АРИДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, 2021, том 27, № 1 (86), с. 62-73

СИСТЕМНОЕ ИЗУЧЕНИЕ АРИДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

УДК 574.9+581.93 (517)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ ЦЕНОФЛОР КРИОФИТНЫХ СТЕПЕЙ И ПОДУШЕЧНИКОВ С УЧАСТИЕМ *STELLARIA PULVINATA* GRUB. В МОНГОЛЬСКОМ АЛТАЕ[1]

© 2021 г. М.В. Бочарников

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1. E-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

Поступила в редакцию 17.04.2020. После доработки 25.08.2020. Принята к публикации 01.09.2020

Проведен анализ распространения видов сосудистых растений, участвующих в сложении высокогорных сообществ с участием звездчатки подушечниковой (*Stellaria pulvinata* Grub.), которые формируют самостоятельный высотный пояс в высотно-поясном спектре растительности аридного класса типов поясности в центральной части Монгольского Алтая (2700-3300 м н.у.м. БС). Выявлены ценотически активные виды ценофлор криофитных степей и криофитноразнотравных подушечников, к которым относятся самобытные элементы крио-ксерофитных условий (*Oxytropis oligantha, O. chionophylla, Saussurea leucophylla, Chamaerhodos altaica, Arenaria meyeri, Androsace septentrionalis*), монтанные виды с приуроченностью к высокогорным районам Южной Сибири и Центральной Азии (*Festuca kryloviana, Poa altaica*), а также дерновинные злаки, представленные типично степными видами с широким распространением (*Festuca lenensis, Koeleria cristata*). С помощью моделирования пространственного распространения показано, что эколого-ценотический оптимум большинства видов расположен вне области развития криофитных степей и подушечников региона. В соответствии с выявленными потенциальными ареалами видов, ценотически сопряженных со *Stellaria pulvinata*, определены тесные связи растительного покрова высокогорий Центрального Монгольского Алтая с горами Южной Сибири.

Ключевые слова: криофитные степи, криофитные подушечники, *Stellaria pulvinata,* высокогорная растительность, Монгольский Алтай, моделирование ареалов.

DOI: 10.24411/1993-3916-2021-10138

Видовой состав является одним из важнейших показателей растительных сообществ, определяющих их экологическую и ботанико-географическую специфику. В объеме типологических единиц растительности разного уровня видовые списки всех входящих в нее сообществ рассматриваются в составе ценофлоры. Опорным уровнем выделения и анализа ценофлор выступают формации (в понимании эколого-морфологической классификации), возможность использования которых определена для высокогорной растительности (Седельников, 1979). Видовое разнообразие ценофлор характеризуется устойчивыми, сформированными в результате сопряженного эволюционного развития межвидовыми отношениями, проходившими под воздействием определенных биоклиматических и эдафических факторов. В ценофлоре виды могут находить как оптимальные условия развития и характеризоваться высокой активностью, так и располагаться на периферии своего ценоареала.

Распространенным алгоритмом ботанико-географического анализа ценофлор является составление и последовательный анализ спектров групп видов, определенных по общности их экологических, ценотических свойств, характера географического распространения (Седельников, 1988; Ермаков, 2006; Кучеров, Зверев, 2014). Это позволяет детерминировать ценофлоры, выявлять существующие между ними связи и различия, определяя особенности становления и формирования растительности. При этом анализ проводится как по факту присутствия видов, так и по их фитоценотической роли в сообществах, которая определяется показателями активности.

[1] Работа выполнена по теме Госзадания № АААА-А16-116032810082-6 «Разнообразие, динамика и мониторинг экосистем в условиях изменений окружающей среды» (подтема «Биогеографическое картографирование в исследовании разнообразия, географии и динамики экосистем»).

Для получения данных об особенностях становления ценофлор необходимо выявить соответствие между потенциальным распространением видов и их реальным участием в современном растительном покрове. Данная работа затрагивает эту проблему на основе анализа ценофлор.

Моделирование распространения видов как метод исследования в биогеографии используется для решения широкого спектра задач. Основные направления работ связаны с выявлением эколого-географических факторов распространения видов, в том числе в горах (Grinnel, 1991; Moran-Ordonez et al., 2012; Дудов, 2016; Распутина и др., 2018), оценкой эколого-климатической и географической дивергенции близких систематических таксонов (Олонова и др., 2018), прогнозом распространения видов в связи с изменением климатических условий (Xue et al., 2018). В данной работе моделирование распространения видов апробировано для выявления различий в географическом распространении видов, имеющих ценотическую сопряженность в растительных сообществах в высокогорьях центральной части Монгольского Алтая с участием *Stellaria pulvinata*[2], являющегося активным эндемичным элементом горной системы. Выявленные соотношения между оптимальными условиями развития видов и условиями их произрастания в сообществах криофитных степей и подушечников позволят дать оценку флороценогенетическим процессам, обуславливающим разнообразие криофитных сообществ и их место в современной структуре растительного покрова региона. Использование метода с позиций экологических требований видов позволит обосновать представления об исторической молодости высокогорной растительности, влиянии обмена видами между высотными поясами в процессе флорогенеза, активность которых возрастает в условиях развития растительного покрова аридного класса типов поясности.

