

УДК 581.526.427 (574.54)
doi: 10.17223/19988591/21/4

А.Ю. Королук¹, Б.Б. Намзалов², Н.А. Дулепова¹, Д.В. Санданов³

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск)

² Бурятский государственный университет (г. Улан-Удэ)

³ Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ)

Работа выполнена при поддержке РФФИ
(гранты 12-04-90720-моб_ст, 12-04-31179 мол_а).

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЛАНДШАФТА СОСНОВОЙ ЛЕСОСТЕПИ (БАСЕЙН р. ДЖИДА, РЕСПУБЛИКА БУРЯТИЯ)

Изучена пространственно-структурная организация растительного покрова на примере ключевого участка, представляющего ландшафты сосновой лесостепи юга Бурятии. На основе 225 геоботанических описаний выделено 17 типов растительных сообществ, организованных в двухуровневую иерархическую систему. Для каждого выделенного типа приведены краткое описание, фитоценотические и экологические характеристики. Определена пространственная структура растительного покрова с использованием методов ординации, ландшафтного профилирования и модели сопки. Проведенный экологический анализ позволил определить факторы, отвечающие за высокое фитоценотическое разнообразие растительности исследованного района.

Ключевые слова: *сосновая лесостепь; фитоценотическое разнообразие; пространственная структура; экологические градиенты; кластерный анализ; ординация.*

Введение

Лесостепные ландшафты Южной Сибири в условиях происходящих глобальных изменений природных условий могут служить одним из чувствительных индикаторов динамических процессов. Это связано с тем, что они занимают экотонное положение между более стабильными биомами – лесным и степным. Растительный покров пояса горной лесостепи отличается высоким флористическим и фитоценотическим разнообразием, а также сложной пространственной структурой. В то же время лесостепные территории подвержены сильному антропогенному воздействию, так как являются наиболее населенными и глубоко затронутыми хозяйственной деятельностью. Все это определяет актуальность изучения закономерностей организации лесостепных ландшафтов. Важнейшими задачами в этом направлении следует считать выявление фитоценотического разнообразия

растительности и анализ связей между растительными сообществами и экологическими факторами.

На территории Республики Бурятия одним из широко распространенных типов лесостепных ландшафтов является сосновая лесостепь среднегорий. В целом сосновая лесостепь характеризуется значительной сухостью, что во многом объясняет слабую выраженность экспозиционных различий растительности, особенно ярко это выражается во флористическом составе сообществ: и на световых, и на теневых склонах основу ценофлоры типов сообществ составляют ксерофитные степные растения [1, 2].

Район исследований расположен на юге Селенгинского среднегорья в нижней правобережной части бассейна р. Джиды от с. Енхор до ее слияния с Селенгой. Площадь обследованной территории составила около 300 км². Характерной особенностью рельефа данной территории является преобладание сильно расчлененных средневысотных гор. Большинство хребтов имеют сравнительно мягкие очертания и плоские, выровненные процессами длительной денудации вершины [3].

Основной чертой климата изучаемой территории является резкая континентальность с большими амплитудами колебаний годовой и суточной температуры. Здесь наблюдаются сравнительно холодная зима (средняя температура января $-22\div-26^{\circ}\text{C}$) и умеренно теплое лето (средняя температура июля $15-18^{\circ}\text{C}$) [4].

Растительный покров района исследований представлен сочетанием степей с сосновыми (*Pinus sylvestris*) лесами из класса *Rhytidio-Laricetea* K. Korotkov et Ermakov 1999. Степная растительность Западного Забайкалья принадлежит классу *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1986. Псаммофитная растительность относится к классу *Oxytropidetea lanatae* [5]. Степи господствуют лишь по днищам межгорных котловин в среднем и нижнем течении р. Джиды. На склонах некоторых котловин и в бассейне р. Джиды выше сплошного распространения степей располагаются сосновые или лиственнично-березовые лесостепные комплексы на выщелоченных черноземах и темно-серых лесных почвах. Наиболее высоко (до 1 400 м над ур. м.) лесостепная растительность поднимается на южном склоне Малого Хамар-Дабана [6].

Цель исследований – изучение пространственно-структурной организации растительного покрова ландшафтов сосновой лесостепи юга Бурятии.

В ходе работы последовательно решались следующие задачи:

1. Выявление фитоценоотического разнообразия растительности с использованием методов кластерного анализа.
2. Разработка иерархической классификации растительных сообществ в рамках традиционного эколого-фитоценоотического подхода.
3. Определение основных экологических градиентов и закономерностей пространственной структуры растительного покрова.

Материалы и методики исследования

Основой работы послужили 225 геоботанических описаний, выполненных в 2010 г. по стандартным методикам на пробных площадях в 100 кв.м., за редкими исключениями, когда площадь описаний была меньше и соответствовала естественным границам фитоценоза. Массив описаний охватил все типы растительных сообществ, представленные на ключевом участке. Исключение составили лишь фитоценозы поймы р. Джиды. Хранение и первичная обработка описаний производились в пакете IBIS 6.2 [7]. В анализе использовались как единичные, так и сводные описания. В сводных описаниях высчитывалась активность видов как корень из произведения встречаемости на среднее проективное покрытие. Латинские названия видов приведены по сводке С.К. Черепанова [8].

