

УДК 581.526.53+912.43

Пространственная структура растительных сообществ горной лесостепи Хакасии на примере модельного полигона «Хребет Пистаг»

Ларионов А. В.

*Хакасский государственный университет имени Н. Ф. Катанова
Республика Хакасия, Абакан
Larionovalexey000@yandex.ru*

Статья посвящена особенностям пространственной организации растительности на границе восточных отрогов Кузнецкого Алатау и Южно-Минусинской котловины. При классификации было выделено 11 ассоциаций растительных сообществ. С помощью ДСА-ординации выявлены ведущие экологические факторы: количество осадков, каменистость субстрата, высота над уровнем моря. На основе проведенной классификации и градиентного анализа описаны экологические ряды растительных сообществ, представляющие основные закономерности растительных сообществ при изменении факторов влажности-абсолютной высоты от луговых перистоковыльных степей и листовенных гемибореальных лесов у подножий склонов на выровненных участках, до криофитных тундростепей и петрофитных степей с ледниковыми реликтами в верхних, наиболее холодных частях хребта. С использованием космических снимков Sentinel-2 и Ресурс-П созданы картографические модели верхней части лесостепного пояса на ключевом полигоне «Хребет Пистаг». Первая модель отражает основные сочетания растительных сообществ в ранге фитоценозов, а вторая – показывает особенности организации микрокомбинаций отдельных фитоценозов на уровне ассоциаций. Разработанные модели демонстрируют закономерности пространственной организации растительности верхней части лесостепного пояса Кузнецкого Алатау и могут использоваться для оценки биотопов редких ассоциаций и отдельных Краснокнижных видов растений Хакасии.

Ключевые слова: фитоценология, классификация растительности, крупномасштабное картографирование, ординация, фиторазнообразие, Кузнецкий Алатау.

ВВЕДЕНИЕ

Горная лесостепь Хакасии формировалась под действием разнообразных экологических факторов, ключевую роль среди которых сыграли особенности рельефа и климата. Это обусловило значительное разнообразие флоры и растительности этого зонального типа. Большой интерес представляют участки горной лесостепи, расположенные на границе Южно-Минусинской котловины и восточных отрогов Кузнецкого Алатау. Здесь исторически растительные сообщества эволюционировали в тесной связи с крио-аридными палеоусловиями периодов горного оледенения в Плейстоцене. В последствии характерные для региона температурные инверсии на дне Минусинской котловины обусловили сохранение в современных степных сообществах высокогорных альпийских видов и формирование специфических ассоциаций с участием перигляциальных и гляциальных реликтов. Впервые степные сообщества с криофитами Хакасии были отмечены В. В. Ревердатто (1934), а позднее описаны в работах К. А. Соболевской (1946), И. М. Красноборова (1986), А. Ю. Королюка и Н. И. Макуниной (1998). Из этих сообществ наиболее редкими являются тундростепи, фитоценологические и экологические особенности которых были описаны в отдельных источниках, но при этом их пространственная организация практически не изучена (Красноборов, 1986; Зеленая книга Сибири, 1996; Макунина, 2006; Ermakov et al., 2014; Ларионов и др., 2015).

Кроме разнообразной петрофитной растительности, в предгорьях Кузнецкого Алатау распространены зональные луговые евросибирские степи, в то время как на других территориях эти сообщества значительно пострадали от распашки. На территории хребта Пистаг, являющегося ООПТ в статусе Природного парка, отмечаются лишь небольшие участки с антропогенным воздействием в виде грунтовых дорог и ограниченных сенокосов.

На данный момент созданы геоботанические карты как для всей Хакасии, так и для некоторых ее районов. Среднемасштабная «Карта растительности Хакасской автономной области», а также серия крупномасштабных карт растительности районов Республики разработана в рукописном виде А. В. Куминовой с соавторами в 1972 году. Крупномасштабное картографирование восстановления нарушенных степных фитоценозов в южной части Минусинской котловины выполнено В. Г. Волковой (1983). Благодаря широкому распространению технологии геоинформационных систем (ГИС) и технологии компьютерного моделирования появились картографические модели отдельных территорий Хакасии (Макунина, Игай, 2011; Ермаков и др., 2013; Ермаков, Полякова, 2019). Однако информации о пространственной организации растительности лесостепного пояса Кузнецкого Алатау мало. При этом данная территория обладает уникальным фитоценотическим разнообразием из-за чего изучение пространственной структуры растительного покрова с использованием спутниковых снимков может быть использовано для сохранения, рационального использования и мониторинга состояния биологических ресурсов региона.

Цель исследования – изучить закономерности пространственной организации разнообразия и составить крупномасштабную картографическую модель естественной растительности лесостепного пояса ключевого полигона на горном хребте Пистаг с использованием данных дистанционного зондирования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на территории Аскизского района Республики Хакасия. Было использовано 135 полных геоботанических описаний, собранных в ходе полевых работ в 2011–2022 годы. Описания выполнены по стандартной методике, на площадках 100 м² для травяных сообществ и 200 м² для лесных (Полевая геоботаника, 1964, 1972). Из геоботанических описаний создана база данных на основе TURBO(VEG) (Hennekens, 1996). Классификация проведена методом Браун-Бланке (Westhoff, van der Maarel, 1973; Theurillat et al., 2020) с использованием JUICE 7.0 (Tichy, 2002). Для оценки флористического сходства растительных сообществ использован кластерный анализ, реализованный в пакете Statistica 7. Таксономия растений приведена в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

Определение ведущих экологических факторов, обуславливающих разнообразие и пространственную организацию растительности выполнено на основе DCA (Detrended Correspondence Analysis) в пакете DECORANA (Hill, 1979). Для выявления ведущих факторов использовались климатические данные WorldClim (Fick, Hijmans, 2017), и особенности видового состава ценофлор с учетом спектров экологических групп растений по влажности и петрофитности субстрата.

Изучение пространственной организации растительности ключевого полигона осуществлено с использованием многоспектральных снимков, полученных со спутников Sentinel-2 (разрешение – 10 м) и Ресурс-П (разрешение – 4 м). Для дешифрирования снимков использовалась программа ЕССА, построение картосхем проведено в QGIS 3.32.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Географическое положение и природные условия восточных отрогов Кузнецкого Алатау. Модельный полигон «Хребет Пистаг» (рис. 1) является частью восточных отрогов Кузнецкого Алатау, вдающихся в Южно-Минусинскую котловину. Рельеф среднегорный, абсолютные высоты достигают 1062 м. Подножья склонов имеют небольшую крутизну, которая постепенно увеличивается до 30–40°. Вершина горного хребта состоит из небольших выровненных участков, покрытых дрсвой (Растительный покров..., 1976).