Развитие криофитных степей и подушечников – сообществ, образованных криофитными видами злаков, осок, растениями подушковидной жизненной формы, является одной из важнейших ботанико-географических черт крио-аридных высокогорий Центральной и Средней Азии. Криофитные подушечники наибольшим разнообразием отличаются в Центральном Тянь-Шане, Восточном Памире и на Тибете, где они приобретают ландшафтное значение (Выходцев, 1956; Головкова, 1990). Криоксерофитные сообщества, входящие в состав высокогорного типа растительности криофитона (Овчинников, 1941), участвуют в сложении неоднородного по пространственной структуре высотного пояса криофитных степей и подушечников, который развит более чем на 15% площади горной системы Монгольского Алтая, занимая нижнюю часть высокогорий (Ogureeva et al., 2013). Наиболее активным элементом сообществ криофитных подушечников выступает звездчатка подушечниковая (*Stellaria pulvinata* Grub.), эндемичный для Монгольского Алтая вид (Волкова, 1994). Данные сообщества имеют определенную высотно-поясную приуроченность в макроструктуре растительности горной территории, занимая верхнюю часть высотного спектра (Огуреева, 1997). При этом в отношении специфики формирования флористического разнообразия криофитона, экологической, ценотической и географической структуры его компонентов высокогорья Монгольского Алтая остаются слабо изученным в ботанико-географическом отношении объектом исследований. В работе поставлена цель, связанная с выявлением закономерностей формирования криофитона центральной части Монгольского Алтая и обоснованием на основе флористического разнообразия связей региона с окружающими регионами.

Материалы и методы

В качестве опорных данных о флористическом и фитоценотическом разнообразии криофитных степей и подушечников с участием *Stellaria pulvinata* в Монгольском Алтае использованы оригинальные авторские материалы – 60 полных геоботанических описаний сообществ формации, выполненных в высокогорьях Монгольского Алтая в ходе экспедиционных работ Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции в 1991, 1999, 2010 и 2012 гг. разными исследователями (Г.Н. Огуреева, И.М. Микляева, М.В. Бочарников, Э. Ганболд, У. Бекет, И. Тувшинтогтох). Проведенная на их основе классификация определила фитоценотическое разнообразие сообществ со *Stellaria pulvinata* в пределах одноименной формации криофитных подушечников, формаций дерновиннозлаковых (*Festuca lenensis*) криофитноразнотравных степей, осоковых (*Carex rupestris*) и кобрезиевых (*Kobresia myosuroides*) сообществ (Бочарников и др., 2015). При оценке ценотической роли видов использовался показатель их встречаемости в сообществах с

[2] Латинские виды растений приведены по работе И.А. Губанова (1996).

учетом проективного покрытия. Из анализа исключены виды с единичными встречами в описанных сообществах криофитных степей и подушечников. Дополнительно в анализе использованы виды, характерные для сообществ подушечниковоразнотравной группы ассоциаций, распространение которой в Монгольском Алтае впервые указано Е.А. Волковой (1994). Всего в анализе использован 51 вид сосудистых растений, принятый за активный компонент флористического состава сообществ с участием *Stellaria pulvinata*. Структура ценофлор оценена по соотношению ареалогических, поясно-зональных и эколого-ценотических групп по ряду источников (Малышев, Пешкова, 1984; Камелин, 1998; Ганболд, 2010) с изменениями и дополнениями.

Специфика ценотически значимых элементов раскрыта через характер распространения видов и определяющих его факторов. На основе метода максимальной энтропии (Phillips et al., 2006) построены потенциальные ареалы видов и проведен анализ распространения видов с определением вкладов факторов в их распространение. Использование метода потребовало точной географической привязки объектов (виды растений) и переменных (факторов среды). Первичные данные о произрастании видов взяты из трех источников: оригинальные материалы геоботанических исследований, фондовые гербарные материалы и публикации. Геоботанические материалы представлены 228 полными описаниями сообществ на Монгольском Алтае и в окрестностях горной страны, в которых зафиксировано 32 вида из числа слагающих ценофлоры криофитных степей и подушечников со *Stellaria pulvinata*, использованные в дальнейшем анализе. Все геоботанические описания имеют точную координатную привязку по GPS-приемникам. Дополнительно по материалам монгольского сектора коллекции гербария Географического факультета МГУ (MWG) определены местонахождения 5 видов в Монгольском Алтае (сборы Г.Н. Огуреевой): 1) *Aster alpinus*, котловина озера Их-Хотгор-Нур, 05.08.1991; 2) *Carex rupestris*, долина реки Улясутын Гол, 14.08.1991; 3) *Festuca kryloviana*, долина реки Улясутын Гол, 14.08.1991; 4) *Festuca lenensis*, котловина озера Их-Хотгор-Нур, 05.08.1991; 5) *Poa altaica*, долина реки Улясутын Гол, 14.08.1991. Из литературных источников использовано указание на 3 местонахождения вида *Stellaria pulvinata* с точной координатной привязкой (German et al., 2012).

В качестве переменных использованы параметры, взятые из глобальной климатической модели BioClim с пространственным разрешением 30" (Hijmans et al., 2005). Всего в анализ включены 23 переменные среды: 19 биоклиматических и 4 морфометрических (абсолютная высота и полученные из нее характеристики – крутизна, экспозиция и кривизна склонов). В целях исключения влияния на результаты корреляции между переменными проведен анализ главных компонент (PCA), позволивший разбить пространство признаков на определенное число компонентов, каждая из которых имеет свое значение вклада в их варьирование. Компоненты интерпретированы через их корреляцию с переменными (коэффициент корреляции Пирсона). Оценка вклада переменных проведена по тесту «permutation importance» (Phillips, Dudik, 2008). Путем иерархического кластерного анализа по матрице расстояний Брея-Кертиса методом полного присоединения (complete linkage) выделены группы видов со сходной структурой вкладов факторов.

Выбор территории выявления потенциальных ареалов видов обусловлен необходимостью оценки биоклиматических показателей, определяющих распространения видов на разных уровнях высотно-поясного спектра растительности Монгольского Алтая. Территория ограничена горной системой Монгольского Алтая в пределах западной части Монголии и, частично, северо-западного Китая. Помимо горных хребтов она включает предгорные районы с прилегающими, обособленными межгорными котловинами, хребтами. Это территория Центральной Азии и Южной Сибири, простирающаяся на 700 км в направлении с северо-запада на юго-восток (от 48° 51' с.ш. и 87° 54' в.д. до 45° 33' с.ш. и 96° 02' в.д.). Она входит в состав четырех ботанико-географических провинций Монгольского Алтая (Волкова, 1994): Монголоалтайской Северозападной, Северной, Центральной и Джунгарской, а также Южной Монголоалтайской подпровинции Южномонголо-Гобийскоалтайской провинции, частично выходя за пределы данных хорионов, включая изолированные межгорными котловинами горные системы на восточной периферии территории (Хархира, Алтан-Хухийн-Ула, Дзун-Джаргалант).

