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tephrosotis integrifolia</i>	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pedicularis sibirica</i>	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Д.в. союза *Eritrichio pectinati-Selaginellion sanguinolentae*

<i>Thymus serpyllum</i>	-hl	+	2	+	.	2	+	2	2	+	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2
<i>Youngia tenuifolia</i>	-hl	.	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alyssum obovatum</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Silene graminifolia</i>	-hl	.	+	2	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Potentilla sericea</i>	-hl	.	+	2	+	1	+	+	+	+	+	+	2	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Elytrigia geniculata</i>	-hl	.	2	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Alyssum lenense</i>	-hl	.	.	+	.	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Orostachys spinosa</i>	-hl	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Д.в. порядка *Helictotrichetalia schelliani*

<i>Carex pediformis</i>	-hl	.	+	.	.	.	2	2	2	+	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Thalictrum foetidum</i>	-hl	+	.	+	.	.	+	+	1	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+



Номер описания в базе	40	300	230	58	238	302	59	277	1501	1488	183	1484	173	1495	1487	1482	1481	281	90	280	279	Постоян- ство			
Высота над уровнем моря, м	615	442	697	646	684	523	656	785	537	682	741	782	653	506	713	798	786	802	592	840	875				
Экспозиция, град		285	135	180	180		120	180		150	180	120	180	135	180	180	300	300	315	330					
Крутизна склона, град		3	3	3	1		3	5	4	3	12	3	3	7	10	8	3	3	3	5	3				
Выходы материнских пород, %	40			20			10		60	17		17				12									
Щебень, %	10	50	80	50	30	60	30	60	80	60	80	80	50	70	80	95	80	50	60	60	10				
Покрывле травяного яруса, %	30	30	20	20	40	40	20	30	55	35	30	35	30	30	35	30	25	40	50	30	30				
Количество видов в описании	37	33	40	37	40	36	46	43	31	39	42	46	47	23	30	34	26	34	65	34	30				
Площадь описания, м <sup>2</sup>																									
Номер столбца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23		
<i>Kitagawia baicalensis</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	II
<i>Pulsatilla turczaninowii</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	
<i>Elytrigia lolioides</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	
<i>Leontopodium ochroleucum</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	V
<i>Aster alpinus</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	V
<i>Dianthus versicolor</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	II
<i>Allium vodopjanovae</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Astragalus austriacus</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Linaria altaica</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Saussurea salicifolia</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	IV
<i>Polygala sibirica</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	IV
<i>Dracocephalum discolor</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Oxytropis strobilacea</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	II
<i>Chamaerhodos erecta</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Scutellaria galericulata</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Iris biglumis</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Artemisia gmelinii</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Achnatherum sibiricum</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I
<i>Onosma simplicissima</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	IV
<i>Euphorbia alpina</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	II
<i>Linum perenne</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	II
<i>Dracocephalum peregrinum</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	II
<i>Viola dissecta</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	II
<i>Leibnitzia anandria</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	II
<i>Hedysarum setigerum</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	IV
<i>Iris ruthenica</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	III
<i>Phlomis tuberosa</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I



ники, содержащие современные подходы к данному методу классификации (Миркин и др., 1989; Dierschke, 1994). Номенклатура синтаксономических единиц выполнена в соответствии с Кодексом фитоценологической номенклатуры (Weber et al., 2000).

Для определения и описания синтаксонов использовались диагностические виды, которые включают комбинацию характерных дифференциальных и константных видов (Westhoff, van der Maarel, 1973). В исследовании применялись: шкала проективного покрытия Браун-Бланке (r – единичные особи, + – <1 %, 1 – 1–5 %, 2 – 5–25 %, 3 – 26–50 %, 4 – 51–75 %, 5 – 76–100 %) и шкала постоянства: + – (1–10 %),

## РЕЗУЛЬТАТЫ КЛАССИФИКАЦИИ И ХАРАКТЕРИСТИКА СИНТАКСОНОВ

Класс *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. ex Korotkov 1991

Порядок *Helictotrichetalia schelliani* Hilbig 2000

Союз *Eritrichio pectinati–Selaginellion sanguinolentae* Ermakov et al. 2006

Ассоциация *Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis* Korolyuk et Makunina 1998

