НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2017, № 3(27), с. 79–88 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 581.526.4549235.222+235.223 DOI:10.21782/RMAR1995-2449-2017-3(79-88)

ХИОНОФИЛЬНЫЕ ЛУГА АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

В.П. Седельников

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: sedelnikovvp@gmail.com

Обобщены результаты изучения хионофильных лугов Алтае-Саянской горной страны. На основании 74 геоботанических описаний выявлен их видовой состав. Показано, что основу ценофлоры составляют альпийские и арктоальпийские виды. Рассмотрена структурная организация хионофильных лугов, на основании коэффициента Жаккара построена дендрограмма, отразившая уровни структурной организации синтаксонов.

Ключевые слова: *высокогорный пояс, хионофильные луга, ценофлора, дендрограмма сходства, Алтае-Саянская горная страна.*

CHIONOPHILOUS MEADOWS OF THE ALTAI-SAJAN MOUNTAIN AREA

V.P. Sedelnikov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: sedelnikovvp@gmail.com

The results of study of chionophilous meadows of the Altai-Sajan Mountain Area have been generalized. Their species composition revealed on the base of 74 geobotanical releves. Alpine and arctoalpine species form the basis for thecoenoflora. Structural organization of chionophilous meadows is considered, a dendrogram reflecting levels of structural organization of syntaxa is built on thebase of Jaccard coefficient.

Key words: *high-mountain belt, chionophilous meadows, coenoflora, dendrogram of similarity, the Altai-Sajan Mountain Area.*

ВВЕДЕНИЕ

В высокогорных системах Северной Азии одним из основных лимитирующих факторов является снег. В результате ветрового перераспределения по депрессиям, отрицательным формам рельефа, перегиба склонов формируется снеговой покров повышенной мощности, вплоть до летующих снежников. Образуются экотопы, характеризующиеся укороченным вегетационным периодом, подточным увлажнением, хорошо дренированными и непромерзающими почвами, в последнем случае снег выступает как теплоизолирующий фактор.

В этих экотопах развиваются своеобразные хионофильные сообщества, изученные до настоящего времени довольно слабо, но упоминаемые практически во всех публикациях по высокогорной растительности. Так, К.В. Станюкович в своей обзорной работе 1960 года рассматривает их как низкотравные эукриофильные луга; А.В. Куминова (1960) – как альпийские мелкотравные луга; для Восточного Саяна Л.И. Малышев (1965) в качестве приснежных нивальных лугов отмечает их на всем протяжении высокогорий; И.М. Красноборов (1976) для Западного Саяна относит их к нивальным лужайкам; для Алтая А.С. Ревушкин (1988) приводит низкотравные альпийские луга. Эти авторы данные сообщества относят к луговому типу растительности в рамках эколого-фитоценотической классификации. При этом дается только их название, приводится несколько обильных видов, не только без флористической, но и геоботанической характеристики.

Более подробно они описаны В.П. Седельниковым (1979, 1988), который выделил полидоминантные, шульциевые (*Schultzia crinita*), лютиковые (*Ranunculus altaicus*) и сиббальдиевые (*Sibbaldia procumbens*) сообщества хионофильных лугов с анализом видового состава и ритмов развития.

Р.В. Камелин (2005) в рамках эколого-генетической классификации относит хионофильные луга к группе криогумидных типов растительности, отмечая, что альпийские (альпинотипные) травяные ковры – это флороценотип умеренных горных флор, представленный наиболее полно в Алтае-Саянской горной стране по сравнению со всеми остальными горными системами Северной Азии.

В пределах земного шара Г. Вальтер (1975) отмечает эти сообщества (под термином “матты”)

© В.П. Седельников, 2017

как постоянный элемент альпийского пояса умеренной зоны.

Во всех работах констатируется, что фитоценозы хионофильных альпийских лугов, занимая незначительные площади, тем не менее являются постоянными компонентами высокогорных ландшафтов, особенно в гумидных высокогорьях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящее время, рассматривая снеговой покров как экологический фактор, выделяют следующие экотопы по его мощности: ахионный, олигохионный, мезохионный, макрохионный, мегахионный (Баландин, Разживин, 1980; Разживин, 1984; Холод, 1993), этой классификации автор придерживается и в настоящей работе.

– Ахионные экотопы характеризуются сдуванием снега, промерзанием почв; здесь развиваются в основном лишайниковые фитоценозы.

– Олигохионные местообитания имеют снеговой покров до 15 см, промерзающие почвы; приурочены ягельно-лишайниковые, кустарничковые, кобрезиевые фитоценозы.