Дальнейшая обработка проводилась средствами пакета PAST 2.14 [9]. При построении дендрограммы использовался кластерный анализ методом Уорда, который минимизирует увеличение целевой функции, что позволяет выявить группы сходных описаний. Ординация проводилась методом метрического многомерного шкалирования (метод главных координат). Для ординации использовались сводные описания с показателями встречаемости в процентах, применялся коэффициент сходства Брея – Кертиса. На наш взгляд, использование сводных, а не единичных описаний позволяет более четко выявлять градиенты, на которых происходят изменения во флористическом составе растительных сообществ.

При описании растительности площадки выбирались таким образом, чтобы охватить склоны разной крутизны, экспозиции и формы. Это позволило использовать полученные материалы для построения модели сопки с учетом фактора увлажненности [10]. Для подсчета статусов увлажненности использовались оптимумы растений [11].

Результаты исследования и обсуждение

Фитоценотическое разнообразие

Кластерный анализ позволил выделить 17 типов растительных сообществ, организованных в иерархическую систему из двух уровней (рис. 1), синтаксономический ранг которых близок формациям в классическом их понимании. На первом уровне массив описаний разделился на 9 кластеров. Для каждого кластера была высчитана активность видов (таблица), которая может служить синтетическим показателем, представляющим степень преуспевания данного вида в данном типе сообществ.

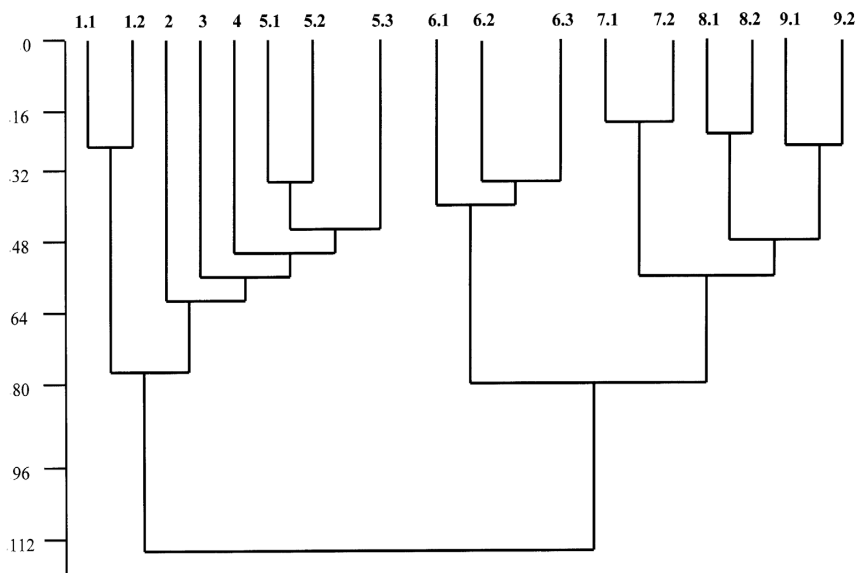


Рис. 1. Дендрограмма сходства и различия растительных сообществ ключевого участка

Активность видов в сводных описаниях, представляющих
типы растительных сообществ

Номер сводного описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Количество описаний	20	10	5	12	47	61	21	19	24
<i>Pinus sylvestris</i> L.	62	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex nanella</i> Ohwi	8	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spiraea flexuosa</i> Fisch. ex Cambess.	7	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	7	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arctogeron gramineum</i> (L.) DC.	.	29	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eremogone meyeri</i> (Fenzl) Ikonn.	.	11	.	.	.	.	.	.	2
<i>Stellaria cherleriae</i> (Fisch. ex Ser.) F. Williams	2	10	.	.	.	.	.	.	.
<i>Orostachys malacophylla</i> (Pall.) Fisch.	.	7	.	.	.	.	.	.	.
<i>Achnatherum splendens</i> Willd. ex Schult. & Schult. fil.	.	.	71	.	.	.	.	.	.
<i>Leymus buriaticus</i> Peschkova	.	.	40	.	.	.	.	.	.
<i>Urtica cannabina</i> L.	.	.	14	.	.	.	.	.	.
<i>Ixeridium graminifolium</i> (Lebed.) Tzvel.	.	.	6	.	.	.	.	.	.
<i>Carex argunensis</i> Turcz. ex Trev.	.	.	.	44	2	.	.	.	.
<i>Chamaerhodos grandiflora</i> (Pall. ex Schult.) Bunge	.	.	.	13	.	5	.	.	.
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	.	.	.	8	.	.	.	.	.
<i>Festuca dahurica</i> (St.-Yves) V Krecz. & Bobr.	.	.	.	2	.	26	13	23	.
<i>Ulmus pumila</i> L.	.	.	.	.	4	6	42	6	.

Окончание табл.