Субассоциация *A.d.–C.p. helictotrichetosum desertorum* Korolyuk et Makunina 1998

Сообщества ассоциации *Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis* объединяют петрофитные низкотравные степи, расположенные в диапазоне высот от 500 до 850 м над ур. м. Диагностическую группу ассоциации слагают: *Kobresia filifolia*, *Festuca sibirica*, *F. lenensis*, *Allium stellerianum*, *Androsace dasyphylla*, *Arctogeron gramineum*, *Minuartia verna*, *Oxytropis intermedia* (см. таблицу). Сообщества распространены по верхним выровненным и привершинным частям склонов преимущественно южной и юго-восточной ориентации. Почвенный горизонт, как правило, слабо развит, его глубина в среднем 5–8 см, ниже начинаются подстилающие породы. Щебенистость составляет от 30 до 85 %. Нередко наблюдаются выходы материнских пород на поверхность, покрытие которых в среднем колеблется от 25 до 45 %.

Кустарниковый ярус отсутствует, лишь единично в некоторых описаниях встречается *Caragana pugnata* и *Cotoneaster melanocarpus*. Травяной ярус с общим проективным покрытием от 25 до 65 % образован двумя подъярусами. В первом разреженном подъярусе высотой 20–35 см и покрытием 5–8 % преобладают злаки – *Helictotrichon desertorum*, *Stipa krylovii*, *Elytrigia geniculata*, а также представители разнотравья – *Adenophora rupestris*, *Bupleurum scorzoniferolium*, *Kitagawia baicalensis*, *Veratrum nigrum*, *Artemisia commutata*. Наибольшим флористическим разнообразием представлен второй подъярус, средняя высота которого колеблется от 5 до 12 см, покрытие составляет 20–50 %. Основу подъяруса слагает группа петрофитных (как

I – (11–20 %), II – (21–40 %), III – (41–60 %), IV – (61–80 %), V – (81–100 %).

Для характеристики экологических свойств местообитаний и распространения синтаксонов проведен экологический и фитоценологический анализ флористического состава. Для выявления географических связей сообществ каменистых степей использованы хронологические группы (типы географических элементов флоры), выделенные на основании общих принципов, изложенных в работах Ю.Д. Клеопова (1941, 1990), А.И. Толмачева (1974), Б.А. Юрцева, Р.В. Камелина (1991). В основу также была положена система, разработанная Л.И. Малышевым и Г.А. Пешковой (1984) для анализа флоры Байкальской Сибири.

облигатных, так и факультативных) растений – *Androsace dasyphylla*, *Thymus serpyllum*, *Youngia tenuifolia*, *Alyssum obovatum*, *Gypsophila patrinii*, *Saussurea salicifolia*. С небольшим покрытием, но постоянно присутствуют *Dendranthema zawadskii*, *Eritrichium jeniseense*, *Gentiana decumbens*, *Leibnitzia anandria*, *Polygala sibirica*, *Stevenia cheiranthoides*.

