

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2024, № 3, с. 216–230

<https://www.sibran.ru>

ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

DOI: 10.15372/RMAR20240304

**БИОКЛИМАТИЧЕСКИЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТЫВЫ**

Н.И. Макунина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия; natali.makunina@mail.ru

Биоклиматические районы Тывы по мере увеличения аридности климата образуют следующий ряд: семигумидный район – семиаридный район “дождевой тени” – собственно семиаридный район – аридный район; в этом ряду верхняя граница степного пояса изменяется от 900 до 2300 м над ур. м.

В работе использовано 800 геоботанических описаний степей с точной географической привязкой. Описания отнесены к 15 ассоциациям флористической классификации, эти 15 ассоциаций соотнесены с единицами эколого-фитоценотической классификации разного ранга. Описания одной ассоциации из одного биоклиматического района объединены в одну группу. В системе координат “влажнение – высота над ур. м.” построены схемы ординации 22 получившихся групп сообществ, отличия показателей проверены статистически.

Показано, что луговые, крупнодерновинные, стоповидноосоково-мелкодерновинные, мелкодерновинные и нанофитоновые опустыненные степи образуют ряд уменьшения увлажнения, где каждый элемент достоверно отличается.

Составлены ординационные схемы и описание степной растительности каждого биоклиматического района. Отмечено, что каменистые местообитания в семигумидном и аридном районах покрыты фоновыми степями. В семиаридных районах каменистые склоны степного пояса становятся “форпостами” степей соседних поясов; в лесостепном поясе они заняты петрофитными мелкодерновинными степями.

Географическое распределение степей смоделировано в MaxEnt. Показано, что ареалы степных сообществ в Тыве повторяют мозаику горных котловин и хребтов. Ареалы луговых и крупнодерновинных степей очерчивают границы лесостепных ландшафтов, мелкодерновинных степей – степной пояс, а ареал опустыненных степей указывает на опустыненно-степные ландшафты. Подсчитано, что степи в Тыве могут занимать около четверти территории.

Ключевые слова: степи, биоклиматическое районирование, ординация, потенциальный ареал, Тыва.

Для цитирования: Макунина Н.И. 2024. Биоклиматические и географические аспекты степной растительности Тывы. *Растительный мир Азиатской России*. 17(3):216-230. DOI: 10.15372/RMAR20240304

ВВЕДЕНИЕ

Тыва расположена в центре Евразии на широте 50–53°, ее протяженность с севера на юг составляет 420 км, с запада на восток – 630 км. ТERRитория Тывы принадлежит двум крупным природным единицам: Алтае-Саянской горной области (АСГО) и области бессточных котловин Северной Монголии. Граница между ними проходит по осевым хребтам нагорья Сангилен, Танну-Ола и Цаган-Шибету (Куминова, 1985). Рельеф Тывы представляет собой мозаику крупных межгорных котловин, разделенных горными хребтами разной высоты, и нагорий.

Сведения о разнообразии степной растительности Тывы обобщены в работах Э.А. Ершовой, Б.Б. Намзалова (1985) и Н.И. Макуниной (2023), описанию степной растительности отдельных рай-

онов Тывы посвящен ряд статей (Намзалов, 1979, 2015; Ершова, 1982а, б; Маскаев и др., 1985; Макунина, 2010, 2011, 2014; Макунина и др., 2007). Картосхемы ареалов степей представлены Э.А. Ершовой и Б.Б. Намзаловым (1985).

Закономерности высотного распределения растительности в горах разных климатических зон были сформулированы К.В. Станюковичем (1973). Идеальная картина высотной поясности на широте Тывы должна была бы выглядеть следующим образом: в крупных межгорных котловинах преобладают степи, склоны гор занимают лесостепные и лесные ландшафты, вершины высоких гор покрыты высокогорной растительностью. При движении с севера на юг увеличивается аридность климата: в самой северной Турано-Уюкской межгорной котловине (52° с.ш.) фон создают крупно-

дерновинные степи, в Улуг-Хемской и Хемчикской (51° с.ш.) – мелкодерновинные степи, а в Убсу-Нурской (50° с.ш.) встречаются опустыненные степи. Однако в ряде случаев реальная картина высотного распределения растительности отличается от идеальной. Приведем два примера. Турано-Уюкская и Тоджинская котловины находятся на широте 52° , но в Турано-Уюкской котловине распространены крупнодерновинные степи, тогда как в Тоджинской котловине преобладают леса. Шапшальский хребет и Кая-Хемское нагорье расположены на широте 51° , однако Шапшальский хребет почти лишен лесной растительности, а Кая-Хемское нагорье покрыто лесом. Концепция биоклиматического районирования (Поликарпов и др., 1986; Макунина, 2016) объясняет существующую мозаику районов различными характеристиками климата и, как следствие, различными закономерностями высотного распределения растительности. Ее тезисы таковы. Районы со сходными биоклиматическими характеристиками объединяют в биоклиматические секторы. В юго-западной части Тывы (горный узел Монгун-Тайга), находящейся в пределах отрога азиатского антициклона, степи господствуют от подножий до вершин гор; это аридный биоклиматический район. Восточнее основная биоклиматическая граница проходит по широтно ориентированным осевым хребтам Танну-Ола и нагорья Сангилен, она разделяет семигумидные и семиаридные биоклиматические секторы. Севернее этой границы, в семигумидном секторе, основную часть высотного диапазона гор занимают леса, южнее, в семигумидном секторе –

степи. В западной части Тывы, расположенной в семигумидном секторе, эффект “дождевой тени” барьерных горных сооружений Шапшальского хребта и хребтов Западного Саяна обуславливает более аридный климат, эту территорию мы будем называть орогенно-семиаридным районом “дождевой тени”.

Таким образом, биоклиматические районы Тывы по мере увеличения аридности климата образуют следующий ряд: семигумидный район – семиаридный район “дождевой тени” – собственно семиаридный район – аридный район, в этом ряду верхняя граница степного пояса изменяется от 900 до 2300 м над ур. м. (рис. 1).

Цель работы – выявить и проанализировать закономерности распределения степей в разных биоклиматических районах Тывы. Для достижения этой цели первостепенной задачей является определение положения степей на градиентах ведущих экологических факторов – увлажнения и теплообеспеченности и анализ полученных схем ординации с двух точек зрения: типологической (характеристика одного типа степей в разных биоклиматических секторах) и биоклиматической (характеристика всех степей одного биоклиматического района). Статистический анализ результатов позволит ответить на следующие вопросы: одинаково ли увлажнение степей одного типа в разных биоклиматических районах, действительно ли степные сообщества разного облика отличаются по увлажнению; различаются ли достоверно показатели высот распространения степей в разных биоклиматических районах. В условиях сложного

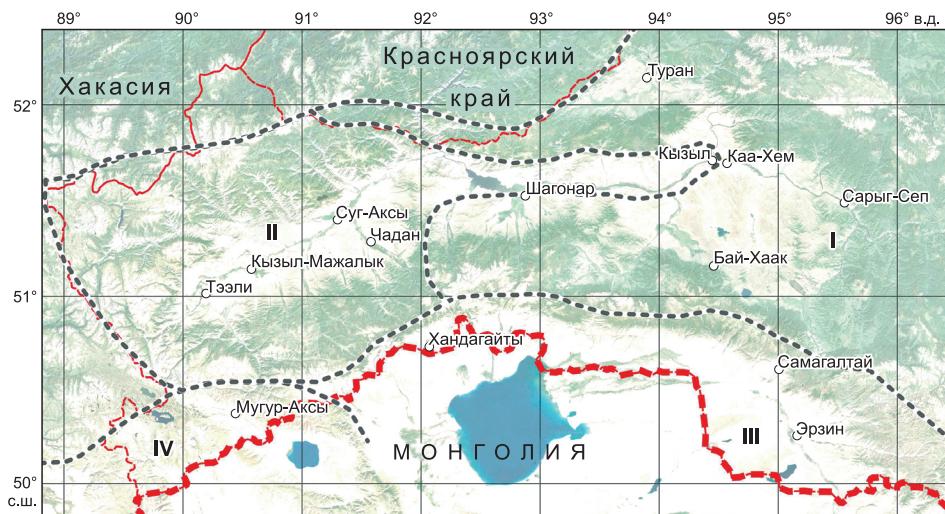


Рис. 1. Биоклиматическое деление Тывы.

I – семигумидный район, II – семиаридный район “дождевой тени”, III – семиаридный район, IV – аридный район.

Fig. 1. Bioclimatic division of Tuva.

I – semihumid district, II – semiarid district of “rain shadow”, III – semiarid district, IV – arid district.