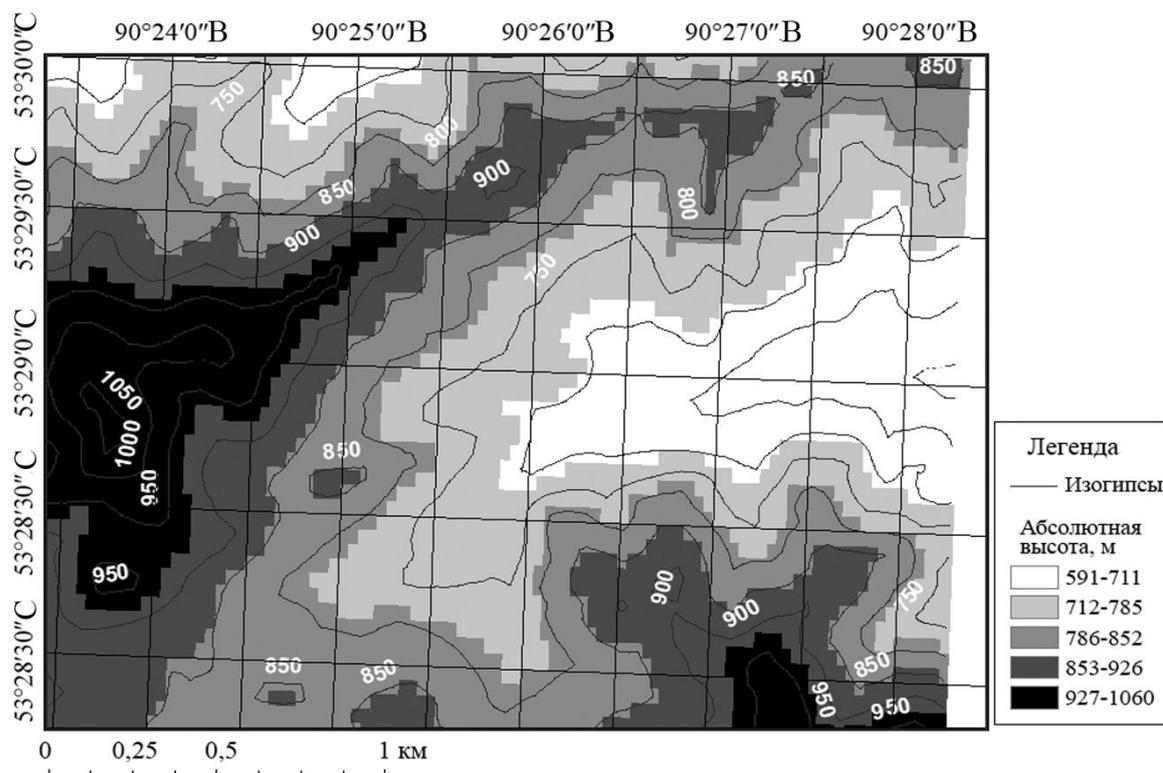


Рис. 1. Картограмма ключевого полигона исследования
 Построена по данным Shuttle radar topographic mission (SRTM)
 (изогипсы проведены через каждые 30 м).

Климат резко континентальный с холодной зимой и жарким летом. Средняя температура января составляет -19°C , а июля $+17^{\circ}\text{C}$. Среднегодовое количество осадков больше, чем в котловинной части, около 500 мм. Верхние части склонов характеризуются более холодными условиями и ветром, что приводит к сдуванию снега и промерзанию почвы (Растительный покров..., 1976; Поликарпов и др., 1986; Fick, Hijmans, 2017).

Почвы развиты слабо и представлены в основном малогумусными, маломощными карбонатными разновидностями каштановых почв и южных черноземов, многие участки не имеют сформированного почвенного покрова и характеризуются неглубоким залеганием и выходами материнской породы (Градобоев, 1954).

Результаты классификации. В результате проведенной классификации растительности ключевого полигона методом Браун-Бланке было выявлено четыре класса: *Rhytidio rugosi-Laricetea sibiricae* K. Korotkov et Ermakov 1999 (светлохвойные гемибореальные леса Южной, Восточной Сибири и Монголии), *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. ex Korotkov 1991 (восточносибирские и центральноазиатские степи), *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soo 1947 (степи европейско-сибирского типа) и *Sedo-Scleranthenea* Dengler 2003 (евразийские сообщества суккулентов), а также 11 ассоциаций.

Продромус растительности

Класс *Rhytidio rugosi-Laricetea sibiricae* K. Korotkov et Ermakov 1999
 Порядок *Carici pediformis-Laricetalia sibiricae* Ermakov in Ermakov et al. 1991
 Союз *Cotoneastero melanocarpi-Laricion sibiricae* Ermakov 2000
 Ассоциация *Primulo cortusoides-Laricetum sibiricae* Ermakov 2000
 Класс *Festuco-Brometea* Br.-Bl. Et Tx. Ex Soo 1947
 Порядок *Stipetalia sibiricae* Arbuzova et Zhitlukhina ex Korolyuk et Makunina 2001