Субассоциация *A.d.–C.p. helictotrichetosum desertorum* представляет мезофитный вариант ассоциации. Диагностическими видами выступают: *Helictotrichon desertorum*, *Scorzonera radiata*, *Sanguisorba officinalis*, *Tephrosia integrifolia*, *Pedicularis sibirica*. Здесь несколько уменьшается роль петрофитных видов, характерных для типичных, более сухих сообществ ассоциации. В то же время появляется комплекс ксеро-мезофитов и мезоксерофитов – *Veratrum nigrum*, *Vicia multicaulis*, *Primula cortusoides*, *Polygala comosa*, *Artemisia tanacetifolia*, характеризующий более влажные условия существования сообществ. Таким образом, согласно нашим данным, а также современной системе классификации, сообщества (с участием сниженных альпийцев) отнесены к классу луговых и настоящих степей, распространенных в Центрально-Азиатской подобласти степной области Евразии – *Cleistogenetea squarrosae*. Диагностические виды класса (*Stipa krylovii*, *Poa botryoides*, *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *Artemisia frigida*, *Goniolimon speciosum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Heteropappus altaicus*, *Caragana pugnata*, *Koeleria cristata*, *Ephedra monosperma*, *Veronica incana*, *Agropyron cristatum*), как правило, немногочисленны, но постоянны. В свою очередь в сообществах хорошо выражены диагностические блоки порядка *Helictotrichetalia schelliani* (д.в. – *Carex pediformis*, *Thalictrum foetidum*, *Artemisia commutata*, *Schizonepeta multifida*, *Galium verum*, *Pulsatilla patens*, *Bupleurum multinerve*, *B. scorzoniferolium*, *Helictotrichon schellianum*), а также союза *Eritrichio pectinati–Selaginellion sanguinolentae* (д.в. – *Thymus serpyllum*, *Youngia tenuifolia*, *Alyssum obovatum*, *A. lenense*, *Silene graminifolia*, *Potentilla sericea*, *Elytrigia geniculata*, *Orostachys spinosa*), объединяющего

лугово-степные петрофитные сообщества, широко распространенные в степном и лесостепном высотных поясах в Южной Сибири и Монголии.

Поскольку флористический состав является важным признаком сообществ и характеризует их флорогенетические, эколого-фитоценоотические и географические особенности, был проведен анализ ценофлоры описанных сообществ. Ценофлора изучаемых сообществ насчитывает 179 видов, средняя видовая насыщенность сообществ составляет 35–40 видов на 100 м<sup>2</sup>, максимальная насыщенность – 65 видов на 100 м<sup>2</sup>.

Высокий показатель видового богатства демонстрирует не только разнообразие экологических и фитоценоотических особенностей сообществ, но и выявляет уникальные сочетания видов различной экологии, географии, а также указывает на флорофитоценоотические и ботанико-географические связи степей с другими типами сообществ. Более 80 % видового состава относится к трем, ведущим в степном поясе, фитоценоотическим группам: лугово-степной, степной и горно-степной.

Наиболее широко представленная лугово-степная группа включает 77 видов (43 %) и объединяет виды, встречающиеся главным образом в составе зональных сообществ луговых степей и в их горных вариантах, и подчеркивает важные эколого-фитоценоотические особенности сообществ. По отношению к режиму увлажнения лугово-степная группа характеризуется умеренно сухим типом, в ней группа мезоксерофитов составляет 77 %, а ксеромезофитов – 23 %.

Хорологический спектр анализируемой группы разделяет виды на две основные крупные географические группы – североазиатскую и евразийскую. В наиболее многочисленную североазиатскую группу вошло 35 видов, распространенных главным образом на территории Северной Азии и ее регионов: южносибирско-монгольские (*Kitagawia baicalensis*, *Pedicularis sibirica*, *Vicia nervata*), южносибирско-монгольско-джунгарские (*Coluria geoides*, *Heteropappus altaicus*, *Potentilla sericea*, *Serratula marginata*, *Veronica krylovii*), южносибирско-монгольско-восточноазиатские (*Adenophora stenanthina*, *Artemisia commutata*, *A. tanacetifolia*, *Festuca sibirica*, *Gentiana decumbens*, *Leibnitzia anandria*, *Potentilla tanacetifolia*), общеазиатские (*Thalictrum petaloideum*, *Viola dissecta*) и по одному виду алтайско-саинской (*Spiraea trilobata*) и североазиатской групп (*Iris ruthenica*). Ботанико-географические связи с европейской растительностью подтверждаются участием 14 видов, относящихся к южносибирско-джунгарской группе (*Androsace maxima*, *Gypsophila altissima*, *Stipa pennata*, *Tephrosia integrifolia*, *Veronica spicata*), а также небольшое число представителей евроазиатской группы (*Carex humilis*, *Euphrasia pectinata*, *Linum perenne*); 22 вида евразийской (*Allium strictum*,

*Clausia aprica*, *Dendranthema zawadskii*, *Dianthus versicolor*, *Galium verum*, *Phlomis tuberosa*, *Phlox sibirica*, *Thymus serpyllum*, *Viola arenaria*) и 4 вида голарктической (*Androsace septentrionalis*, *Aster alpinus*, *Cerastium arvense*, *Hieracium umbellatum*) группы широко распространены в сообществах и иногда выступают в роли субдоминантов, но не доминируют над азиатскими и европейскими геоэлементами.

