

## О ТУНДРОСТЕПИ НА ПЛОСКОГОРЬЕ УКОК (ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ)

Н.И. Макунина, А.В. Егорова, Е.Г. Зибзеев

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: natali.makunina@mail.ru

Показано, что в аридных высокогорьях Алтая (плато Укок) существуют аналоги плейстоценовой тундростепной растительности: современные тундростепи и криофитные степи преобладают в нижней части высокогорного пояса. В рамках флористической классификации тундростепи отнесены к классу *Carici rupestris–Kobresietea bellardii* Ohba 1974, криофитные степи – к классу *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1992. Описан новый союз *Stellario petraeae–Festucion tschujensis* Makunina all. nov., объединяющий криофитные степи гор юга Сибири.

**Ключевые слова:** тундростепь, криофитная степь, высокогорный пояс, синтаксономия, Юго-Восточный Алтай.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

## TUNDRA-STEPPE ON UKOK PLATEAU (THE SOUTH-EAST ALTAI)

N.I. Makunina, A.V. Egorova, E.G. Zibzeev

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: natali.makunina@mail.ru

The analogues of Pleistocene tundra-steppe (mammoth steppe) vegetation are shown to dwell in Altai arid high mountains (plateau Ukok): contemporary tundra-steppes and cryophytic steppes prevail in low part of alpine belt. Within floristic classification framework tundra-steppe communities were ascribed to class *Carici rupestris–Kobresietea bellardii* Ohba 1974, cryophytic steppes – to class *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1992. New alliance *Stellario petraeae–Festucion tschujensis* Makunina was outlined. It unites cryophytic steppes of South Siberia mountains.

**Key words:** tundra-steppe, cryophytic steppe, alpine belt, syntaxonomy, South-East Altai.

### ВВЕДЕНИЕ

Во второй половине последнего ледникового максимума (20–15 тыс. лет назад, плейстоцен) на свободных от ледников территориях в северо-восточной части Евразии и северо-западной части Северной Америки господствовал холодный и сухой климат с незначительным количеством осадков, неглубоким снежным покровом, заметным прогреванием почвы летом и сильным выхолаживанием зимой (Guthrie, 2001).

В этих условиях складывались своеобразные флористические группировки, сочетающие криофильные и ксерофильные элементы. Согласно имеющимся реконструкциям растительного покрова позднего плейстоцена севера Евразии, там преобладали травянистые сообщества, по облику напоминающие современные степи, однако отличающиеся по составу. Основное отличие от современных степей заключалось в сочетании в составе одного сообщества собственно степных и арктоальпийских видов (Юрцев, 1974). Подобные сообщества получили название тундростепей

(Юрцев, 1974; Гитерман, 1985; Sher, 2005). Этим группировкам соответствовал особый фаунистический комплекс, получивший название мегафауны или мамонтовой фауны (Kuzmina, 2008; Sher, 2005).

Нередко тундростепь рассматривается и как ландшафтная единица. В этом случае подчеркивается, что растительный покров тундростепного ландшафта представляет сложную мозаику сообществ с контрастными экологическими требованиями: тундростепных, тундровых, степных и даже древесно-кустарниковых. Эти ландшафты служили пастбищами для многочисленных представителей мамонтовой фауны, в составе которой были смешаны виды, приуроченные ныне к тундре (северный олень), к степям (сайгак, лошадь), а также ряд вымерших видов (мамонт, шерстистый носорог).

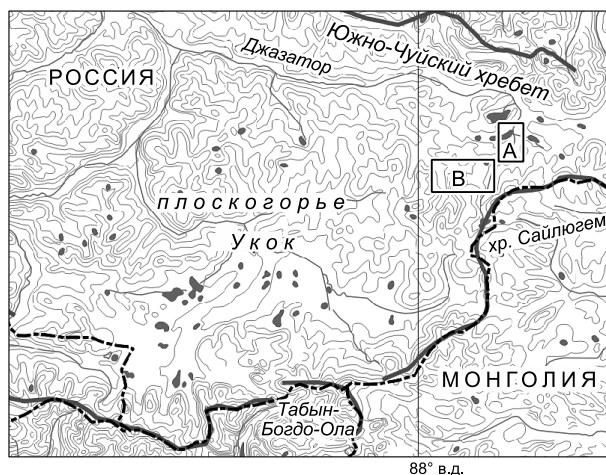
Последующее голоценовое потепление повлекло за собой широкое распространение лесной растительности, пространственное разделение

тундровых и степных группировок, вымирание части мамонтовой фауны и исчезновение тундростепных экосистем, оставивших многочисленные ископаемые и немногие живые свидетельства. К последним можно отнести находки арктоальпийских и степных видов в лесной зоне Средней Сибири (Ревердатто, 1960), арктоальпийских видов в степях Хакасии (Средняя Сибирь) (Ревердатто, 1934; Соболевская, 1946), степных группировок в тундровой зоне на северо-востоке Сибири (Юрцев, 1974, 1981).

В наше время в холодных и аридных климатических условиях, схожих с позднелейстоценовыми, существуют экосистемы, которые ряд авторов рассматривает как возможные аналоги позднелейстоценовой растительности (Chytry et al., 2019). Характерная черта их растительного покрова – участие в сложении растительных сообществ одновременно криофильных и ксерофильных видов. Присоединяясь к их мнению, мы считаем, что для разграничения собственно степной и тундрово-степной растительности наиболее важен экологический критерий; его используем для выделения современных тундростепных сообществ. В горах юга Сибири они присутствуют на Юго-Восточном Алтае и в Юго-Западной Туве. Плоскогорье Укок образует существенную часть этой территории.

Цель нашей работы – выявить аналоги плейстоценовых тундростепных сообществ на плоскогорье Укок, оценить их роль в сложении растительного покрова, описать эти сообщества, определить их место в системе Браун–Бланке.

**Характеристика района исследований.** На западе плоскогорье Укок ограничивает Катунский хребет, на юге – хр. Южный Алтай, на севере – Южно-Чуйский хребет, на востоке – хр. Сайлюгем



**Рис. 1.** Карта-схема Юго-Восточного Алтая. Ключевые участки: А – оз. Зерлюколь-Нур, В – верховья р. Жумалы.

(рис. 1). Современный рельеф плоскогорья обязан своим образованием ледникам: он представляет собой сочетание выровненных пространств и глубоко врезанных троговых долин. Водоразделы подняты на разные уровни: их высотные отметки составляют 2200–2700 м, отдельные горные гряды – 3200 м над ур. м. Выровненные пространства покрыты моренными отложениями, понижения часто занимают озера. Речные долины приурочены к древним ледниковым трогам.