Номер сводного описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Agropyron michnoi</i> Roshev.	.	.	.	.	.	15	16	4	2
<i>Oxytropis lanata</i> (Pall.) DC.	.	.	.	2	.	19	5	2	.
<i>Artemisia xanthochroa</i> Krasch.	.	.	.	.	.	9	.	2	.
<i>Artemisia</i> sp.	2	.	.	.	.	3	15	2	.
<i>Caragana buriatica</i> Peschkova	.	.	.	.	.	4	.	6	.
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	.	29	3	.	4	4	17	18	29
<i>Potentilla acaulis</i> L.	.	3	.	.	.	2	12	26	25
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	.	7	3	4	6	12	9	15	14
<i>Thymus baicalensis</i> Serg.	.	9	.	.	.	15	6	17	2
<i>Carex pediformis</i> C.A. Mey.	11	5	.	.	8	.	.	2	18
<i>Koeleria cristata</i>	5	7	.	.	4	.	.	9	17
<i>Carex korshinskyi</i>	8	.	.	7	3	7	8	.	4
<i>Artemisia commutata</i> Bess.	3	6	.	11	3	6	.	3	3
<i>Carex duriuscula</i> C.A. Mey.	.	.	20	.	.	.	4	.	13
<i>Achnatherum sibiricum</i> (L.) Keng ex Tzvel.	4	3	.	.	9	.	5	3	10
<i>Veronica incana</i> L.	2	3	.	.	2	.	4	.	24
<i>Pulsatilla turczaninowii</i> Kryl. & Serg.	11	4	.	6	8	.	.	.	5
<i>Filifolium sibiricum</i> (L.) Kitam.	5	16	.	.	9	.	.	.	3
<i>Orostachys spinosa</i> (L.) C.A. Mey.	.	22	.	.	.	.	.	5	.
<i>Artemisia gmelinii</i> Web.	12	3	.	.	12	.	.	.	.
<i>Stipa baicalensis</i> Roshev.	.	8	.	.	.	2	.	4	11
<i>Lespedeza juncea</i> (L. fil.) Pers.	2	.	.	3	5	.	5	4	6
<i>Poa botryoides</i> (Trin. ex Griseb.) Kom.	3	3	.	.	.	2	2	6	7
<i>Festuca lenensis</i> Drob.	.	20	.	.	2	.	.	.	.
<i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Novopokr.	.	2	10	.	.	.	5	.	2
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	.	2	6	.	4	.	3	5	.
<i>Caragana pygmaea</i> (L.) DC.	4	5	.	.	2	.	.	.	5
<i>Selaginella sanguinolenta</i> (L.) Spring	5	.	.	.	12	.	.	.	.
<i>Chamaerhodos erecta</i> (L.) Bunge	.	.	.	.	4	.	7	2	.
<i>Spiraea aquilegifolia</i> Pall.	2	.	.	.	7	.	.	.	8
<i>Stipa grandis</i> P. Smirn.	.	.	.	.	.	.	2	4	10
<i>Lespedeza davurica</i> (Laxm.) Schindl.	.	.	.	.	4	.	9	.	.
<i>Cymbaria daurica</i> L.	.	5	.	.	4	.	.	2	5
<i>Scabiosa comosa</i> Fisch. ex Roem. & Schult.	7	3	.	.	.	.	.	.	2
<i>Serratula centauroides</i> L.	.	.	.	.	.	3	.	7	3
<i>Stemmacantha uniflora</i> (L.) M. Dittrich.	4	5	.	.	3	.	.	.	.
<i>Festuca sibirica</i> Hack. ex Boiss.	9	2	.	.	.	.	.	.	.
<i>Silene jeniseensis</i> Willd.	3	6	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blytt	8	.	.	.	.	.	.	.	2
<i>Aster alpinus</i> L.	3	5	.	.	.	.	.	.	2
<i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br.	.	.	7	.	.	2	.	.	.
<i>Patrinia rupestris</i> (Pall.) Dufr.	5	.	.	.	3	.	.	.	.
<i>Ribes diacantha</i> Pall.	2	.	.	.	.	.	5	.	.
<i>Stellaria dichotoma</i> L.	.	.	.	.	5	.	.	.	.

Примечание. Номера сводных описаний соответствуют номерам кластеров, отсутствие данных обозначает активность вида < 2.

Первый кластер объединил сосновые леса. На территории ключевого участка преобладают остепненные (ксерофильнотравяные) сосновые леса (кластер 1.2), встречающиеся на прямых и слабовыпуклых склонах теневых экспозиций различной крутизны. Сосновые леса на крутых склонах (18–35°) характеризуются сомкнутой структурой, на пологих склонах (6–14°) они более разрежены. Общая сухость территории определяет то, что основу травостоя данного типа сообществ формируют растения, обычные и для соседствующих степных фитоценозов: *Artemisia gmelinii*, *Carex korshinskyi*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla turczaninowii* и др. Покрытие травяного яруса обычно составляет 20–25%, видовая насыщенность сообществ – 23–44 вида на описание. Кустарниковый ярус выражен слабо (покрытие 1–5%, средняя высота 50–60 см) и складывается из *Spiraea aquilegifolia*, *S. flexuosa*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Ribes diacantha*, *Caragana pygmaea*.

Редким типом лесных сообществ являются березово-сосновые мезофильнотравяные леса (кластер 1.1), встречающиеся лишь по глубоко врезаным логам в нижней части склонов. Данные экотопы характеризуются повышенной увлажненностью, оценка статусов сообществ по экологическим шкалам показывает значительные отличия в увлажненности данного типа сообществ (ступени 57–58) от остепненных сосновых лесов (ступени 52–54). Специфика экологических условий определяет развитие относительно сомкнутого кустарникового яруса (проективное покрытие 30–40%, средняя высота 60–65 см), который слагают *Spiraea flexuosa*, *Rosa acicularis*, *Cotoneaster melanocarpus*. Покрытие травяного яруса обычно составляет 50–60% при средней видовой насыщенности 33 вида. В травостое обильны *Lathyrus humilis*, *Pyrola incarnata*, *Pulsatilla patens*, *Carex amgunensis*. Мохово-лишайниковый ярус с покрытием 8–10% складывается из *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina* с примесью *Rhodobryum roseum*, *Peltigera canina*, *P. aphthosa*.