Группа степного ценоэлемента представлена 43 видами, что составляет 24 % от общего числа видов ценофлоры, и включает виды, широко распространенные в зональных сообществах степного типа растительности, с оптимумом в подзоне настоящих степей. Экологические группы видов по фактору увлажнения выявили преобладание ксерофитов – 63 % (*Cleistogenes squarrosa*, *Dontostemon micranthus*, *Onosma simplicissima*, *Potentilla acaulis*, *Silene graminifolia*, *Stipa capillata*, *Youngia tenuifolia*), остальные виды отнесены к группе мезоксерофитов (*Artemisia glauca*, *A. gmelinii*, *Eritrichium pectinatum*, *Scutellaria scordiifolia*, *Stevnia cheiranthoides*, *Thermopsis lanceolata*).

Хорологические группы имеют примерно такое же разделение по геоэлементам, как и в группе лугово-степных видов. Ведущая роль остается за североазиатскими видами (27 видов, составляющих 62 %): южносибирско-монгольские (*Silene jeniseensis*, *Eritrichium pectinatum*, *Elytrigia geniculata*), южносибирско-монгольско-джунгарские (*Saussurea salicifolia*, *Thermopsis lanceolata*, *Caragana pygmaea*), южносибирско-монгольско-восточноазиатские (*Agropyron cristatum*, *Carex korshinskyi*, *Pulsatilla turczaninowii*, *Oxytropis strobilacea*, *Poa botryoides*, *Stevnia cheiranthoides*), общеазиатские (*Chamaerhodos erecta*, *Cleistogenes squarrosa*, *Potentilla acaulis*, *Artemisia gmelinii*, *Orostachys spinosa*). Евразийскую группу (20 %) образуют виды евроазиатско-джунгарской (*Onosma simplicissima*, *Festuca valesiaca*), евразийской (*Artemisia scoparia*, *Linaria acutiloba*, *Thesium refractum*, *Poa transbaicalica*, *Veronica incana*) и голарктической (*Artemisia frigida*, *A. glauca*, *Koeleria cristata*, *Eritrichium villosum*) групп, двумя видами представлена азиатско-североамериканская группа (*Carex duriuscula*, *Festuca lenensis*).

Виды горно-степного ценоэлемента составляют 13 % от общего числа видов. К азиатской группе отнесено 43 % видов, это представители центрально-азиатской (*Cymbaria daurica*, *Leontopodium ochroleucum*, *Linaria altaica*, *Panzerina lanata*, *Veronica pinnata*), западно-центрально-азиатской (*Androsace dasyphylla*, *Dracocephalum peregrinum*, *Stipa orientalis*), по одному виду общеазиатской (*Vupleurum bicaule*), восточно-азиатской (*Polygala tenuifolia*) и североазиатской (*Ephedra monosperma*) групп. К эндемичным и гемизендемичным геоэлементам (39 %) отнесены *Adenophora rupestris*, *Allium stellerianum*, *Arctogeron gramineum*, *Dracocephalum discolor*, *Helictotrichon altaicum*, *Oxytropis intermedia*, *O. reverdattoi*, *Polygala tenuifolia*. Слабые



связи с европейской растительностью в группе степного ценоэлемента представлены *Alyssum lenense*, *Kochia prostrata*, *Gypsophila patrinii*.

Альпийскую группу образуют криофильные мезофильные растения, произрастающие в высокогорном поясе. К этой группе относится и горно-тундровый ценоэлемент, включающий виды, широко распространенные в высокогорных тундрах.