Современный климат плоскогорья Укок в общих чертах сходен с позднелейстоценовым: лето холодное, зима суровая, осадков немного. Средняя температура января составляет  $-20^{\circ}\text{C}$ , средняя температура июля колеблется около  $+10^{\circ}\text{C}$  (www.worldclim.org). Среднегодовая температура ( $-8.3^{\circ}\text{C}$ ) на  $3^{\circ}$  ниже, чем в общепризнанном алтайском “полюсе холода” Кош-Агаче. Сумма температур за теплый период на высоте 2300–2600 м над ур. м. изменяется от 850 до 950  $^{\circ}\text{C}$ , выше 2600 м над ур. м. – не превышает 800  $^{\circ}\text{C}$ . Зимой крутые северные склоны ( $>30^{\circ}$ ) почти все время находятся в тени, а крутые склоны южной экспозиции получают в два раза больше солнечной радиации, чем горизонтальные поверхности; летом солнечная радиация распределяется более равномерно. Годовое количество осадков варьирует от 200 до 300 мм, лишь половина из них выпадает летом. Такие величины характерны для развития степной растительности и нетипичны для горно-тундровой, однако именно тундры покрывают большую часть плоскогорья. Этот факт обусловлен локальными особенностями климата и рельефа, а также сплошным распространением неглубоко залегающих многолетнемерзлых пород: в условиях прохладной летней погоды и при наличии неглубокого водоупорного горизонта даже небольшие суммы осадков приводят к переувлажнению. Большие скорости ветра в холодное время года определяют метелевое распределение твердых осадков: с верхних участков наветренных юго-западных склонов снег перевевается в сторону подветренных северо-восточных (Харламова, 2004).

Район наших исследований расположен в северо-восточной части плоскогорья Укок в верховьях рек Жумалы и Джазатор; высотные отметки варьируют от 2200–2300 до 2700–2800 м и охватывают весь высотный диапазон высокогорного пояса.

**Первый ключевой участок** находится рядом с оз. Зерлюколь-Нур и представляет собой выровненную территорию (2200–2300 м) с небольшими озерами, соединенными короткими речками – безымянными истоками р. Джазатор. Озера разделяют невысокие моренные гряды, увеличивающиеся по высоте ближе к горным хребтам.

**Второй ключевой участок** (2300–2800 м) расположен в междуречье верховьев р. Жумалы и ее безымянного притока. Реки текут в троговых долинах: р. Жумалы – с юга на север, ее безымянный приток – с востока на запад. Длина притока около 10 км, в верховьях он выходит на водораздел с высотами 2700–2800 м. Долина р. Жумалы на этом отрезке имеет четковидную форму: ее расширенные участки заболочены или заняты не-

большими озерами, крутые борта суженных образованы ригелями. Ширина долин варьирует от 300 м до 1 км, днища покрыты моренными отложениями, образующими группы невысоких полого-склонных холмов. Крутые склоны трогов представляют собой выходы коренных пород, в разной степени перекрытые щебнем: он отсутствует на очень крутых склонах и образует скопления на пологих.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа основана на 74 геоботанических описаниях растительных сообществ ороплакоров (пологих склонов разной экспозиции) и крутых световых склонов, выполненных Н.И. Макуниной в 2016 г. Изучение растительных сообществ ороплакоров позволило выявить высотно-поясные типы сообществ высокогорного пояса и определить роль в них ксерофитов и криофитов. Крутые световые склоны в высокогорьях являются потенциальными местообитаниями для ксерофильных видов, их изучение дало возможность вычленить и более полно изучить степную составляющую высокогорной растительности.

Спектры соотношения криофильных и ксерофильных видов составлены с учетом активности видов в понимании Л.И. Малышева (1973). Классификация проведена по методике Браун-Бланке (Westhoff, 1978) с помощью программ MEGATAB (Hennekens, 1996) и TWINSPAN (Hill, 1979). Проективное покрытие видов представлено в процен-

тах. Названия синтаксонов даны в соответствии с “Кодексом фитосоциологической номенклатуры” (Weber, 2000). Для подтверждения флористического своеобразия нового союза дополнительно использовано 1876 опубликованных и неопубликованных описаний авторов, отнесенных к синтаксонам порядка *Helictotrichetalia schelliani*. При кластерном анализе использован метод Уорда (Ward’s method), дендрограмма выполнена в программе PAST (Hammer, 2012).

Потенциальный ареал нового союза построен в программе MaxEnt (Phillips, 2006), ячейка растра составляет 3 arc-sec (90 м). Результатом работы алгоритма является модель пригодности местообитаний – карта с прогнозными вероятностями присутствия сообществ в каждой ячейке растра. На рис. 2 светло-зеленым окрашены ячейки, где вероятность присутствия сообществ союза составляет 0.5–0.7, темно-зеленым – превышает 0.7.

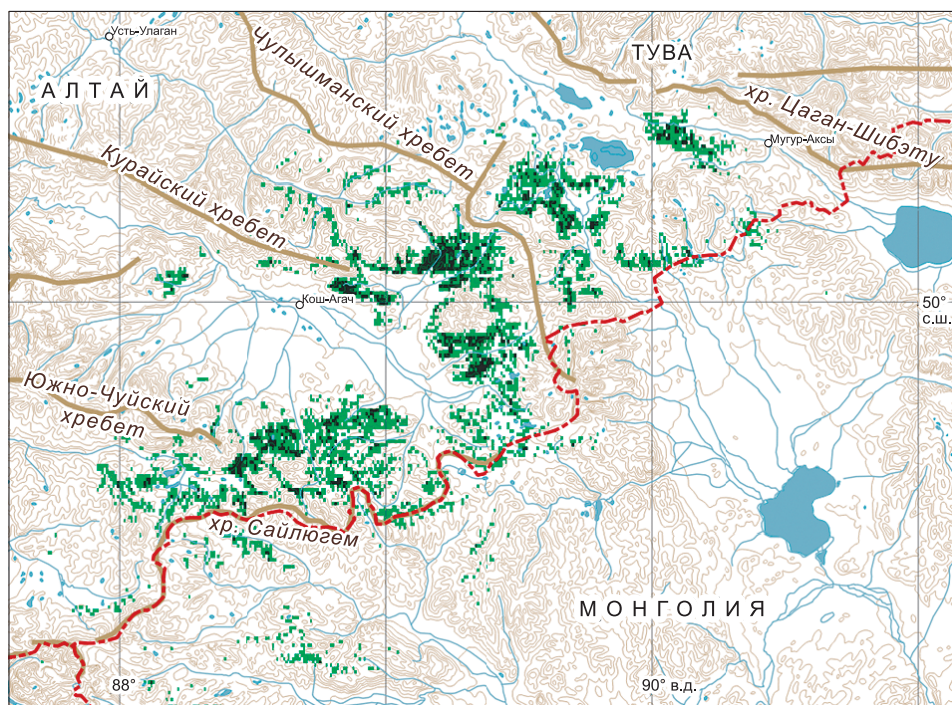


Рис. 2. Потенциальный ареал союза *Stellario petraeae–Festucion tschujensis*.



## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа флористического состава мы выделили шесть групп растительных сообществ:

- 1 – *Kobresia myosuroides* + *Dryas oxyodontha*,
- 2 – *Festuca kryloviana* + *Kobresia myosuroides*,
- 3 – *Helictotrichon altaicum* + *Festuca kryloviana*,
- 4 – *Carex rupestris* + *Festuca tschujensis*,
- 5 – *Carex pediformis* + *Poa attenuata*,
- 6 – *Oxytropis tragacantoides* + *Poa attenuata*.