В лесостепных ландшафтах юга Бурятии характерным компонентом растительного покрова выступают ильмовые редколесья на почвах легкого механического состава. Описания, представляющие данный тип сообществ, в ходе кластерного анализа объединились в единую группу (кластер 7). Псаммофитноразнотравные ильмовники развиваются на песчаных почвах по выровненным подгорным шлейфам и по склонам различной крутизны. Данный тип сообществ представляет заключительные стадии закрепления песков. В травостое господствуют как общестепные виды (*Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*), так и псаммофитные растения (*Agropyron michnoi*, *Artemisia xanthochroa*).

В зависимости от положения в рельефе и антропогенной нагрузки изменяются доминанты и, в меньшей степени, флора. Сообщества, где древесный и кустарниковый ярус представлены только *Ulmus pumila*, а также парковые ильмовники (кластер 7.1) могут формировать различные варианты, обусловленные крутизной склонов. Так, на относительно крутых песчаных склонах

(12–20°) обычны варианты с доминированием в травяном ярусе *Agropyron michnoi*. Покрытие травостоя составляет 5–30%, в описаниях отмечено от 11 до 21 вида. Покрытие *U. pumila* составляет 20–35%. На пологих склонах встречаются варианты с доминированием *Festuca dahurica* и *Artemisia xanthochroa*. В притеррасных частях склонов отмечены ильмовые редколесья с содоминированием *Ribes diacantha*, *Caragana pygmaea*, *Rhamnus erythroxylon* (кластер 7.2). Покрытие *U. pumila* здесь составляет 8–12%, покрытие травостоя – 20–35%, количество видов варьирует от 22 до 43.

Наибольшим разнообразием на исследованной территории характеризуется степной тип растительности, представленный преимущественно настоящими дерновиннозлаковыми степями и их эдафическими вариантами: петрофитным, псаммофитным и галофитным (сазовым). Зональные типы степей представлены сообществами на плакорных местообитаниях – по днищам межгорных депрессий. Часто это полидоминантные ценозы, в которых любой из следующих видов растений может выходить на главенствующие позиции (расположены в порядке убывания активности): *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Veronica incana*, *Carex pediformis*, *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Carex duriuscula*, *Stipa baicalensis*. По доминированию видов выделяются два часто встречаемых варианта.

Твердоватоосоково-холоднополынно-злаковые степи (кластер 9.1) встречаются на пологих подгорных шлейфах (3–6°). Данный тип сообществ подвержен сильной пастбищной нагрузке. В ценозах доминируют *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida*, *Stipa grandis*, *Cleistogenes squarrosa*. Постоянными растениями являются *Kochia prostrata*, *Lespedeza juncea*, *Chamaerhodos erecta*, *Potentilla tanacetifolia*. Проективное покрытие в среднем составляет 35–45%, видовая насыщенность – 19–33 вида.

Стоповидноосоково-холоднополынно-злаковые степи (кластер 9.2) встречаются по подгорным шлейфам, выположенным гребням склонов сопкок. В сообществах доминируют *Carex pediformis*, *Artemisia frigida*, *Stipa baicalensis*, *Koeleria cristata*. Характерна высокая встречаемость *Lilium pumilum*, *Heteropappus altaicus*, *Polygala tenuifolia*, *Saussurea salicifolia*, *Filifolium sibiricum*, *Serratula centauroides*, *Caragana pygmaea*, *Schizonepeta multifida*, *Aster alpinus*, *Stemmacantha uniflora*, *Thesium refractum*. Покрытие травостоя составляет 45–60%, видовая насыщенность – 31–42 вида на описание.

В силу преобладания гористого рельефа наибольшие площади на ключевом участке занимают петрофитные варианты степей. По крупнокаменистым, преимущественно южным склонам встречаются кустарниковые каменистые степи. Местообитания формируются на массивных выходах коренных пород с обилием крупнообломочного материала. Кластерный анализ позволил выделить 3 основных варианта данного типа сообществ.

Спирейные сообщества с селлагинеллой (кластер 5.1) занимают крутые, иногда почти отвесные, скалистые склоны теневых экспозиций. Из кустарников наиболее активна *Spiraea aquilegifolia* (покрытие 2–7%), основным

же доминантом выступает *Selaginella sanguinolenta*. В травостое обычны *Filifolium sibiricum*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla turczaninowii*. Покрытие в сообществе составляет 40–50%, при высоком обилии *S. sanguinolenta* может достигать до 70%. Видовая насыщенность колеблется от 17 до 29 видов.

Кустарниково-гмелинопопынно-дерновиннозлаковые сообщества (кластер 5.2) встречаются в основном на крутых крупнокаменистых склонах (18–35°) южных экспозиций. Кустарниковый ярус сложен из *Spiraea aquilegifolia*, *Ulmus pumila*, *Rhamnus erythroxylon*, реже встречается *Malus baccata*. В травостое преобладают злаки и осоки: *Achnatherum sibiricum*, *Koeleria cristata*, *Spodiopogon sibiricus*, *Carex pediformis*, *C. argunensis*, *C. korshinskyi*. Высокой активностью выделяется *Artemisia gmelinii*. Покрытие травостоя составляет 10–40%, видовая насыщенность – 19–38 видов, снижаясь до 8–10 на склонах крутизной более 35°.