рельефа Тывы не менее важно выявить картину географического распределения степей; для этого необходимо создать карты ареалов степных ассоциаций и выявить соотношение площадей, занятых разными типами степей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовано 800 геоботанических описаний широко распространенных в Тыве степных сообществ, они выполнены автором в период с 2000 по 2021 год. В этот массив не включены псаммофитные, гемипсаммофитные и залежные степи. Каждое описание имеет точную географическую привязку. Описания отнесены к 15 ассоциациям флористической классификации (Макунина, 2023); им в соответствие поставлены единицы эколого-фитоценотической классификации разного ранга. Описания одной ассоциации/субассоциации флористической классификации в пределах

одного биоклиматического района выделены в одну группу (табл. 1). Получено 22 группы описаний, каждая из которых обладает сходным флористическим составом и сходными климатическими характеристиками.

Ординация. В системе координат двух определяющих факторов: увлажнения и теплообеспеченности проведена прямая ординация 22 групп описаний степей. Об увлажнении степей можно судить по их флористическому составу; для перевода этого параметра в числовые показатели была применена шкала оптимумов увлажнения для растений юга Сибири, предложенная А.Ю. Королюком и реализованная А.А. Зверевым (Королюк, 2006; Зверев, 2020). В качестве косвенного критерия теплообеспеченности использованы показатели высоты над уровнем моря. Определено положение каждой группы описаний в системе координат, где ось X – показатель увлажнения в баллах, а ось Y –

Степные сообщества Тывы и их распространение по биоклиматическим районам

Main steppe communities and their occurrence across bioclimatic regions in Tyva

Типы степных сообществ	Сокращение	Районы*
Луговые степи:		
acc. <i>Adenophoro lamarkii-Caricetum pediformis</i> Makunina, Maltseva et Parshutina in Makunina II0III	acc. <i>Al-Cp</i>	I
acc. <i>Aconogono alpini-Caricetum pediformis</i> Makunina, Maltseva et Parshutina in Makunina II0III	acc. <i>Aa-Cp</i>	II, III
acc. <i>Artemisio phaeolepidis-Kobresietum myosuroidis</i> Makunina II0II	acc. <i>Ap-Km</i>	IV
Крупнодерновинные степи:		
acc. <i>Pulsatillo turczaninovii-Caricetum pediformis</i> Makunina, Maltseva et Parshutina in Makunina II0III	acc. <i>Pt-Cp</i>	I
acc. <i>Artemisio santolinifoliae-Helictotrichetum schellianum</i> Makunina II0III	acc. <i>As-Hs</i>	II, III
Стоповидноосоково-мелкодерновинные степи:		
acc. <i>Colurio geoidis-Caricetum pediformis</i> Makunina, Maltseva et Parshutina in Makunina II0III	acc. <i>Cg-Cp</i>	I, II
acc. <i>Carici pediformis-Caraganetum bungei</i> Makunina II0I0	acc. <i>Cp-Cb</i>	II, III
acc. <i>Oxytropido eriocarpae-Poetum attenuatae</i> Makunina II0III	acc. <i>Oe-Pa</i>	IV
Петрофитные мелкодерновинные степи		
acc. <i>Galio coriacei-Selaginelletum sanguinolentae</i> Ermakov et al. II006	acc. <i>Gc-Ss</i>	II
acc. <i>Androsaco dasypyllae-Agropyretum cristati</i> Makunina II0II	acc. <i>Ad-Ac</i>	III
Мелкодерновинные степи:		
acc. <i>Artemisio frigidae-Stipetum krylovii</i> Korolyuk et Makunina II009	acc. <i>Af-Sk</i>	I, II, III
субасс. <i>A.f.-S.k. convolvuletosum ammanii</i> Korolyuk et Makunina II009	acc. <i>Af-Sk ca</i>	
субасс. <i>A.f.-S.k. festucetosum valesiacae</i> Korolyuk et Makunina II009	acc. <i>Af-Sk fv</i>	III
Нанофитоновые опустыненные степи:		
acc. <i>Nanophyto grubovii-Stipetum krylovii</i> Hilbig (1987) I990 corr. Makunina II0I0	acc. <i>Ng-Sk</i>	
Галечниковошлыковые опустыненные степи:		
acc. <i>Lagochilo ilicifolii-Stipetum glareosae</i> Makunina II0I0	acc. <i>Li-Sg</i>	III
acc. <i>Astragalo brevifoliae-Stipetum glareosae</i> Makunina II0III	acc. <i>Ab-Sg</i>	IV
Восточноковыльковые опустыненные степи		
acc. <i>Elytrigio geniculatae-Stipetum orientalis</i> Makunina in Korolyuk et Makunina II009	acc. <i>Eg-So</i>	II, III

* Примечание. Биоклиматические районы: I – семигумидный, II – semi-arid region of “rain shadow”, III – semi-arid, IV – arid.

* Note. Bioclimatic districts: I – semi-humid, II – semi-arid region of “rain shadow”, III – semi-arid, IV – arid.

высота над ур. м. в метрах. Достоверность различий показателей увлажнения и теплообеспеченности между группами описаний проверена статистически.

Для каждого типа степей создана схема ординации экологических оптимумов в разных биоклиматических районах. Как экологический оптимум рассматривается 95%-й доверительный интервал среднего значения показателей увлажнения и высоты над ур. м.

Для каждого биоклиматического района Тывы построена схема ординации встреченных там степных сообществ: в системе координат “увлажнение – высота над ур. м.” их экологическая ниша изображена как прямоугольник, ограничивающий значения от 25 до 75 перцентиля; на основе анализа схем ординации составлено описание степной растительности. При сравнении спектров степей в разных биоклиматических районах использован коэффициент сходства Жаккара.

Географическое распределение степей. Одним из способов решения этого вопроса является создание модели подходящих местообитаний – потенциальных ареалов степных сообществ; потенциальный ареал всегда больше территории, реально занимаемой сообществом (Severtsov, 2013). Опубликованы сотни работ с характеристикой потенциальных ареалов растений и животных, описание потенциальных ареалов растительных сообществ встречается реже (например, Королюк и др., 2016; Корзников и др., 2019; Макунина и др., 2020; Макунина, Писаренко, 2021; Fedorov et al., 2023). Для построения моделей использован программный пакет MaxEnt (Phillips et al., 2006). Исходными данными для модели являются координаты геоботанических описаний. В качестве независимых переменных использованы биоклиматические и топографические параметры местообитаний, а также ряд характеризующих растительность индексов; использованный набор переменных подробно обсужден в статье Н.И. Макуниной и др. (2020). Оценка прогностической способности модели выполнена с помощью показателя AUC; значения AUC от 0.8 до 1.0 означают, что с вероятностью 80–100 % выбор модели соответствует фактическому выбору (Fawcett, 2006). В построенных моделях значение AUC для тренировочных и тестовых выборок лежит в диапазоне 0.96–0.99, что позволяет оценить эти модели как отличные. В результате работы алгоритма получены карты с прогнозными вероятностями присутствия сообщества в каждой ячейке раstra. Потенциальный ареал каждого типа сообществ объединяет территорию, где вероятность встретить

данное сообщество превышает 0.5. Карты потенциальных ареалов степных сообществ оформлены в программе NextGIS QGIS version 18.10.0, подсчет площадей произведен там же.

Номенклатура видов растений приводится по С.К. Черепанову (1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типологический аспект ординации. Анализ схем ординации экологических оптимумов 22 групп описаний (рис. 2) и их статистический анализ позволили уточнить характеристики степных сообществ.

В травостое **луговых степей** (электрон. прил., рис. 1) в равной мере представлены дерновинные и короткокорневищные злаки (*Festuca valesiaca*, *Helictotrichon altaicum*, *Poa botryoides*, *Phleum phleoides*), осока стоповидная (*Carex pediformis*), а также многочисленное лугово-степное и луговое разнотравье. Луговые степи широко распространены во всех биоклиматических районах Тывы. По увлажнению луговые степи разных биоклиматических районов между собой не различаются: оптимумы увлажнения составляют 57.7–58.8 баллов, различия недостоверны. Оптимумы высот варьируют от 980 до 2200 м, значения высот в разных биоклиматических районах достоверно различаются.

Внешний вид травостоя **крупнодерновинных степей** (электрон. прил., рис. 2) создают крупнодерновинные злаки *Stipa capillata* и *Helictotrichon altaicum*, на их фоне мелкодерновинные злаки и осока стоповидная (*Carex pediformis*) незаметны. Немногочисленное разнотравье представляют горностепные (*Aster alpinus*, *Coluria geoides*, *Schizonepeta multifida*) и степные (*Artemisia frigida*) виды. Крупнодерновинные степи широко распространены в семигумидном районе (I), с semiаридном районе “дождевой тени” (II) и в собственно semiаридном районе (III). Высотные оптимумы крупнодерновинных степей образуют ряд от 1000 до 1800 м, различия высот в разных биоклиматических районах достоверны. По увлажнению крупнодерновинные степи разных биоклиматических районов не различаются: оптимумы увлажнения варьируют от 54.8 до 56.0 баллов, различия недостоверны. Установлено, что значения увлажнения луговых и крупнодерновинных степей различаются достоверно.