Ведущую роль в распределении растительности на плоскогорье Укок играют два экологических фактора – увлажнение и теплообеспеченность. Каждый фактор можно подразделить на две категории, сочетание которых определяет набор экологических групп видов, использованных нами для анализа:

“криофиты” (криофильные мезофиты) – альпийские и арктоальпийские виды: *Crepis chrysantha*, *Pachypleurum alpinum*;

“криоксерофиты” (криофильные ксерофиты) – самобытная группа видов, характерная для аридных высокогорий: *Festuca tschuensis*, *Oxytropis macrosema*, *Stellaria petraea*;

“ксерофиты” (микротермные ксерофиты) – виды, основной ареал которых лежит в степном поясе: *Artemisia frigida*, *Helictotrichon altaicum*, *Goniolimon speciosum*;

“микротермные мезофиты” – виды, встречающиеся в разных растительных поясах: *Bistorta major*, *Pentaphylloides fruticosa*.

Экологические спектры сообществ представлены на рис. 3. Сообщество 1, на три четверти сложенное криофитами, представляет собой высоко-

горные кобрезиевники. В сообществе 6 90 % составляют ксерофиты; это высокогорный вариант петрофитных степей. В сообществе 5 доля ксерофитов достигает 80 %, треть которой – высокогорные степные виды (криоксерофиты); Б.Б. Намзалов (1994, 2015) называет такие сообщества криофитными степями. Сообщества 2–4 имеют характерные черты тундростепных: участие ксерофитов и криофитов в них сходно и варьирует от 25 до 45 %; доля криоксерофитов составляет 10 % в сообществах 2, 3 и 30 % – в сообществе 5. Сообщества 2, 3 соответствуют определению тундростепей (Юрцев, 1974; Телятников, 2011), а сообщество 4 занимает промежуточное положение между тундростепями и криофитными степями.

Тундростепи в рамках флористической классификации относят к союзу *Potentilla niveae–Caricion pediformis* Telyatnikov et Mamakhatova 2011. Положение криофитных степей в современной синтаксономической системе неоднозначно. Для их описания А.Ю. Королюк и Б.Б. Намзалов (1994) предложили создать в классе *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. ex Korotkov et al. 1991 порядок *Festucetalia kryloviano–tschujensis* Korolyuk et Namzalov 1994 с одним союзом *Festucion tschujensis* Korolyuk et Namzalov 1994. Диагностические виды порядка и союза совпадали. В союз авторы включили две ассоциации. Номенклатурной была выбрана асс. *Carici rupestris–Festucetum krylovianae* Korolyuk et Namzalov 1994, диагностический блок видов которой включал *Carex rupestris*, *Bistorta major* и *Potentilla nivea* – диагностические и аффинные виды класса *Carici rupestris–Kobresietea bel-*

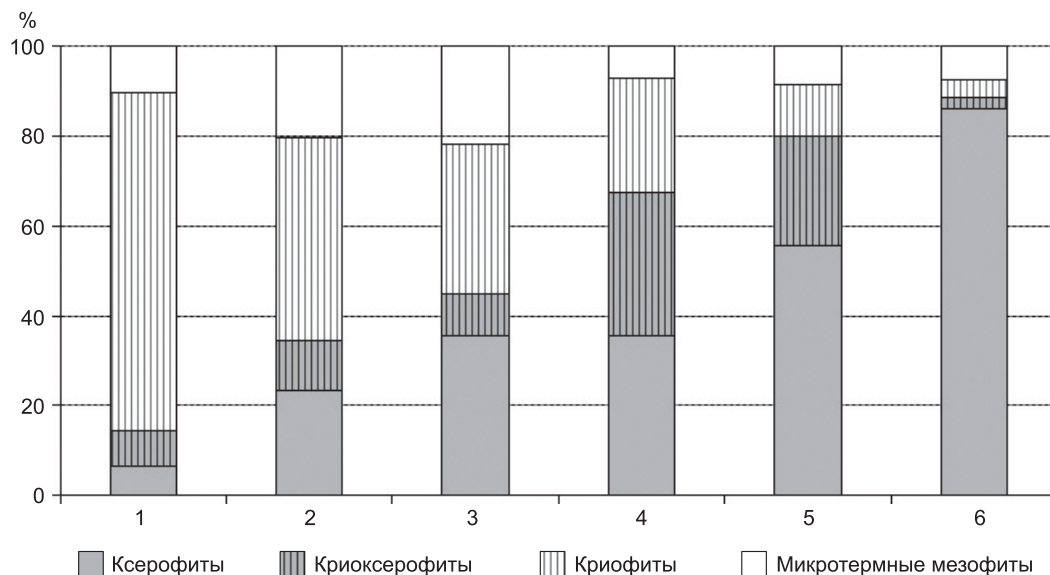


Рис. 3. Доля ксерофитов и криофитов в растительных сообществах ключевых участков.

Сообщества: 1 – *Kobresia myosuroides* + *Dryas oxyodontha*, 2 – *Festuca kryloviana* + *Kobresia myosuroides*, 3 – *Helictotrichon altaicum* + *Festuca kryloviana*, 4 – *Carex rupestris* + *Festuca tschujensis*, 5 – *Carex pediformis* + *Poa attenuata*, 6 – *Oxytropis tragacantoides* + *Poa attenuata*.

*lardii* Ohba 1974. Принимая во внимание этот факт, Н.Б. Ермаков (Миркин, 2012) признал этот порядок синонимом порядка *Kobresietalia myosuroidis* Mirkin et al. (1983) 1986 класса *Carici-Kobresietea*, а союз *Festucion tschujensis* Korolyuk et Namzalov 1994 – синонимом описанного к тому времени союза *Potentillo niveae–Caricion pediformis* Telyatnikov et Mamakhatova 2011. Синтаксономическое положение асс. *Poo attenuatae–Festucetum tschujensis* Korolyuk et Namzalov 1994, также входившей в состав бывшего союза *Festucion tschujensis*, осталось неопределенным. Участие криофитов в ней незначительно, поэтому мы не смогли отнести эти степи к классу *Carici-Kobresietea*, а заметное участие криоксерофитов не позволило включить их в союз *Helictotrichion schelliani* Hilbig 2000. Подобные сообщества мы предлагаем рассматривать в рамках нового союза *Stellario petraeae–Festucion tschujensis* в составе порядка *Helictotrichetalia schelliani* Hilbig 2000 класса *Cleistogenetea squarrosae*.

#### Продромус тундростепей и криофитных степей

Класс *Carici rupestris–Kobresietea bellardii* Ohba 1974

Порядок *Kobresietalia myosuroidis* Mirkin et al. (1983) 1986

Союз *Potentillo niveae–Caricion pediformis* Telyatnikov et Mamakhatova 2011

Асс. *Oxytropido recognitae–Helictotrichetum altaici* Makunina ass. nov. hoc loco

Асс. *Eritrichio villosi–Helictotrichetum hookeri* Telyatnikov et Mamakhatova 2011

Асс. *Carici rupestris–Festucetum krylovianae* Korolyuk et Namzalov 1994

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

Порядок *Helictotrichetalia schelliani* Hilbig 2000

Союз *Stellario petraeae–Festucion tschujensis* Makunina all. nov.