Таблица 1

Хионофильные альпинотипные луга Алтае-Саянской горной страны

Номер		Дата описания	Фитоценоз	Общее проективное покрытие, %	Местонахождение	Высота над ур. м., м	Экотоп
п/п	описания						
1	24ВС	09.07.1975	Полидоминантный хионофильный	85	Хр. Тигер-Тыш, истоки р. Большой Казыр	1800	Гольцовая терраса
2	54ВС	26.07.1976	То же	90	Западный Саян, Осевой хребет, верх. р. Ак-Суг	2050	То же
3	19ВС	18.06.1981	»	90	Северо-Чуйский хребет, верх. р. Тюте	2340	Прогиб северного пологого склона
4	17ВС	22.07.1984	Монодоминантный лютиковый (*Ranunculus altaicus*)	95	Хр. Холзун, верх. р. Банная	2050	Мезопонижение по склону
5	21ВС	24.07.1984	То же	90	Хр. Айгулакский, верх. р. Челикташ	2200	Тающие снежники
6	36ВС	28.06.1980	Шульциевый хионофильный (*Schultzia crinita*)	85	Гора Монгун-Тайга, верх. р. Морен-Бурен	2700	Гольцовая терраса
7	27ВС	23.06.1981	То же	80	Северо-Чуйский хребет, верх. р. Тюте	2300	То же
8	28ВС	20.06.1979	Сиббальдиевый хионофильный (*Sibbaldia procumbens*)	85	Нагорье Сангилен, верх. р. Каргы	2400	Межвершинное понижение
9	84ВС	01.08.1981	То же	75	Южно-Чуйский хребет, верх. р. Кокозек	2520	Гольцовая терраса
10	23ВС	16.07.1972	Фиалковый хионофильный (*Viola altaica*)	70	Кузнецкий Алатау, Саралинские Белки, гора Боборовая	1450	Пологий наветренный склон
11	36ВС	13.07.1975	То же	80	Хр. Тигер-Тыш, верх. р. Казыр	1750	Водораздел, на месте снежника
12	93ВС	31.07.1980	»	75	Хр. Тумат-Тайга, верх. р. Улуг-О	2050	Пологий наветренный склон
13	39ВС	30.06.1980	Простреловый хионофильный (*Pulsatilla bungeana*)	65	Хр. Цаган-Шибету, гора Кат-Тайга	2500	Гольцовая терраса
14	40ВС	18.07.1975	Коридалисовый хионофильный (*Corydalis pauciflora*)	95	Хр. Тигер-Тыш, верх. р. Большой Казыр	1750	Терраса по склону кара
15	23ВС	04.07.2004	То же	95	Саянский перевал, левый исток р. Большой Он	2250	То же
16	23ВС	26.07.1984	Гегемоновый хионофильный (*Hegemone lilacina*)	60	Курайский хребет, верх. р. Кубадру	2800	»
17	24ВС	23.06.1981	Ллойдиевый хионофильный (*Lloydia serotina*)	58	Северо-Чуйский хребет, верх. р. Тюте	2350	»

– Мезохионные экотопы с мощностью снегового покрова до 50 см и слабым промерзанием почв; развиваются среднетравные альпинотипные луга.

– Снеговой покров мощностью до 150 см характеризует макрохионные местообитания. Почвы не промерзают, формируются фитоценозы субальпинотипных, в том числе и высокотравных лугов.

– Мегахионные экотопы имеют снеговой покров мощностью от 150 см до нескольких метров, что препятствует промерзанию почвы. Вегетационный период короткий, в первую его половину обычно подточное холодное увлажнение. Развиваются низкотравные хионофильные луга.

Такая классификация экотопов по мощности снегового покрова (как и всякая классификация) отражает только одну из сторон природных закономерностей, но позволяет определить место хионофильных лугов среди высокогорной растительности по данному экологическому фактору.

В различных горных системах Алтае-Саянской горной страны было сделано 74 геоботанических описания фитоценозов хионофильных лугов, охвативших практически все их разнообразие.

В большинстве случаев описания выполнялись на площади 25 м^2, которая соответствовала площади выявления для данного типа фитосистем. Имеющийся объем описаний позволил определить ценофлору хионофильных лугов – 102 вида высших сосудистых растений. Учитывая, что после шестидесятого описания прирост видов прекратился, можно сказать, что ценофлора с высокой степенью вероятности выявлена полностью.

Описания делались в различные периоды вегетации, на различных стадиях развития травостоя, поэтому для дальнейшего анализа были отобраны 17 сообществ, описанных в фазу максимального развития травостоя и включающих весь объем ценофлоры (табл. 1).