Злаково-разнотравные каменистые степи (кластер 5.3) встречаются на более пологих склонах (12–20°) юго-западной экспозиции. Основным доминантом выступает *Filifolium sibiricum*, высокой активностью характеризуются *Achnatherum sibiricum*, *Carex pediformis*, *Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia gmelinii*, *Cymbaria dahurica*, *Lespedeza juncea*. Покрытие травяного яруса обычно составляет 60–70%, снижаясь до 25–40% на крутых склонах. Видовая насыщенность изменяется от 26 до 40 видов.

По вершинам гряд и выпуклым склонам различных экспозиций обычны низкотравные каменистые степи (кластер 2). Обширных выходов коренных пород здесь нет, как правило, они в значительной степени разрушены выветриванием. Основу сообществ создают низкорослые петрофитные растения *Arctogeron gramineum*, *Orostachys spinosa*, *Festuca lenensis*, *Filifolium sibiricum*, *Eremogone meyeri*, *Stellaria cherleriae*, а также обычная во многих степных сообществах *Artemisia frigida*. Проективное покрытие составляет 35–50%, видовая насыщенность – 43–56.

По выровненным участкам с опесчаненными почвами развиваются гемипсаммофитные, преимущественно дерновиннозлаковые степи (кластер 8). Они могут представлять первичные сообщества или формировать заключительные стадии закрепления песков. Участие псаммофитов в составе сообществ невелико – своим обилием выделяется лишь *Festuca dahurica*. Основу ценозов формируют широко распространенные степные растения: *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida*, *Thymus baicalensis*, *Cleistogenes squarrosa* и *Koeleria cristata*. Нами было выделено два варианта, в первую очередь отражающие степень пастбищной дигрессии.

Даурскотипчаково-холоднопопынные степи (кластер 8.1) занимают подгорные шлейфы крутизной 2–5° северной и северо-западной экспозиций, обращенные к р. Джиде. В травостое доминируют *Festuca dahurica* и *Artemisia frigida*. Содоминантами выступают *Poa botryoides*, *Potentilla acaulis*, *Thymus baicalensis*. Покрытие травостоя меняется в пределах 35–70%, видовая насыщенность – 14–26 видов.

Ковыльно-даурскотипчаковые степи (кластер 8.2) представляют относительно закрепленные песчаные участки: днища котлов выдувания, пологие склоны различных экспозиций. В кустарниковом ярусе отмечены *Ulmus pumila* и *Caragana buriatica*, редко *Hippophaë rhamnoides* (покрытие 1–5%). В травяном ярусе доминирует *Festuca dahurica*, *Stipa baicalensis*, *S. krylovii*. Помимо этих растений активны *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Carex pediformis*, *Artemisia frigida*, *Thymus baicalensis*, *Potentilla acaulis*, *Serratula centauroides*, *Orostachys spinosa*. Покрытие травяного яруса – 25–45%, в описаниях отмечено от 15 до 27 видов.

Сазовые варианты степей представлены сообществами с доминированием чия (*Achnatherum splendens*), описанными в притеррасной части долины Джиды, а также в микропонижениях с близким залеганием грунтовых вод (кластер 3). Ценозы занимают выровненные участки по внешнему краю поймы. Покрытие составляет 70–85%, видовая насыщенность фитоценозов колеблется от 12 до 27 видов.

Слабосомкнутые сообщества песчаных массивов, подверженных активной золовой переработке, мы выделяем в отдельный тип растительности – псаммофитный. Он включает начальные стадии зарастания песков и характеризуется преобладанием в составе растительности облигатных псаммофитов.

Псаммофитные сообщества на навейных песках золово-аккумулятивных форм (кластер 4) занимают небольшие площади на горных склонах. Представлены они формациями с доминированием видов осок и хамеродоса крупноцветкового: коржинскоосоковой (*Carex korshinskyi*), аргунскоосоковой (*Carex argunensis*) и хамеродосовой (*Chamaerhodos grandiflora*) [12]. Покрытие составляет 15–35%, видовая насыщенность 9–12 видов.

Сообщества по дефлированным участкам песков (кластер 6.1) отмечены на склонах от пологих до крутых. Основными доминантами выступают *Oxytropis lanata*, *Agropyron michnoi*, содоминирует *Festuca dahurica*. Характерными видами являются *Corispermum sibiricum*, *Leymus littoralis*, *Calamagrostis epigeios*. Покрытие составляет 10–25%, видовая насыщенность 8–15 видов.

Сообщества с доминированием *Thymus baicalensis* (кластер 6.2) встречаются в котлах выдувания и нижней части склонов юго-западной экспозиции, соседствующих с разреженными сосняками. Содоминантом сообщества является *Festuca dahurica*. В травяном ярусе присутствуют степные виды – *Lespedeza juncea*, *Scabiosa comosa*, *Oxytropis turczaninonii*. Проективное покрытие составляет 25–45%, видовая насыщенность – 15–20 видов.

Сообщества с доминированием *Festuca dahurica* (кластер 6.3) занимают котлы выдувания, песчаные шлейфы у подножия сопков и небольшие песчаные гряды. Кроме овсяницы в травяном ярусе доминируют многолетние травы и полукустарнички: *Agropyron michnoi*, *Oxytropis lanata*, *Artemisia xanthochroa*, *A. xylorhiza*. На отдельных участках содоминантами могут вы-

ступать *Cleistogenes squarrosa* и *Chamaerhodos grandiflora* или *Ulmus pumila* и *Caragana buriatica*. Покрытие травяного яруса и видовая насыщенность сильно варьируют (от 10 до 55% и от 8 до 22 видов).

