

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Гижицкая Светлана Александровна

**Особенности сложения пространственно-временных рядов
степных фитоценозов
Центрально-Тувинской и Убсунурской котловин**

Специальность 03.00.05 - "Ботаника"

03.00.16 - "Экология"

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель -
доктор биологических наук
профессор Ж.Ф. Пивоварова

Новосибирск - 2000

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Глава 1 Физико-географическая характеристика района исследований

1.1 Физико-географическое обоснование границ исследуемого ботанико-географического региона

1.2 Основные физико-географические факторы, определяющие разнообразие пространственно-временных рядов степной растительности Тувинских котловин

Глава 2 Методы сбора и анализа материала

2.1 Методы сбора материала и его объем

2.2 Методы анализа материала

Глава 3. Подходы к изучению и интерпретации особенностей сложения пространственно-временных рядов степной растительности (литературный обзор)

3.1 Определение пространственно-временных рядов растительности как самостоятельных объектов изучения.

3.2 Развитие подходов к изучению и интерпретации пространственно-временных рядов растительности

3.3 Реализация подходов к изучению и интерпретации ПВР для степной растительности Тувинских котловин

Глава 4. Особенности сложения пространственно-временных рядов степной растительности Тувинских котловин

4.1 Определение границ, структуры и алгоритма исследования ботанико-географического региона

4.2 Применение экологических классификаций при анализе флористического состава ПВР Тувинских котловин.

4.2.1 Выделение жизненных форм при анализе сложения ПВР степных фитоценозов Тувинских котловин

4.2.2 Выделение экологических групп при анализе сложения ПВР степных фитоценозов Тувинских котловин

4.2.3 Выделение фитоценотических (эколого-ценотических) групп видов, формирующих ПВР степных котловин Тувы

4.2.4 Выделение биотопических комплексов растений при описании ПВР Тувинских котловин.

4.3 Анализ серийных фитоценозов и системы ПВР степной растительности

4.3.1 Автоморфные ПВР

4.3.1.1 Литогенные ПВР скальных склонов горных систем, окаймляющих котловины

4.3.1.2 Проллювио-делювиогенные ПВР в пределах предгорных шлейфов выноса

4.3.1.3 Литогенные ПВР останцовых гор в степных котловинах.

4.3.1.4 Псаммогенные ПВР Убсунурской котловины

4.3.2 Гидроморфные ПВР

4.3.2.1 Аллювиогенные речные ПВР

4.3.2.2 Аллювиогенные ПВР озерных депрессий

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

ВЫВОДЫ

ЛИТЕРАТУРА

ПРИЛОЖЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.

АКТУАЛЬНОСТЬ ПРОБЛЕМЫ. Изучение особенностей сложения пространственно-временных рядов растительности как «арены» сукцессионных процессов является необходимым условием для выявления основных трендов в развитии фитоценозов изучаемого региона. Проблемам динамики растительности в современной фитоценологии уделяется достаточное внимание (Василевич,1993). Причем в большей степени исследуются механизмы отдельных сукцессий (движущие силы, модели, этапы формирования стабильного сообщества), нежели в целом «сукцессионные системы» (Разумовский,1981). Такое положение в этой области фитоценологии связано со сложностями исследования последовательных смен растительных сообществ в режиме реального времени, с одной стороны, и сложностью интерпретации данных, полученных в результате наблюдения стадий сукцессии в различных сообществах, с другой стороны (Маргалеф,1992).

Возможным решением этой проблемы может стать изучение пространственно-временных рядов растительности в определенном ботанико-географическом регионе (Разумовский,1981), отражающих совокупный отклик сообществ на естественный режим природных нарушений (Носс,1995), и выражающийся в последовательных сменах фитоценозов - сукцессиях. Исследования в этом направлении, включаясь в круг задач «Конвенции по биоразнообразию», позволяют частично ответить на вопрос «...почему в одних экосистемах биоразнообразие выше, чем в других, и как связаны между собой биоразнообразие и совершенство организации экосистем»? (Мордкович, 1994). Немаловажно и освещение проблемы β -разнообразия, как одного из функциональных параметров биосферы. Подобные исследования играют значительную роль в проектировании охраняемых природных территорий. Очень важно, чтобы заповеданные участки обладали свойством восстановления, что возможно только в том случае, когда сохраняется оптимальное сочетание сообществ на различных сукцессионных стадиях, в пределах различных пространственно-временных рядов (Носс,1995).

Пространственно-временные ряды растительности являются функционально единой системой. Если для сохранения вида необходимо, как минимум, существование сообщества, то гарантия сохранения сообщества - существование пространственно-временного ряда, как «носителя» восстановительных свойств растительности. Данное рассуждение является логическим продолжением концепции Зеленой Книги Сибири (Седельников, 1996, стр.8). Изучение функционально-динамического потенциала системы растительных сообществ в

ландшафте (что входит в круг задач данной работы) позволит более обоснованно подходить к выбору ключевых фрагментов степной растительности в целях охраны.

ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ. Цель данной работы – показать методами натурного моделирования особенности сложения пространственно-временных рядов степных фитоценозов как сукцессионную систему растительного покрова котловинных степей Тувы. В связи с поставленной целью решались следующие задачи:

- Определить основные факторы разнообразия пространственно-временных рядов степных фитоценозов Тувы.
- Разработать частные экологические классификации: систему жизненных типов (ЖТ) растений, выявляющую сукцессионно-значимые биологические свойства видов и систему Биотопических Комплексов (БК) растений, для диагностики эколого-ценотической роли видов, слагающих пространственно-временные ряды растительности степных котловин Тувы.
- Проанализировать типы спектров ЖТ и БК для серийных фитоценозов котловинных степей и обосновать шкалу «зрелости» для степных фитоценозов котловин Тувы как характеристику особенностей сложения пространственно-временных рядов.
- Описать сукцессионную систему степей котловин Тувы на основе методов натурного моделирования.

ПОЛОЖЕНИЯ, ВЫНЕСЕННЫЕ НА ЗАЩИТУ.

1. Все разнообразие существующих фитоценозов изученных котловин Тувы можно вместить в 9 исходных пространственно-временных рядов, коррелятных 9 экоклинам выделенных мезокатен.
2. Созданная частная фитоценотическая система жизненных типов позволяет выявить способы реализации (стратегию) видов в сообществах на основании структуры площади обитания отдельных растений. Разработанная на количественных видовых показателях классификация БК растений степных фитоценозов изученных котловин является достаточно точным инструментом для анализа особенностей сложения пространственно-временных рядов степной растительности, а также отражает пути сукцессионного развития фитоценозов.
3. Состав спектров по биотопическим комплексам и жизненным типам позволяют выявить особенности сложения и функционально-динамические взаимосвязи серийных фитоценозов в рассматриваемых рядах.

4. Методы натурного моделирования позволяют выявить взаимосвязь между режимами естественных нарушений и особенностями сложения серийных фитоценозов пространственно-временных рядов, отражая сукцессионную систему котловинных степей Тувы.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ. Результаты данной работы позволят подойти к природоохранным мероприятиям с позиции сохранения не только эталонных, но и серийных сообществ. Иначе говоря, при решении вопросов сохранения и восстановления растительности, необходимо заповедовать целостные пространственно-временные ряды как носители восстановительных свойств растительного покрова. Выявление "алгоритма" сложения пространственно-временных рядов степной растительности дает возможность моделировать растительность по этим принципам в целях рекультивации, проектируя уже на ранних стадиях свойство ее самовосстановления.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА. Впервые для растительного покрова степей Тувинских котловин создана классификация БК растений на основе анализа их количественных показателей в сообществах, а также частная фитоценотическая система жизненных типов на основе структуры и способов формирования площади обитания растений. Данные экологические классификации позволили выявить особенности сложения пространственно-временных рядов степных фитоценозов как проявления сукцессионной системы данного типа растительности.

АПРОБАЦИЯ. Материалы диссертации были доложены на Всесоюзной Конференции по почвенной зоологии (1991) в форме стендового доклада, на научно-практических конференциях (1994, 1995, 1996, 1997) НГПУ, на семинарах лаборатории геоботаники ЦСБС СО РАН (1993, 1995, 1999), кафедры общей биологии НГУ (1991), кафедры ботаники и экологии НГПУ. По теме диссертации было опубликовано 5 работ объемом 2 п.л, 1 статья сдана в печать в Журнал Общей Биологии. Материалы диссертации были использованы в профессиональной преподавательской деятельности - при чтении лекций по общей экологии, экологии растений, охране природы для студентов биологических специальностей Новосибирского государственного педагогического университета.

ОБЪЕМ И СТРУКТУРА РАБОТЫ. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов, списка литературы (167 наименований, в том числе 163 на русском, 4 на иностранных языках) и приложения. Текст диссертации изложен на 210 страницах, рисунков 80, таблиц 23. В приложении помещен аннотированный список видов, вовлекаемых в анализ в представленной работе.

1.1. Физико-географическое обоснование границ исследуемого ботанико-географического региона

При исследовании пространственно-временных рядов степных фитоценозов Тувы одной из необходимых задач является определение минимально достаточного региона исследований, где степная растительность является зональной, а значит, «...в целом вполне возможно выделить климаксовое сообщество, как занимающее центральное положение в диапазоне изменений и являющееся наиболее распространенным среди стабильных сообществ данного региона» (Уиттекер, 1980). Таким регионом являются Центрально-Тувинская и Убсунурская котловины, по своим характеристикам соответствующим климатическому поясу низкогорья, который отличается в Туве наибольшей континентальностью и наименьшим количеством осадков (Информационные проблемы..., 1990). Система вертикальных поясов растительности на склонах, окружающих межгорные котловины хребтов в этом смысле является отдельной единицей со своими серийными сообществами и, если так можно выразиться, со своими мезоклиматическими субклимаксами. Особенности сложения растительности каждого из вертикальных поясов продиктованы климатическими характеристиками иного, нежели в котловинах, свойства.

Таким образом, определяя в соответствии с системным подходом минимально достаточную площадь оперирования в исследуемом регионе, необходимо выделить район Тувинских котловин: днища, их борта и рыхлые отложения. Именно целостная система Тувинских котловин (Миляева, 1982) является проявлением центральноазиатских субаридных (полупустынных) ландшафтов, где и локализуется степная растительность как зональная.