Моделирование пространственного распространения видов проведено с использованием метода максимальной энтропии, алгоритм которого реализован в программе MaxEnt 3.3.3. Статистические операции проведены в программах BioDiversity Pro v. 2, MultiSpec 3.3, SAGA 2.1.4 и ArcGis 10.0. Создание финальных карт проведено в программной среде ArcGis 10.0.

Результаты и их обсуждение

Структура флористического разнообразия ценофлор криофитных степей и подушечников с участием Stellaria pulvinata. В Монгольском Алтае формируется несколько типов высотной поясности растительности (Волкова, 1994; Огуреева, 1997; Beket, 2009). Высотно-поясные спектры для всей исследуемой территории будут включать горностепной пояс, отличающийся значительной высотной амплитудой на всем своем протяжении (1500-2500 м н.у.м. БС), а также пояс криофитных степей (2500-3000 м н.у.м. БС). Различия спектров четко прослеживаются в растительном покрове высокогорий, который сложен горными тундрами, кобрезиевниками, криофитными степями, криофитными подушечниками. Специфику центральной части горной системы придает развитие сообществ криофитных подушечников в высокогорьях. Основная их часть сосредоточена в верхней полосе пояса криофитных степей и подушечников (2700-3200 м н.у.м. БС). Они также имеют развитие в субнивальном поясе (3200-4000 м н.у.м. БС).

В поясе криофитных степей и подушечников представлено основное разнообразие сообществ с участием *Stellaria pulvinata*, которые относятся к разным типологическим подразделениям растительности. В пределах самостоятельной формации *Stellaria pulvinata* выделены сообщества криофитноразнотравных, криофитноразнотравно-дерновиннозлаковых и криофитноразнотравно-осоково-кобрезиевых подушечников, в которых вид играет роль доминанта и содоминанта (Бочарников и др., 2015). В составе сообществ формаций криофитных дерновиннозлаковых (*Festuca kryloviana, F. brachyphylla, Koeleria altaica*) степей, осоковых (*Carex rupestris*) и кобрезиевых (*Kobresia myosuroides*) сообществ *Stellaria pulvinata* участвует в небольшой примеси наряду с другими видами криофитного разнотравья (*Potentilla nivea, Saussurea leucophylla*).

Видовой состав ценофлор криофитных степей и подушечников с участием *Stellaria pulvinata* разнороден по поясно-зональной и ареалогической структуре (табл. 1). Специфику определяют криофитные подушковидные виды растений, самобытные элементы крио-ксерофитных условий высокогорий с особым морфологическим типом и со специфическими адаптациями к экстремальным крио-аридным условиям. Данная группа разнородна не только в экологическом отношении, но и состоит из разных по происхождению и формированию видов. *Stellaria pulvinata* является эндемичным для региона видом, формирующим самостоятельную растительную формацию с высокой ценотической значимостью в растительности высокогорий (Волкова, 1994; Бочарников и др., 2015). В комплекс криофитных подушковидных растений также входят виды, образующие подушковидную форму в условиях высокогорий Монгольского Алтая и ценотически сопряженные со *Stellaria pulvinata,* но имеющие более обширный ареал, в разных частях которого они могут не образовывать подушки. К ним относятся *Oxytropis oligantha, O. chionophylla, Saussurea leucophylla, Chamaerhodos altaica, Smelowskia calycina, Arenaria meyeri, Androsace septentrionalis, A. incana*.

Постоянным участием в сообществах характеризуются виды дерновинных злаков. Они представлены как типично степными, имеющими широкое распространение (*Festuca lenensis, Koeleria cristata*), так и монтанными видами, приуроченными, преимущественно, к высокогорным районам Южной Сибири и Центральной Азии (*Festuca kryloviana, Poa altaica*). Они могут выступать в роли содоминантов (в поясе криофитных дерновиннозлаковых степей и подушечников на высотах 2600-3000 м н.у.м. БС) или же участвовать в примеси к подушковидным видам (в субнивальном поясе на высотах более 3000 м н.у.м. БС). В качестве доминантов сообществ криофитных подушечников могут выступать также *Kobresia myosuroides* и *Carex rupestris* – виды, формирующие высокогорные формации кобрезиевых и осоковых тундр, но имеющие тесные эколого-фитоценотические связи с подушечниками.

Моделирование пространственного распространения активных видов ценофлор криофитных степей и подушечников с участием Stellaria pulvinata. Анализ главных компонент проведен по 23 климатическим (средняя годовая температура, средняя месячная амплитуда температур, изотермальность, сезонность температуры, максимальная температура самого теплого месяца, минимальная температура самого холодного месяца, годовая амплитуда температуры, средняя температура самого влажного квартала, средняя температура самого сухого квартала, средняя температура самого теплого квартала, средняя температура самого холодного квартала, годовое количество осадков, количество осадков самого влажного месяца, количество осадков самого сухого месяца, сезонность осадков, количество осадков самого влажного квартала, количество осадков

самого сухого квартала, количество осадков самого теплого квартала, количество осадков самого холодного квартала) и 4 морфометрическим переменным (абсолютная высота местности, крутизна, экспозиция и кривизна склонов). Он показал, что на первую компоненту (средняя месячная амплитуда температур) приходится 82.17% варьирования признаков, которым обусловлена пространственная дифференциация исследуемых видов, на первые три (средняя месячная амплитуда температур, сезонность температуры, количество осадков самого влажного квартала) – 99.94%, а первые 10 компонент определяют почти 100% варьирования. С учетом важной содержательной роли переменных даже с небольшим вкладом (Кренке, Пузаченко, 2008), в анализе использованы первые 10. Они использованы в качестве переменных при проведении моделирования, в результате которого приемлемое качество (AUCs>0.84) определено для всех 32 ценотически активных видов.