Проведенный анализ позволяет говорить о высоком фитоценоотическом разнообразии растительности исследованного района. В 225 геоботанических описаниях представлены 17 растительных формаций из различных типов растительности. Последние в нашем понимании составляют более дробные категории высших единиц растительности, включающие не только основные зональные, но и важнейшие эдафо-климатогенные адаптивные типы (см. таблицу), прекрасно представленные в контрастных горно-котловинных ландшафтах Забайкалья.

Пространственная структура растительного покрова. Для определения экологических факторов, отвечающих за формирование структуры растительного покрова и флористические различия между сообществами, была проведена ординация сводных описаний (рис. 2). Анализ ее результатов показывает, что на оси максимального варьирования флористического состава растительности сообщества объединяются в две группы.

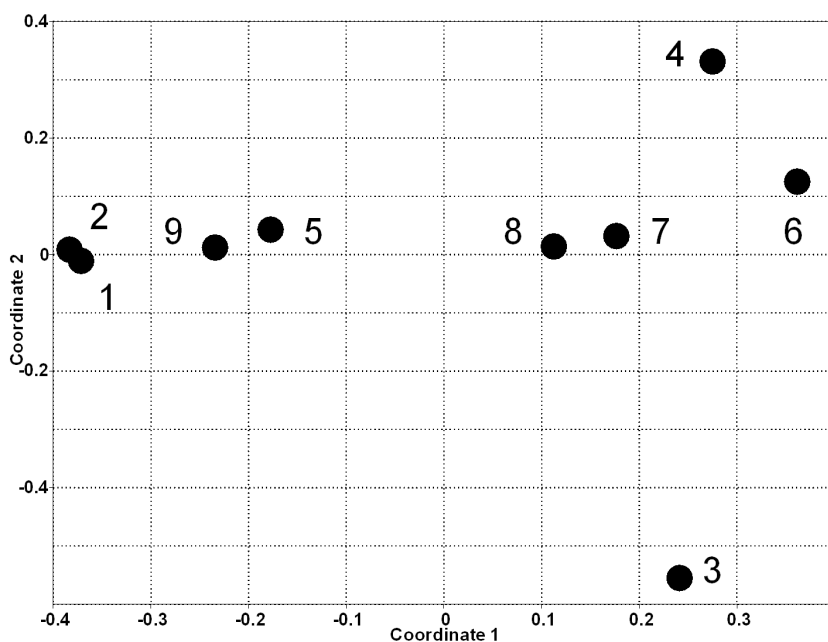


Рис. 2. Ординация сводных описаний. 1–9 – номера типов растительных сообществ (приведены в тексте)

Первую группу (левая часть ординационной схемы) формируют сообщества горных степей – кустарниковые и петрофитные, а также остепненные сосновые леса, флористический состав травостоя которых близок сосед-

ствующим степям. По сути, в данной группе сконцентрированы все компоненты горной сосновой лесостепи, которые формируют особый региональный (нижнеджидинский) тип мезокомбинации экспозиционной лесостепи. Топологическое положение этой комбинации, включая все сопряженные в ней сообщества (рис. 3; № 1, 2, 4, 5), четко видно на профиле пространственного распределения растительности в долине р. Джиды. Интересно отметить, что структурное единство сообществ в рамках мезокомбинации горной сосновой лесостепи, выявленной в результате экологической ординации сообществ, уже достаточно ясно обособляется в дендрограмме сходства и различия растительных сообществ (см. рис. 1).

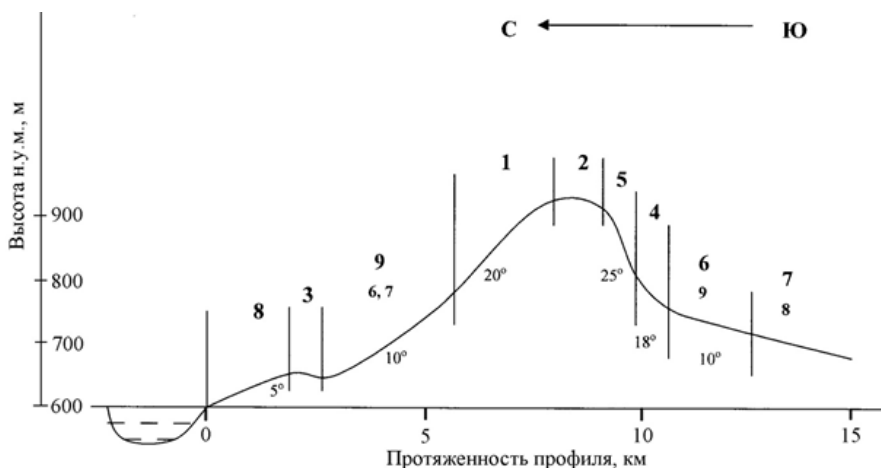


Рис. 3. Профиль распределения растительности на правобережье р. Джиды: 1–9 – номера типов растительных сообществ (преобладающие типы выделены крупным шрифтом); 5–25° – средняя крутизна склона. По горизонтали – протяженность профиля, км; по вертикали – высота над уровнем моря, м; под профилем – средняя крутизна склонов