Степная растительность, сформировавшаяся в окончательном варианте в четвертичный период (Соболевская, 1958), является наиболее пластичной, изменчивой во времени - флуктуационно-изменчивой, по выражению Т.А. Работнова (1992). Изменчивость во времени и в пространстве данных растительных сообществ изначально определяется спецификой экотопа, или абиотической компоненты степных экосистем (не исключая такие «внутренние» факторы, как молодость данного типа растительности, биологические особенности травянистых

растений, доминирующих в степях). Особенности структуры и функционирования любого и каждого сообщества диктуются лимитирующими факторами, действующими в рассматриваемом экотопе. Естественно, для фитоценозов такими императивными факторами являются свет, температура, вода. По этим признакам все «страны» Г.М. Зозулин (1968) и, позже, Ю.А. Исаков (Исаков и др., 1986) разделяют на четыре основные группы:

- Гумидные макротермные
- Гумидные микротермные
- Аридные макротермные
- Аридные микротермные, куда входят степи умеренного пояса.

Для котловинных степных экосистем Тувы выделяются две группы лимитирующих (определяющих) факторов, определивших криоксерогенное направление эволюции растительности (Зозулин, 1968).

Климатические. Низкие отрицательные температуры в сочетании с малым количеством осадков в зимний период, засушливая с заморозками весна, относительно короткий вегетационный период – 107-128 дней, жаркое и засушливое лето (сумма температур – 2000 – 1600-1800° С) с максимумом осадков в июле (около 60 – 65 %) - вот основные параметры данного региона. Надо отметить, что осадки связаны с холодными фронтами в циклонах, отсюда их ливневый характер, нередко с градом, все это провоцирует образование бурных потоков с максимальной эрозионной деятельностью, а также очень быстрое испарение. Среднегодовое количество осадков 200 – 300 мм (Центрально-Тувинская котловина), а в Убсунурской котловине - около 186 мм, причем по отдельным годам это количество может резко меняться. Подобная структура климата приводит к отрицательному балансу влаги. Освещенность в Тувинских котловинах нельзя назвать лимитирующим фактором, поскольку «острова» ясного безоблачного неба над котловинами способствуют получению большей инсоляции. К группе лимитирующих факторов можно отнести сильные ветры, в основном северо-западного направления (Природные условия..., 1957). Таким образом, Центрально-Тувинская и Убсунурская котловины являются территориями с «биологически равноценным климатом» (Разумовский, 1981).

Орографические. Влияние такого интегрального экологического фактора на биоту, и, в частности, на растительность сложно и многопланово. В целом можно сказать, что это влияние заключается как в опосредованном (формирование

климата), так и в прямом действии (формирование «физического субстрата» биотопа).

Общеизвестно опосредованное влияние рельефа, которое выражается в общем увеличении аридности климата в межгорных котловинах Тувы (уменьшение количества осадков и увеличение летних температур) по сравнению с климатическими показателями внешних склонов гор и прилегающих к ним равнин. По мнению В.С. Преображенского (1958) «системы вертикальных поясов на склонах окружающих межгорные котловины хребтов, надо рассматривать как производное не только самих гор, но и примыкающих к ним котловин». На дне котловины формируется вертикальный пояс более южного варианта, чем тот, в пределах которого расположена горная система. Вертикальный пояс, аналогичный горизонтальной природной зоне, располагается уже на склоне хребта. Таким образом, «климатоформирующими» силами являются все компоненты рельефа. Прямое влияние орографии выражается в процессах формирования «дневной поверхности» (по сути – экотопа) и объединяет в себе две составляющие.

Первая составляющая - эндогенные факторы рельефообразования - приводят к выходу осадочных и изверженных пород, и образованию участков с «экологическим вакуумом», немедленно заселяемых жизнью. Глобальный масштаб действия тектонических сил обуславливает сам «каркас», совокупность морфоструктур, исходные условия, в пределах которых и «разыгрываются» биогеоэкологические процессы. В данном случае таким каркасом являются отрицательные морфоструктуры — Центрально-Тувинская и Убсунурская котловины, являющиеся впадинами гобийского типа (Равнины и горы Сибири, 1975). Они ограничены высокими горными хребтами и нагорьями, располагающимися главным образом по окраинам (северная дуга — Западный и Восточный Саян; южная дуга — хр. Западный и Восточный Танну-Ола, хр. Цаган — Шибэту, Сангилен).

Вторая составляющая орографического влияния на растительность - экзогенные факторы рельефообразования. Это процессы непрерывного гравитационного переотложения, которые систематически приводят к полному или частичному уничтожению (катастрофам) ценозов. Хотелось бы подчеркнуть, что в данном случае под катастрофами понимаются «скачкообразные изменения, возникающие в виде внезапного ответа системы на плавное изменение внешних условий» (Ананьев, 1995), где ответ системы (сообщества) — изменение его основных параметров, а плавное изменение внешних условий — эрозионные процессы. Потеря устойчивости системы (сообщества) может быть «мягкой» и «жесткой». При «мягкой» потере устойчивости устанавливается колебательный режим, мало отличающийся от состояния равновесия, а при «жесткой» потере система уходит от стационарного режима скачком (Ананьев, 1995). Таким образом,

влияние процессов ретуширования земной поверхности на растительные сообщества неоднозначно. Однако главный геоморфологический парадокс Грэфа в аридных странах (малое количество осадков в сочетании с повсеместными следами деятельности водных потоков) доказывает тот факт, что именно эти местности характеризуются максимальным в естественных ландшафтах земли (а значит, катастрофичном) проявлением эрозии. «Отношения максимального годового стока наносов к минимальному стоку увеличивается от 8 в тайге до 700 в полупустыне. Если в тайге в аномальные по стоку воды годы (обеспеченность 15%) формируется лишь 23-27 % взвешенных наносов, то в полупустыне более половины» (Дедков и др., 1995).

