

Эколого-ценотические элементы степной флоры гор Южной Сибири

А. Ю. КОРОЛЮК, Б. Б. НАМЗАЛОВ*

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101*

**Бурятский государственный университет
670000 Республика Бурятия, Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а*

АННОТАЦИЯ

На основании анализа межвидовых сопряженностей для степной флоры гор Южной Сибири выделены четыре эколого-ценотических элемента: опустыненно-степной, сухостепной, лугово-степной, криофитно-степной. Проведен анализ положения видов из всех экоценоэлементов на экологических градиентах увлажнения и богатства – засоления почв.

Горные степи Южной Сибири в экологическом отношении чрезвычайно неоднородны. Это связано с тем, что степные сообщества занимают широкий диапазон местообитаний. Так, на территории Центрального и Юго-Восточного Алтая степные сообщества встречаются на высотах от 500 до 2400 м над ур. м. (по склонам южной экспозиции криофитные степи поднимаются до 2600 м). Это приводит к формированию внутри горно-степного пояса ряда высотных полос. В разной степени детальности степные синтаксоны различного ранга охарактеризованы в работах, посвященных анализу растительности отдельных регионов Южной Сибири [1–3], для ряда формаций выявлены ценофлоры [4]. Традиционно по высотному положению и по гидротермическому режиму выделяются классы формаций луговых, настоящих и опустыненных степей [1]. Подчеркивая некорректность рассмотрения для горных территорий подтипов степей, выделенных для равнин, Е. А. Волкова [5] для Монгольского Алтая предлагает следующие высотно-поясные подтипы: умеренно влажный, умеренно сухой, сухой, опустыненный, криофитный. И если

основным фактором, отвечающим за подразделение первых четырех категорий, выступает степень увлажнения, то последний подтип выделяется по высотному положению (соответственно по теплообеспеченности). Близки к высотно-поясным подтипам по объему и содержанию флороценоотипы степной растительности, предложенные для Юго-Восточного Алтая и Тувы [6]. В большинстве работ, посвященных анализу растительности Южной Сибири, в различном объеме приводятся группы видов, маркирующие те или иные синтаксоны. В то же время не проведено детального эколого-ценотического анализа флоры степей, представленного в виде системы эколого-ценотических элементов флоры (далее экоценоэлементов, или ЭЦЭФ).

Для разработки системы экоценоэлементов степной флоры гор Южной Сибири актуальными видятся два подхода:

выявление групп сопряженно растущих видов;

оценка экологической приуроченности видов с использованием стандартных экологических шкал.

Основой работы послужил анализ 4033 геоботанических описаний, выполненных в различных регионах Южной Сибири и представляющих все типы растительности (из них более 1700 описаний выполнено автором, остальные взяты из фондов лаборатории экологии и геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО РАН).

Для выделения групп сопряженно растущих видов использовался метод корреляционных плеяд [7]. С применением программы IBIS 3.0 [8] построена таблица из 4033 описаний и 1699 видов, для всех пар видов вычислялся коэффициент сопряженности Бравэ [9]. В результирующей таблице представлены все пары видов, сопряженность между которыми превышала 0,3. Далее строились корреляционные плеяды, для каждого вида из каждой плеяды подсчитывалось количество связей с видами из этой же плеяды и с другими плеядами. Виды, имеющие многие связи преимущественно с видами своей плеяды, рассматривались как ядро. Виды с единичными связями с данной плеядой и отсутствием связей с другими плеядами рассматривались как аффинные, т. е. имеющие повышенное родство к данному типу [10]. Виды, имеющие значительное количество связей с видами других плеяд, рассматривались как переходные внутри данной плеяды.

Для вычисления положения каждого вида на экологических градиентах использовались стандартные экологические шкалы для степной и пустынной зон [11].

Делалась выборка из описаний, содержащих анализируемый вид. Для каждого описания подсчитывались статусы увлажнения и богатства – засоления по формуле:

$$\text{status} = \sum_{i=1}^N \text{opt}(i)/N,$$

где $\text{opt}(i)$ – середина интервала i -го вида при максимальном обилии, N – количество видов в описании. Вычислялось среднее для выборки описаний, подсчитывалось среднеквадратичное отклонение (СКО в таблице).

Анализ расположения видов на оси высотности в данной статье не рассматривается. Для криофитных степей материалы частично были представлены ранее [12].