Таблица 1. Ценотически значимые виды сообществ криофитных степей и подушечников с участием *Stellaria pulvinata*.

Виды	Ареалогическая группа	Поясно-зональная группа
Agropyron cristatum (L.) see Palisot	ЕА	С
Amblynotus rupestris (Pall. ex Georgi) Popov ex Serg.	ЮСМ	ГС
Androsace incana Lam.	ЮСМ	ГС
Androsace septentrionalis L.	ГА	СХ
Androsace lehmanniana Spreng.	СА	М
Arenaria meyeri Maxim.	ЮСМ	М
Artemisia argirophylla Ledeb.	ЕА	ГМ
Artemisia depauperata Krasch.	ЮСМ	ГС
Artemisia frigida Willd.	ГА	ГС
Artemisia pycnorhiza Ledeb.	ЦА	ГС
Aster alpinus L.	ГА	ГМ
Bistorta vivipara (L.) Gray	ГА	ГМ
Carex rupestris All.	ГА	АА
Chamaerhodos altaica (Laxm.) Bunge	АДжМ	ГС
Dontostemon integrifolius (L.) C.A. Mey. in Ledeb.	ЮСМ	С
Draba altaica (C.A. Mey.) Bunge	ЦАЮС	ВГ
Eremogone formosa (Fisch. & Ser.) Fenzl	ЮСМ	ВГ
Ferulopsis hystrix (Bunge) Pimenov	ЮСМ	ГС
Festuca brachyphylla Schult. & Schult. f.	ГА	АА
Festuca kryloviana Reverd.	ЦАЮС	М
Festuca lenensis Drobow	СААм	ГС
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori	ГА	ГМ
Koeleria altaica (Domin) Krylov	ЮСМ	М
Koeleria cristata (L.) Pers.	ГА	С
Lagotis integrifolia (Willd.) Schischk.	ЮСМ	ВГ
Minuartia biflora (L.) Schinz & Thell.	ГА	АА
Orostachys spinosa (L.) C.A. Mey. in Ledeb.	ЕА	ГС
Oxytropis chionophylla Schrenk	ЦАЮС	ВГ
Oxytropis oligantha Bunge	ЮСМ	ВГ
Papaver canescens Tolm.	ЦАЮС	А
Papaver pseudocanescens Popov	ЮСМ	ВГ
Pedicularis amoena Adams. Ex Stev.	СА	АА

Продолжение таблицы 1.

Виды	Ареалогическая группа	Поясно-зональная группа
Plantago komarovii Pavlov	АЗ	ГС
Poa altaica Trin.	ЦАЮС	А
Poa attenuata Trin.	ЮСМ	С
Potentilla gelida C.A. Mey.	ЕА	АА
Potentilla nivea L.	ГА	АА
Potentilla pamirica Th. Wolf	ЦА	ВГ
Potentilla sericea L.	ЕА	ГС
Ranunculus pedatifidus Sm.	АДжМ	ГМ
Rhodiola quadrifida (Pall.) Fisch. & C.A. Mey.	СА	А
Saussurea leucophylla Schrenk	ЦАЮС	А
Saussurea saichanensis DC.	СА	М
Saxifraga hirculus L.	ЕА	СХ
Saxifraga sibirica L.	ЕА	М
Sibbaldianthe adpressa (Bunge) Juz.	АЗ	ЛС
Silene apetala Willd.	ГА	АА
Smelowskia alba (Pall.) Regel	ЦА	М
Smelowskia calycina (Stephan) C.A. Mey. in Ledeb.	СААм	А
Stellaria pulvinata Grub.	ЭндМА	ВГ
Thalictrum alpinum L.	ГА	АА

Примечания к таблице 1. Ареалогические группы: АДжМ – Алтае-Джунгаро-Монгольская, АЗ – азиатская, ГА – голарктическая, ЕА – евроазиатская, СА – североазиатская, СААм – североазиатско-североамериканская, ЦА – центральноазиатская, ЦАЮС – центральноазиатско-южносибирская, ЭндМА – эндемичная монголоалтайская, ЮСМ – южносибирско-монгольская. Поясно-зональные группы: А – альпийская, АА – арктоальпийская, ВГ – высокогорная, ГМ – гипарктомонтанная, ГС – горностепная, ЛС – лесостепная, М – монтанная, С – степная, СХ – светлохвойная.

Из последующего анализа исключено пять видов (*Androsace incana, A. septentrionalis, Minuartia biflora, Plantago komarovii* и *Kobresia myosuroides*), результаты моделирования которых не соответствуют литературным данным об их ареалах. Для остальных 27 видов проведен дальнейший анализ закономерностей пространственного распределения по показателю критерия перестановок («*permutation importance*»), характеризующему роль вклада разных факторов в конечный результат (табл. 2).

Сравнение видов по вкладу переменных (главных компонент), определенному в результате моделирования, проведено путем составления матрицы вкладов в модель всех переменных для каждого из видов и последующего кластерного анализа. Виды при сравнении по вкладу переменных в полученную модель на уровне сходства выше 50% группируются в 5 кластеров (рис. 1). Виды, отнесенные к кластеру I, сходны в своем распространении в горах Южной Сибири и гипоарктической области. На исследуемой территории по результатам моделирования они имеют четкую приуроченность к высокогорным районам, в основном, к центральной части Монгольского Алтая. Наибольший вклад в пространственное распространение видов группы внесла пятая компонента, которая в наибольшей степени сопряжена отрицательной связью с амплитудой осадков за год (табл. 2). Распространение видов связано с высокогорьями субаридных областей, где выравнивается годовой ход осадков за счет снижения континентальности климата по сравнению с нижележащими поясами.