Облик **стоповидноосоково-мелкодерновинных степей** (электрон. прил., рис. 3) определяют степные мелкодерновинные злаки (*Festuca valesiaca*, *Poa botryoides*) и осока стоповидная (*Carex pediformis*), часто присутствуют факультативные степные петрофиты (*Orostachys spinosa*, *Goniolimon*

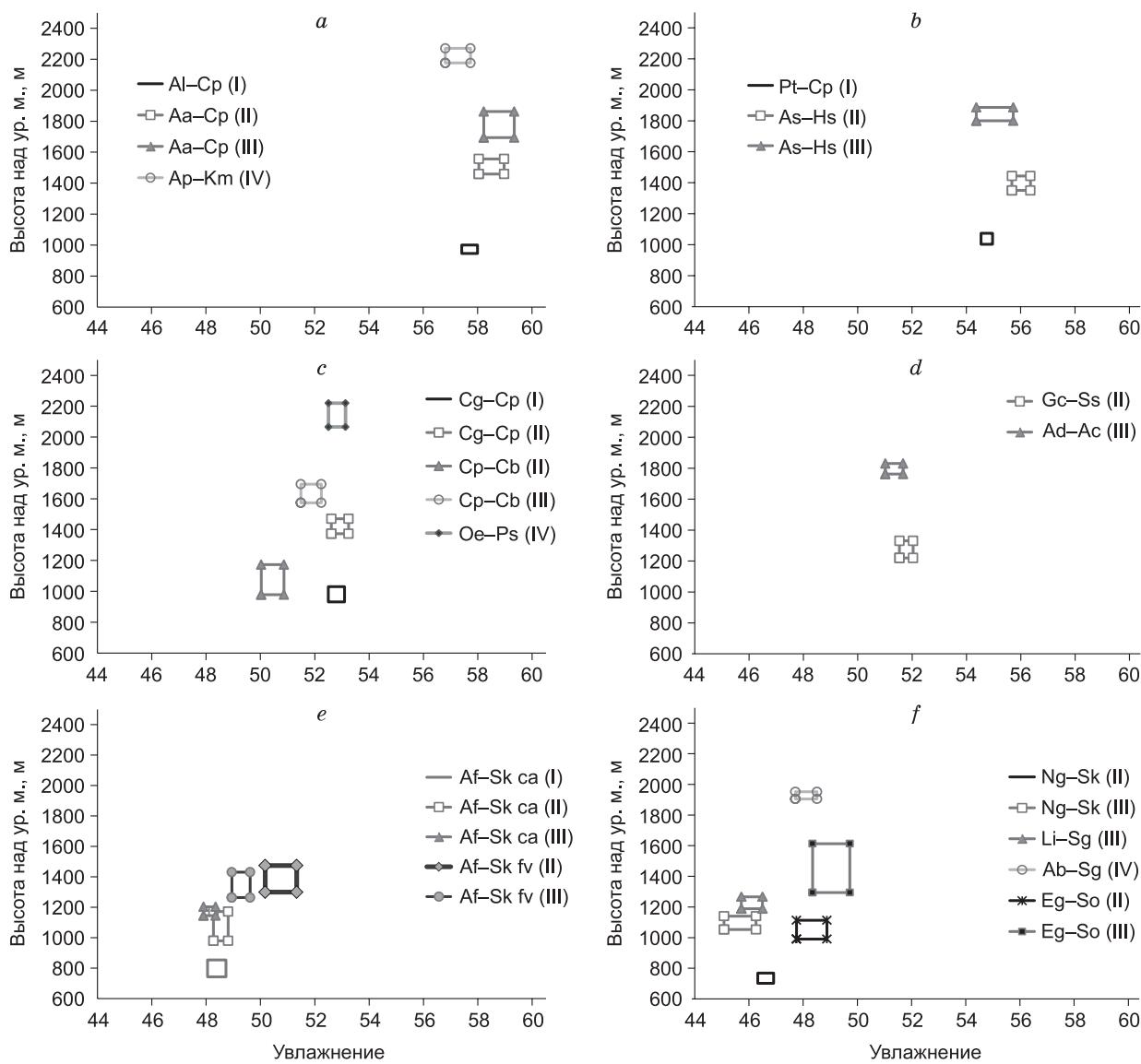


Рис. 2. Экологические оптимумы степей Тывы.

a – луговые степи, *b* – крупнодерновинные степи, *c* – стоповидноосоково-мелкодерновинные степи, *d* – мелкодерновинные петрофитные степи, *e* – мелкодерновинные степи, *f* – опустыненные степи.

Прямоугольники показывают доверительный интервал для среднего при 95%-м уровне значимости. (I) – семигумидный район, (II) – semiаридный район “дождевой тени”, (III) – semiаридный район, (IV) – аридный район. Сокращения названий синтаксонов здесь и далее см. в табл. 1.

Fig. 2. Ecological optima of Tyva steppes.

a – meadow steppes, *b* – tussock steppes, *c* – bunch-grass steppes with *Carex pediformis*, *d* – bunch-grass petrophytic steppes, *e* – bunch-grass steppes, *f* – desert steppes.

The rectangles show the confidence interval for the mean at 95% significance level. (I) – semihumid district, (II) – semiarid district of “rain shadow”, (III) – semiarid district, (IV) – arid district. To decrypt abbreviated names of syntax here and further see Table 1.

speciosum). В группу стоповидноосоково-мелкодерновинных степей перенесена ассоциация *Oe-Pa*, в работе Н.И. Макуниной (2023) она рассматривалась в группе мелкодерновинных степей. В этой ассоциации доминируют мелкодерновинные злаки, однако постоянно единично присутствуют *Carex*

pediformis и некоторые горно-степные виды (например, *Aster alpinus*), отсутствующие в других мелкодерновинных степях. В аридных и semiаридных районах АСГО стоповидноосоково-мелкодерновинные степи встречаются на плакорах, в semiгумидных районах АСГО они приурочены к ка-

менистым южным склонам; именно их обычно называют “каменистыми степями” (например, Куминова, 1960). Столовидноосоково-мелкодерновинные степи широко распространены во всех биоклиматических районах Тывы. Их высотные оптимумы варьируют от 1000 до 2200 м, различия высот в разных биоклиматических районах достоверны. Оптимумы увлажнения столовидноосоково-мелкодерновинных степей изменяются от 50.6 до 52.8 баллов, достоверно отличаются только сообщества асс. *Cp-Cb* из семиаридного района “дождевой тени” (II). Установлено, что по увлажнению столовидноосоково-мелкодерновинные степи достоверно отличаются от крупнодерновинных степей.

В семиаридном районе “дождевой тени” (II) и собственно семиаридном районе (III) на каменистых склонах широко распространены **петрофитные мелкодерновинные степи**. Их облик создают облигатные петрофиты: *Androsace dasypylla*, *Elytrigia geniculata*, *Oxytropis intermedia*, *Selaginella sanguinolenta*. Высотные отличия петрофитных мелкодерновинных степей двух семиаридных районов достоверны. Оптимумы увлажнения составляют 51.3 и 51.8 балла, по увлажнению эти степи достоверно не различаются ни между собой, ни от столовидноосоково-мелкодерновинных степей.

Внешний облик **мелкодерновинных степей** (электрон. прил., рис. 4) определяют мелкодерновинные степные злаки (*Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Stipa krylovii*) и степное разнотравье (*Artemisia frigida*, *Goniolimon speciosum*, *Potentilla acaulis*). В рамках флористической классификации мелкодерновинные степи Тывы относят к асс. *Af-Sk*. Мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk ca* маркируют степной пояс в семигумидном районе (I), семиаридном районе “дождевой тени” (II) и в семиаридном районе (III). Оптимумы высот варьируют от 800 до 1200 м над ур. м., достоверно отличаются только мелкодерновинные степи семигумидного района (I). Оптимумы увлажнения составляют 48.1–48.5 баллов, различия недостоверны. Установлено, что мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk ca* по увлажнению достоверно отличаются от столовидноосоково-мелкодерновинных степей. Более влажная субасс. *Af-Sk fv* объединяет вторичные мелкодерновинные степи, формирующиеся на месте столовидноосоково-мелкодерновинных степей в семиаридном районе “дождевой тени” (II) и семиаридном районе (III). Оптимумы их увлажнения варьируют от 49.3 до 50.7 баллов; по увлажнению мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk fv* достоверно не от-

личаются от столовидноосоково-мелкодерновинных степей.