Для определения структурной организации хионофильных лугов все 17 описаний сведены в сводную таблицу, дающую хорошее представление как о структуре ценофлоры, так и флористическом сходстве описаний, на основании последнего построена дендрограмма сходства, отражающая структурную организацию хионофильных лугов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ценофлора хионофильных лугов насчитывает 102 вида высших сосудистых растений, относящихся к 70 родам и 35 семействам. Спектр ведущих 10 семейств насчитывает более половины (58.8 %) от состава всей ценофлоры и резко отличается от спектров 10 ведущих семейств высокогорных флор в целом Кузнецкого Алатау (Седельников, 1979), Западного Саяна (Красноборов, 1976), Алтая (Ревушкин, 1988). Коэффициент ранговой корреляции Спирмена составляет –0.81, –0.78 и –0.32 соответственно, т. е. ценофлора хионофильных лугов по спектру 10 ведущих семейств резко отличается от высокогорных флор Кузнецкого Алатау, Западного Саяна и Алтая. Очевидно, это связано с историческими закономерностями формирования высокогорной растительности. Наименьшая отрицательная связь с флорой Алтая, по всей вероятности, подчеркивает значение средне- и центрально-азиатских флористических комплексов в формировании ценофлоры хионофильных лугов.

Еще более четкое представление о возможном историческом процессе формирования ценофлоры дает анализ ее ареалогической и поясно-зональной структур. Основу ценофлоры (80.4 %) составляют альпийские (46.1 %) и арктоальпийские (34.3 %) виды; при этом среди альпийцев явно преобладают две ареалогические группы – это виды, распространение которых связано с высокогорьями Южной Сибири (38.3 % от всей группы) и высокогорьями как Южной Сибири, так и Средней и Центральной Азии, вплоть до Гималаев (44.6 %). Среди арктоальпийцев превалируют голарктические виды – 65.7 % от всей поясно-зональной группы. Таким образом, основу ценофлоры образуют только три флористических комплекса – арктоальпийские виды, широко распространенные в Северном полушарии; альпийские виды, произрастающие в высокогорьях Южной Сибири, и альпийские виды, ареал которых охватывает горы Южной Сибири, Средней и Центральной Азии. При этом, как отмечал А.И. Толмачев (1960), такие арктоальпийцы, как *Oxyria digina*, *Thalictrum alpinum*, *Saxifraga cernua*, *Sibbaldia procumbens*, *Oxygraphis glacialis*, *Lloydia serotina* – очень целостные виды, не имеющие тесных связей с невысокогорьями и строго приуроченные к локальным холодным местообитаниям. К этой же группе можно отнести *Anthoxantum alpinum*, *Salix turczaninowii*, *Calianthemum sajanense*, *Hegemone lilacina*, *Trifolium eximium*, *Schultzia crinita* и ряд других видов. В дальнейшем А.И. Толмачев и Б.А. Юрцев (1970) подчеркивали, что многие арктоальпийские виды (в том числе и приведенные выше) тесно связаны с южными высокогорьями и являются горными элементами арктических флор. Такое положение хорошо обосновал Ю.В. Гамалей (2013), доказавший, что миграция криофитов шла от южных горных систем к полярным областям.

Можно предположить, что арктоальпийский флористический комплекс ценофлоры хионофильных лугов является наиболее древним среди высо-

когорной растительности Алтае-Саянской горной страны. Р.В. Камелин (2005) считает, что комплекс хионофильных альпийских (альпинотипных) ковров начал развиваться с неогена, но особенно широко распространился со среднего плейстоцена.

Выше уже подчеркивалось, что основу ценофлоры формируют три фитоценотических комплекса: арктоальпийский голарктический; альпийский южносибирский-центральноазиатский (включая и среднеазиатский); альпийский южносибирский (включая Алтае-Саянский).

Арктоальпийский голарктический комплекс составляет 22.6 % видов от всей ценофлоры, наиболее активными среди них (встречаемость более 50 %, проективное покрытие от 5 до 25 %) являются: *Trisetum spicatum*, *Phleum alpinum*, *Luzula spicata*, *Lloydia serotina*, *Dichodon cerastoides*, *Minuartia biflora*, *Sagina saginoides*, *Thalictrum alpinum*, *Cardamine bellidifolia*, *Sibbaldia procumbens*, *Pedicularis oederii*.

Помимо встречаемости в тундровой зоне, эти виды в горах Палеарктики имеют широкий островной ареал, начиная от Гималаев, через Тянь-Шань, горы Южной Сибири, вплоть до гипоарктических высокогорий. Из ценозообразователей (доминантов) в данной группе только один вид – *Sibbaldia procumbens*.

Альпийский южно-сибирский центрально-(средне)-азиатский флороценотический комплекс представлен 21 видом, что составляет 20.6 % от всей ценофлоры. Наиболее активны в этой группе: *Salix turczaninowii*, *Oxytropis alpina*, *Viola altaica*, *Schultzia crinita*, *Gentiana grandiflora*, *Veronica densiflora*. Большинство видов этого комплекса широко представлены в высокогорных экосистемах Гималаев, Тибета, Тянь-Шаня, гор Южной Сибири. Кроме активных доминантов *Viola altaica* и *Schultzia crinita*, сюда же следует отнести малоактивные, но формирующие монодоминантные сообщества *Hegemone lilacina* и *Corydalis pauciflora*. Большее сходство семейственных спектров хионофильных лугов и высокогорной флоры Алтая как раз и обусловлено высокой активностью видов этой группы в сравниваемых флорах.