Кластер II объединяет виды, также тесно связанные по своим эколого-географическим свойствам

с высокогорными областями. В современном растительном покрове виды играют ценозообразующую роль в высокогорных типах растительности Южной Сибири и Центральной Азии: криофитных степях, кобрезиевых и осоковых тундрах. В кластер входит наиболее активный элемент криофитных подушечников – *Stellaria pulvinata*- и ценотически сопряженные с ним виды. *Saussurea leucophylla* – альпийский вид, входит в ценофлору дриадовых тундр и характерен для высокогорных областей Южной Сибири (Телятников, Мамахатова, 2011). *Oxytropis oligantha*, который присоединяется к группе в качестве подкластера на уровне сходства 35%, входит в состав диагностических видов союза *Kobresion myosuroidis* Mirkin et al. 1983 em. Hilbig 2000. Наибольший вклад в распространение видов вносят третья (отрицательная связь с крутизной склонов) и пятая (абсолютная высота) компоненты, что связано с приуроченностью видов в регионе к выположенным поверхностям выравнивания, перевалам в высокогорных областях.

Таблица 2. Результаты моделирования пространственного распространения ценотически активных видов сообществ криофитных степей и подушечников с участием *Stellaria pulvinata*.

Виды	Общее число точек	Критерии AUCs	Номера главных компонент с наибольшим вкладом в результирующую модель (по permutation importance)	Переменные с наибольшими значениями связи (коэффициент корреляции Пирсона) с компонентой, внесшей наибольший вклад в модель
Agropyron cristatum	118	0.91	7, 4, 10	1: 0.46
Amblynotus rupestris	21	0.97	5, 7, 11	4: –0.81
Arenaria meyeri	24	0.91	7, 9, 5	1: 0.46
Artemisia frigida	112	0.91	5, 7, 9	4: –0.81
Artemisia pycnorhiza	21	0.88	7, 4, 2	1: 0.46
Aster alpinus	59	0.87	7, 4, 3	1: 0.46
Bistorta vivipara	9	0.91	5, 3, 9	4: –0.81
Carex rupestris	16	0.93	4, 5, 10	2: 0.65
Chamaerhodos altaica	17	0.95	5, 3, 7	4: –0.81
Dontostemon integrifolius	22	0.90	6, 9, 10	3: 0.56
Festuca kryloviana	17	0.98	4, 5, 10	2: 0.65
Festuca lenensis	54	0.89	7, 4, 3	1: 0.46
Koeleria altaica	32	0.93	4, 5, 7	2: 0.65
Koeleria cristata	49	0.89	7, 5, 4	1: 0.46
Orostachys spinosa	30	0.89	9, 4, 7	5: –0.52
Oxytropis chionophylla	5	0.95	5, 8, 7	4: –0.81
Oxytropis oligantha	9	0.89	3, 9, 5	6: –0.95
Poa altaica	7	0.92	5, 7, 3	4: –0.81
Poa attenuata	23	0.87	5, 7, 9	4: –0.81
Potentilla gelida	9	0.89	4, 5, 9	2: 0.65
Potentilla nivea	15	0.97	4, 5, 9	2: 0.65
Potentilla sericea	48	0.84	7, 10, 4	1: 0.46
Saussurea leucophylla	5	0.94	3, 7, 8	6: –0.95
Sibbaldianthe adpressa	28	0.90	7, 5, 4	1: 0.46
Smelowskia alba	8	0.95	5, 7, 8	4: –0.81
Stellaria pulvinata	60	0.92	5, 3, 8	4: –0.81
Thalictrum alpinum	8	0.87	5, 10, 7	4: –0.81

Примечания к таблице 2. Главные комопоненты: 1 – средняя месячная амплитуда температур, 2 – сезонность температуры, 3 – количество осадков самого влажного месяца, 4 – сезонность осадков, 5 – абсолютная высота, 6 – крутизна склонов.