В результате анализа выделено четыре экоценоэлемента флоры, маркирующие основные высотно-поясные подтипы степного типа растительности: лугово-степной (умеренно влажно-степной), сухостепной, опустыненно-степной, криофитно-степной. Не выделились группы видов, маркирующих умеренно сухой подтип, который мы склонны трактовать как экологический переход между первыми двумя подтипами. Его отличительной чертой является отсутствие ярко выраженной собственной группы активных видов. В сложении его сообществ в разных долях принимают участие как более ксерофильные представители лугово-степного экоценоэлемента, так и сухостепные виды. Экоценоэлементы образуют четко выраженный экологический ряд на оси увлажнения:

1. Опустыненно-степной ЭЦЭФ (см. таблицу). Его ядро образуют *Artemisia caespitosa**, *Astragalus dilutus*, *A. monophyllus*, *Gypsophila desertorum*, *Nanophyton erinaceum*, *Potentilla astragalifolia*, *Scorzonera ikonnikovii*, *Stipa glareosa*. Структура связей между видами различных ЭЦЭФ достаточно сложна. Наиболее удобной моделью, ее отражающей, является корреляционная плеяда (рис. 1). Из ее анализа видно, что переходное положение занимают *Kochia prostrata* – к сухостепному и *Oxytropis pumila* – к криофитно-степному ЭЦЭФ.

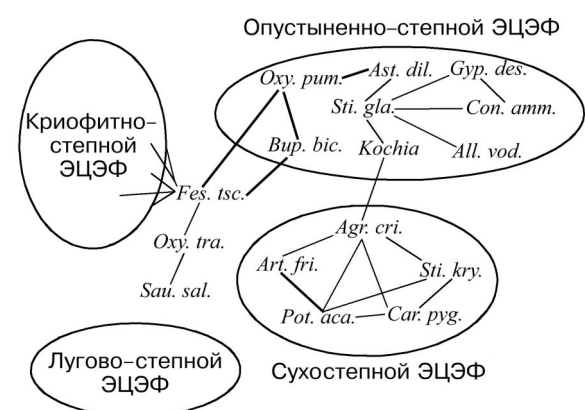


Рис. 1. Межвидовые сопряженности (показаны виды, имеющие связи более 0,4). Жирной линией отмечены сопряженности более 0,5, тонкой – от 0,4 до 0,5.

* Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова [13].

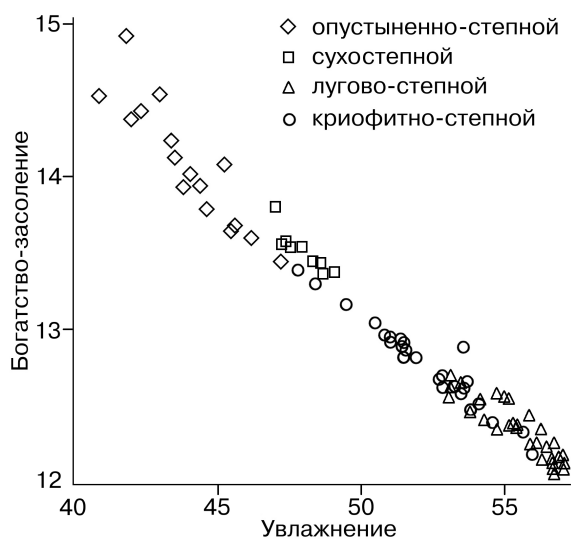


Рис. 2. Схема ординации видов ЭЦЭФ (показаны все виды из табл. 1).

2. Сухостепной ЭЦЭФ. Его ядро образуют *Artemisia frigida*, *Caragana pygmaea*, *Goniolimon speciosum*, *Potentilla acaulis*, *Stipa krylovii*. Переходное к опустыненно-степному ЭЦЭФ занимает *Agropyron cristatum*. Большинство видов имеет связи от 0,3 до 0,4 с *Festuca tschujensis*.

3. Лугово-степной ЭЦЭФ. Это один из наиболее богатых ЭЦЭФ, его составляют виды, имеющие экологический оптимум в луговых степях и остепненных лугах. Многие растения активно себя проявляют и в сухих вариантах мезофильно-травяных лесов. Ввиду значительного объема ЭЦЭФ его ядро выделяется нечетко, по количеству связей с видами своей плеяды (более 30) обособливаются *Aconitum barbatum*, *Artemisia sericea*, *Vupleurum multinerve*, *Campanula glomerata*, *Fragaria viridis*, *Iris ruthenica*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Onobrychis arena-ria*, *Phleum phleoides*, *Phlomoides tuberosa*, *Pulsatilla patens*, *Tephrosieris integrifolia*, *Veronica krylovii*. Виды широкой экологической амплитуды связывают лугово-степной экоценоэлемент с лугово-лесной флорой (*Galium boreale*, *Sanguisorba officinalis*, *Hieracium imbellatum*, *Thalictrum minus*) и флорой каменистых степей лесостепного пояса (*Carex humilis*, *Thalictrum foetidum*). Ядро последней образуют *Allium rubens*, *Centaurea sibirica*, *Spiraea trilobata*, *Euphorbia alpina* и др.