Эти катастрофические изменения влекут за собой новые волны «экспансии» жизни. Космические снимки Тувы свидетельствуют о выраженной корродированности ее поверхности. Это доказывает значительное действие экзогенных процессов в формировании рельефа Тувинских котловин. Днища котловин представляют собой поверхности простого строения, образованные под решающим влиянием гравитационного переотложения. Сток обломочного материала из котловин, ускоряющийся в результате действия речной эрозии, приводит к дальнейшему разрушению и выносу накапливаемого материала. Поэтому рыхлый осадочный чехол котловин характеризуется эфемерностью, а их днища – дальнейшим снижением уровня (Рельеф Алтае-Саянской горной области, 1988).

Таким образом, и эндогенная, и экзогенная составляющие рельефообразования влияют на структуру и функционирование растительных сообществ посредством деформации земной поверхности, соответственно приводящую к катастрофам, образованию новых экотопов, инициализации и реинициализации формирования ценозов (Маргалев, 1992). В целях оценки влияния на биострому региональных особенностей орографии, необходимо выявлять спектр экзогенных и эндогенных геоморфологических процессов, характерных для данного региона.

Превалирующая роль в формировании земной поверхности эндогенных сил неоспорима, однако постоянное действие экзогенных сил, формирующих характерные для данных условий морфоскульптуры, приводят к непрерывному, периодическому трансформированию растительных сообществ в процессе ретуширования земной поверхности. Именно поэтому, в силу своей постоянности действия экзогенные факторы рельефообразования играют доминирующую роль в

определении внутреннего разнообразия степного растительного покрова, вызванного образованием мозаики восстановления ценозов. Данное положение справедливо, по крайней мере, для Тувинских котловин, поскольку динамическое состояние котловинного рельефа можно определить как близкое к равновесному и спокойному, обусловленному минимальной величиной нетектонической составляющей рельефообразования (Миляева, 1982). По эрозионному районированию юга Восточной Сибири Убсунурская, Центрально-Тувинская котловины отнесены к семиаридному центральноазиатскому типу эрозионного морфогенеза (Баженова и др., 1997). Эрозионный морфогенез в степях этого типа возможен в том случае, когда коэффициент континентальности климата (по Симонову, 1972) составляет 20 единиц, среднегодовое количество осадков от 220 до 350 мм. Основными признаками данного эрозионного морфогенеза являются, как отмечают О.И.Баженова и др., (1997):

1. Интенсивное развитие процессов открытой плоскостной денудации (эоловый и делювиальный). Основные факторы, определяющие эти процессы, это высокий эрозионный потенциал дождей, высокая интенсивность дефляции, разреженный растительный покров, низкая устойчивость почвогрунтов к смыву и дефляции.
2. Накопление рыхлых отложений и образование оврагов не происходит, так как действуют постоянный вынос вещества эоловыми и делювиальными процессами, а также солифлюкция и временные бурные консеквентные водотоки. Активная линейная эрозия наблюдается на участках речных и озерных террас, делювиально-пролювиальных шлейфах.
3. Значительные колебания интенсивности эрозионных и эоловых процессов, смыв и дефляция постоянно сменяют друг друга во времени, как следствие – катастрофический характер этих процессов.

Основное направление почвообразования в холодных аридных ландшафтах Тувинских котловин тесно связано с жестко лимитированной средой (контрастные гидротермические условия, длительная мерзлота) и приводит к формированию зональных степных криоаридных почв (Волковинцер, 1978).

Среди факторов, определяющих основные закономерности в распределении современного растительного покрова Тувы, А.В. Кумина выделяет следующие: широтная зональность, вертикальная поясность, «явления интразональной категории, определяющиеся геоморфологическими и геологическими условиями, особенностями почвенного покрова или субстрата, на котором происходит развитие

растительности», историческое прошлое и антропогенный фактор (Растительный покров..., 1985). Влияние данных факторов на особенности организации степной растительности неоднозначно и связано с масштабами, интенсивностью, длительностью их действия. Поэтому можно выделить первичные факторы (широтная зональность, вертикальная поясность, историческое прошлое), определяющие границы ботанико-географического региона, а также факторы, создающие внутреннее разнообразие растительного покрова выделенного региона: «явления интразональной категории», антропогенный фактор.

1.2 Основные физико-географические факторы, определяющие разнообразие пространственно-временных рядов степной растительности Тувинских котловин.

Своеобразие каждого ботанико-географического региона, каждой природной зоны характеризуется не одной эталонной климаксовой растительной ассоциацией, а совокупностью ассоциаций находящихся на разных этапах сукцессий, определяемых структурой катен (Фаглер, 1935). «Степная катена представляет собой совокупность местообитаний с закономерным изменением экологических условий, которое обусловлено рельефом местности» (Мордкович и др., 1985). Катена служит одномерным (векторным) выражением смены сопряженных геопотоками геосистем (Коломыц, 1987), и имеет свое геоморфологическое и геохимическое значение. Экологическая структура катен, представленных в определенном регионе, содержит полный набор всех экотопов и их переходов: от высоких до низких участков рельефа, различающихся по:

- уровню залегания грунтовых вод,
- влажности,
- микроклимату,
- протекающим там элементарным почвообразовательным процессам,
- условиям миграции химических элементов
- характеристикам потока вещества и энергии.