Асс. *Stellario petraeae–Poetum attenuatae* Makunina ass. nov. hoc loco

На Юго-Восточном Алтае класс *Carici rupestris–Kobresietea bellardii* диагностируют *Bistorta vivipara*, *Carex rupestris*, *Comastoma tenellum*, *Flavocetraria cucullata*, *Gentiana prostrata*, *Kobresia myosuroides*, *Lloydia serotina*, *Pedicularis oederi*, *Potentilla nivea*, *Thamnia vermicularis*, порядок *Kobresietalia myosuroidis* – *Carex stenocarpa*, *Dryas oxyodontha*, *Eritrichium villosum*, *Gentiana algida*, *Leontopodium leontopodioides*, *Minuartia verna*, *Patrinia sibirica*, *Ptilagrostis mongolica*, *Saussurea alpina*, *S. schanginiana*, *Schultzia crinita*. Союз *Potentillo niveae–Caricion pediformis* объединяет сообщества порядка в аридных высокогорьях Юго-Восточного

Алтая и Юго-Западной Тувы. Диагностические виды союза: *Artemisia phaeolepis*, *Eremogone meyeri*, *Papaver pseudocanescens*, *Saussurea schanginiana*. К нему отнесены три ассоциации.

Асс. *Oxytropido recognitae–Helictotrichetum altaici* ass. nov. hoc loco (табл. 1, оп. 1–10)

Номенклатурный тип (holotypus hoc loco): табл. 1, оп. 1 (номер в фитоценоотеке 8013), Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, окрестности оз. Зерлюколь-Нур, юго-западный склон моренного холма (крутизна 10°), 2350 м, 49°33'52" с.ш., 88°13'46" в.д., 15.07.2016, автор – Н.И. Макунина.

Диагностические виды: *Festuca kryloviana* (дом.), *Helictotrichon altaicum* (дом.), *Koeleria cristata*, *Oxytropis recognita*.

Состав и структура. Благодаря доминированию *Helictotrichon altaicum* издалека эти сообщества напоминают крупнодерновинные степи: проективное покрытие травостоя составляет 60–70 %, верхний подъярус (60–70 см) сложен генеративными побегами овсеца, густой средний подъярус (20–30 см) – его вегетативными побегами и дерновинными злаками, а разнотравье образует нижний подъярус (5–7 см). В травостое постоянно лугово-степные *Carex pediformis* и *Aster alpinus*, спорадически встречаются *Myosotis imitata*, *Pulsatilla patens*, *Veronica porphyriana*. Однако среди дерновинных злаков доминирует высокогорный злак *Festuca kryloviana*, среди разнотравья преобладают высокогорные *Eritrichium villosum*, *Erygeron eryocalyx*, *Potentilla nivea*, а на поверхности почвы постоянно присутствует *Flavocetraria cucullata*.

Экология и распространение. Сообщества ассоциации образуют фон на участках с холмистым моренным рельефом в нижней части высокогорного пояса плоскогорья Укок ((2200) 2400–2600 м).

Асс. *Eritrichio villosi–Helictotrichetum hookeri* (см. табл. 1, оп. 11–16)

Диагностические и аффиные виды: *Festuca kryloviana* (дом.), *Artemisia rupestris*, *Kobresia myosuroides*, *Pachypleurum alpinum*, *Primula algida*.

Состав и структура. Травостой невысокий и густой (проективное покрытие 70–75 %). Доминанты – дерновинные злаки *Agrostis tuvina*, *Festuca kryloviana*, *Poa attenuata* образуют два густых подъяруса: генеративные побеги – верхний (30–40 см), вегетативные – средний (10–15 см). В них постоянно присутствуют *Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris* и *C. pediformis*. Высокогорное разнотравье (*Eritrichium villosum*, *Minuartia verna*) формирует нижний подъярус (3 см). На поверхности почвы обычна *Flavocetraria cucullata*.





Синтаксон	Оxytropido recognitae-Helictotrichetum										Eritrichio villosi-Helictotrichetum hookeri (b)					Carrici rupestris-Festucetum krylovianae (c)					Stellario petraeae-Poetum attenuatae (d)										
	2350	2380	2380	2360	2360	2330	2440	2330	2360	2460	7999	8000	8006	8008	8088	7998	8077	8078	8079	8080	8030	8009	8029	8031	8034	8035	8036	8052	8069	8070	
Высота над ур. м., м	ЮЗ	ЮВ	Ю	3	3	Ю	ЮВ	СЗ	ЮЗ	Ю	Ю	СЗ	ЮВ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮВ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮВ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	Ю	ЮЗ	ЮВ	3	ЮЗ	С	
Экспозиция склона	10	5	5	7	7	3	3	3	3	7	3	3	3	3	3	-	12	15	17	5	3	12	3	3	-	10	15	3	7	5	
Крутизна склона, град	75	60	70	70	70	70	80	70	70	70	70	70	70	75	60	70	60	60	60	40	70	40	60	60	50	30	40	70	60	70	
Проективное покрытие, %	32	25	22	26	36	29	26	32	29	32	32	30	26	26	32	22	28	20	20	24	22	21	14	19	19	22	17	19	25	30	24
Число видов в описании	8013	8004	8003	8011	8012	8027	8033	8043	8048	8068	7999	8000	8006	8008	8088	7998	8077	8078	8079	8080	8030	8009	8029	8031	8034	8035	8036	8052	8069	8070	
Номер:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	19	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
в фитоценоге	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
в таблице	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Oxytropis alpina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Festuca altaica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Carex amguemensis</i>	3	3	.	.	3	3	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Allium strictum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Silene repens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Pedicularis achilleifolia</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Pulsatilla patens</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Potentilla multifida</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Myosotis imitata</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Thalictrum alpinum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Ranunculus pedatifidus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Crepis chrysantha</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Tephrosia praticola</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Botrychium lunaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Pedicularis compacta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Potentilla nudicaulis</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Gentiana decumbens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Potentilla gelida</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Draba sibirica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Cetraria islandica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Spiraea alpina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Stellaria peduncularis</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	





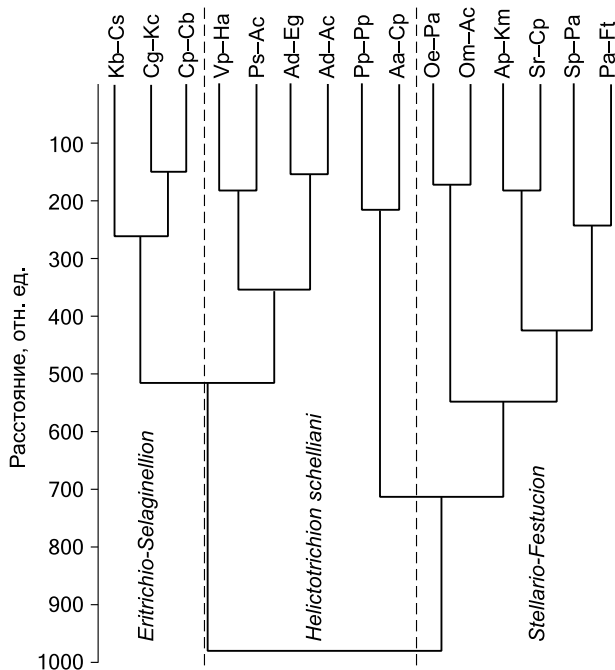


Рис. 4. Дендрограмма алтайских и тувинских ассоциаций порядка *Helictotrichetalia schelliani*.