Альпийский южно-сибирский флористический комплекс объединяет виды, произрастающие в Алтае-Саянской и Байкальской горных странах, он насчитывает 18 видов (17.6 % от всей ценофлоры); к активным относятся *Salix rectijulis*, *Callianthemum sajanense*, *Macropodium nivale*, *Saxifraga melaleuca*, *Oxytropis altaica*. К этой же группе можно отнести малоактивный, но доминирующий вид *Corydalis pauciflora*, а также имеющий более обширный ареал *Ranunculus altaicus*.

Если рассматривать Алтае-Саянскую горную страну как периферическую часть Центральноазиатской горной системы, то азиатские виды являются основными ценозообразователями, к ним относятся семь из восьми доминирующих видов. Это можно рассматривать как признак, указывающий на формирование хионофильных лугов в пределах азиатских горных систем.

Опираясь на работы А.И. Толмачева (1960); М.П. Гричук, В.П. Гричук (1960); А.В. Куминовой (1963); В.М. Синицына (1962, 1965); А.И. Толмачева, Б.А. Юрцева (1970); А.А. Величко (1973, 1999); Н.А. Ясаманова (1985); Р.В. Камелина (1998, 2005); Н.В. Короновского, В.Е. Хаина, Н.А. Ясаманова (2006); Ю.В. Гамалея (2011, 2013), можно предположить следующую схему возникновения и формирования хионофильных альпийских лугов.

В олигоцене начались глобальные процессы, в конечном счете приведшие к становлению современной растительности, – это формирование Альпийско-Гималайской складчатости и глобальное похолодание климата. Как отмечает В.М. Синицын (1962), все горные системы палеогеновой Азии как в отношении орографического плана, так и размеров главных единиц имели современный облик, только расчлененность и высоты были меньше. По Ю.В. Гамалею (2013), появление ледниковых шапок на растущих горных системах Альпийско-Гималайской складчивости датируется 25–30 млн лет назад, т. е. это граница олигоцена и миоцена. Начали формироваться криогенные местообитания. В связи с похолоданием происходили сдвиги природных зон, что приводило к усилившимся миграциям растений.

В начале миоцена процессы орогенеза и похолодание усилились. Как считает А.А. Величко (1999), в результате активизации орогенеза и похолодания в миоцене среднегодовая температура в умеренных широтах снизилась до +3 °С. Н.А. Ясаманов (1985) также приводит средние для января температуры –2…–5 °С при 800–1000 мм осадков в год, градиент понижения температуры в существующих горных системах мог достигать 0.7 °С на 100 м. Все это должно было привести к формированию криогенных морфоскульптур, в том числе и нивальных, в которых начал формироваться флористический комплекс хионофильных лугов. Автор полностью разделяет точку зрения Ю.В. Гамалея (2013), что первичные источники криофлор не приполярные области, а быстроподнимающиеся горы, и Р.В. Камелина (2005) о возрасте альпийских нивальных лугов с начала неогена.

Все указанные авторы отмечают, что миоцен характеризуется колебанием холодных и теплых периодов (происходит сдвиг природных зон и высотных поясов) и, соответственно, этому изменением ареалов как отдельных видов, так и флористических комплексов.

Опираясь на тезис Ю.В. Гамалея (2013), что миграция криофитов шла от южных горных сис-

тем к полярным областям, а не наоборот, можно предположить, что первоначально хионофильные луга возникли в быстроподнимающихся горных системах Центральной Азии в миоцене.

При дальнейшем похолодании климата, интенсивного поднятия гор юга Сибири часть центрально-азиатских видов могла мигрировать в высокогорья Алтая, Саян, Байкальской Сибири. Так сформировался альпийский южно-сибирский центрально-азиатский флороценотический комплекс. В дальнейшем уже в плейстоцене, в связи с резким похолоданием и процессами оледенения, часть видов этого комплекса смогла мигрировать в арктические ландшафты; сформировался арктоальпийский комплекс видов альпигенного происхождения.

Параллельно в горных системах Южной Сибири на основе местной флоры образуется альпийский южно-сибирский комплекс ценофлоры хионофильных лугов, который хорошо представлен в хионофильных сообществах Алтае-Саянской и Байкальской горных странах.

Если рассматривать хионофильные луга как единую флороценотическую систему, то параллельно с формированием описанных выше флористических комплексов шло формирование и ценотических структур, результатом которого стало современное ценотическое разнообразие хионофильных лугов, представляющих собой элементы данной системы не с функциональными, а топическими связями.

Выше уже указывалось, что для флоро- и ценотического анализа использовали выборку из 17 описаний, наиболее полно представляющую как ценофлору, так и ценотическое разнообразие (табл. 2).