4. Криофитно-степной ЭЦЭФ. Его ядро составляют *Artemisia depauperata*, *Eremogone formosa*, *E. mongolica*, *Eritrichium subrupestre*, *Festuca lenensis*, *Helictotrichon hookeri*, *Koeleria altaica*, *Oxytropis eriocarpa*, *O. macrosema*, *Pachyneurum grandiflorum*, *Poa attenuata*, *Pulsatilla ambigua*, *P. campanella*, *Ranunculus pedatifidus*, *Stellaria petraea*. Переходное положение к высокогорным ЭЦЭФ занимают *Artemisia phaeolepis*, *Festuca kryloviana*, *Gastrolychnis apetala*, *Kobresia smirnovii*, *Pedicularis lasiostachys*. Со стороны высокогорной флоры с криофитно-степным ЭЦЭФ множественные связи имеют *Carex rupestris*, *Saussurea schanginiana*, *Potentilla nivea*, *Papaver croceum*, *Minnuartia verna*, *Oxytropis alpina*. Переходное положение к опустыненно-степному и сухостепному ЭЦЭФ образует *Festuca tschujensis*. С ЭЦЭФ луговых степей множественные связи имеет *Gentiana decumbens*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование метода корреляционных плеяд позволяет выделить эколого-ценотические элементы флоры, маркирующие основные высотно-поясные типы степей.

Анализ плеяд дает возможность структурировать каждый экоценоэлемент посредством выделения ядра, аффинных видов, а также групп видов, занимающих переходное положение.

Использование экологических шкал с определением оптимумов распределения позволяет экологически охарактеризовать как каждый вид, так и весь экоценоэлемент (рис. 2).

Выделенные четыре экоценоэлемента – опустыненно-степной, сухостепной, лугово-степной и криофитно-степной – в первую очередь различаются по степени увлажнения. Виды последнего по характеристикам увлажнения и богатства почв не отделяются от лугово-степных видов. Лимитирующим фактором в данном случае является теплообеспеченность, определяемая абсолютной высотой. Так, криофитные степи широко развиты на высотах 2200–2500 м, в то время как луговые – до 1600–1800 м.

Четкая экологическая отграниченность эколого-ценотического элемента флоры на осях увлажнения и богатства – засоления позволяет