Травостой **опустыненных степей** (электрон. прил., рис. 5) слагают степные (*Agropyron cristatum*) и опустыненно-степные (*Convolvulus ammannii*, *Gypsophila desertorum*) виды; по доминантам выделяют **нанофитоновые, галечниковоильковые и восточноковоильковые опустыненные степи**. Опустыненные степи встречаются в субаридном районе “дождевой тени” (II), в собственно субаридном районе (III) и в аридном районе (IV). По значениям увлажнения опустыненные степи образуют две достоверно отличающиеся группы. Первую составляют нанофитоновые степи и галечниковоильковые степи субаридного района (III), значения оптимумов их увлажнения варьируют от 46.3 до 46.9, опустыненные степи первой группы достоверно отличаются от мелкодерновинных степей. Вторую группу формируют восточноковоильковые степи и галечниковоильковые степи аридного биоклиматического района (IV). Оптимумы их увлажнения варьируют от 48.1 до 49 баллов, значения увлажнения этой группы опустыненных степей достоверно не отличаются от увлажнения мелкодерновинных степей.

Таким образом, луговые, крупнодерновинные, столовидноосоково-мелкодерновинные, мелкодерновинные и нанофитоновые опустыненные степи образуют ряд уменьшения увлажнения, где каждый элемент достоверно отличается. В субаридных районах Тывы (II, III) по мере увеличения каменистости местообитаний столовидноосоково-мелкодерновинные степи замещаются на петрофитные мелкодерновинные степи, значения увлажнения которых достоверно не отличаются от столовидно-мелкодерновинных степей. Мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk fv* являются антропогенным вариантом столовидноосоково-мелкодерновинных степей, что косвенно подтверждается отсутствием достоверных отличий их увлажнения. Высотные оптимумы луговых, крупнодерновинных и столовидноосоково-мелкодерновинных, а также мелкодерновинных степей субасс. *Af-Sk ca* в разных биоклиматических секторах достоверно отличаются.

При сравнении показателей увлажнения степей Тывы и степей Западно-Сибирской равнины (Королюк, 2007) выявлены следующие особенности. Оптимумы увлажнения самых сухих степных сообществ Тывы – нанофитоновых опустыненных степей – расположены вблизи верхней границы сухостепного увлажнения, которым на Западно-Сибирской равнине характеризуются мелкодерно-

винные (дерновиннозлаковые) степи. Оптимумы увлажнения тувинских мелкодерновинных степей соответствуют оптимумам увлажнения крупнодерновинных (разнотравно-дерновиннозлаковых) западносибирских степей.

Биоклиматический аспект ординации. На основе анализа ординационных рядов степных сообществ в каждом биоклиматическом районе определено положение каждой ассоциации на градиентах увлажнения и высоты над ур. м. (рис. 3–6), полученные сведения обобщены в табл. 2. Описание степной растительности биоклиматических районов выглядит следующим образом.

В семигумидном биоклиматическом районе (I) степи встречаются на высотах от 600 до 1200 м над ур. м. и входят в состав двух поясов (см. рис. 3). В степном поясе Улуг-Хемской котловины (600–900 м над ур. м.) на водоразделах господствуют мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk ca*. В лесостепном поясе (900–1200 м над ур. м.) разно-

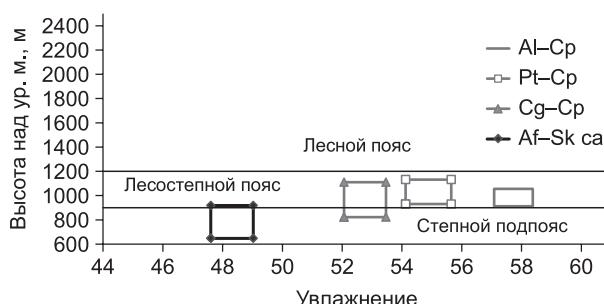


Рис. 3. Схема ординации степей семигумидного биоклиматического района Тывы.

Fig. 3. Ordination scheme of steppes of semihumid bioclimatic district in Tyva.

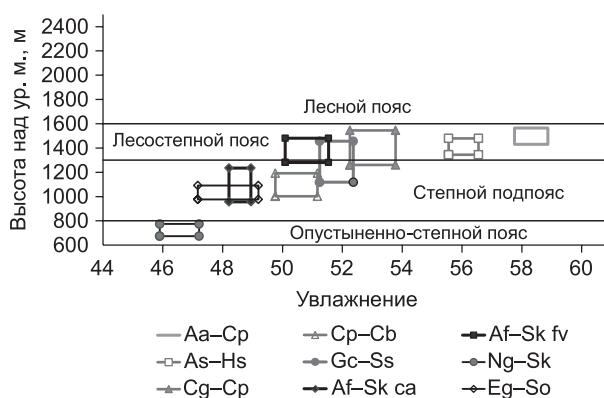


Рис. 4. Схема ординации степей семиаридного биоклиматического района "дождевой тени".

Fig. 4. Ordination scheme of steppes of semiarid bioclimatic district of "rain shadow" in Tyva.

образие степей невелико. В Турано-Уюкской котловине (900–1000 м над ур. м.) до распашки преобладали крупнодерновинные степи, очевидно, их сообщества могли быть отнесены к асс. *Pt-Cp*. Северные склоны мелкосопочников, расположенных по периферии обеих котловин, покрывают березово-лиственничные и лиственничные травяные леса; на южных склонах в зависимости от крутизны и каменистости местообитаний соседствуют столовидноосоково-мелкодерновинные степи асс. *Cg-Cp*, крупнодерновинные степи асс. *Pt-Cp* и луговые степи асс. *Al-Cp*.

Наличие semiаридного района "дождевой тени" (II) обусловлено перехватом влагонесущих масс Шашшальским хребтом и Западным Саяном. Этот район охватывает Хемчикскую котловину, а также часть долины р. Улуг-Хем, расположенную

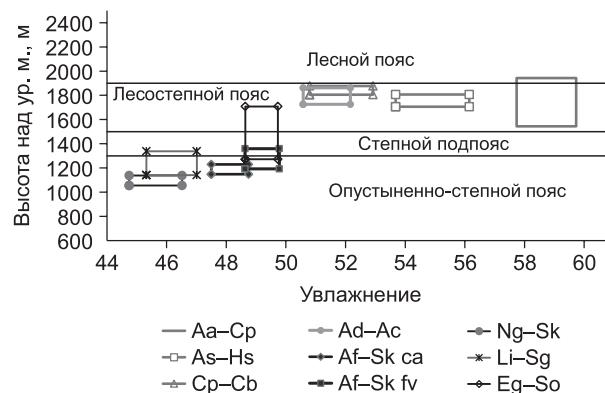


Рис. 5. Схема ординации степей semiаридного биоклиматического района Тывы.

Fig. 5. Ordination scheme of steppes of semiarid bioclimatic region in Tyva.

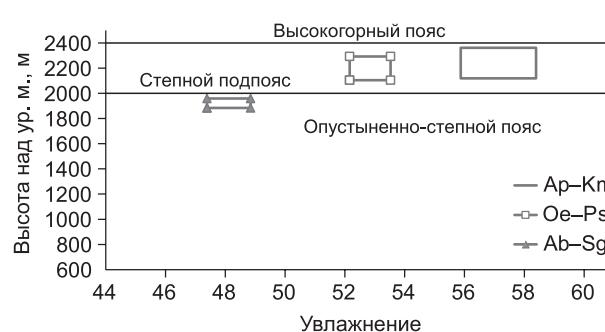


Рис. 6. Схема ординации степей аридного биоклиматического района Тывы.

Fig. 6. Ordination scheme of steppes of arid bioclimatic region in Tyva.

Таблица 2

Разнообразие степей в высотных поясах/подпоясах биоклиматических районов Тывы

Steppe diversity in altitudinal belts/sub-belts of bioclimatic districts of Tyva

пояс/ подпояс	высота, м над ур. м.	луговые степи	крупнодерно- винные степи	стоповидно- осоково- мелкодерно- винные степи	мелкодерно- винные петрофит- ные степи	мелкодерно- винные степи	опустынен- ные степи
Семигумидный район (I)							
Лесостепной	900–1200	<i>Al-Cp</i>	<i>Pt-Cp</i>	<i>Cg-Cp</i>	-	-	-
Степной	600–900	-	-	<i>Cg-Cp</i>	-	<i>Af-Sk ca</i>	-
Семиаридный район “дождевой тени” (II)							
Лесостепной	1300–1600	<i>Aa-Cp</i>	<i>As-Hs</i>	<i>Cg-Cp</i>	<i>Gc-Ss</i>	<i>Af-Sk fv</i>	-
Собственно степной	800–1300	-	-	<i>Cp-Cb</i>	<i>Gc-Ss</i>	<i>Af-Sk ca</i>	<i>Eg-So</i>
Опустыненно-степной	600–800	-	-	-	-	-	<i>Ng-Sk</i>
Семиаридный район (III)							
Лесостепной	1500–1900	<i>Aa-Cp</i>	<i>As-Cp</i>	<i>Cp-Cb</i>	<i>Ad-Ac</i>	<i>Af-Sk fv</i>	-
Собственно степной	1300–1500	-	-	<i>Cp-Cb</i>	-	<i>Af-Sk ca</i>	<i>Eg-So</i>
Опустыненно-степной	1000–1300	-	-	-	-	<i>Af-Sk ca</i>	<i>Ng-Sk,</i> <i>Li-Sg</i>
Аридный район (IV)							
Лесостепной	2100–2300	<i>Ap-Km</i>	-	<i>Oe-Pa</i>	-	-	-
Степной	1800–2100	-	-	-	-	-	<i>Ab-Sg</i>

Примечание. Аббревиатуры названий синтаксонов расшифрованы в табл. 1.*Note.* Abbreviated names of syntaxa are decrypted in Table 1.