Приведенное сравнение сходства описаний по видовому составу с использованием коэффициента Жаккара и дальнейшим построением дендрограммы позволило выявить ценотическую структурную организацию хионофильных лугов (рис. 1).

На уровне сходства 0.25 все описания, кроме № 13, образуют хорошо структурируемую систему, в которой все доминирующие и активные виды представлены альпийцами и субальпийцами. В описании № 13 доминирует монтанный вид *Pulsatilla bungeana*, среди активных представлена группа также монтанных и гипоарктомонтанных видов. Очевидно, простреловые хионофильные луга не типичны для высокогорной растительности и более связаны с монтанными флороценотическими комплексами.

Основной комплекс описаний (см. рис. 1) на уровне сходства 0.25 связывают две группы высокоактивных видов, которые также являются диагностическими – это голарктические арктоальпийцы: *Sibbaldia procumbens*, *Sagina saginoides*, *Lloydia serotina*, *Phleum alpinum*, *Bistorta vivipara* и

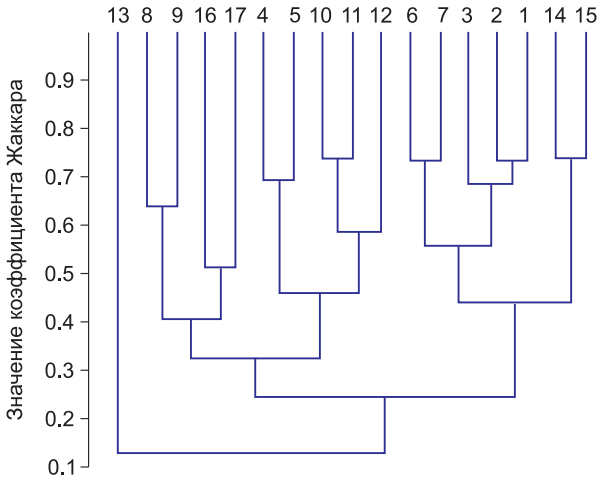

Рис. 1. Дендрограмма сходства описаний хионофильных лугов:

1–17 – соответствуют номерам геоботанических описаний в табл. 1.

центрально(средне)-азиатские альпийцы: *Salix turczaninowii*, *Viola altaica*, *Schultzia crinita*, *Gentiana grandiflora*, *Veronica densiflora*.

На уровне сходства 0.3–0.4 дендрограмма распадается на два крупных блока (кластера) описаний. В первый вошли описания 8, 9, 16, 17, 4, 5, 10, 11, 12, во второй – 6, 7, 3, 2, 1, 14, 15 (см. табл. 1). Сообщества первого блока (кластера) описаний занимают местообитания со снеговым покровом мощностью более 2 м. Диагностическими видами служат: *Duphasiastrum alpinum*, *Cortusa altaica*, *Veronica alpina*, *Euphrasia altaica*; сюда же относится основное число доминантов хионофильных лугов – *Sibbaldia procumbens*, *Hegemone lilacina*, *Ranunculus altaicus* (рис. 2, *а*), *Lloydia serotina*, *Viola altaica* (рис. 2, *б*).

Сообщества второго блока описаний приурочены к экотопам с мощностью снегового покрова до 2 м. Диагностическими видами являются: *Macropodium nivale*, *Saxifraga melaleuca*, *Primula pallasii*, *Pedicularis amoena*, *Dracocephalum grandiflorum*, а также доминанты *Schultzia crinita* и *Corydalis pauciflora* (рис. 2, *в*).

Следует отметить, что до настоящего времени классификация высокогорной растительности, отражающая все ее фитоценотическое разнообразие, не разработана ни в одной из классификационных схем.

В целом для упорядочивания имеющегося материала по хионофильным лугам и на основе дендрограммы предлагается следующая рабочая классификационная схема.

Все хионофильные сообщества объединяются в подтип луговой криофильной растительности или, по Р.В. Камелину (2005), образуют один флороценотип в группе криогумидных типов растительности. Выделившиеся на дендрограмме два