Рельеф в целом представлен сочетанием и наложением катен и их элементов. Последовательность сопряженных в пространстве элементов: вершинная поверхность – склон – базисная поверхность, или «морфологическая триада» (Тимофеев, 1978) представляет собой непосредственный субстрат экзогенных процессов рельефообразования (Проблемы теоретической геоморфологии, 1988) и, соответственно, определяет особенности сложения пространственно-временного ряда растительности.

Совокупность компонентов тувинских котловин, как целостных природных образований, представляет собой макрокатену, или, с точки зрения геохимии - ландшафтно-геохимическую арену (Глазовская, 1988). Отдельные ее позиции содержат иерархически соподчиненные мезокатены или каскадные ландшафтно-геохимические системы - КЛГС со специфически закономерными

градиентами экологических факторов, создающих «цепочки» разнообразных экотопов и коррелятны им линейные ряды фитоценозов.

Любую и каждую мезокатену можно охарактеризовать доминирующим экзогенным процессом рельефообразования (гравитационным перемещением водных и твердых масс), который, в конечном счете, контролирует формирование определенных фитоценозов и в целом своеобразие пространственно-временного ряда растительности. В свою очередь, специфика экзогенных процессов определяется условиями протекания географического цикла (Дэвис, 1962). Для географических циклов в аридном климате существуют следующие особенности:

1. Процессы физического выветривания преобладают над химическим выветриванием.
2. Скудная растительность (в связи с малым количеством осадков) делает поверхность сравнительно доступной для атаки ветров и временных водотоков.
3. Водотоки короче склонов и в нижнем течении также непостоянны, как и в верхнем. В аридных районах сток представлен слабо объединенной гидрографической сетью.
4. Большинство впадин принимают только короткие консеквентные потоки, которые вырабатывают каньоны, ущелья и овраги в склонах глыб, образуя обломочный материал, отлагаемый во впадинах, образуя «озера наносов» с крупными конусами в месте «впадения» стока.
5. Минимальное количество грунтовых вод.
6. В результате аридной эрозии образуются своеобразные наклонные обширные каменистые поверхности – горные педименты (rock floors).
7. Итогом пустынной пенеппенизации является каменистая равнина с изолированными останцами из гранита, габбро, кварцита. Таким образом, большая часть межгорных пространств долинных равнин сложена сnivelированными коренными горными породами, а не аллювием. Главные формирующие агенты – потоки, паводки, озера и ветер.
8. Осадочный материал будет обладать изменчивым составом и неправильной структурой вследствие преобладающих процессов механического измельчения (расщепление, расслоение, раскалывание, соскабливание, истирание) и его химической ненарушенности. Ветер как один из главных агентов выветривания образует эоловые пески и пыль.
9. Области сноса расчленены обычными долинами. Области отложения представлены центральными поверхностями с тонкообломочным материалом, разнообразными мелкими озерами и солончаками.

Все вышеперечисленные особенности (Дэвис, 1962) характерны и для геоморфологических систем Тувинских котловин: «... впадины – плоско-вогнутые широкие депрессии с недостаточно четко выраженной линейностью, со слабой и непостоянной асимметрией склонов, внутренне замкнутые углублениями разной величины, в краевых частях с холмистыми и холмисто-увалистыми возвышенностями и местами с островными горами. Эти впадины близки к бессточным монгольским «гоби»» (Равнины и горы Сибири, 1975).

В соответствии со всеми вышеперечисленными климатическими особенностями действия экзогенных сил рельефообразования в пределах тувинских котловин, как ландшафтно-геохимических арен, можно выделить совокупность ландшафтно-геохимических катен (мезокатен) описывающих систему концентрации водного и гидрохимического стока и являющихся «носителями» биологически значимых градиентов экологических факторов. Отдельные мезокатены, площадью до нескольких квадратных километров, с геохимической точки зрения, представляют собой однородные каскадные системы первого порядка, которым присуща только топодифференциация по элементам рельефа, а другие факторы – литология, климатические условия – остаются относительно постоянными (Касимов, 1988).

В пределах Тувинских котловин можно выделить шесть типов мезокатен и их элементарные ландшафты, отличающиеся условиями «метаболизма», или геохимического стока (Полынов, 1958). Первые пять типов мезокатен являются каскадными системами рассеяния, в каскадные системы аккумуляции входит лишь один, последний тип.