Эколого-ценотические элементы флоры

Вид	Количество описаний с участием вида	Оптимум увлажнения	СКО	Оптимум богатства-засоления	СКО
1	2	3	4	5	6
<i>Опустыненно-степной ЭЦЭФ</i>					
<i>Allium vodopjanovae</i>	205	47,16	3,748	13,45	0,557
<i>Artemisia caespitosa</i>	36	40,92	3,34	14,55	0,84
<i>Astragalus dilutus</i>	105	44,65	2,339	13,81	0,347
<i>Astragalus monophyllus</i>	20	41,86	2,899	14,94	1,032
<i>Astragalus stenoceras</i>	56	44,41	2,907	13,96	0,471
<i>Bupleurum bicaule</i>	192	47,54	2,661	13,51	0,388
<i>Convolvulus ammannii</i>	117	44,02	2,909	14,03	0,466
<i>Euphorbia humifusa</i>	12	43,00	6,429	14,56	0,839
<i>Gypsophila desertorum</i>	80	43,54	2,527	14,15	0,486
<i>Kochia prostrata</i>	410	45,26	2,798	14,1	0,736
<i>Krylovia eremophila</i>	30	46,21	2,438	13,61	0,411
<i>Nanophyton erinaceum</i>	50	42,08	3,004	14,41	0,489
<i>Oxytropis pumila</i>	107	45,69	1,717	13,68	0,302
<i>Potentilla astragalifolia</i>	35	42,33	2,947	14,45	0,733
<i>Ptilotrichum canescens</i>	49	45,56	1,924	13,65	0,319
<i>Scorzonera ikonnikovii</i>	37	43,41	3,663	14,25	0,643
<i>Stipa glareosa</i>	194	43,81	2,875	13,96	0,477
<i>Сухостепной ЭЦЭФ</i>					
<i>Agropyron cristatum</i>	532	47,36	3,038	13,55	0,466
<i>Artemisia frigida</i>	946	47,91	3,672	13,52	0,656
<i>Caragana bungei</i>	81	47	2,882	13,81	0,525
<i>Caragana pygmaea</i>	403	47,51	3,838	13,52	0,631
<i>Carex duriuscula</i>	527	49,07	3,887	13,38	0,575
<i>Ephedra monosperma</i>	214	47,18	3,137	13,54	0,488
<i>Goniolimon speciosum</i>	675	48,55	3,388	13,44	0,659
<i>Potentilla acaulis</i>	649	48,67	3,136	13,37	0,508
<i>Stipa krylovii</i>	389	48,34	3,779	13,45	0,621
<i>Лугово-степной ЭЦЭФ</i>					
<i>Aconitum barbatum</i>	314	56,61	1,989	12,19	0,29
<i>Anemone sylvestris</i>	308	56,29	2,643	12,35	0,376
<i>Artemisia gmelinii</i>	370	54,02	2,477	12,51	0,386
<i>Artemisia latifolia</i>	549	55,26	3,512	12,53	0,575
<i>Artemisia sericea</i>	415	54,74	2,334	12,36	0,339
<i>Artemisia tanacetifolia</i>	325	55,39	2,4	12,35	0,343
<i>Bupleurum multinerve</i>	572	54,75	2,347	12,37	0,327
<i>Campanula glomerata</i>	371	56,92	2,387	12,17	0,29
<i>Carex pediformis</i>	1001	53,19	2,799	12,64	0,439
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	481	53,09	2,81	12,57	0,414
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	292	56,32	2,376	12,16	0,329
<i>Filipendula stepposa</i>	125	56,32	1,695	12,23	0,235
<i>Fragaria viridis</i>	838	55,89	3,169	12,44	0,449
<i>Helictotrichon pubescens</i>	310	57,05	2,473	12,11	0,306
<i>Helictotrichon schellianum</i>	309	54,4	2,218	12,43	0,322
<i>Iris ruthenica</i>	917	55,19	3,547	12,38	0,436