Таблица 2

Сводная таблица геоботанических описаний хионофильных лугов

№ п/п	Вид	Ар	ВЗ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	*Equisetum scirpoides* Michx.	1	АБМ	–	–	–	–	–	–	–	4	3	–	–	–	–	–	–	–	1
2	*Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub	1	ГАМ	–	–	–	1	1	–	–	–	–	2	1	1	–	–	–	–	–
3	*Anthoxanthum alpinum* A. et D. Love	1	А	1	1	1		–	1	1	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–
4	*Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel.	9	А		–	–	1	1		–	–	–	–	–	–	–	1	1	1	–
5	*Trisetum spicatum* (L.) K. Richt..	1	АА	–	–	–	–	–	–	–	2	1	–	–	–	–	–	–	–	1
6	*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.	1	АБМ	2	2	2	1	1	1	2	1	1	1	2	1	–	2	1	2	2
7	*D. koelerioides* Regel	8	А	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
8	*Phleum alpinum* L.	1	АА	1	1	1	1	–	1	1	1	1	2	2	1	–	1	1	2	2
9	*Festuca tristis* Kryl. et Iwanitzk.	17	А	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
10	*Koeleria atroviolacea* Domin	17	А	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
11	*Poa smirnowii* Rochov.	17	А	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	1	1	–	–	–	–	1
12	*Carex atrofusca* Schkuhr	1	АА	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
13	*C. aterrima* Hoppe	2	АА	–	–	–	1	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
14	*C. lachenellii* Schkuhr	1	АА	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–
15	*C. ensifolia* Turcz. ex Krecz.	2	А	–	–	–	1	1	1	1	–	–	2	1	–	–	–	–	–	–
16	*Juncus biglumis* L.	1	АА	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
17	*Luzula sibirica* V. Krecz.	5	ГАМ	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
18	*L. spicata* (L.) DC.	1	АА	1	1	1	–	–	2	2	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
19	*Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Kryl.	9	М	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	1
20	*Lloydia serotina* (L.) Reichenb.	1	АА	2	1	1	1	1	1	1	1	1	–	–	–	–	–	1	3	6
21	*Allium schoenoprasum* L.	1	ГАМ	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
22	*Salix nummularia* Anderss.	2	АА	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
23	*S. rectijulis* Ledeb. ex Trautv.	17	А	2	2	2	–	–	–	–	2	1	1	1	–	–	1	1	3	2
24	*S. reticulate* L.	1	АА	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
25	*S. turczaninowii* Laksch.	7	А	3	4	2	1	1	1	2	2	–	1	2	1	–	2	2	2	2
26	*Bistorta vivipara* (L.) S.F. Grey	1	ГАМ	3	4	3	1	1	2	2	1	1	1	1	1	–	2	2	1	1
27	*Koenigia islandica* L.	1	АА	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
28	*Oxyria digina* (L.) Hill	1	АА	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1	1
29	*Rumex alpestris* Jacq.	2	А	2	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–
30	*Claytonia joanneana* Schult.	6	АА	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–			1	1	–	–
31	*Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb.	1	АА	1	2	2	–	–	1	1	–	–	–	–	–	1	1	1	–	–
32	*Cerastium pusillum* Ser.	17	М	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
33	*C. lithospermifolium* Fisch.	8	А	1	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–

34	*Minuartia biflora* Schinz et Thell.	1	АА	1	1	2	–	–	1	–	2	1	–	–	–	2	–	1	1	1
35	*M. verna* (L.) Hiern	2	ГАМ	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
36	*Sagina saginoides* (L.) Karst.	1	АА	–	1	–	2	2	1	1	1	1	2	2	1	–	1	1	2	3
37	*Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov	1	АА	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
38	*Callianthemum sajanense* (Regel) Witas.	18	А	5	5	6	–	–	1	2	–	–	–	–	–	–	1	1	–	1
39	*Pulsatilla bungeana* C.A. Mey.	7	М	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6	–	–	–	–
40	*Ranunculus altaicus* Laxm.	5	А	–	–	–	6	7	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
41	*R. sulphureus* C.J. Phipps	1	АА	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
42	*R. lasiocarpus* C.A. Mey.	17	А	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1
43	*Hegemone lilacina* (Bunge) Bunge	7	А	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	6	–
44	*Thalictrum alpinum* L.	1	АА	1	–	–	1	1	1	1	–	–	1	1	–	–	–	–	1	2
45	*Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge	3	АА	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1
46	*Papaver pseudocanescens* M. Popov	18	А	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–
47	*Corydalis pauciflora* (Steph.) Pers.	18	А	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	6	6	–	–
48	*Cardamine bellidifolia* L.	1	АА	–	–	–	1	1	–	–	1	1	1	1	–	–	1	1	1	1
49	*Draba dasycarpa* C.A. Mey.	18	А	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–
50	*D. fladnizensis* Wulf.	1	АА	–	–	–	1	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1
51	*D. ochroleuca* Bunge	5	АА	–	–	1	–	–	1	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
52	*Macropodium nivale* (Pall.) R. Br.	17	А	4	4	3	–	–	3	2	–	1	–	–	–	–	3	3	–	–
53	*Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et Meyer	18	А	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–
54	*R. pinnatifida* Boriss.	17	А	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–
55	*R. rosea* L.	1	ГАМ	–	–	–	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
56	*Saxifraga hirculus* L.	1	АБМ	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–
57	*S. aestivalis* Fisch. et C.A. Mey.	5	ГАМ	1	2	2	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
58	*S. cernua* L.	1	АА	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
59	*S. melaleuca* Fisch. ex Spreng.	17	А	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	2	–	–
60	*Parnassia laxmanii* Pall. ex Schult.	7	А	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–
61	*Potentilla gelida* C.A. Mey.	2	АА	1	1	1	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
62	*Sibbaldia procumbens* L.	1	АА	1	1	1	2	2	1	–	6	6	1	1	1	2	1	–	2	2
63	*Astragalus alpinus* L.	1	АА	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
64	*Oxytropis alpina* Bunge	9	А	3	2	3	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
65	*O. altaica* (Pall.) Pers.	17	А	3	4	3	–	–	2	2	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
66	*Trifolium eximium* Step.ex DC.	17	А	–	–	–	–	–	–	–	2	2	–	–	–	2	–	–	–	–
67	*Viola altaica* Ker-Gawl.	7	А	1	2	2	2	2	1	1	2	2	7	6	6	1	1	1	3	2
68	*V. biflora* L.	1	ГАМ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	1
69	*Epilobium alpinum* L..	1	АА	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
70	*Bupleurum triradiatum* Adams ex Hoffm.	3	АА	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
71	*Pachypleurum alpinum* Ledeb.	2	АА	3	3	3	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–
72	*Schultzia crinita* (Pall.) Spreng.	9	А	4	3	4	1	–	6	6	2	2	1	1	2	3	1	1	1	1

