

ВЫСОКОГОРНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТИГИРЕЦКОГО ХРЕБТА (ЗАПАДНЫЙ АЛТАЙ)

HIGH-MOUNTAIN VEGETATION OF THE SOUTHEASTERN PART OF TIGIRETSK RIDGE (WEST ALTAI)

© Е. Г. ЗИБЗЕЕВ
E. G. ZIBZEEV

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН. 630090, г. Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101. E-mail: zibzeev@mail.ngs.ru

Исследована растительность высокогорий юго-восточной части Тигирецкого хребта. Все отмеченные сообщества отнесены к 14 формациям, 10 флороченотипам и 4 эколого-историческим рядам. Сообщества субальпийского пояса объединены в криомезофильный эколого-исторический ряд. Растительность альпийских лугов — в криогемигрофильный эколого-исторический ряд. Тундровая растительность представлена 2 рядами — криогемиксерофильным и криогигрофильным.

Ключевые слова: *высокотравье, луга, редколесье, тундра, травяные болота, Тигирецкий хребет.*
Key words: *tall-grass vegetation, meadows, open woodlands, tundra, fens, Tigiretsk Ridge.*

Номенклатура: Черепанов, 1995.

ВВЕДЕНИЕ

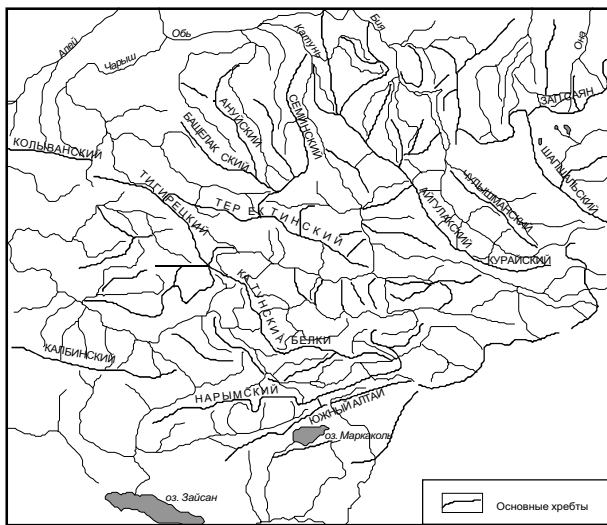
Несмотря на доступность большей части Тигирецкого хребта, в настоящее время отсутствуют данные по ценотическому разнообразию растительного покрова его высокогорий. В связи с этим основной целью работы являлась характеристика высокогорной растительности юго-восточной части Тигирецкого хребта. Для выполнения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи: охарактеризовать экологические условия существования растительности; разработать схему классификации и на ее основе дать характеристику выделенным синтаксонам; выявить основные дестабилизирующие факторы, вызывающие изменения в структуре растительного покрова района исследования.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Тигирецкий хребет расположен в северо-западной части Алтае-Саянской горной области. Его окружают крупные горные хребты Башчелакский, Убинский, Кольванский, Коргонский (см. рисунок). Северо-западная и центральная части хребта представлены низкими и средневысокими гора-

ми высотой от 700 до 1000 м над ур. м. Юго-восточная — наиболее приподнята, здесь преобладают высокие горы 1500—1700 м над ур. м., с отдельными вершинами до 1900—2200 м над ур. м. Особенностью данной территории является сочетание альпийского и гольцового рельефа. Альпийские формы характерны для участков хребтов, достигающих более 1900 м над ур. м. (Моховой Белок, урочище Горелый кордон). Они имеют крутые обрывистые склоны с многочисленными карами. Их отроги носят ярко выраженный гольцовый характер с выровненными водораздельными пространствами, куполообразными вершинами, представляющими собой древние пенеплены и гольцовые террасы различных уровней. Склоны северной и северо-западной экспозиции пологие, чаще всего к ним приурочены снежные надувы и снежники-перелетки (Рельеф ..., 1988), склоны южной и юго-западной экспозиции более крутые (10° и более), часто с многочисленными россыпями и курумами.

Район исследования характеризуется большим количеством осадков (в среднем до 2000 мм в год). Благодаря широтному расположению хребтов распределение осадков носит равномерный характер, так как несущие влагу ветры проникают довольно далеко в глубь горной страны. Высокая влажность



Орографическая схема Алтая.
Orographic scheme of Altai Mts.

воздуха и оптимальные температуры (10—15 °С в период вегетации) создают благоприятные условия для мощного развития лесной и луговой растительности. Согласно А. В. Куминовой (1960), данная территория относится к юго-западному горно-лесному округу подпровинции Западного Алтая, где преобладают сообщества черневой тайги, в основном, осиново-кедрово-пихтовые высокоотравные леса, иногда с незначительным участием лиственницы. Верхняя граница леса на северных макросклонах проходит на высоте 1500—1550 м над ур. м., на южных — 1600—1650 м над ур. м. Растительность высокогорий представлена субальпийскими редколесьями, высокотравьем, субальпийскими и альпийскими лугами, которые создают хорошо выраженный пояс (300—500 м по высоте). Относительно сглаженные вершины, межгорные седловины, верхние части гор заняты дриадовыми и ерниковыми тундрами. По поймам верховий рек широко распространены пушицевые болота. Нижний подпояс субальпийского пояса (независимо от экспозиции) образован кедрово-пихтовыми и пихтово-кедровыми редколесьями, сочетающимися с субальпийским высокотравьем и субальпийскими лугами. На верхней границе леса по пологим наветренным склонам, вдоль берегов рек встречаются сообщества с доминированием *Betula alba*. У летующих снежников формируются нивальные лужайки с *Ranunculus altaicus*. Возвышенные, хорошо прогреваемые участки северных и северо-западных склонов заняты щучковыми (*Deschampsia cespitosa*) и водоборовыми (*Aquilegia glandulosa*) лугами. Территории распространения высокогорных сообществ интенсивно используются как отгонные пастбища для лошадей. Это является причиной деградации большинства растительных сообществ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в юго-восточной части Тигирецкого хребта в междуречье Ини и правого верхнего притока р. Сентелек в 1999 и 2003 гг.; дополнительно использовались материа-