- Союз *Aconito barbati-Poion transbaicalicae* Korolyuk et Makunina 2001
Ассоциация *Vupleuro multinervi-Helictotrichetum desertori* Makunina in Korolyuk et Makunina 2001
Ассоциация *Dracocephalo ruyschiana-Rosetum acicularis* ass prov.
Союз *Veronico incanae-Helictotrichion desertori* Korolyuk 2010
Подсоюз *Veronico incanae-Helictotrichenion desertori* Korolyuk et Makunina 2006
Ассоциация *Artemisio glaucae-Caricetum pediformis* Makunina 2006
Подсоюз *Youngio tenuifoliae-Helictotrichenion desertori* Korolyuk et Makunina 2006
Ассоциация *Youngio tenuifoliae-Helictotrichetum desertori* Makunina 2006
Класс *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al., 1992
Порядок *Festucetalia lenensis* Mirkin in Gogoleva et al. 1987
Подпорядок *Festuco valesiaca-Caricenalia pediformis* Ermakov, Larionov et Polyakova 2012
Союз *Festuco valesiaca-Caricion pediformis* Ermakov, Larionov et Polyakova 2012
Ассоциация *Thalictro foetidi-Festucetum valesiaca* Makunina 2006
Ассоциация *Pulsatillo turczaninovii-Caricetum pediformis* Makunina, Maltseva et Parshutina 2007
Союз *Eritrichio pectinati-Selaginellion sanguinolentae* Ermakov, Chytry et Valachovič 2006
Подсоюз *Kitagawio baicalensis-Caricenion pediformis* Korolyuk et Makunina in Makunina 2006
Ассоциация *Youngio tenuifoliae-Agropyretum cristati* Makunina 2006
Подсоюз *Kobresio filifoliae-Caricenion pediformis* Larionov, Ermakov et Polyakova 2015
Ассоциация *Androsaco dasyphyllae-Caricetum pediformis* Korolyuk et Makunina 1998
Ассоциация *Dryado oxyodontae-Festucetum valesiaca* Larionov, Ermakov et Polyakova 2015
Класс *Sedo-Scleranthenea* Dengler 2003
Союз *Sedion hybridi* Ermakov, Chytry et Valachovič 2006
Ассоциация *Kitagawio baicalensis-Sedetum hybridi* Ermakov, Chytry et Valachovič 2006

Результаты ординации. Проведенная ординация 135 геоботанических описаний позволила выявить главные экологические факторы, определяющие разнообразие растительности и ее пространственную организацию. Вдоль осей ординации (рис. 2) наблюдается распределение сообществ, формирующих экологические ряды, в соответствии с изменением ведущих экологических факторов: количества осадков, каменистости субстрата и высоты над уровнем моря.

Вдоль первой оси проявляется экологический ряд замещения сообществ от горных тундростепей верхней части лесостепного пояса ассоциаций *Dryado-Festucetum*, занимающих крайне левое положение на оси 1, до ксеромезофитных кустарниковых степей *Dracocephalo-Rosetum* и светлохвойных гемибореальных лесов *Primulo-Laricetum* в крайнем правом положении. В центре оси расположены последовательно сменяющие друг друга степные сообщества ассоциаций *Androsaco-Caricetum*, *Youngio-Agropyretum*, *Artemisio-Caricetum*, *Thalictro-Festucetum*. Данный ряд соответствует взаимосвязанным факторам уменьшения абсолютной высоты места произрастания сообществ, каменистости субстрата и повышения температуры. Это индицируется уменьшением в сообществах вдоль оси 1 слева направо количества петрофитов и ксерофитов, а также увеличением мезоксерофитов и ксеромезофитов.

Эта последовательность соответствует замещению вдоль оси 1 двух крупных эколого-географических групп степной растительности: левое положение занимают восточносибирские степи класса *Cleistogenetea squarrosae* (значения $-1,5-0,8$), а правую часть ($0,8-3,0$) занимают западно-палеарктические луговые степи класса *Festuco-Brometea* и гемибореальные остепненные леса Алтае-Саянской горной области класса *Rhytidio rugosi-Laricetea sibiricae*.

Крайнее левое положение на первой оси занимают криофитные высокогорные степи *Dryado-Festucetum* ($-1,5-0,5$), распространенные на вершинах горного хребта и

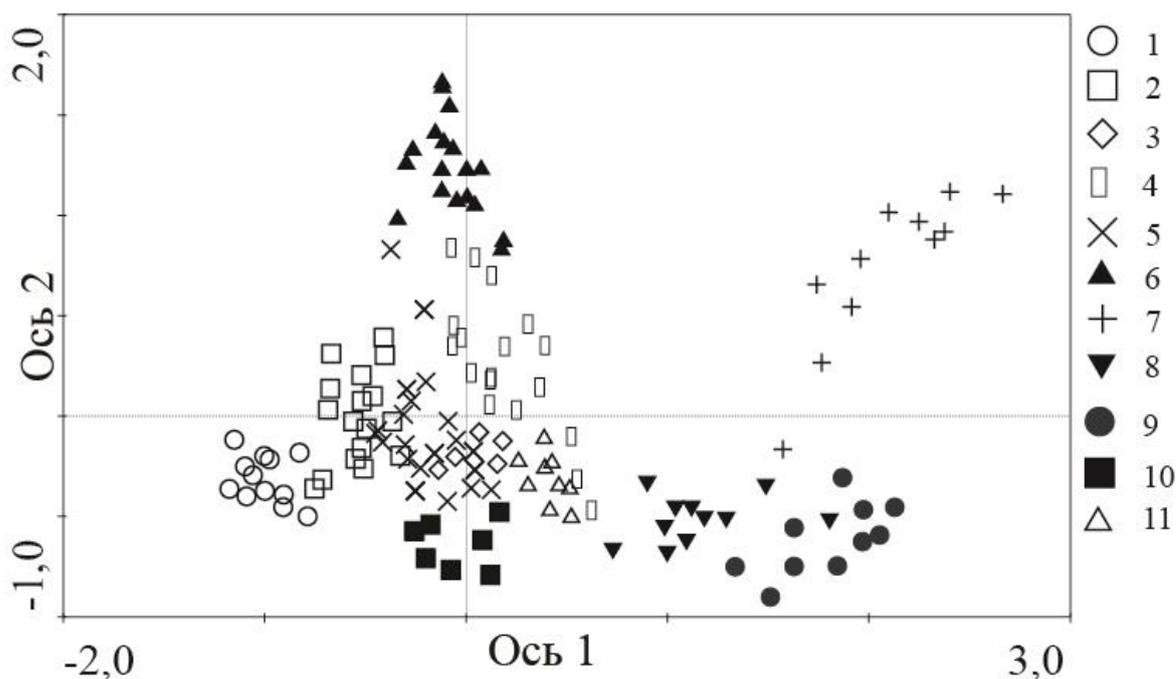


Рис. 2. Распределение растительных сообществ ключевого участка «Хребет Пистаг» на осях 1, 2 DCA ординации

1 – асс. *Dryado oxyodontae-Festucetum valesiacaе*; 2 – асс. *Androsaco dasyphyllae-Caricetum pediformis*; 3 – асс. *Kitagawio baicalensis-Sedetum hybridi*; 4 – асс. *Artemisio glaucae-Caricetum pediformis*; 5 – асс. *Youngio tenuifoliae-Agropyretum cristati*; 6 – асс. *Thalictro foetidi-Festucetum valesiacaе*; 7 – асс. *Dracocephalo ruyschianaе-Rosetum acicularis*; 8 – асс. *Bupleuro multinervi-Helictotrichetum desertori*; 9 – асс. *Primulo cortusoides-Laricetum sibiricaе*; 10 – асс. *Youngio tenuifoliae-Helictotrichetum desertori*, 11 – асс. *Pulsatillo turczaninovii-Caricetum pediformis*.