Сокращения: Аа-Ср – асс. *Aconogono alpini-Caricetum pediformis* Makunina et al. 2007, Ad-Ac – асс. *Androsaco dasyphyllae-Agrophyretum cristati* Makunina 2011, Ad-Eg – асс. *Androsaco dasyphyllae-Elytrigietum geniculatae* Makunina et al. 2007, Ap-Km – асс. *Artemisio phaeolepidis-Kobresietum myosuroidis* Makunina 2011, Cg-Kc – асс. *Colurio geoidis-Koelerietum cristatae* ass. prov., Cp-Cb – асс. *Carici pediformis-Caraganetum bungei* Makunina 2010, Kb-Cs – асс. *Kitagawio baicalensis-Cleistogenetum squarrosae* Makunina 2013, Oe-Pa – асс. *Oxytropido eriocarpace-Poetum attenuatae* Makunina 2014, Om-Ac – асс. *Oxytropido macrosemae-Agrophyretum cristati* Makunina 2014, Pa-Ft – асс. *Poo attenuatae-Festucetum tschujensis* Korolyuk et Namzalov 1994, Pp-Pp – асс. *Pulsatilla patentis-Phleetum phleoidis* Makunina 2012, Ps-Ac – асс. *Potentillo sericeae-Agrophyretum cristati* Makunina 2014, Sp-Pa – асс. *Stellario petraeae-Poetum attenuatae* ass. nov., Sr-Cp – асс. *Sileno repentis-Caricetum pediformis* Makunina 2014, Vp-Ha – асс. *Veronico porphyrianae-Helictotrichetum altaici* Makunina 2012.

*nus, Astragalus multicaulis, Carex pediformis, Dianthus versicolor, Galium verum, Gentiana decumbens, Helictotrichon altaicum, H. schellianum, Peucedanum vaginatum, Potentilla sericea, Schizonepeta multifida, Thalictrum foetidum*). Последние образуют диагностический блок порядка.

В составе порядка опубликованы два союза. Союз *Helictotrichion schelliani* Hilbig 2000 является номенклатурным союзом порядка; его диагностические виды совпадают с диагностическими видами порядка. Характерные черты степей союза: наличие блока лугово-степных видов, толерантных к умеренно холодным условиям; присутствие монтанных луговых видов; содоминирование мелкодерновинных злаков; отсутствие или незначительное участие умеренно термофильных степных ви-

дов – диагностов класса: *Caragana pygmaea, Heteropappus altaicus, Stipa krylovii*. Союз *Eritrichio pectinati-Selaginellion sanguinolentae* Ermakov et al. 2006 объединяет петрофитные дерновиннозлаковые степи Алтае-Саянской горной области. Его диагностируют петрофильные виды: *Achnatherum sibiricum, Elytrigia geniculata, Eritrichium jensense, E. pectinatum, Galium coriaceum, Kitagawia baicalensis, Polygala sibirica, Pulsatilla turczaninowii, Selaginella sanguinolenta, Silene jensense, S. graminifolia, Stevenia cheiranthoides, Thymus serpyllum* s. l., *Veronica pinnata, Youngia tenuifolia* (Макунина, 2016).

О возможности переноса союза криофитных степей *Festucion tschujensis* Korolyuk et Namzalov 1994 в порядок *Helictotrichetalia schelliani* упоминала Н.И. Макунина (2014), однако в те же годы был опубликован “Продромус высших единиц растительности России” (Миркин, 2012), в котором Н.Б. Ермаков назначил союз *Festucion tschujensis* синонимом союза *Potentillo niveae-Caricetum pediformis*. Предлагаемый нами новый союз *Stellario petraeae-Festucion tschujensis* Makunina all. пов. объединит большую часть ассоциаций, ранее рассматриваемых в союзе *Festucion tschujensis*: алтайские (асс. *Poo attenuatae-Festucetum tschujensis* Korolyuk et Namzalov 1994, асс. *Sileno repentis-Caricetum pediformis* Makunina 2014), тувинские (*Oxytropido eriocarpace-Poetum attenuatae* Makunina 2014, *Oxytropido macrosemae-Agrophyretum cristati* Makunina 2014, *Artemisio phaeolepidis-Kobresietum myosuroidis* Makunina 2011), а также описанную ниже новую асс. *Stellario petraeae-Poetum attenuatae*. Чтобы показать флористическое своеобразие нового союза *Stellario petraeae-Festucion tschujensis*, мы сравнили флористический состав 15 алтайских и тувинских ассоциаций трех союзов порядка *Helictotrichetalia schelliani*: *Helictotrichion schelliani, Eritrichio pectinati-Selaginellion sanguinolentae* и нового союза *Stellario petraeae-Festucion tschujensis*. Результаты кластерного анализа показали, что типовой союз порядка объединяет экологически разнородные сообщества в отличие от двух других союзов (включая и новый союз *Stellario petraeae-Festucion tschujensis*), которые имеют явные различия как между собой, так и с типовым союзом (рис. 4). Потенциальный ареал нового союза – Юго-Восточный Алтай и Юго-Западная Тува (см. рис. 2).

Номенклатурный тип союза – тувинская ассоциация *Oxytropido eriocarpace-Poetum attenuatae* Makunina 2014.

Анализ сводной синоптической таблицы 15 тувинских и алтайских ассоциаций порядка *Helictotrichetalia schelliani* (табл. 2) позволяет предложить для союза следующий блок диагностических видов.

Краткая синоптическая таблица ассоциаций порядка *Helictotrichetalia schelliani*  
в Алтае-Саянской горной области