- 1) Скальные склоны бортов котловин, которые включают в себя
 - а) элювиальный автономный ландшафт водоразделов, характеризующийся отсутствием приноса геолого-химического материала, увлажнение происходит за счет зональной нормы осадков. Выделяются:
 - экстраэлювиальный подландшафт, начинающий всю катену и характеризующийся выветриванием горных пород и их сносом,
 - ортоэлювиальный подландшафт с накоплением ортоэлювия,
 - вторичные элювиальные ландшафты, могут образовываться у края водораздела, представляет собой барьер передачи в трансэль,
 - б) трансэлювиальные ландшафты склонов с проточным режимом, в их пределах можно выделять участки с усиленным выносом вследствие интенсивного размыва склонов – экстратрансэль.
 - в) трансэлювиальные аккумулятивные барьеры перераспределения у подножия склонов водораздельной возвышенности; отличаются несколько ослабленным выносом в сочетании со значительным приносом со склонов и с грунтовыми водами.
- 2) Подгорные шлейфы и конуса выноса - неоэлювиальные ландшафты низменностей и вторичные автономные элювиальные ландшафты, так характерные для средних зон педиментов .
- 3) Консеквентные реки и временные водотоки с внутриконтинентальными дельтами – речные субаквальные трансаккумулятивные проточные ландшафты.
- 4) Мезокатены, которые можно выделить в пределах подвижных барханных песков (барханоидов) представляют собой эоловые образования, занимающие базисные поверхности (данный тип катен можно добавить для аридных ландшафтов тувинских котловин).
- 5) Останцы включают в себя элювиальный автономный ландшафт местных водоразделов (экстраэлювиальный подландшафт, ортоэлювиальный подландшафт), вторичные элювиальные ландшафты, трансэлювиальные ландшафты склонов, трансэлювиальные аккумулятивные барьеры.
- 6) Каскадные системы аккумуляции в пределах Тувинских котловин представлены озерными депрессиями включающими в себя
 - а) аккумулятивный супераквальный береговой ландшафт,
 - б) наземно-водный барьер поступления замыкающий катену, представляет собой полосу постоянных заплесков и регулярных заливаний
 - в) собственно субаквальный ландшафт озер, концентрирующий в себе продукты гравитационного стока с верхних позиций макрокатены.

Данное деление элементов рельефа Тувинских котловин (Стебаев и др., 1993), являющееся логическим продолжением классических работ Б.Б.Полынова, (1958) имеет, в первую очередь, биологическую значимость (табл.1). Определение сложения пространственно-временных рядов растительности и биостромы катены

осуществляется не только посредством частных градиентов влажности и засоления, а в целом стоково-геохимическим режимом (Стебаев и др., 1993). Для наземных экосистем иерархическая система катен открывает доступ внешним энергетическим субсидиям (ветер, дождь, гравитационно-склоновые процессы), и является субстратом и результатом их воздействия. Элевые участки катен разрушаются, минеральные вещества, и часть образованной органики сносятся и аккумулируются внизу. «Древовидные и при этом конвергирующие системы стока концентрируют ресурсы, стимулируют образование почвы, развитие растительности и т.д. в соответствии с сукцессионным развитием, которое получает, таким образом, географическое выражение. Связи между климаксом и геоморфологическими процессами были обнаружены еще на заре развития теории сукцессии (Clements, 1936), однако последнее время соотношение между геоморфологическими процессами, энергией и экосистемами вновь привлекло к себе внимание (Swanson, 1980). Водосборный бассейн является естественной единицей для экологического исследования» (Маргалеф, 1992).

Таким образом, интенсивность восстановления после нарушений отражается в многоликости природы в виде пространственно-временных рядов растительности. Такое понимание тесной функциональной взаимосвязи между биотой, геоморфологическими и геохимическими процессами нашло свое отражение и в работах Г.Н. Высоцкого (1927), Л.Г. Раменского (1938), Б. Б. Полюнова (1956), М.А. Глазовской (1974), И.В. Стебаева и Ж.Ф. Пивоваровой (1993) как логическое продолжение взглядов В.В. Докучаева (1948).

Таблица 1.

Факторы, определяющие биострому катены
(по: Стебаев и др., 1993).

Ландшафт	Геохимические процессы	Особенности биостромы
Элювиальный - Эль	Отсутствие приноса. Вынос питательных элементов, осушенность, повышенная концентрация остаточных химических элементов. Арена выветривания горных пород (экстраэлювиальный подландшафт).	Организмы находятся в условиях частичного дефицита пищевых ресурсов. Биомасса и отношение продуктивности к биомассе (P/B) относительно невелики. Невелики также параметры биооборота элементов. Отбор видов может носить стабилизирующий характер.
Транзитно-элювиальный - Трансэль	Проточное, но прерывистое увлажнение. Сильный приток веществ с водораздела, сочетающийся с оттоком вниз.	Видовое разнообразие, местами – биомасса и P/B возрастают. Отбор и подбор видов мягче, но на количественном популяционном уровне еще реализуется не вполне.
Экстратранзитноэлю-	Участки увеличенного выноса и, как следствие, резкого химического	Обеднение биоты по сравнению с трансэлем.

виальный - Экстратранс эль	обеднения. Сильное ухудшение условий по сравнению с трансэлем.	
Транзитно- элювиально -аккумуля- тивный - Трансэляк	Барьер перераспределения геохимических продуктов от возвышенности к подчиненной низменной равнине. Отличается ослабленным выносом и усиленным приносом веществ не только со склонов, но и с грунтовыми водами. Богатство химических элементов в сочетании с их повышенными концентрациями. В случае застоя влаги и сильного испарения может развиваться соленакопление	Сгущение жизни. Самые большие и биомасса, и отношение Р/В. Максимальное число видов и жизненных форм. Трансэляк – главный резерват видов, откуда в случае улучшения условий они могут мигрировать в другие биотопы. Отбор видов здесь наиболее мягок (прогнозирующий отбор), о чем свидетельствует высокий уровень жизненности многих растений. Здесь - биогеоценотический оптимум.