в “дождевой тени” Уюкского хребта. Самые сухие сообщества этого района – нанофитоновые степи acc. *Ng-Sk* (см. рис. 4) – занимают подгорные шлейфы Уюкского хребта и маркируют опустыненно-степной подпояс (600–800 м над ур. м.). Собственно степной подпояс (800–1300 м над ур. м.) приурочен к Хемчикской котловине, его степная растительность разнообразна. Господствуют мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk ca*; склоны мелкосопочных гряд круты и каменисты: на южных склонах обычны восточноковыльковые опустыненные степи acc. *Eg-So*, на северных – стоповидноосоково-мелкодерновинные степи acc. *Cp-Cb* и петрофитные мелкодерновинные степи acc. *Gc-Ss*. Лесостепной пояс (1300–1600 м над ур. м.) занимает нижнюю часть окружающих котловину гор. На северных склонах луговые степи acc. *Aa-Cp* обрамляют лиственничные травяные леса; южные склоны полностью покрыты степями: в зависимости от крутизны и каменистости склона чередуются крупнодерновинные степи acc. *As-Hs*, стоповидноосоково-мелкодерновинные степи acc. *Cg-Cp* и петрофитные мелкодерновинные степи acc. *Gc-Ss*. На пастбищах в долинах рек преобладают мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk fv*.

Спектр степных сообществ семиаридного района (III) сходен со спектром степей описанного

выше района. Растительность опустыненно-степного подпояса (1000–1300 м над ур. м.), расположенного у подножия южного макросклона хребтов Танну-Ола, сложена разными степными сообществами (см. рис. 5): суглинистые участки подгорного шлейфа покрывают нанофитоновые степи acc. *Ng-Sk*, участки с песчаными почвами – мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk ca*, на каменистых мелкосопочниках преобладают галечниково-выльковые степи acc. *Li-Sg*. В собственно степном подпоясе (1300–1500 м над ур. м.) господствуют мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk fv*, на круtyх каменистых южных склонах их сменяют восточноковыльковые опустыненные степи acc. *Eg-So*. Лесостепной пояс (1600–1900 м над ур. м.) занимает среднюю часть южного макросклона хребтов Танну-Ола. Преобладающие по площади южные склоны покрыты степями: по мере увеличения крутизны и каменистости склона сменяют друг друга крупнодерновинные степи acc. *As-Hs*, стоповидноосоково-мелкодерновинные степи acc. *Cp-Cb* и петрофитные мелкодерновинные степи acc. *Ad-Ac*. Небольшие массивы лиственничных лесовются на северных склонах второго порядка, их оконтуривают луговые степи acc. *Aa-Cp*.

Аридный район (IV) охватывает высокогорный массив Монгун-Тайга. Его степная раститель-

ность своеобразна, но монотонна (см. рис. 6): на высотах 1800–2000 м над ур. м. преобладают галечноковыльковые опустыненные степи асс. *Ab-Sg*, выше их сменяют стоповидноосоково-мелкодерновинные степи асс. *Oe-Pa*. На высотах 2100–2300 м над ур. м. присутствует небольшой лесостепной анклав: южные склоны там заняты стоповидноосоково-мелкодерновинными степями асс. *Oe-Pa*, северные – лиственничниками и луговыми степями асс. *Ap-Km*.

В горах Тывы широко распространены каменистые местообитания, их растительность в разных биоклиматических районах существенно различается. В семигумидном районе (I) каменистые склоны покрыты фоновыми степями: в степном поясе – мелкодерновинными степями субасс. *Af-Sk ca*, в лесостепном поясе – стоповидноосоково-мелкодерновинными степями асс. *Cg-Cp*. В семиаридном районе “дождевой тени” (II) и семиаридном районе (III) каменистые склоны степного пояса становятся “форпостами” степей соседних поясов: на южных склонах обычны восточноковыльковые опустыненные степи асс. *Eg-So*, на северных склонах – стоповидноосоково-мелкодерновинные степи асс. *Cp-Cb*. И только в лесостепном поясе семиаридных районов (II, III) каменистые склоны покрыты специфичными петрофитными мелкодерновинными степями. В аридном биоклиматическом районе (IV) каменистые местообитания занимают плакорные сообщества: в опустыненно-степном подпоясе – галеч-

ноковыльковые опустыненные степи асс. *Ab-Sg*, в собственно степном – стоповидноосоково-мелкодерновинные степи асс. *Oe-Pa*.

Установлено, что разнообразие степных сообществ в разных биоклиматических секторах варьирует. В семигумидном районе (I) и в аридном районе (IV) отмечено по 4 ассоциации степей, в семиаридном районе “дождевой тени” (II) и семиаридном районе (III) зафиксированы степи 8 ассоциаций. Сравнение спектров степных сообществ разных биоклиматических районов показало, что наиболее своеобразной является степная растительность аридного района (коэффициент сходства со степными спектрами других биоклиматических районов составляет 0–0.08), а спектры степей семиаридного района “дождевой тени” и семиаридного района весьма схожи (коэффициент сходства 0.64).

Географическое распределение степей. Рисунки 7–11 отчетливо демонстрируют тот факт, что ареалы разных типов степных сообществ повторяют мозаику горных котловин и окружающих их горных хребтов. Ареал луговых степей представляет собой суммарный ареал трех ассоциаций: асс. *Al-Cp*, асс. *Aa-Cp* и асс. *Ap-Km*, он очерчивает границы лесостепных ландшафтов (см. рис. 7). Ареал крупнодерновинных степей объединяет ареалы двух ассоциаций: асс. *Pt-Cp* и асс. *As-Hs* (см. рис. 8), его границы в целом соответствуют границам ареала луговых степей. Ареал стоповидноосоково-мелкодерновинных степей сложен аре-



Рис. 7. Потенциальный ареал луговых степей в Тыве.

1 – ареал асс. *Al-Cp*, 2 – ареал асс. *Aa-Cp*, 3 – ареал асс. *Ap-Km*, 4 – границы биоклиматических районов.

Fig. 7. Potential area of meadow steppes in Tuva.

1 – area of ass. *Al-Cp*, 2 – area of ass. *Aa-Cp*, 3 – area of ass. *Ap-Km*, 4 – bioclimatic district boundaries.



Рис. 8. Потенциальный ареал крупнодерновинных степей в Тыве.

1 – ареал ass. *Pt-Cp*, 2 – ареал ass. *As-Hs*, 3 – границы биоклиматических районов.

Fig. 8. Potential area of tussock steppes in Tuva.

1 – area of ass. *Pt-Cp*, 2 – area of ass. *As-Hs*, 3 – bioclimatic district boundaries.

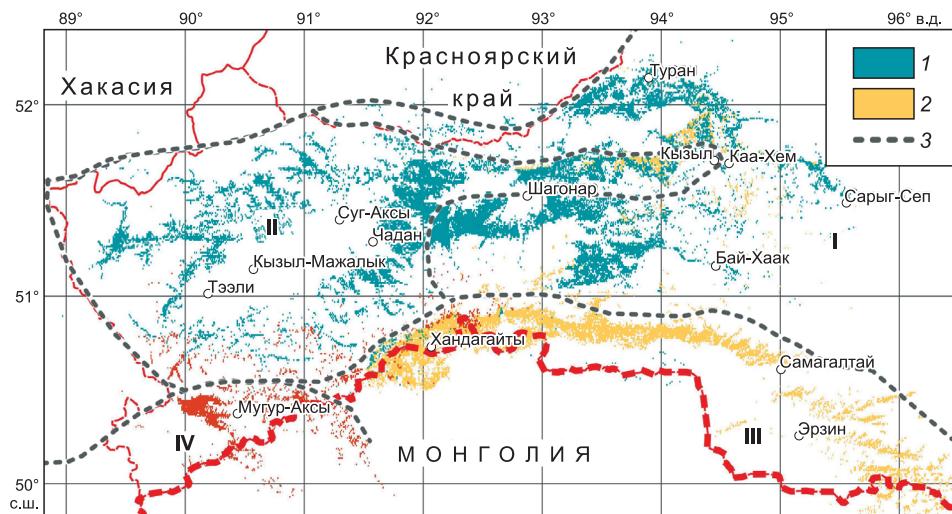


Рис. 9. Потенциальный ареал стоповидноосоково-мелкодерновинных степей в Тыве.