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
73	*Cortusa altaica* Losinsk.	9	A	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1	–	–	–	1	–
74	*Primula algida* Adams	8	M	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
75	*P. nivalis* Pall.	9	A	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	1
76	*P. pallasii* Laxm.	2	A	4	4	4	–	–	1	1	1	–	–	–	–	–	3	3	2	1
77	*Gentiana algida* Pall.	3	AA	–	–	1	–	–	–	–	2	2	–	–	–	–	–	–	–	–
78	*G. grandiflora* Laxm.	9	A	1	1	1	2	1	2	2	3	2	3	2	1	–	1	1	2	1
79	*G. uniflora* Georgi	9	A	–	–	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–
80	*Comastoma falcatum* (Turcz.) Toyokuni	7	A	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1
81	*Swertia obtusa* Ledeb.	6	A	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–
82	*S. marginata* Schrenk	9	A	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
83	*Polemonium pulchellum* Bunge	17	A	–	1	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
84	*Vaccinium uliginosum* L.	1	АБМ	–	–	–	–	–	–	–	2	3	–	–	–	–	–	–	–	1
85	*Euphrasia altaica* Serg.	18	M	–	–	–	1	1	–	–	1	1	–	–	1	–	–	–	1	1
86	*Lagotis integrifolia* (Willd.) Schischk.	9	A	2	2	2	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	3	3	–	–
87	*Pedicularis amoena* Adams ex Stev.	5	AA	4	2	3	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	3	3	1	–
88	*P. oederi* Vahl	1	AA	3	2	2	1	1	1	1	–	–	–	–	–	–	2	2	–	1
89	*P. proboscidea* Stev.	9	A	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
90	*Veronica alpina* L.	2	A	–	–	–	–	–	1	1	–	–	1	1	1	–	–	–	–	–
91	*V. densiflora* Ledeb.	9	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	–	1	1	1	1
92	*V. ciliata* Fisch.	9	M	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
93	*V. macrostemon* Bubge	17	A	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
94	*Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge	4	AA	3	2	3	–	–	1	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
95	*Dracocephalum grandiflorum* L.	9	A	3	–	–	–	–	1	2	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–
96	*D. imberbe* Bunge	9	A	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
97	*Myosotis austrosibirica* O. Nikif.	9	A	–	–	–	–	–	–	–	1	2	–	–	–	1	–	–	–	–
98	*Erigeron krylovii* Serg.	18	M	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–
99	*Pyrethrum pulchellum* Turcz. ex DC.	17	A	3	1	1	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
100	*Saussurea pseudoalpina* Sumps.	18	M	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–
101	*Solidago gebleri* Juz.	5	A	3	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1	1	1	–	–
102	*Taraxacum glabrum* DC.	4	AA	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1	1

Примечание. Ар – ареалогические группы: 1 – голарктическая, 2 – евроазиатская, 3 – американоазиатская, 4 – общеазиатская, 5 – североазиатская, 6 – сибирская, 7 – центральноазиатская–южносибирская, 8 – центральноазиатская–алтае-саянская, 9 – среднеазиатская – алтае-саянская, 17 – южносибирская, 18 – алтае-саянская.

ВЗ – высотнозональные группы: АА – арктоальпийская, АБМ – арктобореальномонтанная, ГАМ – гипоарктомонтанная, М – монтанная, А – альпийская.

Цифры в строке 1–17 соответствуют номерам описаний в табл. 1.

Цифры в таблице соответствуют баллам общего проективного покрытия: 1 – до 1 %; 2 – 1–5 %; 3 – 6–10 %; 4 – 11–25 %; 5 – 26–50 %; 6 – 51–75 %; 7 – 76–100 %.