лы из фитоценотеки лаборатории экологии и геоботаники Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС СО РАН). В обработку включено 60 описаний конкретных фитоценозов, выполненных на площадях 100 м². В основу классификации положен эколого-исторический подход, разработанный В. П. Седельниковым (1988). В качестве основных таксономических единиц приняты: эколого-исторический ряд, флороценотип, формация. Эколого-исторический ряд отражает единый процесс формирования флоры и растительности сообществ в определенных условиях среды, где процессы фило-, флоро- и ценогенеза идут под воздействием одних и тех же экологических факторов (Седельников, 1988). Выделившиеся ряды соответствуют ценофилумам Р. В. Камелина (1979). Вслед за П. Н. Овчинниковым (1947) под флороцено-типом мы понимаем совокупность растительных формаций, эдификаторы которых прошли общую адаптивную эволюцию под влиянием определенных длительно существующих физико-географических условий.

Выделение и анализ основных синтаксонов проведены с помощью пакета программ MEGATAB и TWINSPAN. Данные по проективному покрытию представлены в процентах, при этом покрытие, равное 1 %, условно показано и для единично встречающихся видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Представлена эколого-историческая классификация растительности высокогорий юго-восточной части Тигирецкого хр. Все отмеченные в результате исследования сообщества были отнесены к 14 формациям, 10 флороценотипам и 4 эколого-историческим рядам.

Криомезофильный эколого-исторический ряд

В криомезофильный эколого-исторический ряд объединены сообщества, развивающиеся в условиях высокого годового количества осадков, обеспечивающего нормальное или несколько избыточное увлажнение. В зимнее время формирующийся мощный снеговой покров предохраняет землю от промерзания, способствуя формированию ядра микротермной флоры (Седельников, 1988). Генетически ценофлоры криомезофильного ряда связаны с лесолуговым флористическим комплексом конца третичного — начала четвертичного периода, что нашло отражение в ритмике их развития, структуре, а также флористическом составе, характеризующимся: незначительным количеством арктоальпийских видов (*Omalotheca norvegica*, *Pedicularis compacta*, *Viola biflora*), большой ролью неморальных реликтов, наличием в большинстве сообществ стадии эфемероидных синузид (*Allium microdictyon*, *Erythronium sibiricum*, *Primula macrocalyx*), господствующим положением малакофильных травянистых многолетников (Нахуцришвили, 1974, 1981). Сообщества криомезофильного эколого-исторического ряда находятся в зоне аккумуляции питательных веществ, сносимых с вышележащих склонов, следствием этого являются хорошо оформленные субальпийские горно-лесолуговые и горно-луговые почвы. Как отмечает А. И. Толмачев (1948), в силу короткого вегетационного пери-

ода виды данного ряда адаптировались к максимальному использованию летнего тепла.

Флороценотип *Зимне-зеленые хвойные редколесья*

Формация кедра сибирского (*Pinus sibirica*)

Кедровые редколесья — типичный компонент субальпийского пояса юго-восточной части Тигирецкого хребта. Они формируются на высотах 1500—1600 м над ур. м., располагаясь вдоль верхней границы леса. Кедр высотой 6—8 м растет небольшими группами, сомкнутость древостоя не превышает 0.2. Кустарниковый ярус не выражен. Высота травостоя 45—50 см. Проективное покрытие травянистого яруса 40—45 %, его постоянными компонентами являются *Alchemilla xanthochlora*, *Vupleurum longifolium*, *Carex aterrima*, *Geranium albiflorum*, *Poa sibirica*, *Saussurea latifolia*, *Stemmacantha carthamoides*, *Veratrum lobelianum*, и др. (табл. 1, оп. 1, 2). Средняя видовая насыщенность — 30 видов на 100 м².

Флороценотип *Летне-зеленые мелколиственные редколесья*

Формация березы белой (*Betula alba*)

Березовые редколесья с доминированием *Betula alba* — довольно редкие сообщества для юго-восточной части Тигирецкого хребта. Они встречаются небольшими участками в нижней части субальпийского пояса (на высотах 1500—1600 м над ур. м.), непосредственно примыкая к верхней границе леса, и, как правило, занимают пологие выровненные склоны северной и северо-западной экспозиции. По внешним признакам эти сообщества похожи на березовые криволесья Кузнецкого Алатау.

Древостой (высота 5—8 м, сомкнутость 0.2) представлен *Betula alba* с примесью *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. Из-за сильного давления снега береза имеет изогнутые стволы, лежащие по направлению склона под углом 40—45°. Подлесок образован *Betula rotundifolia* и *Salix glauca*, их общее проективное покрытие составляет 15—20 %. Травостой 2-ярусный, его общее проективное покрытие около 80 %. Средняя видовая насыщенность сообществ — 37 видов на 100 м². Первый ярус (90—100 см выс.) представлен высокотравными видами *Vupleurum longifolium*, *Chamaenerion angustifolium*, *Pedicularis proboscidea*, *Poa sibirica*, *Polemonium coeruleum*, *Ptarmica impatiens*, *Sanguisorba alpine*, *Saussurea latifolia*, *Senecio nemorensis*, *Solidago dahurica*, *Stemmacantha carthamoides*, *Veratrum lobelianum*. Второй ярус (15—20 см выс.) в основном образован зимне-зеленым кустарничком *Vaccinium myrtillus* (табл. 1, оп. 3). В качестве доминанта первого яруса иногда выступает *Milium effusum* (табл. 1, оп. 4).

Флороценотип *Субальпийское высокоотравье*

Субальпийское высокоотравье — важнейший элемент растительного покрова гумидных высокогорий Алтае-Саянской горной области. Его детальная характеристика дана Р. В. Камелиным (1998). Данные сообщества слагаются почти исключительно поликарпическими травами, которые характеризуются закладкой почек возобновления глубже поверхности почвы (очень редко почти под поверхностью), но при этом особо специализированных запасующих подземных органов не развивают.