1 – ареал ass. *Cg-Cp*, 2 – ареал ass. *Cp-Cb*, 3 – ареал ass. *Oe-Pa*, 4 – границы биоклиматических районов.

Fig. 9. Potential area of bunch-grass steppes with *Carex pediformis* in Tuva.

1 – area of ass. *Cg-Cp*, 2 – area of ass. *Cp-Cb*, 3 – area of ass. *Oe-Pa*, 4 – bioclimatic district boundaries.

алами трех ассоциаций: ass. *Cg-Cp*, ass. *Cp-Cb* и ass. *Oe-Ps* (см. рис. 9). Они маркируют сопочные массивы, расположенные в степном поясе, а также лесостепной пояс. Ареалы ассоциаций петрофитных мелкодерновинных степей в целом совпадают с ареалами соответствующих им ассоциаций стоповидноосоково-мелкодерновинных степей. Ареал мелкодерновинных степей вычленяет степной

пояс межгорных котловин и вклинивается в лесостепной пояс по долинам рек (см. рис. 10). Ареал опустыненных степей слагают ареалы трех ассоциаций: ass. *Ng-Sk*, ass. *Li-Sg* и ass. *Ab-Sg* (см. рис. 11).

Подсчеты площадей потенциальных ареалов степей показали, что примерно четверть территории Тывы (23.5 %) представляет собой подходя-



Рис. 10. Потенциальный ареал мелкодерновинных степей в Тыве.

1 – ареал субасс. *Af-Sk fv*, 2 – ареал субасс. *Af-Sk ac*, 3 – границы биоклиматических районов.

Fig. 10. Potential area of bunch-grass steppes in Tuva.

1 – area of subass. *Af-Sk fv*, 2 – area of subass. *Af-Sk ac*, 3 – bioclimatic district boundaries.



Рис. 11. Потенциальный ареал опустыненных степей в Тыве.

1 – ареал ass. *Ng-Sk*, 2 – ареал ass. *Ab-Sg*, 3 – ареал ass. *Li-Sg*, 4 – границы биоклиматических районов.

Fig. 11. Potential area of desert steppes in Tuva.

1 – area of ass. *Ng-Sk*, 2 – area of ass. *Ab-Sg*, 3 – area of ass. *Li-Sg*, 4 – bioclimatic district boundaries.

щие для степных сообществ местообитания. Эти данные соответствуют результатам А.В. Куминовой (1985): согласно ее сведениям целинные степи занимают 19 % территории Тывы, а поля и залежи на месте степей – 3.5 %; суммарно они составляют потенциальный ареал тувинских степей (22.5 %).

Как показал анализ результатов моделирования ареалов степных ассоциаций, соотношение

разных типов степных сообществ в Тыве следующее. Наибольшую долю составляют стоповидно-осоково-мелкодерновинные (31 %), им немного уступают мелкодерновинные степи (27 %), а вот доля опустыненных степей незначительна (3 %) (рис. 12, a). Соотношение степей разных типов, определенное на основе анализа площади потенциальных ареалов, соответствует соотношению,

полученному А.В. Куминовой (1985), если принимать во внимание тот факт, что стоповидно-осоково-мелкодерновинные и мелкодерновинные степи рассматривались ею как одна группа (см. рис. 12, b).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ординация степных сообществ разных биоклиматических секторов в системе координат “увлажнение – высота над ур. м.” показала, что луговые, крупнодерновинные, стоповидноосоково-мелкодерновинные, мелкодерновинные и нанофитоновые опустыненные степи образуют ряд уменьшения увлажнения, где каждый элемент достоверно отличается.

Горные аналоги плакорных местообитаний в лесостепном поясе занимают луговые, крупнодерновинные и стоповидноосоковые степи, в собственно степном под поясе – мелкодерновинные и стоповидноосоково-мелкодерновинные степи, в опустыненно-степном под поясе – нанофитоновые опустыненные, галечниково-выльевые опустыненные и мелкодерновинные степи.

Каменистые местообитания в семигумидном районе (I) покрыты фоновыми степями: в степном поясе – мелкодерновинными степями субасс. *Af-Sk ca*, в лесостепном поясе – стоповидноосоково-мелкодерновинными степями асс. *Cg-Cp*. В североаридном районе “дождевой тени” (II) и североаридном районе (III) каменистые склоны степного пояса становятся “форпостами” степей соседних поясов: на южных склонах обычны восточноковыльковые опустыненные степи асс. *Eg-So*, на северных склонах – стоповидноосоково-мелкодерновинные степи асс. *Cp-Cb*; в лесостепном поясе каменистые склоны заняты специфичными петрофитными мелкодерновинными степями. В аридном биоклиматическом районе (IV) каменистые местообитания занимают плакорные сообщества: в опустыненно-степном под поясе – галечниково-выльковые опустыненные степи асс. *Ab-Sg*, в собственно степном – стоповидноосоково-мелкодерновинные степи асс. *Oe-Pa*.

По увлажнению петрофитные мелкодерновинные степи достоверно не отличаются от стоповидноосоково-мелкодерновинных, а восточноковыльковые опустыненные – от мелкодерновинных. Мелкодерновинные степи субасс. *Af-Sk fv* являются антропогенным вариантом стоповидноосоково-мелкодерновинных степей, что косвенно подтверждается отсутствием достоверных различий увлажнения между ними.

Высотные оптимумы степей, маркирующих лесостепной пояс (луговых, крупнодерновинных и стоповидноосоково-мелкодерновинных) в разных

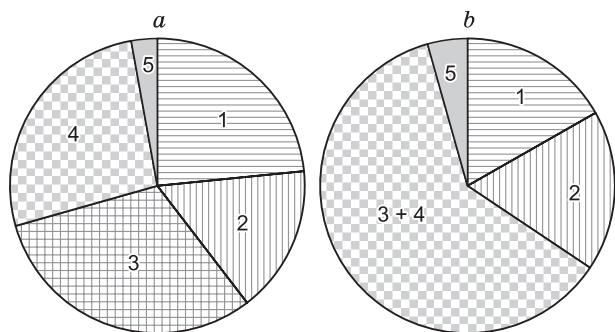


Рис. 12. Соотношение разных типов степных сообществ в Тыве.

a – по результатам моделирования ареалов, b – по данным А.В. Куминовой (1985).

1 – луговые степи, 2 – крупнодерновинные степи, 3 – стоповидноосоково-мелкодерновинные степи, 4 – мелкодерновинные степи, 3+4 – стоповидноосоковые мелкодерновинные и мелкодерновинные степи, 5 – опустыненные степи.

Fig. 12. The ratio of different steppe types in Tuva.

a – based on the results of area modeling, b – according to A.V. Kuminova (1985).

1 – meadow steppes, 2 – tussock steppes, 3 – bunch-grass steppes with *Carex pediformis*, 4 – bunch-grass steppes, 3+4 – bunch-grass steppes with *Carex pediformis* and bunch-grass steppes, 5 – desert steppes.

биоклиматических районах достоверно различаются; высотные отметки фоновых сообществ степного пояса – мелкодерновинных степей субасс. *Af-Sk* в разных биоклиматических секторах также отличаются достоверно.

Разнообразие степных сообществ в разных биоклиматических секторах различно. В семигумидном районе (I) и в аридном районе (IV) отмечено по 4 ассоциации степей, в североаридном районе “дождевой тени” (II) и североаридном районе (III) зафиксированы по 8 ассоциаций степей. Каждый биоклиматический район характеризуется уникальным набором степных сообществ. Наиболее своеобразной является степная растительность аридного района (коэффициент сходства 0–0.08), а спектры степей североаридного района “дождевой тени” и североаридного района весьма схожи (коэффициент сходства 0.64).

Ареалы степных сообществ повторяют мозаику горных котловин и окружающих их горных хребтов. Ареалы луговых и крупнодерновинных степей очерчивают границы лесостепных ландшафтов. Ареал стоповидноосоково-мелкодерновинных степей маркируют сопочные массивы в степном поясе и лесостепной пояс. Ареал мелкодерновинных степей ограничивает степной пояс межгорных котловин и вклинивается в лесостепной пояс по долинам рек. Ареал опустыненных степей очерчивает опустыненно-степной под поясом.

Подсчеты площадей потенциальных ареалов степей показали, что примерно четверть территории Тывы (23.5 %) подходит для степных сообществ. Наибольшую площадь занимают стоповидноосково-мелкодерновинные степи (31 %), им немного уступают мелкодерновинные степи (27 %), доля опустыненных степей составляет всего 3 %.