Основу второй группы (правая часть ординационной схемы) формируют фитоценозы, связанные не только с песками или опесчаненными почвами, но и с аналогами зональных дерновиннозлаковых степей на подгорных выровненных шлейфах на легких супесчаных каштановых почвах. В условиях сравнительно выровненного рельефа подгорных шлейфов и террасовых понижений пространственное сложение растительности не отличается большой сложностью. Чаше они состоят из гомогенных выделов сообществ дерновиннозлаковых степей (см. рис. 1, 2; № 8, 9). Оригинальным компонентом в структуре растительности является сочетание ильмовых редколесий с псаммофитными группировками на песчаных эолово-дефляционных формах рельефа в полосе настоящих дерновиннозлаковых (ковыльных, тонконоговых и змеевковых) степей (см. рис. 1 и 2; № 6, 7, 8, 9). При этом нередко

отмечается комплекс псаммофитных растительных сообществ с доминированием многолетних трав и полукустарничков (преимущественно облигатных псаммофитов) на слабозакрепленных песках, местами подвергающихся активным эоловым процессам. В сложном комплексе преобладают фрагменты сообществ остролодочниковой (*Oxytropis lanata*), золотисто-желтополынной (*Artemisia xanthochroa*), одревесневающейполынной (*Artemisia xylorhiza*) и даурскотипчаковой (*Festuca dahurica*) формаций [13].

Вторая ось варьирования связана с уровнем богатства – засоленности почв. Крайние позиции на этом градиенте занимают засоленные сазовые степи с доминированием чия блестящего и гемипсаммофитные сообщества с участием вейника наземного на навейных эолово-аккумулятивных песках.

Важной особенностью исследованного ключевого участка является то, что уровень увлажненности не является ведущим экологическим фактором. Об этом говорят господствующие позиции степных растений во всех типах растительных сообществ. Это же показывает анализ степени увлажненности местообитаний, оцененный с использованием экологических шкал растений. Модель сопки ключевого участка по фактору увлажнения показывает слабые различия данного показателя для склонов различной экспозиции (рис. 4). Данная особенность заметно отличает ландшафты сухой сосновой лесостепи юга Бурятии от широко распространенных в Южной Сибири комплексов экспозиционной лесостепи [14].

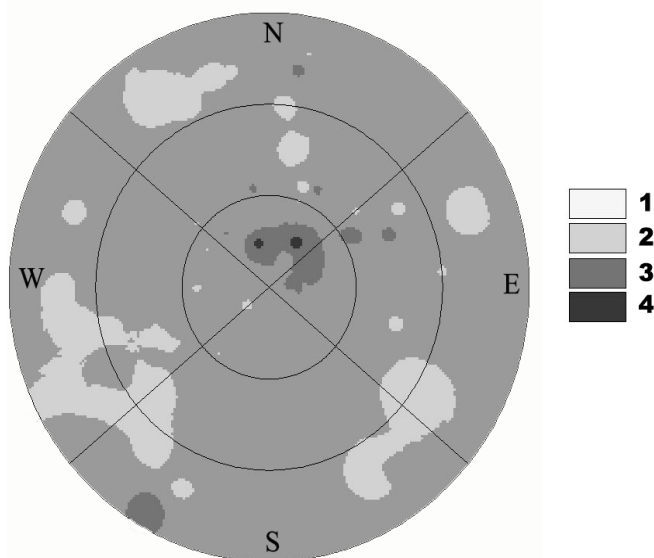


Рис. 4. Модель сопки ключевого участка по фактору увлажнения.

Ступени увлажнения: 1 – 44–48 – разнотравно-дерновиннозлаковые сухие степи; 2 – 48–52 – богаторазнотравно-дерновиннозлаковые настоящие степи; 3 – 52–56 – луговые степи; 4 – 56–60 – остепненные луга и травяные ксеромезофильные леса

Развитие подобных наиболее аридных вариантов горной лесостепи, вероятно, объясняется гидротермическими условиями джидинско-дырестуйской впадины Селенгинского среднегорья в Бурятии, где развиваются условия пустынно-степного климата с весенними суховеями, и не случайно именно здесь, в предгорьях Боргойского хребта, М.А. Решиковым было отмечено уникальное в условиях Забайкалья сообщество клеменцевоковыльковой пустынной степи.

Заключение

Проведенные исследования позволяют говорить о высоком фитоценотическом разнообразии ландшафтов сосновой лесостепи Бурятии. Основными факторами, отвечающими за разнообразие и пространственную структуру растительного покрова, являются характеристики почв. В первую очередь это развитость почвенного профиля, степень каменистости и опесчаненности. Важнейшей особенностью изученного комплекса является то, что вне зависимости от экспозиции склона местообитания характеризуются недостаточным увлажнением. Это приводит к тому, что в формировании растительности ведущая роль принадлежит степным ксерофитным растениям. Вероятно, описанные особенности растительности в некоторой степени связаны с высокой антропогенной нагрузкой на природные комплексы ключевого участка. Легкий гранулометрический состав почв не способствует удержанию влаги даже на северных склонах. Вследствие этого увеличивается коэффициент испарения и сток, как внутренний, так и поверхностный. Лесная подстилка, а также структура верхних горизонтов почвы в степи нарушена из-за частых пожаров и чрезмерного выпаса. В ходе эрозионных и дефляционных процессов происходит деградация почвенного покрова. Перевыпас приводит к вторичной ксерофитизации растительных сообществ. Закономерности организации растительного покрова, выявленные в ходе изучения одного ключевого участка, требуют подтверждения на основании анализа серии ключевых участков в разных районах Бурятии. Такие исследования позволят определить инвариантные признаки растительности ландшафтов сосновой лесостепи и определить основные экологические факторы, отвечающие за разнообразие и пространственную структуру уникальных лесостепных комплексов Забайкалья.