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
<b>Д. в. союза <i>Stellario petraeae</i>–<i>Festucion tschujensis</i></b>																
<i>Artemisia depauperata</i>	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>A. dolosa</i>	IV	I	II	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	I	.	
<i>A. phaeolepis</i>	I	.	IV	V	IV	.	.	I	I	I	I	.	.	.	.	
<i>A. pycnorrhiza</i>	I	.	I	I	III	.	I	I	I	II	IV	I	.	.	.	
<i>Eremogone meyeri</i>	III	II	III	.	V	.	.	.	.	.	.	I	.	I	.	
<i>Eritrichium pulviniforme</i>	IV	I	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Festuca lenensis</i>	I	I	V	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	
<i>F. tschujensis</i>	III	.	.	.	V	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Minuartia verna</i>	II	I	III	II	I	.	I	.	.	I	I	II	I	.	.	
<i>Oxytropis eriocarpa</i>	III	I	I	I	I	III	.	.	I	I	I	I	.	.	.	
<i>O. macrosema</i>	III	III	II	.	.	.	.	I	I	.	I	.	.	I	.	
<i>Pachyneurum grandiflorum</i>	III	I	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Patrinia sibirica</i>	II	.	III	I	.	.	I	.	.	.	I	I	.	.	.	
<i>Potentilla nivea</i>	I	.	IV	III	II	.	.	.	.	I	.	.	I	.	.	
<i>Pulsatilla ambigua</i>	IV	.	III	III	IV	.	I	I	.	II	.	.	I	.	I	
<i>Stellaria petraea</i>	III	IV	III	I	IV	III	.	.	.	II	.	.	.	.	.	
<b>Д. в. союза <i>Eritrichio pectinati</i>–<i>Selaginellion sanguinolentae</i></b>																
<i>Achnatherum sibiricum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	III	.	IV
<i>Elytrigia geniculata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	I	IV	III	II	III	
<i>Pulsatilla turczaninovii</i>	.	.	I	I	.	.	I	II	I	.	II	II	IV	III	II	
<i>Stevenia cheiranthoides</i>	I	II	I	I	.	.	I	II	I	.	II	III	III	IV	I	
<i>Thymus serpyllum</i>	.	.	I	I	I	.	I	I	I	I	II	I	IV	II	IV	
<i>Veronica pinnata</i>	.	I	.	.	.	.	.	I	I	.	I	II	I	.	IV	
<b>Д. в. союза <i>Helictotrichion schelliani</i> и порядка <i>Helictotrichetalia schelliani</i></b>																
<i>Artemisia commutata</i>	.	.	I	II	.	.	I	I	II	II	I	III	III	II	IV	
<i>Aster alpinus</i>	V	V	V	V	V	IV	III	IV	III	IV	V	IV	IV	IV	II	
<i>Astragalus multicaulis</i>	III	I	II	II	V	III	I	I	I	II	III	II	I	II	I	
<i>Carex pediformis</i>	IV	II	IV	V	V	.	V	I	IV	II	IV	II	V	I	V	
<i>Dianthus versicolor</i>	III	IV	II	II	I	.	II	III	III	III	IV	III	IV	IV	V	
<i>Galium verum</i>	I	I	III	III	.	.	IV	V	III	.	II	I	IV	III	IV	
<i>Gentiana decumbens</i>	I	.	I	III	I	II	IV	II	II	.	III	II	II	II	I	
<i>Helictotrichon altaicum</i>	.	I	I	IV	I	.	III	III	IV	III	I	I	III	IV	II	
<i>H. schellianum</i> + <i>H. hookeri</i>	III	I	IV	V	III	.	III	III	I	I	I	I	I	I	I	
<i>Peucedanum vaginatum</i>	I	II	I	III	II	V	II	III	I	II	II	I	I	II	I	
<i>Potentilla sericea</i>	V	V	IV	III	IV	I	I	II	II	IV	III	III	II	III	I	
<i>Schizonepeta multifida</i>	.	.	I	I	.	.	IV	III	I	I	I	.	III	IV	III	
<i>Thalictrum foetidum</i>	.	I	I	II	.	.	I	IV	I	III	II	II	I	III	I	
<b>Д. и афр. виды класса <i>Cleistogenetea squarrosae</i></b>																
<i>Agropyron cristatum</i>	I	I	I	I	.	V	I	I	II	V	V	III	II	III	IV	
<i>Alyssum obovatum</i>	IV	IV	I	I	.	I	I	I	II	I	III	I	III	II	IV	
<i>Artemisia frigida</i>	III	I	II	III	V	IV	.	II	II	V	V	IV	V	V	V	
<i>Caragana pygmaea</i>	.	II	.	I	.	.	.	I	I	.	IV	IV	V	IV	V	
<i>Carex duriuscula</i>	II	I	I	I	.	IV	.	.	II	II	II	II	I	I	I	
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	IV	
<i>Ephedra monosperma</i>	III	IV	I	I	III	I	.	.	I	IV	III	II	II	II	I	
<i>Festuca valesiaca</i>	I	IV	I	II	.	.	V	III	V	IV	V	IV	III	III	III	
<i>Goniolimon speciosum</i>	I	II	I	I	.	I	.	I	I	III	III	III	III	II	IV	
<i>Heteropappus altaicus</i>	.	.	.	.	.	.	I	I	I	.	III	IV	II	II	IV	
<i>Koeleria cristata</i>	I	I	IV	III	V	IV	II	III	V	IV	V	IV	V	V	V	
<i>Orostachys spinosa</i>	IV	III	I	II	V	I	I	I	III	III	IV	III	IV	IV	III	
<i>Poa botryoides</i> (incl. <i>P. attenuata</i> )	I	I	V	V	V	V	IV	V	IV	V	V	IV	V	V	IV	
<i>Potentilla acaulis</i>	II	V	.	I	I	III	II	I	V	IV	IV	V	V	IV	V	

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>P. bifurca</i>	II	II	I	II	I	II	IV	II	V	II	II	II	IV	IV	II
<i>Stipa krylovii</i>	.	I	.	.	.	.	.	.	II	I	IV	III	I	II	I
<i>Veronica incana</i>	I	.	I	.	.	.	.	III	I	.	IV	I	IV	V	II
<b>Прочие виды</b>															
<i>Achillea asiatica</i>	.	.	I	II	.	.	IV	I	.	.	.	.	.	.	I
<i>Aconitum anthoroideum</i>	.	.	I	I	.	.	III	I	I	.	.	.	I	.	I
<i>Aconogonon alpinum</i>	II	II	III	III	.	.	IV	IV	I	I	I	.	I	III	I
<i>Adenophora lamarckii</i>	.	.	I	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.
<i>Allium nutans</i>	.	.	.	.	.	.	III	I	I	.	.	.	.	.	I
<i>A. rubens</i>	.	.	.	II	V	V	I	.	II	II	I	I	.	.	I
<i>A. strictum</i>	I	.	I	I	.	.	IV	III	I	.	I	.	I	II	.
<i>A. tuvinicum</i>	III	V	I	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.
<i>Amblynotus rupestris</i>	II	III	I	I	.	I	.	I	.	.	IV	V	I	I	.
<i>Androsace dasyphylla</i>	II	III	I	.	.	.	.	.	.	.	IV	IV	I	I	I
<i>A. lehmanniana</i>	I	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>A. septentrionalis</i>	II	I	III	III	.	II	II	I	II	II	I	I	I	I	I
<i>Artemisia laciniata</i>	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>A. macrantha</i>	.	.	I	I	.	.	III	I	I	I	I	.	I	.	.
<i>A. rupestris</i>	.	.	II	II	.	.	III	.	III	I	.	.	.	.	.
<i>A. santolinifolia</i>	.	.	I	I	.	.	II	IV	IV	II	II	I	I	IV	II
<i>A. tanacetifolia</i>	.	.	I	.	.	.	I	V	I	.	.	.	I	I	.
<i>Astragalus austrosibiricus</i>	II	.	II	II	I	I	III	II	II	I	.	.	I	II	I
<i>Bistorta major</i>	I	.	III	II	II	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<i>B. vivipara</i>	I	.	III	II	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bupleurum bicaule</i>	I	II	I	.	.	.	.	I	.	I	IV	II	I	II	II
<i>B. multinerve</i>	I	.	III	II	.	.	V	IV	I	.	I	.	I	I	I
<i>Caragana bungei</i>	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	III	I	I	IV	.
<i>Carex obtusata</i>	I	.	II	IV	IV	.	III	II	.	I	.	.	.	.	.
<i>C. supina</i>	.	.	.	.	.	.	II	II	IV	I	.	I	II	I	II
<i>Cerastium arvense</i>	I	I	III	II	.	.	III	II	I	I	I	.	I	I	I
<i>Chamaerhodos altaica</i>	II	V	I	.	.	.	.	.	.	.	II	II	I	.	I
<i>Ch. erecta</i>	.	I	.	.	.	.	I	I	I	I	I	I	I	I	III
<i>Coluria geoides</i>	I	I	I	I	.	.	II	II	III	.	II	I	III	IV	II
<i>Cotoneaster uniflorus</i>	I	.	I	I	.	.	III	I	I	I	I	.	.	I	.
<i>Dracocephalum peregrinum</i>	.	I	I	.	.	.	.	.	I	I	.	III	I	.	III
<i>Echinops ruthenicus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III
<i>Eritrichium subrupestre</i>	.	.	.	II	II	IV	I	.	II	III	.	.	.	.	II
<i>Erysimum flavum</i>	I	IV	I	.	.	.	.	.	I	I	II	I	I	I	I
<i>Festuca kryloviana</i>	I	.	.	III	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Fragaria viridis</i>	.	.	.	.	.	.	III	I	I	.	.	.	.	.	I
<i>Galatella angustissima</i>	.	.	.	I	.	.	III	II	II	.	.	I	I	II	II
<i>Galium boreale</i>	.	.	I	I	.	.	III	II	I	.	.	.	.	.	.
<i>Geranium transbaicalicum</i>	.	.	I	I	.	.	III	III	.	.	.	.	.	.	I
<i>Gypsophila patrinii</i>	.	.	.	I	.	.	.	.	I	.	II	III	I	I	IV
<i>Hedysarum gmelinii</i>	.	.	.	II	.	.	I	I	I	II	I	.	I	.	III
<i>Helictotrichon mongolicum</i>	II	II	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Iris potaninii</i>	I	II	.	.	.	.	.	I	.	III	III	I	.	I	.
<i>I. ruthenica</i>	.	.	.	I	.	.	V	II	I	.	.	.	I	.	I
<i>Kobresia myosuroides</i>	I	I	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Myosotis imitata</i>	.	.	IV	II	.	.	III	III	I	.	.	.	.	.	.
<i>Oxytropis strobilacea</i>	II	.	III	I	.	.	IV	II	I	I	I	I	II	I	I
<i>Pachypleurum alpinum</i>	I	.	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pedicularis achilleifolia</i>	II	I	I	I	.	I	II	I	I	I	III	II	.	I	I
<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	I	.	II	II	.	.	I	III	.	.	I	.	I	.	I
<i>Phleum phleoidis</i>	.	.	I	.	.	.	V	II	I	.	.	.	I	I	I
<i>Phlomis tuberosa</i>	.	.	.	I	.	.	IV	II	II	.	I	I	II	II	III



Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Polygala sibirica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	III
<i>P. tenuifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	I	II
<i>Potentilla matsuoikana</i>	.	.	.	I	.	.	IV	III	I	.	.	.	.	.	.
<i>P. soongarica</i>	.	.	I	.	.	V	.	I	.	I	I	I	I	I	I
<i>Pulsatilla patens</i>	.	.	I	II	I	.	V	III	II	.	.	I	I	I	I
<i>Saussurea pricei</i>	I	III	.	I	.	.	.	.	.	II	III	I	I	II	.
<i>Silene graminifolia</i>	II	IV	II	II	III	.	.	I	I	I	I	I	I	.	I
<i>S. repens</i>	I	.	II	IV	I	.	III	II	I	I	I	.	I	I	I
<i>Spiraea hypericifolia</i>	.	.	.	I	.	.	IV	I	III	.	I	.	I	I	I
<i>S. trilobata</i>	.	.	.	.	.	.	I	.	I	.	.	.	.	.	III
<i>Stipa capillata</i>	.	.	.	.	.	.	II	.	II	.	.	I	III	I	III
<i>S. orientalis</i>	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III	I	I	I
<i>Thalictrum minus</i>	.	.	.	I	.	.	I	III	.	I	II	.	I	II	.
<i>Veronica krylovii</i>	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>V. porphyriana</i>	.	.	II	III	III	.	III	.	IV	I	.	I	.	.	I
<i>Xanthoparmelia camtschadalis</i>	III	I	I	I	I	.	I	I	II	I	I	I	I	.	I

Примечание. Указаны виды, имеющие III или выше класс постоянства хотя бы в одной ассоциации.

Ассоциации: 1 – *Oxytropido eriocarpae–Poetum attenuatae* Makunina 2014, 2 – *Oxytropido macrosemae–Agropyretum cristati* Makunina 2014, 3 – *Artemisio phaeolepidis–Kobresietum myosuroidis* Makunina 2011, 4 – *Sileno repentis–Caricetum pediformis* Makunina 2014, 5 – *Stellario petraeae–Poetum attenuatae* Makunina ass. nov., 6 – *Poo attenuatae–Festucetum tshujensis* Korolyuk et Namzalov 1994, 7 – *Pulsatillo patens–Phleetum phleoidis* Makunina 2012, 8 – *Aconogono alpini–Caricetum pediformis* Makunina et al. 2007, 9 – *Veronico porphyrianae–Helictotrichetum altaici* Makunina 2012, 10 – *Potentillo sericae–Agropyretum cristati* Makunina 2014, 11 – *Androsaco dasyphyllae–Agropyretum cristati* Makunina 2011, 12 – *Androsaco dasyphyllae–Elytrigietum geniculatae* Makunina et al. 2007, 13 – *Colurio geoidis–Koelerietum cristatae* ass. prov., 14 – *Carici pediformis–Caraganetum bungei* Makunina 2010, 15 – *Kitagawio baicalensis–Cleistogenetum squarrosae* Makunina 2013.

Диагностические виды: *Artemisia depauperata*, *A. dolosa*, *A. phaeolepis*, *A. pycnorrhiza*, *Eremogone formosa*, *E. meyeri*, *Festuca lenensis*, *F. tshujensis*, *Minuartia verna*, *Oxytropis eriocarpa*, *O. macrosema*, *Pachyneurum grandiflorum*, *Patrinia sibirica*, *Potentilla nivea*, *Pulsatilla ambigua*, *Saussurea schanginiana*, *Stellaria petraea*.

На плоскогорье Укок описана одна ассоциация союза.

Асс. *Stellario petraeae–Poetum attenuatae* ass. nov. hoc loco (см. табл. 1, оп. 21–30)

Номенклатурный тип (holotypus hoc loco): табл. 1, оп. 21 (номер в фитоценологе 8030), Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, верховья р. Жумалы, пологий склон юго-западной экспозиции, 20 % площади занимают полупогруженные валуны, 2440 м, 49°30'29" с.ш., 88°03'56" в.д., 18.07.2016, автор – Н.И. Макунина.

Диагностические виды: *Festuca tshujensis*, *Allium rubens*, *Artemisia pycnorrhiza*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla sericea*, *Pulsatilla ambigua*, *Stellaria petraea*.

Синонимика. Дерновинные полидоминантные криоксерофитные степи (Намзалов, 2015).