демонстрирующие сходство с высокогорными сухими лугами класса *Carici rupestris-Kobresietea bellardii* Ohba 1974. На более низких абсолютных высотах они замещаются на петрофитные степи с криофитами – асс. *Androsaco-Caricetum* (–0,8––0,2) и на петрофитные мелкодерновинные степи – асс. *Youngio-Agropyretum* (–0,5–0,2). Центральное положение на оси 1 (–0,5–0,8) занимают непетрофитные мелкодерновинные овсецовые (асс. *Thalictro-Festucetum*) и крупнодерновинные ковыльные (асс. *Artemisio-Caricetum*) степи. В правой части оси (0,8–3,0) расположены непетрофитные луговые перистоковыльные степи – асс. *Bupleuro-Helictotrichetum* (0,8–1,2), кустарниковые степи – асс. *Dracocephalo-Rosetum* и остепненные лиственнично-березовые леса асс. *Primulo-Laricetum*.

Подобное распределение является уникальной особенностью лесостепного пояса предгорий Кузнецкого Алатау и отражает историю его формирования в сухих и холодных условиях оледенений Плейстоцена. Связь с этими палеогеографическими условиями демонстрируется значительным участием высокогорных видов, перигляциальных и гляциальных реликтов (*Dryas oxyodonta*, *Saussurea schanginiana*, *Minuartia verna*, *Scorzonera radiata* и др.) в составе горных степей восточносибирско-центральноазиатского типа (класс *Cleistogenetea squarrosae*, ассоциации *Androsaco dasyphyllae-Caricetum pediformis*, *Dryado oxyodontae-Festucetum valesiacaе*). Кроме того, слабое развитие почвы и выходы горных пород способствуют развитию микрокомбинаций петрофитных сообществ (злаково-разнотравных петрофитных степей *Youngio-Agropyretum* и злаково-осоково-разнотравных степей *Androsaco-Caricetum*). В отличие от восточносибирских степей, степные сообщества другого географического типа – евросибирского (класс *Festuco-Brometea*) занимают преимущественно затененные северные склоны с более влажными и развитыми почвами. Они

непосредственно контактируют с расположенными рядом остепненными листовнично-березовыми гемибореальными лесами.

Ось 2 интерпретируется в основном как комплексный градиент факторов увлажнения и каменистости субстрата. На ней отражены два экологических ряда сообществ. Первый отражает распределение непетрофитных сообществ по фактору увлажнения местообитаний. Крайнее нижнее положение на оси 2 занимают наиболее влаголюбивые ксеромезофитные степи *Vupleuro-Helictotrichetum* и леса *Primulo-Laricetum* (-1-0,5), распространенные преимущественно по вогнутым частям склонов северных экспозиций и их подножьям с хорошо развитыми почвами. Выше по оси 2 в диапазоне значений 0,0-1,5 сгруппированы более сухолюбивые непетрофитные кустарниковые степные сообщества *Dracocephalo-Rosetum*.

Второй экологический ряд по фактору каменистости субстрата представлен серией от луговых петрофитных мелкодерновинных степей *Youngio-Helictotrichetum* (-1,0-0,5) и влажных высокогорных криофитных степей *Dryado-Festucetum* (-0,5-0,0) к сообществам ксеромезофитных злаково-осоково-разнотравных степей *Androsaco-Caricetum* (-0,2-0,5) и ксерофитных злаково-разнотравных петрофитных степей *Youngio-Agropyretum* (-0,5-1,0). Замыкают этот экологический ряд расположенные в самой верхней части оси 2 умеренно влаголюбивые степи *Artemisio-Caricetum* (-0,5-1,0) и луговые разнотравно-овсецовые степи *Thalictro-Festucetum* (1,0-2,0).

Выявленные на ведущих осях экологические ряды сообществ выступили основой для обоснования фитоценоз топологической размерности, отражающих пространственную организацию растительного покрова на крупномасштабной картографической модели.

Результаты картографирования пространственной структуры растительности. В результате дешифрирования космических снимков Sentinel-2 и изучения распространенности сообществ на местности в связи с рельефом ключевого полигона создана картографическая модель пространственной организации разнообразия растительности горной лесостепи восточных отрогов Кузнецкого Алатау на примере ключевого полигона «Хребет Пистаг». На основе результатов ординации были выявлены следующие фитоценозы в ранге микрокомбинаций, которые представляют собой сочетания растительных сообществ. 1. Злаково-разнотравные петрофитные степи *Youngio-Agropyretum* и злаково-осоково-разнотравные степи *Androsaco-Caricetum*. 2. Мелкодерновинные овсецовые степи *Thalictro-Festucetum* и крупнодерновинные ковыльные степи *Artemisio-Caricetum*. 3. Петрофитные злаково-осоково-разнотравные степи *Androsaco-Caricetum* и криофитные тундростепи *Dryado-Festucetum*. 4. Мезоксерофитные светлохвойные леса *Primulo-Laricetum* и кустарниковые луговые степи *Dracocephalo-Rosetum*. 5. Кустарниковые луговые степи *Dracocephalo-Rosetum* и луговые перистоковыльные степи *Vupleuro-Helictotrichetum*. Профиль, отражающий распределение категорий выявленных фитоценоз, отражен на рисунке 3. Крупномасштабная картосхема растительности ключевого полигона приведена на рисунке 4. Легенда к крупномасштабной геоботанической картографической модели ключевого полигона представлена в таблице 1.

Первый микропоясный ряд характерен для подножий хребта, представленных пологими (1-5°) склонами северной экспозиции и выровненными участками. Начинают ряд ксеромезофитные перистоковыльные разнотравные степи *Vupleuro-Helictotrichetum* на выровненных участках у подножья склона с развитыми почвами (глубина залегания около 30-35 см). По мере приближения к горным склонам они замещаются плотно сомкнутыми (покрытие 80-100 %) кустарниковыми ксеромезофитными степями *Dracocephalo-Rosetum* по выровненным и слабо вогнутым участкам нижних частей склонов и временных водотоков с развитыми почвами. Эта ассоциация контактирует с гемибореальными остепненными светлохвойными лесами *Primulo-Laricetum*.