Продолжение табл. 1

Вторичный эль- вторичный автоном- ный элювиаль- ный ландшафт – рыхлый пролю- виальный шлейф.	Может образовываться и у края водораздела. Начинаются от подножия возвышенностей, могут быть сложены элювием и делювием. Усиление дренажа по сравнению с элювиальным ландшафтом. Слабо затрагиваются, а иногда вообще лишены подземного стока.	Обогащение биоты по сравнению с элювиальным ландшафтом. В целом наблюдается ослабление черт, присущих для трансэляка, часто до самого низкого на катене минимума. Характерен стабилизирующий отбор, выделяющий ограниченное число видов и отсекающий их внутренние варианты.
Суперак- вальный аккумулятив- ный	Накопление веществ, стекающих со всего бассейна. В аридных районах – сверхобогащение самыми подвижными элементами (засоление).	Высокое разнообразие видов, ограниченное периодическими затоплениями.
Амфибиоти- ческий барьер	Полоса постоянных заплесков и регулярных заливаний. Поступление веществ из аквальной зоны в аэральную с последующим их окислением.	Местообитание крайне влаголюбивых наземных и гидробионтных видов, способных переживать и затопление, и осушение. Обеднение спектров жизненных форм.
Речные суб- и супераквал- ные трансаккуму- лятивные проточные и суперклимак- тические ландшафты.	Химизм этих ландшафтов в большей степени напоминает химизм водоразделов, чем коренных берегов за счет интенсивного потока веществ от водораздела. Геохимический переход от одной катены к другой.	Развитие предклимаксовых, наиболее продуктивных систем.

Набор данных элементарных ландшафтов и барьеров, составляющих в целом экологическую структуру макрокатен, может быть расчленен на более простые в геохимическом и

геоморфологическом отношении мезокатены (табл.2), разность позиций которых будет определяться менее контрастными условиями. Это позволит упростить процедуру сравнения и биотопов, и серийных фитоценозов. Такое упрощение возможно только в том случае, когда в пределах мезокатены можно условно выделить ограниченное число градиентов среды. Обобщая основные геохимические процессы в элементарных ландшафтах и экзогенные факторы рельефообразования в пределах мезокатен, можно составить список типичных мезокатен, описывающих разнообразие биотопов в пределах выделенного ботанико-географического региона (табл. 2). Эти мезокатены определяют и разнообразие основных типов пространственно-временных рядов степной растительности (табл. 3) котловин, или, по выражению А.В. Куминовой, «явления интразональной категории».

Таблица 2.

Факторы экзогенного рельефообразования (Выркин, 1986)
для основных типов мезокатен степных котловин Тувы.

Компонент котловины	Мезокатена	Доминирующие процессы экзогенного рельефообразования, влияющие на растительность
Борта котловины	1. Вдоль скального склона	Физическое выветривание, растрескивание, гравитационно-склоновые процессы. Первичный бедный субстрат, пленочные маломощные почвы, дефицит влаги, поверхностный сток.
Борта котловины	2. Вдоль конусов и шлейфов выноса	Гравитационно-склоновые, склоновый водно-эрозионный процессы: обваливание, осыпание, оползание, частичное уничтожение ценозов
Борта котловины	3. Поперек террасированной долины реки	Береговой и флювиальный процессы; денудирующая и аккумулятивная деятельность водных течений, эрозионно-аккумулятивная деятельность временных водотоков, градиенты влажности, аллювиальности.
Днище котловины	4. Вдоль склонов останцовых гор	Физическое выветривание, гравитационные склоновые процессы, первичный субстрат, пленочные почвы, катастрофы...
Днище котловины	5. Вдоль барханоидов	Эоловые процессы, периодическая подвижность субстрата, отсутствие сформированных почв.
Днище котловины	6. Вдоль озерной депрессии	Береговые процессы: абразивная и аккумулятивная деятельность, сульфатное засоление, периодическое затопление.

От себя можем добавить, что основные варианты рядов растительности будут определять и состав, и амплитуду этих явлений. Естественно, что в пределах мезокатен характер растительности определяется далеко не одним фактором, однако, одно из условий нередко доминирует; в силу чего соответствующие ряды могут быть отнесены к литогенным, гидрогенным и т.п., иногда эти ряды

имеют сукцессионное значение (Сочава, 1978). Нетрудно заметить, что наиболее контрастными по своим условиям являются:

- 1) литогенные катены, где доминируют гравитационно-склоновые процессы;
- 2) псаммогенные катены (барханоиды), с превалирующими эоловыми процессами;
- 3) аллювиогенные катены речных долин с сочетанным действием береговых процессов и градиента влажности;
- 4) аллювиогенные катены соленых озер, где на первое место по важности выходит фактор засоления.

Эти четыре контрастных типа катен связаны между собой мезокатенными переходного характера, что, естественно, отражается на растительности. Поэтому в действительности все сообщества в экологических рядах имеют тесные взаимосвязи, как в пространстве, так и с точки зрения видов, их составляющих. Этим обеспечивается функция целостности растительного покрова.

Таблица 3

Основные типы мезокатен Тувинских котловин в соответствии с особенностями рельефа и основными процессами рельефообразования.	
1. Автоморфные катены:	
1.1. Литогенные катены	
1.1.1. Литогенные катены скальных склонов горных систем, окаймляющих котловины.	
1.1.2. Литогенные катены останцовых гор в пределах самих котловин.	
1.1.3. Проллювио-деллювиогенные катены в пределах предгорных или останцовых шлейфов выноса.	
1.2. Псаммогенные катены	
1.2.1. Псаммогенные катены в пределах эоловых песчаных массивов	
2. Гидроморфные катены:	
2.1. Аллювиогенные катены речных долин	
2.1.1. Аллювиогенные катены речных долин бортов котловин (нижняя граница лесного пояса; в степном поясе)	
2.1.2. Аллювиогенные катены речных долин в подгорной части котловин	

2.1.3. Аллювиогенные катены речных долин континентальных дельт
(Авто-гидроморфные катены переходного характера).