Состав и структура. Проективное покрытие в зависимости от степени каменистости

местообитаний варьирует от 30 до 70 %. Обычно содоминируют три дерновинных злака: *Festuca tshujensis*, *Koeleria cristata*, *Poa attenuata*. Их генеративные побеги образуют верхний негустой подъярус (20–25 см), вегетативные – средний подъярус (10 см), в котором постоянно встречаются лугово-степные виды (*Aster alpinus*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla ambigua*). Фон составляет синюзия низкорослых (1–3 см) трав, среди которых преобладают криоксерофиты *Artemisia pycnorrhiza*, *Stellaria petraea*.

Экология и распространение. Ареал ассоциации охватывает Юго-Восточный Алтай. Сообщества встречаются в нижней части высокогорного пояса ((2200) 2400–2600 м) на щебнистых участках световых склонов моренных холмов: гравий, щебень и полупогруженные валуны занимают от 20 до 90 % площади местообитаний.

Анализ высотного распределения растительных сообществ показал, что граница нижней и верхней частей высокогорного пояса на плоскогорье Укок расположена на высоте 2600 м. Фоновую растительность в нижней части высокогорного пояса представляют тундростепи и криофитные степи. Тундростепи асс. *Oxytropido recognitae–Helictotrichetum altaici* покрывают моренные холмы, щебнистые участки на которых занимают криофитные степи асс. *Stellario petraeae–Poetum atte-*

*nuatae*. На выровненных дренированных пространствах доминируют тундростепи асс. *Eritrichio villosi-Helictotrichetum hookeri*.

Таким образом, на основании преобладания тундростепных и криофитно-степных сообществ в растительном покрове нижней части высокогорного пояса северо-восточной части плоскогорья Укок можно сделать вывод о существовании там современных аналогов плейстоценовой тундростепной растительности. Широкое распространение тундр-

ростепных и криофитно-степных сообществ отличается южную часть Юго-Восточного Алтая от северной, где упомянутые выше сообщества скольконибудь значительной площади не занимают.

Для верхней части высокогорного пояса (2600–2800 м) тундростепные и криофитно-степные сообщества не характерны, только на выпуклых, покрытых мелким щебнем участках встречаются небольшие фрагменты сообществ асс. *Carici rupestris-Festucetum krylovianae*.

## ВЫВОДЫ

В нижней части высокогорного пояса плоскогорья Укок фон создают тундростепные и криофитно-степные сообщества, что позволяет назвать его растительность современным аналогом плейстоценовых тундростепей.

Тундростепные сообщества отнесены к классу *Carici rupestris-Kobresietea bellardii*, криофитно-степные – к классу *Cleistogenetea squarrosae*.

Новый союз *Stellario petraeae-Festucion tschujensis* Makunina all. nov. представляет криофитные степи и объединяет большую часть ассо-

циаций, ранее рассматриваемых в союзе *Festucion tschujensis*.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № 0312-2016-0004 по проекту “Цено-тическое разнообразие растительного покрова Западной Сибири и ее горного обрамления: экологические и географические закономерности формирования”, а также при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проекты № 17-04-00076, 18-04-00822.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гитерман Р.Е. История растительности на Северо-Востоке СССР в течение плиоцена и плейстоцена / Р.Е. Гитерман // Тр. Геологического ин-та АН СССР. 1985. Т. 380. С. 1–96.
- Королюк А.Ю. Криофитные степи гор юга Сибири / А.Ю. Королюк, Б.Б. Намзалов // Сиб. экол. журн. 1994. № 5. С. 475–481.
- Макунина Н.И. Горная лесостепь Юго-Восточного Алтая и Юго-Западной Тувы / Н.И. Макунина // Растительность России. 2014. № 24. С. 86–100.
- Макунина Н.И. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области / Н.И. Макунина. Новосибирск, 2016. 187 с.
- Мальшев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1588.
- Миркин Б.М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. Уфа, 2012. 488 с.
- Намзалов Б.Б. Степи Южной Сибири / Б.Б. Намзалов. Новосибирск; Улан-Удэ, 1994. 304 с.
- Намзалов Б.Б. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая / Б.Б. Намзалов. Новосибирск, 2015. 295 с.
- Ревердатто В.В. Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей / В.В. Ревердатто // Тр. ТГУ. 1934. Т. 86. С. 1–8.
- Ревердатто В.В. Ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири в связи с историей флоры / В.В. Ревердатто // Научные чтения памяти М.Г. Попова. Новосибирск, 1960. С. 111–131.
- Соболевская К.А. К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей // Изв. ЗСФ АН СССР. Сер. биол. 1946. № 1. С. 33–40.
- Телятников М.Ю. Растительность высокогорий семиаридного сектора Юго-Восточного Алтая / М.Ю. Телятников, В.А. Мамахатова // Turczaniowia. 2011. Т. 14. С. 94–112.
- Харламова Н.Ф. Климатические особенности плоскогорья Укок и прилегающих территорий / Н.Ф. Харламова // Изв. Алт. гос. ун-та. 2004. № 3. С. 71–77.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С.К. Черепанов. СПб., 1995. 992 с.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии / Б.А. Юрцев. Л., 1974. 160 с.
- Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии / Б.А. Юрцев. Новосибирск, 1981. 168 с.
- Chytry M., Horsak M., Danihelka J. [et al.]. A modern analogue of the Pleistocene steppe-tundra ecosystem in southern Siberia / M. Chytry, M. Horsak, J. Danihelka [et al.] // Boreas. 2019. V. 48, Iss. 1. P. 36–56.
- Guthrie R.D. Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia // Quatern. Sci. Rev. 2001. V. 20 (1–3). P. 549–574.
- Hammer Ø. PAST Paleontological Statistics. Version 2.17. Reference manual / Ø. Hammer. Oslo, 2012. 227 p.
- Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data / S.M. Hennekens. User's guide Lancaster, 1996. 59 p.

- Hill M.O.** DECORANA and TWINSpan, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77 / M.O. Hill. Huntingdon, 1979. 58 p.
- Kuzmina S.** Paleoenvironmental reconstruction of the Last Glacial Maximum, inferred from insect fossils from a tephra buried soil at Tempest Lake, Seward Peninsula, Alaska / S. Kuzmina, S. Elias, P. Matheus, J.E. Storer, A. Sher // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2008. V. 267. P. 245–255.
- Phillips S.J.** Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S.J. Phillips, R.P. Anderson, R.E. Schapire // *Ecol. Mod.* 2006. V. 190, No. 3–4. P. 231–259.
- Sher A.V.** New insights into the Weichselian environment and climate of the Eastern-Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals / A.V. Sher, S.A. Kuzmina, T.V. Kuznetsova, L.D. Sulerzhitsky // *Quatern. Sci. Rev.* 2005. V. 24. P. 533–569.
- Weber H.E.** International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. / H.E. Weber, J. Moravec, J.-P. Teurillat // *J. Veg. Sci.* 2000. V. 11, No. 5. P. 739–768.
- Westhoff V.** The Braun-Blanquet approach / V. Westhoff, E. Maarel // *Classification of plant communities*. Hague, 1978. P. 287–399.

*Поступила в редакцию 11.11.2019 г.,  
после доработки – 20.02.2020 г.,  
принята к публикации 22.02.2020 г.*