Обычно они мощно растут, образуют большую массу и сохраняют ее до конца вегетации. В результате весной почва прикрыта толстым слоем старики, которая с приходом летнего тепла и при обилии влаги быстро разлагается и гумифицируется. Субальпийское высокоотравье способно развиваться только в условиях достаточного увлажнения в течении всего сезона. При этом в силу эдафических условий не происходит застоя влаги, а, следовательно, оглеения и заболачивания почвы. Развитие ценозов начинается не сразу после схода снега, а лишь при дополнительном прогреве верхних горизонтов почвы. Для этих сообществ характерен густой травостой 100—150 см выс., с отдельными экземплярами, возвышающимися до 2—2.5 м. При этом расчленение на ярусы выражено недостаточно четко или вовсе отсутствует. Проективное покрытие 95—100 %. В целом же, с точки зрения структуры самого травостоя, его основная масса сосредоточена не в верхних ярусах, как в лесу, и не в нижних, как у субальпийских лугов, а в средней части (Троицкий, 1940). Задернованность почвы не превышает 6—8 % или полностью отсутствует, что связано с малым количеством злаков. Главная масса растений приходится на разнотравье. Кроме вышеперечисленных признаков необходимо отметить, что высокоотравные сообщества характеризуются большим флористическим разнообразием, наличием видов, присущих только этим ценозам, а также отсутствием напочвенного мохового яруса и лишайников (Гроссгейм, 1948; Камелин, 1998). Наиболее пышно данные сообщества развиваются на макросклонах западной и северо-западной экспозиции.

Генетически субальпийское высокоотравье представляет собой первичное образование, связанное с границей леса в горах, тогда как высокоотравье лесных полян возникает на месте выпавшего древостоя или после пожаров (Куминова, 1960). Р. В. Камелин (1998) подчеркивает генетическую неоднородность слагающих высокоотравье видов, которые в самом общем виде можно связать с рядом ценофилумов: тургайских лесов (олигоцен), дубрав и боровых систем (миоцен — плиоцен), хвойно-широколиственных лесов (средний плейстоцен), березняков и осинников (плейстоцен). В силу данных особенностей высокоотравные сообщества нами выделены в отдельный флороценотип.

Формация горькуши Фролова (*Saussurea frolovii*)

Сообщества с доминированием высокогорного южносибирско-казахстанско-монгольского вида *Saussurea frolovii* формируются в средней части субальпийского пояса по выровненным склонам и террасам. Увлажнение в первый период вегетации подточное, во второй — дождевое. Почвы хорошо дренированные субальпийские горно-луговые.

Средняя видовая насыщенность — 25 видов на 100 м². Общее проективное покрытие 80—100 %. Травостой 2-ярусный. Первый ярус (60—70 см выс.) представлен *Aquilegia glandulosa*, *Euphorbia pilosa*, *Geranium albiflorum*, *Pedicularis proboscidea*, *Poa sibirica*, *Saussurea frolovii* (покрытие 20—60 %), *S. latifolia*, *Trollius altaicus*, *Veratrum lobelianum* и др. Второй ярус (30—40 см) образован *Alchemilla xanthochlora*, *Cerastium davuricum*, *Pedicularis compacta*, *Ptarmica impatiens*, *Rhodiola rosea*, *Omalotheca norvegica*. В начале вегетационного периода выра-

Сообщества субальпийского пояса (криомезофильного эколого-исторического ряда)
Communities of the subalpine belt (cryo-mesophilous ecological-historical series)

Эколого-исторический ряд	Криомезофильный																
	Злоле-зеленые хвойные редколесья <i>Pinus sibirica</i>	Летне-зеленые мелколиственные редколесья <i>Betula alba</i>		Субальпийское высокогорье						Субальпийские луга			Альпийские луга				
Флористический ряд					<i>Veratrum lobelianum</i>		<i>Saussurea frolovii</i>		<i>Saussurea latifolia</i>		<i>Euphorbia pilosa</i>		<i>Deschampsia cespitosa</i>		<i>Doronicum altaicum</i>		
Формация	100	100	100	100	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	
Процентное покрытие, %	95	95	90	90	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	85	
Общие травы и кустарнички	5	12	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Кустарнички	31	35	41	33	25	22	20	28	26	22	26	23	21	16	18	19	
Число видов	22	43	23	24	7	20	34	5	30	31	32	6	27	26	46	47	
Номер описания в базе данных	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
в таблице	5	1	20	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinus sibirica</i>	1	20	2	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Betula alba</i>	1	1	1	1	60	60	70	1	1	1	1	5	5	5	5	5	5
<i>Veratrum lobelianum</i>	1	1	1	1	2	1	1	3	1	1	1	50	60	30	1	1	1
<i>Saussurea frolovii</i>	1	1	1	1	1	2	1	5	1	1	1	1	2	70	50	1	1
<i>S. latifolia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	50	50
<i>Euphorbia pilosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Doronicum altaicum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1	1	1	1	20	1	10	5	1	5	1	1	1	1	10	1	1
<i>Alchemilla xanthochlora</i>	1	1	1	1	5	1	2	10	20	5	22	1	5	3	5	20	2
<i>Geranium albuflorum</i>	10	1	1	10	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1
<i>Poa sibirica</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Stemmacantha carthamoides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	5	5	1	20	1	1	1	1	1
<i>Carex aterrima</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Aquilegia glandulosa</i>	1	1	1	1	2	1	1	2	5	4	2	4	1	2	4	2	2
<i>Trollius altaicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Rumex alpestris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	1	1	1	1
<i>Eupatorium longifolium</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Swertia obtusa</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ranunculus grandifolius</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pedicularis compacta</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Schultzia crinita</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1
<i>Solidago dahurica</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Pedicularis proboscidea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Senecio nemorensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

жена эфемероидная синюзия — *Erythronium sibiricum*, *Gentiana grandiflora*, *Primula macrocalyx*. На исследуемой территории описаны разнотравно-горькушевые сообщества (табл. 1, оп. 10), а также сообщества с содоминированием *Geranium albiflorum* (табл. 1, оп. 9, 11). Во всех описанных сообществах велика фитоценотическая роль *Alchemilla xanthochlora*, а также появляется *Poa annua*, что свидетельствует о нарушении данных сообществ.