Группа представлена видами преимущественно голарктического (*Minuartia verna*, *Potentilla nivea*) и евразийского (*Festuca ovina*, *Patrinia sibirica*) геоэлементов и по одному представителю общеазиатской (*Kobresia filifolia*) и южносибирско-монгольско-джунгарской (*Poa attenuata*) географических групп.

Небольшой вклад в разнообразие растительных сообществ вносят группы видов лугового (5%), гемибореального (5%) и лугово-дубравного (2%) ценоэлементов, не характерных в своем распространении в степных сообществах. Их роль в сообществах менее значима, чем роль лугово-степных и степных видов, но они непосредственно отражают переход и распределение исследуемых сообществ от степного пояса к лесостепному. Относительно влажности субстрата виды распределены на две экологические группы – мезофиты (*Galium boreale*, *Carum carvi*, *Sanguisorba officinalis*, *Valeriana officinalis*, *Plantago media*, *Primula cortusoides*, *Scutellaria galericula*) и ксеромезофиты (*Aster tataricus*, *Polygala sibirica*, *Inula salicina*, *Polygonatum odoratum*, *Veratrum nigrum*, *Silene nutans*, *Saussurea controversa*). При хронологическом анализе сохраняется тенденция распределения видов на два основных крупных геоэлемента – североазиатский и евразийский. Двумя видами представлен пустынно-степной геоэлемент – *Euphorbia tshuiensis* (гемизндемичный ксерофит) и *Artemisia compacta* (западно-центральноазиатский ксерофит).

Проведенный анализ состава цено- и геоэлементов всей ценофлоры показал важные ботанико-географические особенности исследуемых сообществ, их прочные азиатские связи (южносибирско-монгольские, южносибирско-монгольско-восточноазиатские, общеазиатские, восточно-азиатские, западно-центрально-азиатские, центрально-азиатские), определяющие специфику формирования ценофлоры за счет миграционных путей, связывавших Хакасию с Монголией и Восточной Азией. Они образовались в период похолодания и активных процессов орогенеза на территории как Хакасии, так и Северной Азии в целом и соответствуют концепции, предложенной И.М. Крашенинниковым (1954) о формировании ценофлор различных типов растительности (луговых степей, степей, светлохвойных лесов) в составе единой лесостепи в эпоху плейстоцена. Наряду с этим, четко выражены ботанико-географические связи с европейской растительностью, которые определяются высоким постоянством видов евросибирско-джун-

гарской, евразийской, голарктической, евросибирской, западно-палеарктической хронологических групп. Наибольшее разнообразие ботанико-географических связей видового состава степей представлено в лугово-степной фитоценотической группе. Важная роль горных регионов Алтая и Саян проявляется в наличии эндемичных и гемизндемичных видов, которая наиболее ярко выражена в группе степных ценоэлементов.

Одной из особенностей ценофлоры изучаемых сообществ является присутствие группы видов растений, произрастающих в не свойственных им условиях степного пояса (*Festuca ovina*, *Minuartia verna*, *Patrinia sibirica*, *Poa attenuata*, *Potentilla nivea*, *Dryas oxyodonta*, *Kobresia filifolia*, *Leontopodium ochroleucum*, *Gentiana decumbens*, *Cotoneaster uniflorus*, *Saxifraga sibirica*, *Scorzonera radiata*, *Silene graminifolia*). Эти растения составляют группу ледниковых реликтов, или по терминологии Д.И. Литвинова, – “сниженных альпийцев”, которые В.В. Ревердатто (1960) относит к собственно гляциальным реликтам плейстоценового периода. Наличие этих видов в степной флоре связано с тем, что на формирование флоры южной части Сибири в целом большое влияние оказывало оледенение Кузнецкого Алатау, Саян и Алтая, давшее степям Хакасии ряд элементов альпийской флоры, не характерных для современных экологических условий.