Второй микропоясный ряд характерен для более крутых склонов (7-15°) северной экспозиции. В нижней части склона находятся ксеромезофитные слабо петрофитные перистоковыльные степи *Vupleuro-Helictotrichetum*. Выше по вогнутым участкам с

неглубоким залеганием материнской породы (5–10 см) отмечаются петрофитные луговые степи евросибирского типа *Youngio-Helictotrichetum*. Выше по склону из-за увеличения инсоляции и уменьшения влажности почвы появляются более ксерофитные сообщества *Youngio-Agropyretum*.

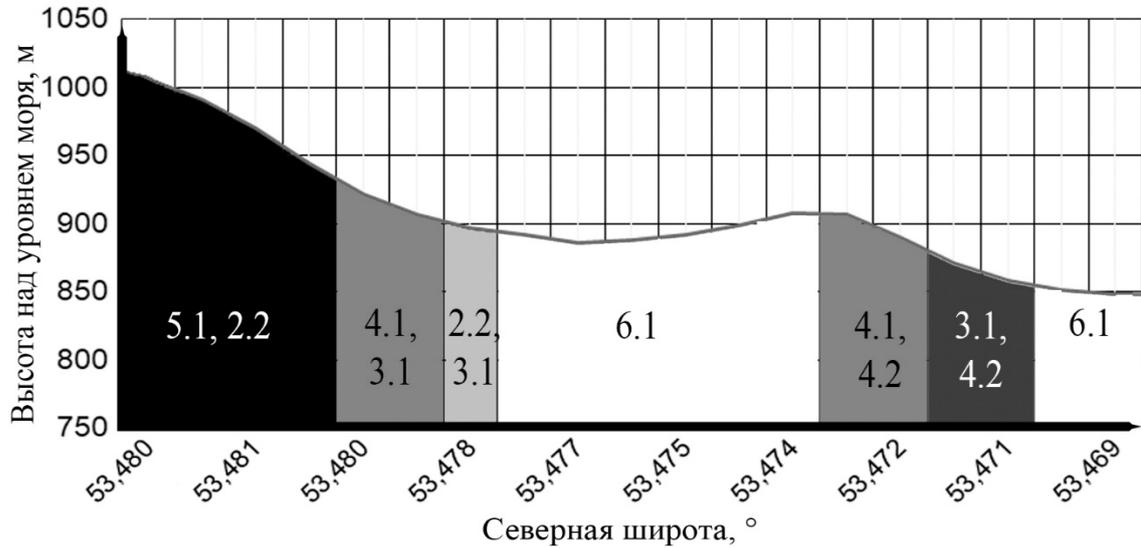


Рис. 3. Профиль через 90,4 ° в. д. по данным SRTM (обозначения соответствуют легенде карты и табл. 1)

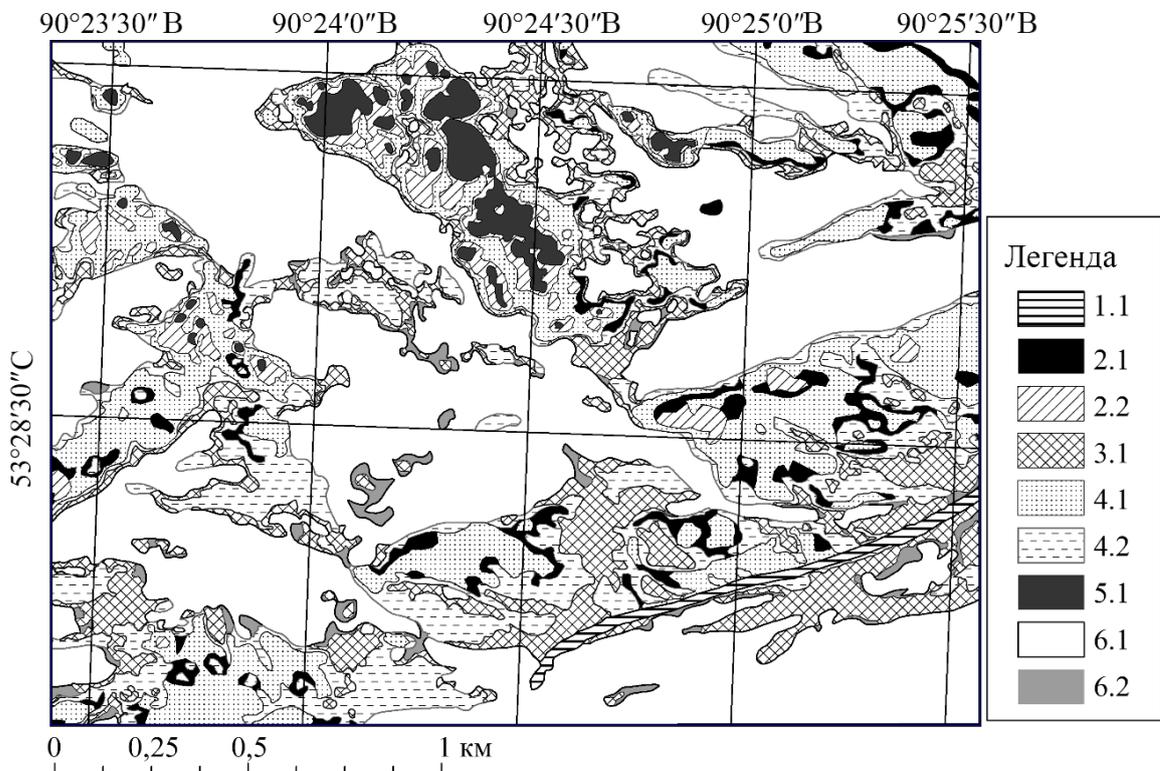


Рис. 4. Картографическая модель дешифрованного снимка Sentinel-2 ключевого участка «Хребет Пистаг»

Таблица 1

Легенда к картографической модели пространственной организации растительности
ключевого полигона «Хребет Пистаг»