Формация горькуши широколистной (*Saussurea latifolia*)

Сообщества с доминированием *Saussurea latifolia* являются типичным компонентом субальпийского пояса и, как правило, приурочены к его нижней и средней части. Наиболее часто встречаются разнотравно-горькушевые ценозы (табл. 1, оп. 14), занимающие пологие днища межгорных котловин и нижние части склонов. Их распространение связано с верхней границей леса, в частности, с островами пихтовых и пихтово-кедровых редколесий. Иногда небольшие участки ценозов, образованных *Saussurea latifolia*, глубоко заходят в лесной пояс. Почвы горно-луговые, маломощные, иногда сильно щебенистые, в начальный период вегетации временно переувлажненные. Задернованность слабая или отсутствует.

Постоянным компонентом травянистого яруса являются *Geranium albiflorum*, *Poa sibirica*, *Saussurea latifolia*, *Veratrum lobelianum*. Часто встречаются, но имеют низкое проективное покрытие *Aconitum septentrionale*, *Alchemilla xanthochlora*, *Carex aterrima*, *Rumex alpestris*, *Trollius altaicus* и др. Проективное покрытие составляет 80—100 %; на доминирующий вид приходится до 70 %. Средняя высота травостоя 75—90 см. Часто в данных ценозах абсолютно доминирует *Saussurea latifolia*, остальные же виды малочисленны и малообильны. Ярусная структура в большинстве сообществ не выражена. Средняя видовая насыщенность — 27 видов на 100 м².

Кроме разнотравно-горькушевых сообществ нами описаны ценозы с содоминированием в травостое *Veratrum lobelianum* (табл. 1, оп. 13) и *Stemmacantha carthamoide* (табл. 1, оп. 12). Чемерицево-горькушевые сообщества носят вторичный характер. Интенсивный выпас лошадей в этих районах приводит к выпадению или снижению фитоценотической значимости вегетативно слабоподвижных и неподвижных видов и разрастанию неподаемого вегетативно подвижного *Veratrum lobelianum*.

Формация чемерицы Лобеля (*Veratrum lobelianum*)

В условиях высокогорий *Veratrum lobelianum* имеет два ценологических оптимума: первый — естественный — в условиях избыточного увлажнения и второй — в условиях сильного антропогенного воздействия, при выпадении из травостоя вегетативно неподвижных и малоподвижных видов.

Местообитания естественных сообществ с доминированием *Veratrum lobelianum* (табл. 1, оп. 6, 7) в первой половине вегетационного периода характеризуются избыточным увлажнением. Кроме поверхностного стока, повышенное увлажнение обусловлено близким залеганием грунтовых вод.

Общее проективное покрытие чемерицевых ценозов достигает 85—90 %. Средняя видовая насыщенность — 22 вида на 100 м². Травостой 2-ярусный. Первый ярус (100—120 см выс.) образован *Veratrum lobelianum* (проективное покрытие до 60 %) с небольшим участием представителей высокотравного комплекса. Во втором ярусе (30—40 см выс.) сосредоточена основная масса травостоя. Его в основном слагают *Bistorta major*, *Carex aterrima*, *Geranium albiflorum*, *Doronicum altaicum*, *Euphorbia pilosa*, *Pedicularis compacta*, *Schulzia crinita*, *Trollius altaicus*.

В юго-восточной части Тигирецкого хребта широко распространены сообщества чемерицевого высокотравья с содоминированием *Alchemilla xanthochlora* (табл. 1, оп. 5). Они представляют собой одну из конечных стадий деградации высокотравных ценозов. Увлажнение, как правило, избыточное, но не застойное. Почвы субальпийские горно-луговые, уплотненные из-за чрезмерного выпаса животных. Средняя видовая насыщенность сообществ — 20 видов на 100 м². Проективное покрытие 90 %. Основным отличием от описанных выше разнотравно-чемерицевых сообществ является высокое проективное покрытие *Alchemilla xanthochlora* (20—30 %).

Флороценотип *Субальпийские луга*

Формация молочая волосистого (*Euphorbia pilosa*)

Молочаевые луга встречаются в нижней и средней частях субальпийского пояса и, как правило, формируются по пологим выровненным склонам. Почвы дренированные, избыточное увлажнение имеет место только в начале вегетационного периода за счет таяния снега, во второй половине увлажнение дождевое. Средняя видовая насыщенность сообществ — 23 вида на 100 м². Для сообществ характерна 2-ярусная структура. Верхний ярус (50—90 см) образован в основном *Euphorbia pilosa*, занимающим до 70 % от общего проективного покрытия. Кроме доминирующего вида, первый ярус составляют *Aquilegia glandulosa*, *Geranium albiflorum*, *Pedicularis proboscidea*, *Poa sibirica*, *Stemmacantha carthamoide*, *Veratrum lobelianum*. Второй ярус (25—30 см) представлен *Carex aterrima*, *Pedicularis compacta*, *Rumex alpestris*, *Swertia obtusa*, *Trollius altaicus*, *Viola disjuncta* и др. На исследуемой территории выявлены и описаны разнотравно-молочаевые (табл. 1, оп. 15) и гераниево-молочаевые (табл. 1, оп. 16) луга.