По своей экологии это световые растения, приспособленные к произрастанию в холодной и сухой почве. Их выживание и распространение в сообществах с нетипичными условиями (относительно небольшие высоты – 450–800 м над ур. м., отсутствие вечной мерзлоты) обеспечиваются совокупностью своеобразных экологических факторов, схожих с условиями высокогорных территорий. Малая влагоемкость почв по верхним частям щебнистых склонов и слабый снеговой покров зимой приводят к формированию так называемой сухой мерзлоты. В летний период почвы сильно прогреваются, что обуславливает сухость местообитаний, также этому способствует хороший почвенный дренаж, обеспечивающий быстрый сброс атмосферных осадков.

Согласно литературным данным (Ревердатто, 1940, 1960; Соболевская, 1941; Черепнин, 1956; Красноборов, 1967; Положий, 1999), в состав этой группы входит ряд высокогорных видов, основной ареал которых располагается в альпийском и горно-тундровом поясах (*Festuca ovina*, *Minuartia verna*, *Patrinia sibirica*, *Potentilla nivea*, *Dryas oxyodonta*, *Kobresia filifolia*). Здесь же присутствует группа видов, которые авторы также относят к высокогорным и арктовысогорным (*Poa attenuata*, *Leontopodium ochroleucum*, *Cotoneaster uniflorus*, *Saxifraga sibirica*, *Scorzonera radiata*, *Gentiana decumbens*, *Silene graminifolia*). По нашему мнению, вероятнее всего, в предыдущий исторический период эти виды были тесно связаны своим про-

исхождением с высокогорьями, когда в период похолодания степи и тундры существовали в едином ландшафте, так называемые тундростепи. Согласно мнению А.В. Положий (1990), эти виды дали начало новым внутривидовым формам, адаптированным к существованию в каменистых степях. По современным данным эти виды лишь отмечаются в высокогорном поясе, тогда как основной их ареал относится к степному поясу, поэтому они выделены нами в группу горно-степных видов. В то же время практически половина этих видов охватывают своим ареалом Сибирь и Центральную Азию, главным образом Монголию, и являются генетически азиатскими элементами, единичные виды имеют голарктический, евразийский и европейско-сибирский ареал.

Такое явление, как присутствие в составе степных сообществ видов, основной ареал которых находится в высокогорных альпийских зонах Сибири и Средней Азии, свойственно не только для Хакасии, но и для других Среднесибирских степей (Канской и Иркутско-Балаганской), также похожие комплексы описаны Б.А. Юрцевым (1981) для Северо-Восточной Азии. Присутствие этих видов свидетельствует не только о наличии самого факта оледенения, наблюдавшегося на данной территории и проявившегося в той или иной степени, но также указывает на пути миграции флоры в этот период.

По мнению ряда авторов (Реввердатто, 1940, 1960, 1965; Соболевская, 1941, 1946; Черепнин, 1956; Положий, Мальцева, 1970; Растительный покров..., 1976; Мальшев, Пешкова, 1984), степи существовали еще в третичное время единой широкой зональной полосой, протянувшейся от современной Средней Азии по направлению к северо-востоку, где в условиях достаточно аридного климата проходил процесс ксерофитного видообразования.

Горы Монголии и Южной Сибири в период плейстоцена играли роль центра формирования флористического состава различных сообществ холодной лесостепи, в том числе и криоксерофильных степных сообществ, что подтверждается многочисленными видами южносибирско-монгольской и южносибирско-монгольско-восточноазиатской групп.

Позднее, в период резкого похолодания, связанного с продвижением ледника в плейстоценовый период, произошло частичное вымирание теплолюбивых пустынно-степных видов. На их место пришли криоксерофиты альпийской флоры и заняли доминирующее положение в широко распространенных на территории Хакасии в тот период тундрово-степных ландшафтах. Однако стоило только начаться потеплению климата, как свое господство восстановили зональные термофильные степи. В то же время сообщества с участием криоксерофитов сумели сохраниться, несмотря на то, что площади, ими занимаемые, значительно уменьшились. В современном степном покрове Хакасии эти сообщества имеют очень разорванный ареал, но благодаря увеличению к середине материка континентальности климата, неоднородности рельефа, сообщества смогли адаптироваться и занять местообитания, преимущественно по бортам котловин, с подходящими эколого-климатическими условиями.