Литература

1. Аненхонов О.А., Королюк А.Ю., Бадмаева Н.К. и др. Изучение климатогенной динамики лесостепной растительности: подходы и первые результаты // Глобальные и региональные особенности трансформации экосистем Байкальского региона : мат-лы российско-монгольского симп. Улан-Батор, 2008. С. 23–32.
2. Санданов Д.В., Королюк А.Ю. Экологическая контрастность сообществ лесостепной растительности Юго-Западного Забайкалья (бассейн р. Джиды) на градиенте гумид-

- ности-аридности // Проблемы сохранения растительного мира и генофонда Северной Азии: Материалы Всероссийской конференции (Новосибирск, 23–25 августа 2011 г.). Новосибирск, 2011. С. 179–181.
3. Нагорья Прибайкалья и Забайкалья. М., 1974. 358 с.
4. Фадеева Н.В. Селенгинское среднегорье (природные условия и районирование). Улан-Удэ : Бурят. книж. изд-во, 1963. 169 с.
5. Brzeg A., Wika S. An endemic psammophilous plant association *Astragalo olchonensis-Chamaerhodetum grandiflorae* ass. nova from Olkhon island on lake Baikal and its syn-taxonomic position // Polish Botanical Journal. 2001. 46 (2). P. 219–227.
6. Дылис Н.В., Реицков М.А., Малышев Л.И. Растительность // Предбайкалье и Забайкалье. М. : Наука, 1965. С. 225–281.
7. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск, 2007. 304 с.
8. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир, 1995. 992 с.
9. Hammer O., Harpe D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. № 4 (1). 9 p.
10. Королюк А.Ю. Модель сопки – метод анализа структуры растительного покрова // Растительность России. 2008. № 13. С. 117–122.
11. Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул – Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–38.
12. Дулепова Н.А. Растительные сообщества песчаных склонов горных хребтов бассейна р. Селенга Республики Бурятия // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии : материалы II Междунар. науч. конф. Улан-Удэ, 2011а. Т. 1. С. 203–205.
13. Дулепова Н.А. Растительные сообщества слабозакрепленных песков бассейна р. Селенги // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы : материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.). СПб., 2011б. Т. 1. С. 77–81.
14. Намзалов Б.Б., Холбоева С.А., Королюк А.Ю. и др. Особенности структуры лесостепи в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии // Аридные экосистемы. 2012. Т. 18, № 2 (51). С. 17–27.

Поступила в редакцию 11.01.2013 г.

Andrey Yu. Korolyuk¹, Bimba-Tsyren B. Namzalov²,
Natalia A. Dulepova¹, Denis V. Sandanov³

¹ Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the
Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Buryat State University, Ulan-Ude, Russia

³ Institute of General and Experimental Biology of Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia

PHYTOCOENOTIC DIVERSITY AND SPATIAL STRUCTURE OF PINE FOREST-STEPPE LANDSCAPES (DZHIDA RIVER BASIN, REPUBLIC OF BURYATIA)

The spatial structure of vegetation, representing pine forest-steppe landscapes of south part of Buryatia (on the example of key site) werestudied. On the basis of 225 relevés 17 types of plant communities were identified. All assigned communities were organized in a two-level hierarchical system. Each type has a brief description, phytocoenotic and ecological characteristics. The conducted analysis showed a high phytocoenotic diversity of studied key site. Selected plant communities compose more separate categories of high units of vegetation including not only zonal types, but also edaphical-climatical types.

*The spatial structure of vegetation was studied with using ordination, landscape profile and hill model methods. Ordination analysis revealed two groups of plant communities on the first axis. First group was formed by mountain steppe plant communities – shrub, petrophytic as well as dry pine forests, whose floristic composition is similar to steppe communities. This group associates all components of mountain pine forest-steppe which form a specific regional type of mesocombination of expositional forest-steppe. The second group is formed by communities connected not only with sand and sandy soils, but with similar zonal types of bunch-grass steppe on flat aprons with light sabulous chestnut soils. The spatial structure of vegetation in the conditions of leveled relief and terraced depressions has quite a simple character. Usually, it is formed by homogenic patches of bunch-grass steppe communities. The second axis is connected with soil richness. The saz steppes with *Achnatherum splendens* and hemipsammophytic communities with *Calamagrostis epigeios* are on the edge of this gradient.*

In general, the ecological analysis helped to define the factors of high phytocoenotic diversity of vegetation. Firstly, it is the maturity of soil profile, the level of stone and sand fractions in the soil. Our studies showed that moisture is not a driving factor at the key site. This can be proved by prevalence of steppe plants in all types of plant communities and also by hill model which showed small differences of moisture for different aspects of slopes. The development of such arid versions in mountain forest-steppes can probably be explained by hydro-thermic conditions of Dzhidinskii-Dyrestuiskii depression of Selenginskii middle mountainous region of Buryatia where desert-steppe climate conditions with spring hot dry winds are usually found.

Key words: pine forest-steppe; phytocoenotic diversity; spatial structure; ecological gradients; cluster analysis; ordination.

Received January 11, 2013