Формация щучки дернистой (*Deschampsia cespitosa*)

В районе исследования луга с доминированием *Deschampsia cespitosa* довольно широко представлены на всем протяжении верхней части субальпийского пояса по пологим выровненным участкам северных и северо-западных склонов. Микрорельеф кочковатый. Задернованность составляет около 30 %. Как отмечает В. П. Седельников (1988), данные луга, возможно, являются вторичными, возникшими вследствие выпаса животных. Почвы горно-тундровые дерновые. Общее проективное покрытие сообществ 65—70 %. Видовая насыщенность — 15 видов на 100 м². Травостой 2-ярусный. Первый ярус (35—40 см) образован *Deschampsia cespitosa*, *Aquilegia glandulosa*, *Carex aterrima*, *Bistorta major*, *Pedicularis proboscidea*, *Poa sibirica*. На

долно доминанта приходится до 50 %. Второй ярус (15—20 см) образован в основном арктоальпийскими (*Omalotheca norvegica*, *Pedicularis compacta*) и альпийскими (*Gentiana grandiflora*, *Trisetum altaicum*, *Ranunculus altaicus*) видами.

Флороценотип *Альпинотипные луга*

Формация дороникума алтайского (*Doronicum altaicum*)

Сообщества с доминированием *Doronicum altaicum* характерны для всей гумидной части Алтае-Саянской горной области, но больших площадей не занимают. Данные ценозы приурочены к долинам горных рек, ручьев, временным водотокам от находящихся вблизи летующих снежников. Часто их местообитания изрезаны небольшими ручьями, создающими избыточное проточное увлажнение.

Среднее проективное покрытие — 90—95 %. Каменистость почвы не более 2 %. Увлажнение избыточное, но не застойное, создается за счет постоянного подтока талой воды. Почвы гидроморфные. Видовая насыщенность — 21 вид на 100 м². С учетом содоминирующих видов нами выделены гераниево-дороникумовые (табл. 1, оп. 20, 21) и троллиусово-дороникумовые (табл. 1, оп. 22) луга. В первом случае травостой 2-ярусный. Первый ярус (50—60 см выс.) имеет до 70 % от общего проективного покрытия; он образован *Doronicum altaicum*, *Geranium albiflorum* и *Trollius altaicus*. Остальные виды верхнего яруса имеют незначительное обилие, но высокое постоянство (*Aquilegia glandulosa*, *Caltha palustris*, *Carex aterrima*, *Euphorbia pilosa*, *Pedicularis proboscidea*, *Poa sibirica*, *Ranunculus propinquus*, *Saussurea frolovii*, *Veratrum lobelianum*). Второй ярус (25—30 см) представлен в основном *Alchemilla xanthochlora* и *Deschampsia cespitosa*. Единично зарегистрированы *Pedicularis compacta*, *Swertia obtusa*, *Anthoxanthum alpinum*. Троллиусово-дороникумовые луга характеризуются отсутствием ярусной дифференциации, а также повышенным участием в травостое видов высокотравных полей горно-таежного пояса, таких как *Vupleurum longifolium*, *Milium effusum*, *Lilium pilosiusculum*. Каменистость почвы данных ценозов возрастает до 20 %. Из кустарников единично встречается *Betula rotundifolia*.

Криогемигрофильный эколого-исторический ряд

На территории Алтае-Саянской горной области луговая растительность криогемигрофильного эколого-исторического ряда строго приурочена к горно-тундровому поясу. Местообитания данных сообществ характеризуются избыточным холодным увлажнением в начале или на протяжении всего вегетационного периода, создающимся за счет подтока воды от находящихся вблизи снежников. В зимнее время, в силу особенностей рельефа, формируется мощный снеговой покров, частично или полностью сходящий только к середине вегетационного периода. Соседство со снежниками обеспечивает охлаждение напочвенного слоя воздуха, а также переувлажнение почвы в начальный период вегетации; во второй половине периода сообщества испытывают недостаток почвенной влаги. Из экологических групп преобладают криофиты-гемигрофиты. Географический, поясно-зональный и экологический спектры позволяют

предположить, что большинство ценозов данного ряда генетически связаны с первичными сообществами приснежных местообитаний эоплейстоцена. В дальнейшем наблюдались обогащение и унификация данных ценофлор за счет плейстоценовых миграционных потоков (Седельников, 1988).

Флороценотип *Хионофильные альпинотипные луга*

Формация лютика алтайского (*Ranunculus altaicus*)

Фитоценозы с доминированием азиатского альпийского вида *Ranunculus altaicus* формируются в нижней части горно-тундрового пояса по пологим вогнутым склонам в условиях постоянного холодного подпочного увлажнения от находящихся вблизи снежников. Почвы горно-луговые альпийские.

Сообщества характеризуются малой видовой насыщенностью — 5—14 видов на 100 м². Травостой одноярусный, 10—15 см выс. Общее проективное покрытие составляет 70—80 %, из них на доминирующий вид приходится от 45 до 70 %. В качестве содоминанта, как правило, одного, выступает *Deschampsia cespitosa* (табл. 2, оп. 2, 3) или *Carex ensifolia* (табл. 2, оп. 1). На их долю приходится 10—15 %. Распределение видов по площади ценоза равномерное. Наиболее часто встречаются *Carex ensifolia*, *Deschampsia cespitosa*, *Lagotis integrifolia*, *Pedicularis oederi*, *Schulzia crinita*.

Формация сиббалдии раскидистой (*Sibbaldia procumbens*)

Сообщества с доминированием *Sibbaldia procumbens* являются неотъемлемым элементом высокогорной растительности Алтае-Саянской горной области. У останца Белоусов Камень нами были описаны два варианта сообществ с доминированием *Sibbaldia procumbens*: разнотравно-сиббалдиевые (табл. 2, оп. 4, 6) и водосборово-сиббалдиевые (табл. 2, оп. 5, 7) луга.