Несмотря на высокую значимость, сообщества уязвимы и слабоохраняемы. Лишь часть территории, где они распространены, входит в состав охранных зон заповедника "Хакасский" (кластер Камызякские степи). Расположение сообществ вблизи населенных пунктов способствует интенсивному использованию их ресурсов. Деграляция растительного покрова вызывается длительными и постоянно действующими антропогенными факторами, такими как рекреация и выпас, имеющие дигрессивное влияние. Сами сообщества не представляют богатой кормовой базы, но они нередко граничат с луговыми сообществами, подходящими для выпаса. Также отмечаются большие участки степей, подвергающиеся ежегодным палам.

Одним из наиболее реальных путей сохранения сообществ с участием реликтов – это включение в сеть особо охраняемых природных территорий различных по площади участков с сохранившимися коренными и условно-коренными сообществами.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта, № 12-04-00448-а.*

## ЛИТЕРАТУРА

- Клепов Ю.Д.** Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183–256.
- Клепов Ю.Д.** Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.
- Королюк А.Ю., Макунина Н.И.** Низкотравные каменистые степи Северо-Минусинской котловины: ассоциации *Androsaco dasyphyllae*–*Caricetum pediformis* // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 7. С. 119–127.
- Красноборов И.М.** Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1967. 379 с.
- Крашенинников И.М.** Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Географические работы. М., 1954. С. 129–173.
- Макунина Н.И.** Степи Минусинских межгорных котловин // Turczaninowia. 2006. Т. 9, вып. 4. С. 112–144.
- Мальшев Л.И., Пешкова Г.А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 264 с.

- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.** Методические указания для практикума по классификации растительности методами Браун-Бланке. Уфа, 1989. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.** Современная наука о растительности: Учеб. М., 2000. 264 с.
- Никольская Л.А.** Хакасия. Красноярск, 1968. 243 с.
- Полевая геоботаника.** Новосибирск, 1964. Т. 3. 530 с.
- Полевая геоботаника.** Новосибирск, 1972. Т. 4. 336 с.
- Положий А.В.** Гляциальные реликты во флоре Приенисейских степей // *Turczaninowia*. 1999. Т. 2, № 2. С. 46–49.
- Положий А.В., Мальцева А.Т.** Еще один рефугиум ледниковых реликтов на юге Приенисейской Сибири // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. 1970. Вып. 1, № 5. С. 24–29.
- Растительный покров Хакасии.** Новосибирск, 1976. 423 с.
- Ревердатто В.В.** Основные моменты развития послетретичной флоры в Средней Сибири // Сов. бот. 1940. № 2. С. 48–64.
- Ревердатто В.В.** Ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири в связи с историей флоры // Научные чтения памяти М.Г. Попова. Новосибирск, 1960. С. 111–131.
- Ревердатто В.В.** Плейстоценовые и степные реликты во флоре Средней Сибири // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. 1965. Вып. 4. С. 3–14.
- Соболевская К.А.** Реликтовые ассоциации ледниковой эпохи в Хакасии // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1941. Т. 73, вып. 3. С. 464–467.
- Соболевская К.А.** К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей // Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР. 1946. № 1. С. 33–40.
- Толмачев А.И.** Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 224 с.
- Черепнин Л.М.** Заметки о древних реликтах Приенисейских степей // Учен. Зап. Краснояр. пед. ин-та. 1956. Т. 5. С. 45–50.
- Юрцев Б.А.** Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии (Проблемы реконструкции криоксерофитных ландшафтов Беренгии). Новосибирск, 1981. 168 с.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В.** Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.
- Dierschke H.** Pflanzensociologie. Stuttgart: Ulmer, 1994. 683 p.
- Hennekens S.M.** TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. Lancaster: IBN-DLO. University of Lancaster, 1996. 59 p.
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P.** International code of phytosociological nomenclature. 3er ed. // *J. Veg. Sci.* 2000. V. 11.5. P. 739–768.
- Westhoff V., van der Maarel E.** The Braun-Blanquet approach // *Handb. Veg. Sci.* 1973. V. 5. P. 617–726.