Растительность лесостепного пояса среднегорного эрозийного рельефа восточных отрогов Кузнецкого Алатау	
1. Участки лишённые растительности	
1.1	Грунтовые дороги
2. Ксерофитные и мезоксерофитные петрофитные мелкодерновинные степи по склонам световых экспозиций	
2.1	Микропоясный ряд ксерофитных злаково-разнотравных петрофитных степей <i>Youngio tenuifoliae-Agropyretum cristati</i> (<i>Potentilla sericea</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Thymus serpyllum</i>) и мезоксерофитных крупнодерновинных злаково-осоковых степей <i>Pulsatilla turczaninovi-Caricetum pediformis</i> (<i>Stipa capillata</i> , <i>Galatella angustissima</i> , <i>Tephrosia integrifolia</i> , <i>Thymus serpyllum</i>)
2.2	Микрокомбинация ксерофитных злаково-разнотравных петрофитных степей <i>Youngio tenuifoliae-Agropyretum cristati</i> (<i>Potentilla sericea</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Thymus serpyllum</i>) и ксеромезофитных злаково-осоково-разнотравных степей <i>Androsaco dasyphyllae-Caricetum pediformis</i> с участием криофитов по крутым склонам гор южных экспозиций
3. Ксеромезофитные петрофитные и слабо-петрофитные разнотравно-злаковые луговые степи по пологим склонам	
3.1	Микропоясный ряд ксеромезофитных непетрофитных перистоковыльных луговых степей <i>Bupleuro multinervi-Helictotrichetum desertorum</i> (<i>Stipa pennata</i> , <i>Helictotrichon schellianum</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Galium boreale</i>) и ксеромезофитных петрофитных луговых степей <i>Youngio tenuifoliae-Helictotrichetum desertori</i> (<i>Thymus serpyllum</i> , <i>Potentilla sericea</i> , <i>Youngia tenuifolia</i> , <i>Thalictrum foetidum</i> , <i>Iris ruthenica</i> , <i>Artemisia tanacetifolia</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Carex pediformis</i>)
4. Мезоксерофитные непетрофитные луговые степи выровненных межсклоновых пространств со слабым уклоном и временных водотоков с хорошо развитыми почвами	
4.1	Ксеромезофитные крупнодерновинные ковыльные степи <i>Artemisia glaucae-Caricetum pediformis</i> (<i>Artemisia glauca</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Achillea asiatica</i>) и их кустарниковые (<i>Caragana rugmea</i>) варианты по пологим склонам северной экспозиции
4.2	Микрокомбинация мезоксерофитных мелкодерновинных овсецовых степей <i>Thalictro foetidi-Festucetum valesiacaе</i> (<i>Stipa krylovii</i> , <i>Helictotrichon altaicum</i> , <i>Dianthus versicolor</i> , <i>Scutellaria scordiifolia</i>) и ксеромезофитных крупнодерновинных ковыльных степей <i>Artemisia glaucae-Caricetum pediformis</i> (<i>Artemisia glauca</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Achillea asiatica</i>)
5. Мезоксерофитные петрофитные мелкодерновинные степи и криофитные тундростепи по выровненным и слабо выпуклым вершинам хребтов	
5.1	Микрокомбинация мезоксерофитных петрофитных злаково-осоково-разнотравных степей <i>Androsaco dasyphyllae-Caricetum pediformis</i> (<i>Orostachys spinosa</i> , <i>Arctogeron gramineum</i> , <i>Festuca sibirica</i>) с участием криофитов (<i>Kobresia filifolia</i> , <i>Minuartia verna</i> ,) и криофитных тундростепей <i>Dryado oxyodontae-Festucetum valesiacaе</i> (<i>Dryas oxyodonta</i> , <i>Saussurea schanginiana</i> , <i>Pulsatilla ambigua</i> , <i>Oxytropis bracteata</i>) по вершинам хребта
6. Мезоксерофитные светлохвойные гемибореальные леса и ксеромезофитные кустарниковые сообщества выровненных участков и подножий склонов	
6.1	Микрокомбинация мезоксерофитных светлохвойных лесов <i>Primulo cortusoides-Laricetum sibiricaе</i> (<i>Larix sibirica</i> , <i>Primula cortusoides</i> , <i>Saussurea controversa</i> , <i>Filipendula stepposa</i>) и кустарниковых луговых степей <i>Dracocephalo ruyschianaе-Rosetum acicularis</i> (<i>Agrimonia pilosa</i> , <i>Dracocephalum ruyschiana</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Rosa majalis</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Polygonatum odoratum</i>) по подножьям и теневым частям склонов
6.2	Микрокомбинация мезоксерофитных кустарниковых луговых степей <i>Dracocephalo ruyschianaе-Rosetum acicularis</i> (<i>Agrimonia pilosa</i> , <i>Dracocephalum ruyschiana</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Rosa majalis</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Polygonatum odoratum</i>) и перистоковыльных луговых степей <i>Bupleuro multinervi-Helictotrichetum desertorum</i> (<i>Helictotrichon schellianum</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Seseli libanotis</i> , <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Phleum phleoides</i>)

Третий микропоясный ряд располагается на склонах южной экспозиции. Он характеризуется замещением сообществ по фактору уменьшения теплообеспеченности в связи с увеличением абсолютных высот. Подножья южных склонов и небольшие террасы с более развитым почвенным покровом (глубина залегания 25–45 см) занимают более сухие варианты ксеромезофитных овсецовых степей *Thalictro-Festucetum* и крупнодерновинных ковыльных степей *Artemisio-Caricetum*. На склонах с более развитым почвенным покровом преобладают ковыльные и овсецово-разнотравные степи и их кустарниковые варианты. Луговые степи *Vupleuro-Helictotrichetum* на этих участках локальны и приурочены к углублениям микрорельефа, служащих временными водотоками.

В средней части склонов по выпуклым участкам и выходам скальных пород со слабо развитыми дресвянистыми почвами (глубина 3–10 см, покрытие дресвы до 80 %) распространены петрофитные степи. Данные местообитания заняты мезоксерофитными петрофитными сообществами *Androsaco-Caricetum* с участием криофитов (*Kobresia filifolia*, *Minuartia verna*, *Saussurea schanginiana*). Эта ассоциация образует сочетание со злаково-разнотравными петрофитными степями *Youngio-Agrophyrietum*. Из-за сложности микрорельефа на снимках отдельно данные сообщества не выделяются, но хорошо отмечаются их микрокомбинации. Изредка в местах локальных выходов скальных пород встречаются очитковые сообщества с преобладанием: *Sedum hybridum*, *Kitagawia baicalensis*, *Artemisia gmelinii*.