Разнотравно-сиббалдиевые луга приурочены к относительно выровненным пологим участкам склонов, где в летнее время надолго задерживается снеговой покров, обеспечивая сообщества на длительный период вегетации холодным подпочным увлажнением. В. П. Седельниковым (1988) описана ивково-сиббалдиевая ассоциация, в качестве содоминантов которой выступают *Salix turczaninowii* и *S. rectijulis*, относящиеся к группе шпалерных кустарничков. В конкретном описанном сообществе содоминантов нет, из кустарников единично встречаются *Salix glauca*. Травостой 2-ярусный. Первый ярус — 35—40 см (*Sibbaldia procumbens*, *Aquilegia glandulosa*, *Bistorta major*, *Veratrum lobelianum* и др.), второй — 15—20 см (*Bistorta vivipara*, *Carex aterrima*, *Pedicularis compacta*, *Phleum alpinum* и др.). Общее проективное покрытие ценоза 60 %. Каменистость почвы 20 %. Доминирующий вид занимает до 30 % от общего проективного покрытия. С проективным покрытием 5—10 % присутствуют *Aquilegia glandulosa*, *Bistorta vivipara*, *Schulzia crinita*, *Viola altaica*. Проективное покрытие остальных видов 1—2 %. В целом видовая насыщенность данных ценозов — 21 вид на 100 м². Моховой покров (5—10 %) не образует сомкнутого яруса.

Водосборово-сиббалдиевые сообщества занимают более пологие возвышенные склоны северо-

западной экспозиции. Видовая насыщенность конкретного ценоза составляет 16 видов на 100 м², проективное покрытие — 80 %. Каменность почвы — 20 %, задернованность — 5 %. Травостой 2-ярусный. Первый ярус (35—40 см выс.) образован *Sibbaldia procumbens* (проективное покрытие 40 %), *Aquilegia glandulosa* (20 %), *Bistorta major*; второй (15—20 см) состоит из *Bistorta vivipara*, *Carex aterrima*, *Pedicularis compacta*, *Phleum alpinum*. Сопутствующие виды занимают не более 15 %. Моховой покров не выражен.

Флороценотип *Гемихионофильные альпийно-тунные луга*

Формация водосбора железистого (*Aquilegia glandulosa*)

Сообщества разнотравно-водосборовой ассоциации являются неотъемлемой частью гольцовых террас нижней части горно-тундрового пояса (Седельников, 1988). В зимнее время данные местообитания характеризуются мощным снежным покровом, предохраняющим землю от промерзания. В начале вегетационного периода водосборные луга имеют обильное увлажнение от находящихся вблизи снежников.

Конкретный фитоценоз (табл. 2, оп. 9), занимая площадь около 200 м², неширокой полосой тянется по нижней части террасы. Холодное подпочное увлажнение обеспечивается постоянным таянием расположенного выше снежника. Почвы альпийско-луговые гидроморфные. Щебнистость почвы не превышает 10 %. Общее проективное покрытие — 80—90 %. Антропогенная нарушенность слабая. На пробной площади 100 м² зарегистрировано 18 видов высших сосудистых растений. Травостой 2-ярусный. Первый ярус (35—40 см выс.) образован *Aquilegia glandulosa*, *Bistorta major*, *Carex aterrima*, *Pedicularis proboscidea*, *Schulzia crinita*, *Solidago virgaurea*, *Swertia obtusa*, *Veratrum lobelianum*. На долю доминанта приходится до 30% от общего проективного покрытия. Второй ярус (15—25 см выс.) сильно разрежен, все виды равномерно распределены по площади ценоза. С высоким постоянством (до 60 %) и малым обилием (1—5 %) представлены: *Carex aterrima*, *Geranium albiflorum*, *Pedicularis compacta*, *Schulzia crinita*. В сообществах, занимающих возвышенные и, следовательно, менее увлажненные участки склонов, проективное покрытие *Festuca kryloviana* (табл. 2, оп. 10) возрастает до 10 %.

В небольших понижениях, в условиях высокого увлажнения формируются горцово-водосборные сообщества (табл. 2, оп. 11). При возрастании антропогенного влияния происходит изменение структуры почвы (уплотнение, снижение водопроницаемости и аэрации, изменение микрорельефа), и, как следствие, на первых этапах изменяется состав ценозов. Ярким примером могут служить манжетково-водосборные луга (табл. 2, оп. 8), формирующиеся при постоянном выпасе лошадей. В отличие от вышеописанного сообщества происходит увеличение видовой насыщенности до 30 видов на 100 м², что является показателем первой стадии деградации сообществ. На долю манжетки приходится 20 % от общего проективного покрытия. Манжетка образует небольшие пятна, поселяясь в основном на сбитых копытами лошадей участках.

Криогемиксерофильный эколого-исторический ряд

Сообщества криогемиксерофильного эколого-исторического ряда распространены на всем протяжении Алтае-Саянской горной области, где играют важную роль в формировании ландшафтного облика горно-тундрового пояса. Почвы автоморфные горно-тундровые (Почвы..., 1973). В зимнее время формируется маломощный снеговой покров; мерзлотные явления выражены слабо или совсем отсутствуют. В вегетационный период происходит периодическое выпадение осадков в виде снега и опускание температуры ниже 0 °С. У отдельных растений и сообществ в целом выработался ряд адаптаций, направленных на максимальное использование ресурсов и уменьшение отрицательного воздействия внешних факторов (Агаханянц, 1981; Крылов, 1984; Миркин, 1985; Седельников, 1988). Историческое развитие флоры и растительности в криоксерофильных условиях привело к формированию определенных жизненных форм, таких как: нивелированные кустарники (*Betula rotundifolia*, *Salix glauca*), шпалерные кустарнички (*Dryas oxyodonta*), а также розеточные и полурозеточные растения (*Crepis chrysantha*). Повышенный уровень ультрафиолетовой радиации, низкие температуры в период вегетации, недостаток азота в почве привели к появлению у многих растений ксероморфных признаков (Агаханянц, 1981; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Седельников, 1988). Важной чертой сообществ криогемиксерофильного ряда является развитие в ценозах кустистых лишайников из родов *Cladonia*, *Cladina* и *Cetraria*. Сомкнутый лишайниковый покров большинства ценозов выполняет теплоизолирующую и влагозадерживающую функции. В целом данный эколого-исторический ряд характеризует горное направление флороценогенеза в условиях умеренно сухой и холодной среды.