Благодарности. Исследования выполнены в рамках государственного задания № АААА-А21-121011290026-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Ершова Э.А. 1982а.** К характеристике степной растительности гор Западной Тувы. В: Растительные сообщества Тувы. Отв. ред. А.В. Куминова. Новосибирск. 109-121. [Ershova E.A. 1982. On the characteristics of steppe vegetation of the mountains of West Tuva. In: A.V. Kuminova (Ed.). Plant communities of Tuva. Novosibirsk. 109-121. (In Russian)].
- Ершова Э.А. 1982б.** Степи Уюкского хребта. В: Степная растительность и некоторые черты ее экологии. Отв. ред. А.А. Горшкова. Новосибирск. 94-108. [Ershova E.A. 1982. Steppes of Uyuk ridge. In: A.A. Gorshkova (Ed.). Steppe vegetation and some features of its ecology. Novosibirsk. 94-108. (In Russian)].
- Ершова Э.А., Намзалов Б.Б. 1985.** Степи. В: Растильный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Отв. ред. И.Ю. Коропачинский. Новосибирск. 119-154. [Ershova E.A., Namzalov B.B. 1985. Steppes. In: I.Y. Koropachinskiy (Ed.). Vegetation cover and natural forage lands of the Tuva ASSR. Novosibirsk. 119-154. (In Russian)].
- Зверев А.А. 2020.** Методические аспекты применения фитоиндикационного анализа в изучении биоразнообразия. *Сибирский экологический журнал*. 4:401-415. DOI: 10.15372/SEJ20200401 [Zverev A.A. 2020. Methodological aspects of indicator values use in biodiversity analysis. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 13(4):321-332. (In Russian)].
- Корзников К.А., Кислов Д.Е., Крестов П.В. 2019.** Моделирование биоклиматического ареала крупнотравных сообществ Северо-Восточной Азии. *Экология*. (3):196-204. DOI: 10.1134/S0367059719030090 [Korznikov K.A., Kislov D.E., Krestov P.V. 2019. Modeling the bioclimatic range of tall herb communities in Northeastern Asia. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 50(3):241-248. (In Russian)].
- Королюк А.Ю. 2006.** Экологические оптимумы растений юга Сибири. *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*. 12:3-38. [Korolyuk A.Yu. 2006. Ecological optima of plants in South Siberia. *Botanicheskie Issledovaniya Sibiri i Kazahstana = Botanical Studies of Siberia and Kazakhstan*. 12:3-38. (In Russian)].
- Королюк А.Ю.** 2007. Степная растительность предгорий Западного Алтая. *Растительность России*. (10):38-60. [Korolyuk A.Yu. 2007. Steppe vegetation (Festuco-Brometea) of Western Altai piedmonts. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. (10):38-60. (In Russian)].
- Королюк А.Ю., Лебедева М.В., Санданов Д.В., Отмаков Ю.С. 2016.** Климатическое моделирование ареалов степных сообществ Западной Сибири и Южного Урала. В: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам Пятнадцатой международной научно-практической конференции. Барнаул. 83-86. [Korolyuk A.Yu., Lebedeva M.V., Sandanov D.V., Otmakov Yu.S. 2016. Climatic modeling of the areas of steppe communities in West Siberia and the South Urals. In: Problems of botany in Southern Siberia and Mongolia: a collection of scientific articles based on the materials of the Fifteenth International Scientific and Practical Conference. Novosibirsk. 83-86. (In Russian)].
- Куминова А.В. 1960.** Растильный покров Алтая. Новосибирск. 449 с. [Kuminova A.V. 1960. Vegetation of Altai. Novosibirsk. 449 p. (In Russian)].
- Куминова А.В. 1985.** Основные черты и закономерности растительного покрова. В: Растильный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Отв. ред. И.Ю. Коропачинский. Новосибирск. 16-48. [Kuminova A.V. 1985. Main features and characteristics of vegetation cover. In: I.Yu. Koropachinskiy (Ed.). Vegetation cover and natural forage lands of Tuva ASSR. Novosibirsk. 16-48. (In Russian)].
- Макунина Н.И. 2010.** Основные типы растительных сообществ степного пояса южного макросклона Танну-Ола. *Растильный мир Азиатской России*. 1(5):49-57. [Makunina N.I. 2010. Main types of plant communities of the steppe belt of the southern macroslope of the Tannu-Ola ranges. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 1(5):49-57. (In Russian)].
- Макунина Н.И. 2011.** Высотная поясность южного макросклона Западного и Восточного Тану-Ола: основные типы растительных сообществ. *Сибирский экологический журнал*. 3:357-377. [Makunina N.I. 2011. Altitudinal zonation of the southern flank of western and Eastern Tannu-Ola Ranges: principal types of plant communities. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 4:266-282. (In Russian)].
- Макунина Н.И. 2014.** Горная лесостепь Юго-Восточного Алтая и Юго-Западной Тувы. *Растильность России*. 24:86-100. DOI: 10.31111/vegrus/2014.24.86 [Makunina N.I. 2014. Mountain forest-steppe of South-East Altai and South-West Tuva. (In Russian)].

- Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia.* 24:86-100. (In Russian)].
- Макунина Н.И. 2016.** Ботанико-географическая характеристика лесостепи Алтая-Саянской горной области. *Сибирский экологический журнал.* 3:405-413. DOI: 10.15372/SEJ20160311 [Makunina N.I. 2016. Botanical and geographical characteristics of forest steppe of the Altai-Sayan mountain region. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology.* 9(3):342-348. (In Russian)].
- Макунина Н.И. 2023.** Степи Тывы: синтаксономия и фитоценотическая характеристика. *Растительный мир Азиатской России.* 16(4):369-391. DOI: 10.15372/RMAR20230407 [Makunina N.I. 2023. Steppes of Tyva: syntaxonomy and phytocenotic characteristics. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia.* 16(4):369-391. (In Russian)].
- Макунина Н.И., Мальцева Т.В., Паршутина Л.П. 2007.** Горная лесостепь Тывы. *Растительность России.* 10:61-88. DOI: 10.31111/vegrus/2007.10.61 [Makunina N.I., Maltseva T.V., Parshutina L.P. 2007. The mountain forest-steppe of Tuva. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia.* 10:61-88. (In Russian)].
- Макунина Н.И., Егорова А.В., Писаренко О.Ю. 2020.** Построение потенциальных ареалов растительных сообществ с целью ботанико-географического районирования (на примере лесов Тывы). *Сибирский экологический журнал.* 4:517-524. DOI: 10.15372/SEJ20200409 [Makunina N.I., Egorova A.V., Pisarenko O. Yu. 2020. Drawing of potential areas of plant communities for geobotanical zoning purposes (on example of Tuva forests). *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology.* 13(4): 412-417. (In Russian)].
- Макунина Н.И., Писаренко О.Ю. 2021.** Дифференциация лесной растительности на границе биоклиматических секторов (западная часть Западного Саяна). *Turczaninowia.* 24(4):84-98. DOI: 10.14258/turczaninowia.24.4.8 [Makunina N.I., Pisarenko O.Yu. 2021. Differentiation of forest vegetation across bioclimatic sector border (western part of West Sayan Ridge). *Turczaninowia.* 24(4):84-98. (In Russian)].
- Маскаев Ю.М., Намзолов Б.Б., Седельников В.П. 1985.** Геоботаническое районирование. В: Растильный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Отв. ред. И.Ю. Коропачинский. Новосибирск. 210-247. [Maskaev Yu.M., Namzalov B.B., Sedelnikov V.P. 1985. Geobotanical zoning. In: I.Yu. Koropachinskiy (Ed.). *Vegetation cover and natural forage lands of the Tuva ASSR.* Novosibirsk. 210-247. (In Russian)].
- Намзолов Б.Б. 1979.** Закономерности высотного распределения степных сообществ Алашского плато Тувинской АССР. *Экология.* (4):43-52. [Namzalov B.B. 1979. Regularities of the altitude distribution of steppe communities of Alash plateau of Tuva ASSR. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology.* (4):43-52. (In Russian)].
- Намзолов Б.Б. 2015.** Степи Тывы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск. 295 с. [Namzalov B.B. 2015. Steppes of Tuva and South-East Altai. Novosibirsk. 295 p. (In Russian)].
- Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. 1986.** Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск. 226 с. [Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I. 1986. Climate and mountain forests of South Siberia. Novosibirsk. 226 p. (In Russian)].
- Станюкович К.В. 1973.** Растительность гор СССР. Душанбе. 309 с. [Stan'yukovich K.V. 1973. Vegetation of the mountains of the USSR. Dushanbe. 309 p. (In Russian)].
- Fawcett T. 2006.** An introduction to ROC analysis. *Journal Pattern Recognition Letters.* 27(8):861-874. DOI: 10.1016/j.patrec.2005.10.010
- Fedorov N., Zhigunova S., Shirokikh P., Baisheva E., Martynenko V. 2023.** Analysis of the potential range of mountain pine-broadleaf ecotone forests and its changes under moderate and strong climate change in the 21st Century. *Plants.* 12(21):3698. DOI: 10.3390/plants12213698
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006.** Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling.* 90(3-4):231-259. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Severtsov A.S. 2013.** Relationship between fundamental and realized ecological niches. *Biology Bulletin Reviews.* 3:187-195. DOI: 10.1134/S2079086413030080

BIOCLIMATIC AND GEOGRAPHICAL ASPECTS OF TYVA STEPPE VEGETATION

Natalia I. Makunina

Central Siberian Botanical garden, SB RAS,
Novosibirsk, Russia; natali.makunina@mail.ru

As climate aridity increases, the bioclimatic districts of Tyva form the following series: semihumid district – semi-arid district of “rain shadow” – semiarid district – arid district. In this series the upper boundary of the steppe belt varies from 900 to 2300 m above sea level. The purpose of this work is to identify and analyze the patterns of steppe distribution in different bioclimatic districts of Tyva.