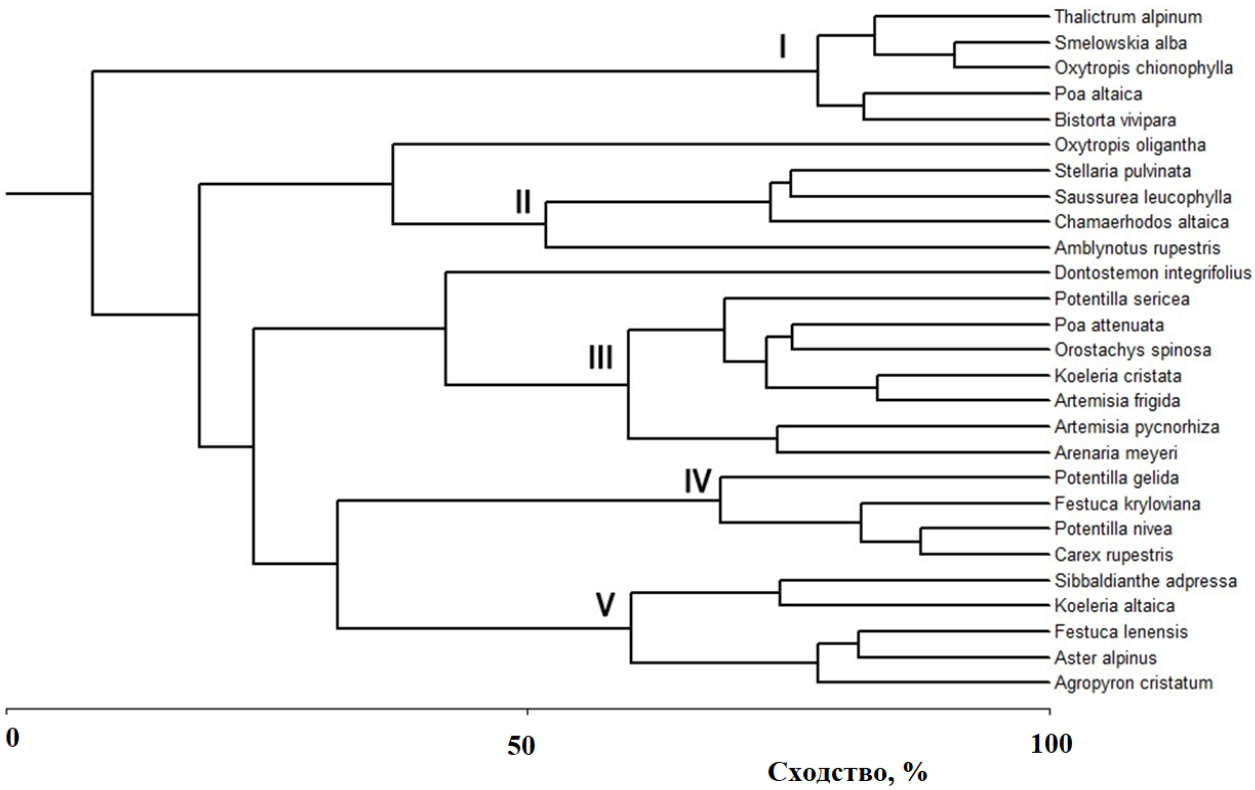

Рис. 1. Сходство ценотически активных видов ценофлор криофитных степей и подушечников с участием *Stellaria pulvinata* по вкладу переменных в модель пространственного распространения («*permutation importance*»; кластерный анализ на основе индекса Брея-Кертиса, метод полного присоединения); I-V – кластеры с уровнем сходства более 50% (пояснения в тексте).

Основу кластера III составляют виды, имеющие не только обширный ареал, но и обладающие высокой ценотической значимостью на значительной его части. Это, прежде всего, дерновинные злаки, участвующие в сложении сообществ разнотравно-дерновиннозлаковых, настоящих, криофитных степей Сибири и Монголии (*Koeleria cristata, Poa attenuata* – диагностические виды класса *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1986). В группу также входят представители сухостепного разнотравья (*Artemisia frigida, Potentilla sericea, Orostachys spinosa*), имеющие широкое распространение в горных степях региона. В соответствии с полученными моделями с высокой степенью вероятности виды могут быть встречены в сообществах высокогорий и среднегорий горной страны, преимущественно в пределах Монголоалтайской ботанико-географической провинции, причем наибольшая степень вероятности встреч находится вне области развития криофитных подушечников. В модель пространственного распространения каждого из видов высокий вклад вносит седьмая компонента (изотермальность), что обуславливает их тяготение к области резко континентального климата горностепного пояса.

Кластер IV образован арктоальпийскими видами с приуроченностью в Центральной Азии и Южной Сибири к высокогорным районам. На исследуемой территории они развиты на территории Северо-западной, Северной и Центральной Монголоалтайской провинций. Наибольший вклад в распространение видов вносит четвертая компонента (положительная связь с годовой амплитудой температур). Связь видов данных кластеров с высокогорными областями континентальной Азии имеет исторические корни. Один из наиболее ценотически активных элементов группы – *Festuca kryloviana*, относится к реликтам ледниковой эпохи, объединяемым в «плейстоценовый флористический комплекс» (Крашенинников, 1958).

В кластер V входят виды, преимущественно, с обширным ареалом и широкой экологической амплитудой. На моделях пространственного распространения они занимают область с высокой вероятностью встречи на разных высотных уровнях горной системы. В группу входят виды, связанные с различными сообществами горных степей и высокой ценотической ролью в них

(*Agropyron cristatum, Festuca lenensis* и *Aster alpinus*). Высокий вклад в модель вносят седьмая (изотермальность) и четвертая (сезонность осадков) компоненты.

Большая амплитуда горностепного пояса и проникновение степей выше 2500 м н.у.м. БС в Монгольском Алтае являются одними из характерных черт аридного класса типов поясности растительности. В сообществах высокогорий сохраняется высокая роль некоторых степных видов, не уступающих по своей активности высокогорным. Это относится к широко распространенным дерновинным злакам: *Festuca lenensis, Koeleria cristata, Poa attenuata, Agropyron cristatum* (рис. 2). Неоднородна ценотическая роль активных видов ценофлор криофитных степей и подушечников и в региональном аспекте. При том что подушечники являются самобытными элементами растительного покрова высокогорий Центральной Азии, основу ценофлор составляют виды, тесно связанные с горами Южной Сибири, ограничиваясь в своем распространении северным рубежом Южномонголо-Гобийскоалтайской провинции, а ряд видов имеет обширный ареал с высокой ценотической значимостью в других типах сообществ (рис. 2).

Из активных видов только ценозообразователь – *Stellaria pulvinata*, является высокогорным эндемичным видом, характерным для Центральной Монголоалтайской ботанико-географической провинции. Другие высокогорные элементы (*Oxytropis chionophylla, O. oligantha, Saussurea leucophylla*) распространены в высокогорьях по всему Монгольскому Алтаю, а также за его пределами (рис. 2).

Большинство из анализируемых видов свой ценотический оптимум имеют вне области развития криофитных подушечников, характеризуясь небольшими средними значениями вероятности встречи совместно со *Stellaria pulvinata* (в точках описаний). Основную долю составляют горностепные виды с достаточно высокими значениями стандартных отклонений вероятностей. Они экологически эвритопные, проникают вверх по высотно-поясному спектру вплоть до пояса криофитных степей и подушечников и участвуют в составе их ценофлор, но фоновые растительные сообщества в Монгольском Алтае формируют в поясе мелкодерновиннозлаковых степей в условиях большей теплообеспеченности (*Artemisia frigida, Poa attenuata*). Значительная высотная амплитуда степей и проникновение ее элементов в высокогорья типичны для растительного покрова аридных типов поясности, чему полученные результаты служат подтверждением. Другая группа представлена стенотопными высокогорными видами с меньшими стандартными отклонениями вероятностей. В горах Южной Сибири и Центральной Азии они тесно связаны с высокогорными формациями, а формации криофитных подушечников являются одними из тех, в которых они являются ценотически значимыми. Участие принимают также виды, чей ценотический оптимум и доминирующая роль в ценозах приходится на другие сообщества высокогорий горных систем (например, *Carex rupestris* и *Festuca kryloviana* – ценозообразователи осоковых тундр и криофитных степей соответственно).