На территории Мохового и Горького белков данный ряд представлен формацией зимне-зеленых шпалернокустарничковых тундр с доминированием *Dryas oxyodonta*. Стелющаяся форма и высокая вегетативная подвижность позволили данному виду образовывать сообщества в наиболее экстремальных для высших растений условиях (Седельников, 1988). Согласно Г. Ш. Нахуцришвили и З. Г. Гамцемлидзе (1984), шпалерные растения следует рассматривать как адаптацию на прогревание почвы и сильный ветер. Шпалернокустарничковые сообщества приурочены к щебнистым местообитаниям по выровненным водоразделам, навстречным склонам, старым гольцовым террасам. В зимнее время в этих местообитаниях снеговой покров частично сдувается, летом снег быстро тает, благодаря чему вегетация начинается в мае.

Флороценотип *Зимне-зеленые шпалернокустарничковые тундры*

Формация дриады острозубчатой (*Dryas oxyodonta*)

Дриадовые тундры на исследуемой территории занимают выровненные хорошо прогреваемые платообразные вершины гор. Почвы горно-тундровые оторфованные. Легкий состав почвы обуславливает хороший дренаж и быстрый сброс атмосферных осадков, следствием чего является не-

достаток почвенной влаги, который, в сочетании с маломощным снеговым покровом в зимний период, позволяет развиваться напочвенной сухой мерзлоте (Почвы..., 1973).

Увлажнение за счет осадков. В зимнее время формируется маломощный снеговой покров, не превышающий 50 см. Щебнистость — 5—10 %. Общее проективное покрытие — 95 %. Средняя видовая насыщенность сообществ — 23 вида на 100 м². Травостой 2-ярусный. В верхнем ярусе (15—25 см выс.) сосредоточено большинство видов сообщества. Основное ядро травостоя составляют горно-тундровые виды *Anemonastrum narcissiflorum*, *Claytonia joanneana*, *Crepis chrysantha*, *Gentiana algida*, *Hierochloë alpina*, *Pedicularis oederi*, *Potentilla nivea*, *Saussurea schanginiana*, *Schulzia crinita*, *Thermopsis alpina*. В небольших понижениях, где скапливается атмосферная влага, произрастает *Salix turczaninowii*. Нижний ярус (5—10 см выс.) образован доминантом сообщества *Dryas oxyodonta*. Дриада занимает до 90 % от общего проективного покрытия. Моховой покров не выражен. На водораздельных вершинах Мохового и Горького белков нами описаны разнотравно-дриадовые (табл. 2, оп. 12—14) и термопсисово-дриадовые (табл. 2, оп. 15—17) тундры.

Криогигрофильный эколого-исторический ряд

Сообщества криогигрофильного эколого-исторического ряда развиваются в условиях холодного избыточного увлажнения, преимущественно на мерзлотных почвах. Как отмечает В. П. Седелников (1988), сообщества связаны с денудационной, криогенной и солифлюкционной морфоструктурами. В настоящее время это наименее изученный тип высокогорной растительности.

Флороценотип *Кустарниковые заболоченные тундры*

Формация березки круглолистной (*Betula rotundifolia*)

На территории исследования широко распространены мохово-ерниковые тундры. Они встречаются по водоразделам Горького и Мохового белков на высотах 1700—1800 м. над ур. м. В зимний период в местах формирования мохово-ерниковых тундр хорошо развит снеговой покров (до 50—70 см). Почвы, как правило, горно-тундровые торфянисто-глеевые (Почвы..., 1973). Из-за слабого дренажа почвы формируется застойное увлажнение. Под зарослями *Betula rotundifolia* и моховым покровом располагается различной мощности слой оторфованного растительного опада, ниже находится оглеенный минеральный горизонт (Почвы..., 1973). Часто имеются выходы материнских пород, занимающих до 5 % площади ценоза, в результате чего микрорельеф кочковатый из-за камней, покрытых мхом и лишайниками.

Общее проективное покрытие данных сообществ — 95—100 % (табл. 2, оп. 18—21). Видовая насыщенность составляет 24 вида на 100 м². Вертикальная структура 2-ярусная. Первый ярус (50—70 см выс.) с проективным покрытием до 80 % образован кустарниками *Betula rotundifolia* (65—70 %), *Salix glauca*, *S. vestita*, *Lonicera altaica*, *Juniperus sibirica*. Нижний ярус представлен зелеными мхами, покрывающими поверхность почвы до 70—90 %. В качестве доминантов выступают *Polytri-*

chum commune и *Aulacomnium palustre*. Сопутствующими видами являются *Dicranum congestum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum norvegicum*, *P. piliferum*. Синузии кустистых лишайников приурочены к кочкам, так как на их верхушках почва более сухая. Чаше всего встречается *Cetraria islandica*. Цветковые растения единичны.

Флороценотип *Травянистые болота*

Формация пушицы многоколосковой (*Eryophorum polystachion*)

Осоково-пушицевые болота широко представлены на водоразделах горно-тундрового пояса по долинам верхних притоков Ини и Сентелека. Их местообитания характеризуются наличием холодного застойного увлажнения из-за выхода на поверхность грунтовых вод. Видовая насыщенность сообществ невелика: 10—14 видов на 100 м² (табл. 2, оп. 22—24). Травостой одноярусный, 20—30 см выс. Доминирует *Eriophorum polystachion*. С высоким постоянством и малым обилием присутствуют *Bistorta vivipara*, *Carex ensifolia*, *C. melanocephala*, *Eriophorum komarovii*, *Epilobium alpinum*, *Gentiana algida*, *Luzula sibirica*, *Pedicularis compacta*, *Swertia obtusa*, *Trisetum altaicum*. Кустарниковый ярус не выражен. Единично присутствуют *Betula rotundifolia* и *Salix glauca*. Кустарники низкорослые, приземистые, их высота редко достигает 50 см. На моховой покров приходится до 30 % от площади ценоза (*Aulacomnium palustre*, *Bryum weigelii*, *Sphagnum warnstorffii*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования высокогорной растительности юго-восточной части Тигирецкого хребта позволили выявить ряд ботанико-географических особенностей и закономерностей ее формирования. Для высокогорий характерно наличие большого количества экотопов и их резкая смена, что позволяет развиваться сложному комплексу растительности на относительно небольшой территории.