800 steppe geo-referenced geobotanical relevés have been used. These relevés have been attached to 15 associations of floristic classification; units of phytocenotic classification of different ranks have been assigned to them.

Releves of one steppe association from one bioclimatic district have been brought together in one group, 22 steppe groups have been delineated.

In the mountains, mosaic of plant communities is determined by humidity and heat supply. The humidity values have been calculated according to the scale of humidity optima; as a criterion of heat supply, the values of height above sea level have been used. In the coordinate system "humidity – height above sea level", schemes of ordination of 22 steppe groups have been made; differences in their humidity and height above sea level have been statistically verified.

Meadow steppe, tussock steppes, bunch-grass steppes with *Carex pediformis*, bunch-grass steppes and desert steppes with *Nanophyton grubovii* are found to form a series of humidity decrease, the difference of neighboring steppe types is statistically significant.

Widespread in Tyva mountains stony habitats in the semihumid district are covered with background steppes. In semiarid districts, the rocky slopes of steppe belt become the neighboring belt steppe "outposts"; in forest-steppe belt, the rocky slopes wear specific petrophytic bunch-grass steppes. In the arid bioclimatic district, stony habitats retain background steppes. In terms of humidity, the petrophytic bunch-grass steppes and bunch-grass steppes with *Carex pediformis* have no significant differences.

For each bioclimatic district an ordination scheme and a description of steppe vegetation have been compiled. In semihumid and arid districts, 4 steppe associations have been noted in each of them, and 8 steppe associations have been recorded in each semiarid district. The spectra of steppe communities in each bioclimatic district are unique. The steppe vegetation of arid district is the most original (similarity coefficients are 0–0.08), and steppe spectra of semiarid districts are similar (similarity coefficient is 0.64).

The geographical distribution of the steppe associations has been modeled using MaxEnt. In the resulting models, the AUC values for training and test samples are 0.96–0.99. The potential area unites the territory where the probability of community finding exceeds 0.5.

It has been revealed that the areas of steppe communities in Tyva outline a mosaic of mountain basins and surrounding mountain ranges. The areas of meadow and tussock steppes delineate the boundaries of forest-steppe landscapes, bunch-grass steppe area limits the steppe belt, and desert steppes with *Nanophyton grubovii* or *Stipa glareosa* indicates desert-steppe landscapes.

Potential area of steppe habitats was found to hold a quarter of Tyva territory. The largest part belongs to bunch-grass steppes with *Carex pediformis* (31 %), the smallest one – to desert steppes (3 %).

Key words: steppes, bioclimatic zoning, ordination, potential area, Tyva.

For citation: Makunina N.I. 2024. Bioclimatic and geographical aspects of Tyva steppe vegetation. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 17(3):216-230. DOI: 10.15372/RMAR20240304

Acknowledgements. The research was carried out within the framework of the state task No. AAAA-A21-121011290026-9 of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS.

ORCID ID

N.I. Makunina 0000-0002-6908-8835

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The author declares no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 29.03.2024

Принята к публикации / Accepted for publication 24.05.2024

Электронное приложение см. по ссылке:

https://sibran.ru/journals/Electron_pril_Makunina_3_2024.pdf



Рис. 1. Луговая степь (Республика Тыва) (рис. 1–5 фото автора).

Fig. 1. Meadow steppe (Republic of Tyva) (Figure 1-5 photo of the author).



Рис. 2. Крупнодерновинная степь (Республика Тыва).

Fig. 2. Tussock steppe (Republic of Tyva).



Рис. 3. Мелкодерновинная степь с *Carex pediformis* (Республика Тыва).

Fig. 3. Bunch-grass steppe with *Carex pediformis* (Republic of Tyva).



Рис. 4. Мелкодерновинная степь (Республика Тыва).

Fig. 4. Bunch-grass steppe (Republic of Tyva).

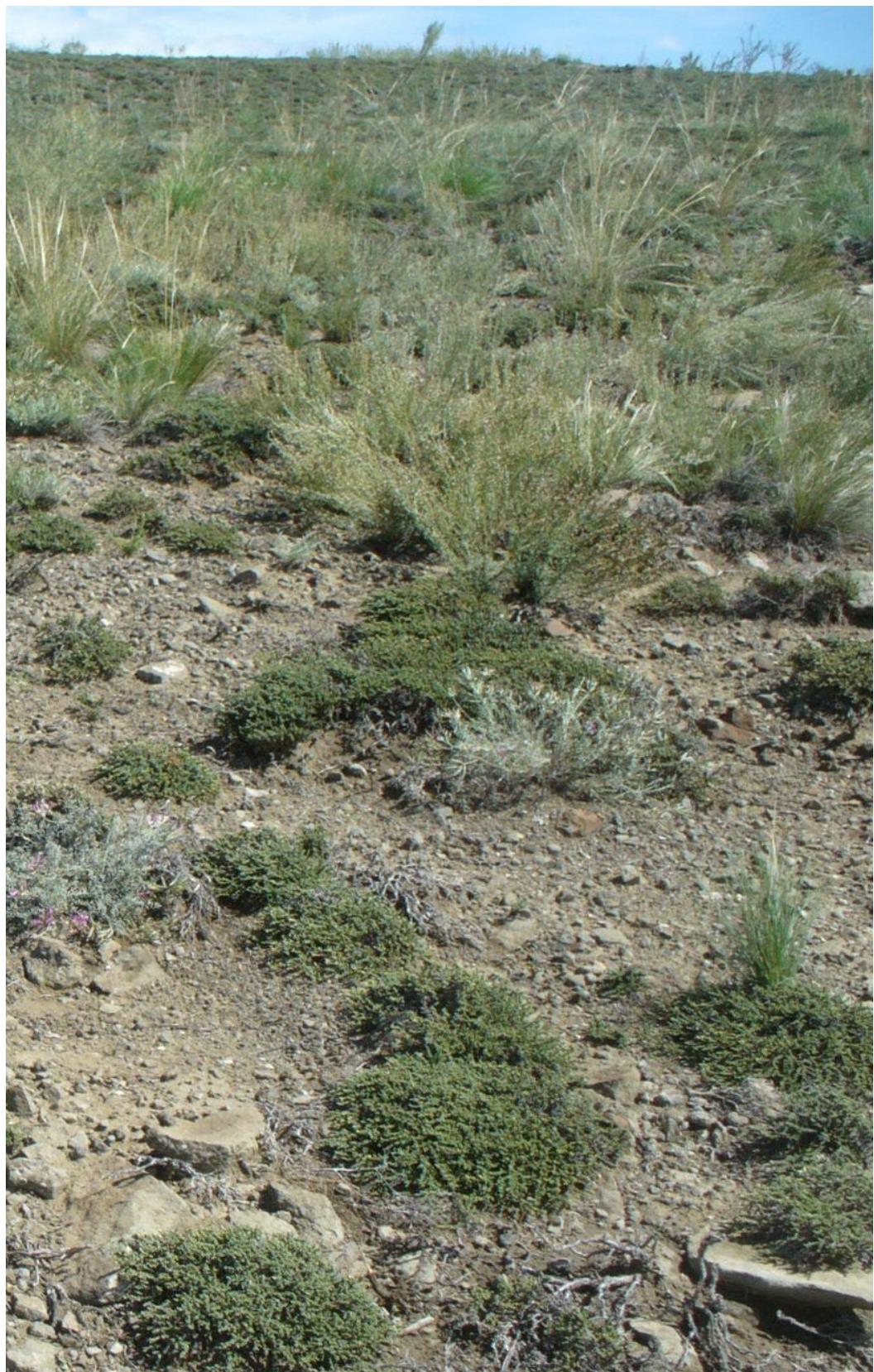


Рис. 5. Опустыненная степь (Республика Тыва).

Fig. 5. Desert steppe (Republic of Tuva).