Рис. 2. Фрагмент фитоценоза с доминированием *Ranunculus altaicus* (*а*), *Viola altaica* (*б*), *Corydalis pauciflora* (*в*).

кластера на уровне сходства 0.3–0.4 на основе экологии местообитаний соответствуют двум формациям – эухионофильным и гемихионофильным альпинотипным лугам. Это подтверждает даже различие по габитусу, экологии, типам ареалов приведенных выше диагностических и доминирующих видов для обоих кластеров.

На уровне связи 0.45–0.6 в дендрограмме четко выделяются группы ассоциаций. В рамках формации эухионофильных лугов представлены две группы ассоциаций: в первую объединились сообщества с доминированием *Sibbaldia procumbens*, *Hegemone lilacina* и *Lloydia serotina*, во вторую – с *Ranunculus altaicus* и *Viola altaica*.

В формации гемихионофильных лугов также выделяются две группы ассоциаций: в первую вошли сообщества с господством *Schultzia crinita* и полидоминантные фитоценозы, во вторую – с доминированием *Corydalis pauciflora*.

Следующий уровень кластеризации при сходстве 0.6–0.7 соответствует выделению конкретных ассоциаций. Подробная их характеристика дана в табл. 1, 2 и повторяться не имеет смысла, но стоит отметить следующее: сходство 17 фитоценозов определялось только по сходству их видового состава, без учета степени доминирования видов. И то, что в одну ассоциацию объединились сообщества с одним и тем же доминантом, можно трактовать как воздействие доминантов на видовой состав фитоценозов, т. е. на наличие фитоценотического отбора.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хионофильные луга – постоянный компонент высокогорной растительности Алтае-Саянской горной страны. Основным лимитирующим фактором их формирования и распространения является мощность снегового покрова. На всем протяжении высокогорий они занимают мегахионные местообитания, четко ограниченные от других экотопов высокогорной растительности.

Ценофлора хионофильных лугов насчитывает 102 вида высших сосудистых растений. По спектру 10 ведущих семейств ценофлора хионофильных лугов отличается от высокогорных флор Восточного и Западного Саян, Алтая.

Основу ценофлоры формируют три фитоценотических комплекса: арктоальпийский голарктический, альпийский южносибирский-центрально(средне)-азиатский и альпийский южносибирский, отражающие историю формирования хионофильных лугов с начала неогена.

Определение сходства конкретных фитоценозов по видовому составу позволило построить дендрограмму, отразившую уровни структурной организации хионофильных лугов по ряду ассоциация–группа ассоциаций–формация–флороценотип.

ЛИТЕРАТУРА

Баландин С.А., Разживин В.Ю. Влияние снежного покрова на распределение растительности на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. № 3. С. 1719–1733.

Вальтер Г. Растительность земного шара. М., 1975. Т. 3. 432 с.

Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. М., 1973. 256 с.

Величко А.А. Общие особенности изменения ландшафтов и климата Северной Азии в кайнозое // Изменение климата и ландшафтов за последние 65 млн лет. М., 1999. С. 219–233.

Гамалей Ю.В. Криофиты Евразии: происхождение и структурно-функциональная специфика // Бот. журн. 2011. № 2. С. 1521–1546.

Гамалей Ю.В. Происхождение и миграция криофлор // Бот. журн. 2013. № 8. С. 937–956.

Гричук М.П., Гричук В.П. О приледниковой растительности на территории СССР // Перигляциальные явления на территории СССР. М., 1960. С. 66–100.

Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.

Камелин Р.В. Растительный покров // Флора Алтая. Барнаул, 2005. Т. 1. С. 25-47.

Короновский Н.В., Хаин В.Е., Ясаманов Н.А. Историческая геология. М., 2006. 485 с.

Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 389 с.

Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Куминова А.В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963. Вып. 4. С. 438–464.

Малышев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л., 1965. 367 с.

Разживин В.Ю. Анализ нивального флороценотического комплекса Чукотской тундры // Бот. журн. 1984. № 8. С. 1001–1009.

Ревушкин А.С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 318 с.

Седельников В.П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск, 1979. 168 с.

Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 223 с.

Синицын В.М. Палеогеография Азии. М., 1962. 267 с.

Синицын В.М. Древние климаты Евразии: палеоген и неоген. Л., 1965. Ч. 1. 167 с.

Станюкович К.В. Растительность высокогорий СССР. Сталинабад, 1960. 169 с.

Толмачев А.И. Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор Земного шара // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 18–31.

Толмачев А.И., Юрцев Б.А. История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С. 87–100.

Холод С.С. Роль снежного покрова в дифференциации растительности южной части острова Врангеля // Бот. журн. 1993. № 1. С. 45–58.

Ясаманов Н.А. Древние климаты Земли. М., 1985. 296 с.