На исследуемой территории нами выделено два пояса растительности: субальпийский и горно-тундровый. Сообщества субальпийского пояса объединены в криомезофильный эколого-исторический ряд. В экологическом отношении основное ядро флоры составляют микротермные мезофиты. Формирование этого ядра происходило в основном за счет горно-лесных и высокогорных видов. Растительность горно-тундрового пояса представлена 3 рядами: криогемиксерофильным, криогигрофильным и криогемигигрофильным. Генетически данная растительность связана с флористическим комплексом приснежных местообитаний, существовавших уже в конце неогена. Более половины видового состава данных рядов составляют альпийские и арктоальпийские виды.

Из экологических групп по характеру увлажнения и температурному режиму лидирующее положение занимают гемигигрофиты-криофиты, из поясно-зональных — высокогорные и монтанно-высокогорные виды.

Большое содержание гемиксерофитов, мезофитов, криофитов и микротермных видов позволяет сделать вывод, что формирование криогемиксеро-

фильного эколого-исторического ряда проходило в 2 этапа: 1) в условиях холодного сухого и 2) умеренно теплого влажного климата.

В криогигрофильный эколого-исторический ряд объединены сообщества горно-тундрового пояса, развивающиеся в условиях постоянного избыточного увлажнения и низких температур. Из экологических групп по отношению к увлажнению преобладают гигрофиты и гемигигрофиты, по отношению к температуре — криофиты и виды умеренно теплых местообитаний (микротермные). Процесс формирования криогигрофильного эколого-исторического ряда также проходил в 2 этапа: 1) холодный и 2) относительно теплый, но при высоком увлажнении. В целом, высокогорная растительность юго-восточной части Тигирецкого хребта представляет собой классический вариант гумидных высокогорий Алтае-Саянской горной области.

Хозяйственное использование высокоотравья, субальпийских и альпийских лугов в качестве отгонных пастбищ приводит к изменению видового состава, горизонтальной и вертикальной структуры сообществ. При высокой нагрузке на высокоотравные сообщества происходит замещение коренных вегетативно слабоподвижных видов (*Crepis lyrata*, *Pedicularis proboscidea*, *Saussurea frolovii*, *Stemmacantha carthamoides*) на вегетативно подвижные, в частности *Veratrum lobelianum* и *Alchemilla xanthochlora*. Возникающие чемерицевые сообщества носят зарослевый характер. Часто в качестве содоминанта нижнего яруса выступает манжетка. На конечных стадиях деградации обилие видов падает от 25 до 6 видов на 100 м². Данный вариант чемерицевого высокоотравья имеет строгую топологическую приуроченность: чаще всего он формируется на месте сообществ, развивающихся по пологим склонам и широким долинам в условиях умеренного или несколько избыточного увлажнения.

Кроме вышеописанных процессов, в нарушенных сообществах появляются нехарактерные для высокогорного пояса виды, такие как *Poa annua*. Для склоновых сообществ, имеющих слабую задернованность, наиболее распространено разрушение ценозов в результате механического воздействия (формирование троп). При этом параллельно идет два процесса — разрушение растительного покрова и смыв почвенного горизонта (Седельников, 1988). Наиболее подвержены этому процессу ерниковые и мохово-лишайниковые тундры. Конечной стадией деградации в данном случае является полное исчезновение данных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агахьянц О. Е. 1981. Аридные горы СССР. Природа и географические модели флорогенеза. М. 270 с.
- Гроссгейм А. А. 1948. Растительный покров Кавказа. М. 264 с.
- Камелин Р. В. 1979. Кухиستانский округ горной Средней Азии. Л. 117 с. (Комаровские чтения. Т. 32).
- Камелин Р. В. 1998. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул. 240 с.
- Крылов А. Г. 1984. Жизненные формы лесных фитоценозов. Новосибирск. 183 с.
- Куминова А. В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 450 с.
- Миркин Б. М. 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М. 136 с.
- Нахуцришвили Г. Ш. 1974. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Тбилиси. 193 с.
- Нахуцришвили Г. Ш. 1981. Особенности структуры и ритма развития высокогорных растений // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. С. 249—264.
- Нахуцришвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г. 1984. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. Л. 124 с.
- Овчинников П. Н. 1947. О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. Фил. АН СССР. Вып. 2. С. 18—23.
- Почвы Горно-Алтайской автономной области. 1973. Новосибирск. 351 с.
- Рельеф Алтае-Саянской горной области. 1988. Новосибирск. 206 с.
- Седельников В. П. 1988. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 224 с.
- Толмачев А. И. 1948. Основные пути формирования высокогорных ландшафтов Северного полушария // Бот. журн. Т. 33. № 2. С. 61—18.
- Троицкий Н. А. 1940. Растительность Закавказья как естественная кормовая база // Учен. зап. Орловского гос. пед. ин-та. № 1. С. 1—32.
- Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.

Получено 10 февраля 2004 г.

SUMMARY

A high-mountain vegetation research has been carried out in the southeastern part of the Tigiretsk Ridge (the Altai Mts.). The observed communities totally refer to 14 formations, 10 floristic-coenotic types, and 4 ecological-historical series. Communities of the subalpine vegetation belt and the alpine meadows form the cryo-mesophilous and the cryo-hemihygrophilous ecological-historical series, respectively. Vegetation of mountain tundras is represented by the cryo-hemixerophilous and the cryo-hygrophilous series.