В центральной части склона по выровненным или слабо выгнутым участкам с развитыми почвами распространены непетрофитные луговые разнотравно-овсецовые степи *Thalictro-Festucetum*. Они не занимают больших пространств и в основном локальны, часто образуют сочетания с петрофитными злаково-разнотравными сообществами *Youngio-Agrophyrietum*. Характерной особенностью исследованной территории является появление в средней части склонов более сухих субассоциаций лиственнично-березовых остепненных гемибореальных лесов *Primulo-Laricetum*, которые занимают выровненные или слабо выпуклые участки и формируются в более теплых и сухих условиях, чем леса подножий, но при этом получающие больше влаги, чем окружающие их степи за счет стока дождевой воды с верхних частей склона.

В верхней части склонов формируются сложные сочетания сообществ, вызванные особенностями микрорельефа. На выпуклых частях со слабо развитой почвой распространены петрофитные сообщества *Androsaco-Caricetum* и *Youngio-Agrophyrietum*. По временным водотокам располагаются ксеромезофитные перистоковыльные степи и заросли кустарников. С высоты в 900 м. на склонах начинают появляться отдельные высокогорные виды (*Saussurea schanginiana*, *Dryas oxyodonta* и *Pedicularis lasiostachys*) и отмечаются тундростепи – ассоциация *Dryado-Festucetum*. На выровненных дресвянистых вершинах склонов она сочетается с петрофитными злаково-разнотравными сообществами *Androsaco-Caricetum*, которые занимают достаточно крупные территории и хорошо дешифрируются на снимках.

Использование снимков Ресурс-П дало возможность создать картографическую модель более крупного масштабного уровня, отражающую более детальную структуру растительного покрова (рис. 5).

На картосхеме выявленные микрокомбинации разделены на слагающие их сообщества – фитоценомеры. На исследованном полигоне более детальное отражение фитоценомер позволило показать их относительную площадь и точное расположение сообществ с участием криофитов: тундростепей *Dryado-Festucetum* (*Saussurea schanginiana*, *Dryas oxyodonta* и *Pedicularis lasiostachys*) и петрофитных сообществ *Androsaco-Caricetum* (*Kobresia filifolia*, *Minuartia verna*, *Patrinia sibirica*), содержащих виды из Красной книги Хакасии (2012): *Oxytropis includens*, *Adenofora rupestris*, *Pedicularis lasiostachys* и *Oxytropis bracteata*.

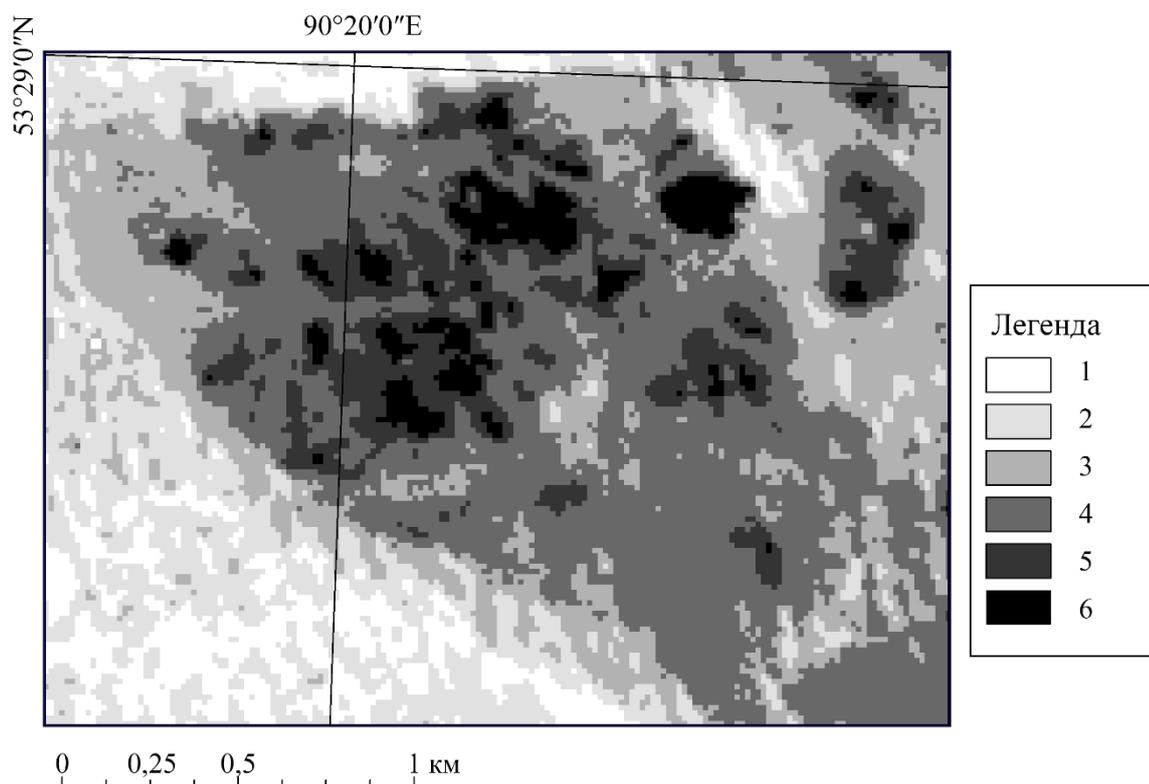


Рис. 5. Дешифрованный снимок Ресурс-П ключевого участка полигона «Хребет Пистаг»

1 – участки лиственных лесов *Primulo cortusoides-Laricetum sibiricae*; 2 – кустарниковые сообщества *Dracocephalo-Rosetum* и гари; 3 – овсцовые степи *Thalictro-Festucetum* и луговые перистоковыльные степи *Vupleuro-Helictotrichetum*; 4 – петрофитные сообщества *Youngio-Agropyretum*; 5 – петрофитные сообщества *Androsaco-Caricetum*; 6 – тундростепи *Dryado-Festucetum*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное крупномасштабное геоботаническое картографирование ключевого полигона «Хребет Пистаг» позволило определить закономерности пространственной организации растительности горностепного пояса восточных отрогов Кузнецкого Алатау. На основе проведенной классификации и ординации разработана картографическая модель, легендой которой послужили выделенные при классификации единицы растительности ранга ассоциации. Проведенная ординация растительности позволила выявить ведущие экологические факторы: количество осадков, каменистость субстрата, высота над уровнем моря и их связи с особенностями рельефа, что позволило выделить экологические ряды сообществ. С помощью дешифрирования космических снимков Sentinel-2 и Ресурс-П созданы картографические модели, показывающие организацию сообществ лесостепного пояса восточных отрогов Кузнецкого Алатау на уровне микрокомбинаций, экологических рядов и отдельных сообществ. Созданная картографическая модель в крупном масштабе может быть использована для мониторинга редких сообществ (криофитных высокогорных степей *Dryado-Festucetum*, петрофитных степных сообществ с криофитами *Androsaco-Caricetum* и перистоковыльных степей *Vupleuro-Helictotrichetum*), а также позволяет определить их ландшафтные позиции.