Использование современных экологических факторов и статистический анализ их связи с участием видов в растительном покрове открывает перспективы во флороценогенетических исследованиях, что особенно важно для горных и труднодоступных территорий с ограниченной изученностью. Полученные в работе результаты косвенно свидетельствуют об активных миграциях видов между растительными комплексами высокогорий и среднегорий, что способствует видообразованию и неоэндемизму, свойственных комплексу формаций криофитных степей и подушечников. Продолжающиеся в настоящее время миграции и молодость растительного покрова высокогорий определяют достаточно высокую степень сходства ценофлор горностепной растительности на высотно-поясном спектре.

Выводы

Ботаническое разнообразие криофитных степей и подушечников с участием *Stellaria pulvinata* определяется особенностями эколого-географического положения ее сообществ в высокогорьях аридного класса типов поясности. С одной стороны, формирование видового состава связано с автохтонным развитием растительного покрова в специфических условиях. С другой стороны, оно происходит в условиях активного взаимодействия с нижележащими поясами и привнесением элементов растительного покрова в высокогорные области. В становлении и развитии сообществ высокогорных формаций с участием *Stellaria pulvinata* важную роль играет активное вовлечение горностепных элементов. Их ценофлоры характеризуются высокой ролью горностепных видов, имеющих оптимум своего ареала в нижележащих поясах. Обособленность монголоалтайских

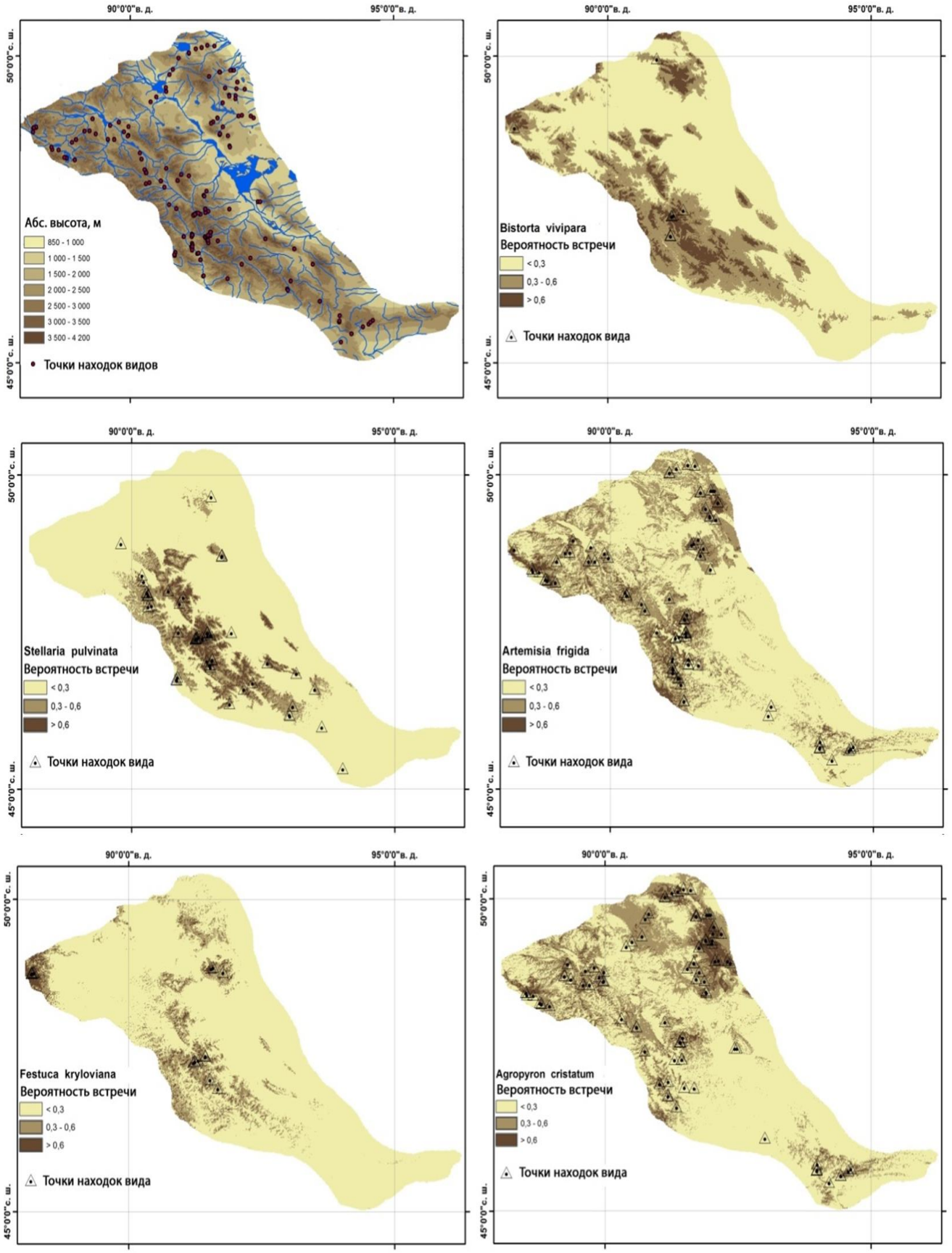

Рис. 2. Результаты пространственного моделирования некоторых ценотически активных видов ценофлор криофитных степей и подушечников с участием *Stellaria pulvinata*.