1	2	3	4	5	6
<i>Lathyrus humilis</i>	214	56,78	2,805	12,07	0,339
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	728	56,76	3,243	12,27	0,383
<i>Myosotis imitata</i>	252	56,15	2,66	12,27	0,371
<i>Onobrychis arenaria</i>	414	55,47	2,516	12,37	0,419
<i>Phleum phleoides</i>	961	55,07	3,153	12,54	0,508
<i>Phlomooides tuberosa</i>	1205	54,74	3,818	12,56	0,519
<i>Poa transbaicalica</i>	612	53,1	3,38	12,7	0,493
<i>Polygala comosa</i>	548	55,52	3,209	12,37	0,414
<i>Potentilla flagellaris</i>	142	56,5	1,964	12,24	0,257
<i>Primula cortusoides</i>	151	57,11	1,987	12,14	0,313
<i>Pulsatilla patens</i>	739	53,81	2,844	12,5	0,392
<i>Saussurea controversa</i>	206	56,76	1,794	12,11	0,28
<i>Schizonepeta multifida</i>	616	54,16	2,373	12,54	0,371
<i>Stipa pennata</i>	530	53,57	3,094	12,66	0,449
<i>Tephrosia integrifolia</i>	526	55,36	2,652	12,39	0,38
<i>Tragopogon orientalis</i>	255	57,06	2,545	12,18	0,377
<i>Trommsdorffia maculata</i>	446	55,66	3,049	12,35	0,405
<i>Veratrum nigrum</i>	187	56,68	2,075	12,16	0,262
<i>Veronica krylovii</i>	361	55,95	2,551	12,26	0,324
<i>Vicia nervata</i>	196	53,77	2,026	12,46	0,286
<i>Криофитно-степной ЭЦЭФ</i>					
<i>Amblynotus rupestris</i>	61	48,34	2,275	13,33	0,304
<i>Artemisia depauperata</i>	194	51,33	2,87	12,89	0,433
<i>Artemisia phaeolepis</i>	72	54,62	2,176	12,42	0,423
<i>Astragalus multicaulis</i>	177	50,39	2,762	13,05	0,41
<i>Draba cana</i>	133	52,92	2,758	12,63	0,484
<i>Eremogone formosa</i>	94	53,32	2,56	12,64	0,431
<i>Eremogone mongolica</i>	30	51,42	2,456	12,91	0,385
<i>Eritrichium subrupestre</i>	62	50,8	2,594	12,97	0,421
<i>Festuca kryloviana</i>	162	53,81	2,851	12,49	0,512
<i>Festuca lenensis</i>	77	51,46	2,109	12,83	0,308
<i>Festuca tschujensis</i>	194	47,79	2,696	13,38	0,415
<i>Gastrolychnis apetala</i>	52	54,18	2,93	12,51	0,498
<i>Gentiana decumbens</i>	263	53,67	2,659	12,63	0,378
<i>Helictotrichon hookeri</i>	126	53,88	2,76	12,48	0,573
<i>Kobresia smirnovii</i>	44	56,02	2,134	12,2	0,552
<i>Koeleria altaica</i>	157	50,38	3,299	13,04	0,492
<i>Oxytropis eriocarpa</i>	102	49,41	2,547	13,19	0,363
<i>Oxytropis macrosema</i>	100	51,81	2,785	12,82	0,406
<i>Pachyneurum grandiflorum</i>	82	52,74	2,931	12,68	0,501
<i>Pedicularis abrotanifolia</i>	63	51,51	2,663	12,87	0,42
<i>Pedicularis lasiostachys</i>	19	55,75	2,086	12,33	0,399
<i>Poa attenuata</i>	558	50,98	3,683	12,96	0,557
<i>Potentilla sericea</i>	496	51,01	3,01	12,93	0,464
<i>Pulsatilla ambigua</i>	124	52,86	2,571	12,7	0,418
<i>Pulsatilla campanella</i>	45	51,45	2,434	12,85	0,373
<i>Ranunculus pedatifidus</i>	47	53,59	1,838	12,89	0,309
<i>Saussurea leucophylla</i>	17	53,79	2,476	12,67	0,447
<i>Saxifraga cernua</i>	18	53,56	2,462	12,6	0,394
<i>Stellaria petraea</i>	159	51,29	2,647	12,94	0,385

относить тот или иной вид к данному экоцено-элементу как на основании анализа его сопряженности, так и по его положению на экологических градиентах.

Дальнейшие исследования в этом направлении связаны с детализацией основных ЭЦЭФ и разработкой экологических шкал для флоры степного биома. Основной задачей в этом направлении следует признать сбор геоботанических описаний. Это позволит, с одной стороны, более полно охватить типологическое разнообразие растительных сообществ степного биома, с другой – репрезентативно представить всю флору в совокупности описаний. Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 99-04-49275).

ЛИТЕРАТУРА

1. А. В. Кумина, Растительный покров Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1960.
2. Растительный покров Хакасии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1976.
3. Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
4. Б. Б. Намзалов, Степи Южной Сибири, Новосибирск–Улан-Удэ, 1994.
5. Е. А. Волкова, Ботаническая география Монгольского Алтая, СПб, БИН РАН, 1994.
6. Б. Б. Намзалов, А. Ю. Королюк, Классификация степной растительности Тувы и Юго-Восточного Алтая, Новосибирск, ЦСБС СО РАН, 1991.
7. В. И. Василевич, Статистические методы в геоботанике, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1969.
8. А. А. Зверев, Современное состояние развития информационной ботанической системы IBIS. Чтения памяти Ю. А. Львова, Томск, 1998, 44–45.
9. Ю. Н. Нешатаев, Методы анализа геоботанических материалов, Л., Изд-во ЛГУ, 1987.
10. К. О. Коротков, Леса Валдая, М., Наука, 1991.
11. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову, М., ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса, 1974.
12. А. Ю. Королюк, Б. Б. Намзалов, *Сиб. экол. журн.*, 1994, 1: 5, 475–481.
13. С. К. Черепанов, Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., Мир и семья, 1995.

Ecocenotic Elements of Steppe Flora

A. YU. KOROLYUK, B. B. NAMZALOV*

*Central Siberian Botanical Garden,
Siberian Branch of the Russian Acad. Sci.*

**Buryat State University*

Based on analysis of interspecific conjugations for steppe flora of South Siberia mountains, four ecocenotic elements – desertified steppe, dry steppe, meadow steppe and cryophyte steppe – are distinguished. An analysis of position of species from all ecocenotic elements on ecological gradients of humidification and richness – soil salinization has been carried out.