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда No. 22-17-20012, <https://rscf.ru/project/22-17-20012/> с равной финансовой поддержкой правительства Республики Хакасия.

Список литературы

- Волкова В. Г. Крупномасштабное картографирование стадий восстановления степных фитоценозов Хакасии // Геоботаническое картографирование. – Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1983. – С. 51–60.
- Градобоев Н. Д. Природные условия и почвенный покров левобережной части Минусинской впадины // Почвы Минусинской впадины. – М.: из-во АН СССР, 1954. – С. 7–183.
- Ермаков Н. Б., Пестунов И. А., Дидух Я. П., Полякова М. А. Структура криофитно-степной фитоценохоры на снимках высокого разрешения в горно-степном поясе северной Хакасии // Вестник НГУ, Серия медико-биологическая. – 2013. – Т. 11, вып. 1. – С. 54–60.
- Зеленая книга Сибири (редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества). – Новосибирск: Наука. – 1996. – 396 с.
- Королюк А. Ю., Макунина Н. И. Низкотравные каменистые степи Северо-Минусинской котловины [в пределах Хакасии] // Ботанический журнал. – 1998. – Т. 83, № 7. – С. 119–126.
- Красноборов И. М. О «тундростепях» на юге Средней Сибири // Растительный покров высокогорий. – Л.: Наука, 1986. – С. 131–136.
- Куминова А. В. Степи // Растительный покров Хакасии / [Отв. ред. А. В. Куминова]. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, Новосибирск: Наука, 1976. – С. 95–153.
- Макунина Н. И. Степи Минусинских котловин // Turczaninowia. – 2006. – Т. 9, вып. 4. – С. 112–144.
- Макунина Н. И., Игай Н. В. Пространственная структура растительного покрова степного пояса Июсо-Ширинской котловины // Растительный мир азиатской России. – 2011. – № 2 (8). – С. 77–84.
- Мистрюков А. А. Геоморфологическое районирование Назаровско-Минусинской межгорной впадины. – Новосибирск: ОИГГМ, 1991. – 130 с.
- Полевая геоботаника. Методическое руководство / [Отв. ред. Е. М. Лавренко]. – Новосибирск: Издательство Академии наук СССР, 1964. – Т. 3. – 530 с.
- Полевая геоботаника. Методическое руководство / [Отв. ред. Е. М. Лавренко]. – Новосибирск: Издательство Академии наук СССР, 1972. – Т. 4. – 335 с.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986. – 225 с.
- Растительный покров Хакасии / [Ред. А. В. Куминова]. – Новосибирск: Наука, 1976. – 421 с.
- Ревердатто В. В. Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей // Труды Томского университета. – 1934. – Т. 86. – С. 1–8.
- Соболевская К. А. К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и хакасских степей // Известия Западно-Сибирского Филиала АН СССР. Серия Биологическая. – 1946. – Т. 1, вып. 2. – С. 33–40.
- Ларионов А. В., Ермаков Н. Б., Полякова М. А. и др. Степная растительность Хакасии: разнообразие и экология. – Абакан: Издательство ФГБОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова», 2015. – 196 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья – 95, 1995.
- Ermakov N., Larionov A., Polyakova M., Pestunov I., Didukh Ya. Diversity and spatial structure of cryophytic steppe of the Minusinskaya basin in Southern Siberia (Russia) // Tuexenia. – 2014. – Vol. 34. – P. 431–446.
- Fick S.E., Hijmans R. J. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. – 2017. – Vol. 37. – P. 4302–4315.
- Hennekens S. M. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. – Lancaster: IBN-DLO, University of Lancaster, 1996. – 59 p.
- Hill M. O. DECORANA and TWINSpan, for Ordination and Classification of Multivariate Species Data: A New Edition, Together with Supporting Programs, in FORTRAN 77. – Huntington: Institute of Terrestrial Ecology, 1979. – 58 p.
- Leps J., Smilauer P. Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO. – New York: Cambridge University Press, 2003. – 269 p.
- Tichy L. JUICE, software for vegetation classification // Journal of Vegetation Science. – 2002. – Vol. 13. – P. 453.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Carni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. International code of phytosociological nomenclature. 4rd ed. // Vegetation Science. – 2020. – 24(2). – P. 1–62.
- Westhoff V. & van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation science – 1973. – Vol. 5. – P. 617–726.

Larionov A. V. Spatial structure of plant communities of the mountainous forest-steppe of Khakassia: A Case Study of the "Pistag Ridge" Model Polygon // Ekosistemy. 2023. Iss. 36. P. 102–113.

The article is devoted to the peculiarities of the spatial organization of vegetation on the border of the eastern spurs of the Kuznetsk Alatau and the South Minusinsk basin. Eleven plant community associations were identified during classification. With the help of DCA-ordination, the key ecological factors were identified: precipitation, stony substrate, elevation above sea level. Based on the classification and gradient analysis, the ecological series of plant communities, changing in accordance with the key environmental factors are described. The selected series made it possible to identify the main patterns of plant communities with changes in humidity factors-elevation from meadow steppes with *Stipa pennata* and larch hemiboreal forests at the foot of slopes on leveled areas, to cryophytic tundra steppes and petrophytic steppes with glacial relics in the upper, coldest parts of the ridge.

Cartographic models of the upper part of the forest-steppe belt were developed using Sentinel-2 and Resurs-P satellite imagery on the key "Pistag Ridge" polygon. The first model reflects the main combinations of plant community associations as phytocenoses, while the second model demonstrates the peculiarities of the organization of microcombinations of individual phytocenometers on the association level. The developed models illustrate the patterns of spatial organization of vegetation in the upper part of the Kuznetsk Alatau forest-steppe belt and can be used to assess the prevalence of rare associations and individual Red Book plant species of Khakassia.

Key words: phytocoenology, vegetation classification, large-scale mapping, ordination, phytodiversity, Kuznetsk Alatau.

Принята к рассмотрению 15.06.23

Принята к печати 02.10.23