подушечников от области основного распространения криофитона в Центральной Азии (Памир, Тянь-Шань) и их историческая молодость привели к ограниченному участию эндемичных подушковидных видов, связанных непосредственно с высокогорьями Монгольского Алтая. Основная их часть представлена монтанными видами, некоторые из которых широко распространены в степях, при этом имея специфическую подушкообразную форму только в высокогорьях в условиях очень низкой теплообеспеченности.

Благодарности. Выражаю признательность проф. Г.Н. Огуреевой и доц. И.М. Микляевой (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова) за участие в полевых работах и ценные указания к статье, а также проф. П.Д. Гунину и акад. МАН Ч. Дугаржаву за предоставленную возможность проведения исследований в составе Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочарников М.В., Огуреева Г.Н., Микляева И.М. 2015. Эндемичная формация звездчатки подушечниковой (*Stellaria pulvinata* Grub.) в высокогорьях Монгольского Алтая // Аридные экосистемы. Т. 21. № 3 (64). С. 36-50. [*Bocharnikov M.V., Ogureeva G.N., Miklyaeva I.M.* 2015. Endemic formation of stitchwort polster (*Stellaria pulvinata* Grub.) in highlands of the Mongolian Altai // Arid Ecosystems. Vol. 5. No. 3. P. 142-153.]

Волкова Е.А. 1994. Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Вып. 14. 131 с.

Выходцев И.В. 1956. Вертикальная поясность растительности в Киргизии (Тянь-Шань и Алай). М.: Изд-во АН СССР. 84 с.

Дудов С.В. 2016. Моделирование распространения видов по данным рельефа и дистанционного зондирования на примере сосудистых растений нижнего горного пояса хр. Тукурингра (Зейский заповедник, Амурская область) // Журнал общей биологии. Т. 77. № 1. С. 16-28.

Ганболд Э. 2010. Флора Северной Монголии // Биологические ресурсы и природные условия Монголии: Труды Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. М. 254 с.

Головкова А.Г. 1990. Растительность Киргизии. Фрунзе: Илим. С. 139-148.

Губанов И.А. 1996. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М.: Изд-во «Волан». 136 с.

Ермаков Н.Б. 2006. Анализ состава ценофлор континентальных гемибореальных лесов Северной Азии // Turczaninowia. Т. 9. Вып. 4. С. 5-92.

Камелин Р.В. 1998. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Алтайского государственного университета. 240 с.

Крашенинников И.М. 1958. Роль и значение Ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразиатских групп полыней подрода Euartemisia // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.-Л. С. 62-128.

Кренке А.Н., Пузаченко Ю.Г. 2008. Построение карты ландшафтного покрова на основе дистанционной информации // Экологическое планирование и управление. Т. 2. № 7. С. 10-25.

Кучеров И.Б., Зверев А.А. 2014. Широтная географическая структура ценофлор светлохвойных лесов севера Европейской России: анализ с учетом доминирования видов // Вестник ТГУ. Серия Биология. № 2 (26). С. 53-73.

Малышев Л.И., Пешкова Г.А. 1984. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука. 264 с.

Овчинников П.Н. 1941. *Sibbaldia tetrandra* Bge. и вопрос о происхождении криофильной растительности Средней Азии // Советская Ботаника. № 1-2. С. 145-152.

Огуреева Г.Н. 1997. Структура и динамика растительности высокогорных экосистем Монгольского Алтая // Аридные экосистемы. Т. 3. № 6-7. С. 119-131.

Олонова М.В., Высоких Т.С., Мезина Н.С. 2018. Структура эколого-климатических ниш *Poa palustris* L. и *P. nemoralis* L. (Poaceae) на территории Азиатской России // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 712-723.

Распутина Е.А., Попов Н.А., Чепинога В.В. 2018. Картографирование потенциальных ареалов видов растений на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан (Южная Сибирь) с использованием метода биоклиматического моделирования // Геодезия и картография. Т. 79. № 9. С. 10-19.

Седельников В.П. 1979. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 168 с.

Седельников В.П. 1988. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. 222 с.

Телятников М.Ю., Мамахатова В.А. 2011. Синтаксономия высокогорных степей и тундр Юго-Восточного Алтая (Умерено-аридный климатический сектор) // Turczaninowia. Т. 14. № 4. С. 94-112.

Beket U. 2009. The vegetation of the Mongolian Altai. Bonn-Bad Godesberg, Germany: BfN. 318 p.

German D.A., Wen-Li Chen, Smirnov S.V., Bing Liu, Kutzev M.G., Jian Wang, Shmakov A.I., Kamelin R.V. 2012. Plant genera and species new to China recently found in northwest Xinjiang // Nordic Journal of Botany. No. 30 (1). P. 61-69.

Grinnel J. 1991. The niche-relationships of the California Thrasher // Foundation of Ecology. Chicago: The Univ. of Chicago Press. P. 118-125.

Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. Vol. 25 (15). P. 1965-1978.

Moran-Ordonez A., Suarez-Seoane S., Elith J., Calvo L., de Luis E. 2012. Satellite surface reflectance improves habitat distribution mapping: a case study on heath and shrub formations in the Cantabrian Mountains (NW Spain) // Diversity and Distributions. Vol. 18 (6). P. 588-602.

Ogureeva G.N., Mikljaeva I.M., Bocharnikov M.V. 2013. The Vegetation Structure of the Mongolian Altai // Mountain Steppes Steppe ecosystems: Biological diversity, Management and Restoration. Nova Sciences Publishers. No. 5. P. 97-111.

Phillips S.J., Dudik M. 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. Vol. 31. P. 161-175.

Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. Vol. 190. P. 231-259.

Xue Z., Zou Y., Zhang Z., Lyu X., Jiang M., Wu H., Liu X., Tong S. 2018. Reconstruction and future prediction of the distribution of wetlands in China // Earth's Future. No. 6. P. 1-10.