2.1.4. Аллювиогенные катены речных долин в днище котловин

2.2. Аллювиогенные катены озерных депрессий (или "галогенные")

2.2.1. Аллювиогенные катены озерных депрессий разной степени
засоления / увлажнения

Глава 2. МЕТОДЫ СБОРА И АНАЛИЗА МАТЕРИАЛОВ

2.1 Методы сбора материала и его объем

Исследование пространственно-временных рядов степных фитоценозов Тувинских котловин осуществлялось в рамках Международной Программы Биосферного Мониторинга «Эксперимент Убсу-Нур» с 1989 г. по 1991 г., а также при проведении плановых работ по обследованию территории заповедника «Убсунурская котловина» ЦСБС СО РАН в 1994 – 95 г.г., в составе одноименных экспедиций.

Для осуществления цели данного исследования было намечено 42 геоботанических профиля, охватывающих пространственно-временные ряды растительности в соответствии с методологическими принципами (Титлянова и др, 1988). В качестве центральных объектов исследования были приняты пространственно-временные ряды степной растительности котловин Тувы. Наиболее достоверное представление о характере распределения сообществ и их связях с физической средой дают комплексные профили, пересекающие основные элементы рельефа исследуемого региона (Нешатаев, 1987). Данные взгляды в многочисленном спектре геоботанических методик максимально соответствуют методам натурного моделирования (Пивоварова, Стебаев, 1987), используемого автором в качестве основы. Поскольку специфика сложения рядов зависит напрямую от типа мезокатен, выбор модельных геоботанических профилей, максимально полно отражающих разнообразие экоклин (Уиттекер, 1980), соответствовал наиболее распространенным, типичным в условиях аридных котловин степным катенам автоморфных и гидроморфных рядов (табл. 3). Таким образом, намеченные и исследованные 42 геоботанических профиля полностью охватили все разнообразие экоклин данного ботанико-географического региона (табл.4):

Таблица 4

Краткая характеристика объема исследованного материала

Тип катены, район исследования	Число профилей	Число описаний
Литогенные катены скальных склонов (в пределах северного и южного макросклонов хр. Восточный Танну-Ола)	4	40
Литогенные катены останцовых гор (в пределах островных гор в окрестностях оз. Тере-Холь, Убсунурская котловина)	2	42
Проллювио-делювиогенные катены в пределах предгорных шлейфов выноса (у южного макросклона хр. Восточный Танну-Ола, а также у южного склона хр. Западный Танну-Ола)	4	32

Псаммогенные катены в пределах массива песков Цугер-Элс, окрестности оз. Тере-Холь, Убсунурская котловина.	1	41
Аллювиогенные катены речных долин для консеквентных рек северного и южного макросклонов хр. Восточный Танну-Ола, а также нагорья Сангилен. (Соответственно: р.Арголик, Дурген, Хадын, Шевелиг-Хем, Хоралыг-Хем, Арысканныг-Хем, Эрзин, Улар, Бай-Гол.)	22	241
Аллювиогенные катены озерных депрессий для Центрально-Тувинской и Убсунурской котловин. (Соответственно: оз.Хадын, Сватиково (Дус-Холь), Кош-Холь; Тере-Холь, Бай-Холь, Шара-Нур)	9	58
Общее количество:	42	454

В результате было получено и вовлечено в анализ 454 полных геоботанических описания. Типическая выборка учетных площадок в рамках одного геоботанического профиля проводилась в соответствии со следующими критериями. Во-первых, учетная площадка включала в себя достаточно однородный участок как с точки зрения количественного, так и с точки зрения качественного состава видов. Во-вторых, учетная площадка соответствовала критерию геоморфологической однородности. Площадь участка описания выбиралась в соответствии с установленными стандартами: 100 м² для травянистых фитоценозов, при исследовании кустарниковых и древесных ассоциаций брались площади до 400 м², что, в общем, соответствует площади выявления для ассоциаций подобных типов растительности (Воронов, 1973). В том случае, когда размер описываемых ассоциаций был явно меньше установленных размеров, этот фрагмент растительности описывался целиком (например, растительность трещин, аккумулятивных микроучастков в пределах скальных склонов и т.д.).

Для изучения особенностей сложения пространственно-временных рядов, кроме стандартных способов описания растительных сообществ, таких как метод косвенного учета (определение проективного покрытия видов), были выбраны и прямые численные характеристики. Эти методы должны были удовлетворять следующим требованиям: не занимать большого количества времени и позволять в полевых условиях собрать достаточный для предстоящего анализа объем полевых данных. Именно поэтому был выбран числовой метод прямого учета – учет экземплярной насыщенности (Полевая геоботаника, 1964). Сочетание этих двух характеристик позволило оценивать и роль каждого вида в сложении фитоценоза (учет проективного покрытия растений), и реализацию репродуктивных возможностей вида (учет экземплярной насыщенности). Проективное

покрытие видов определялось с учетом ярусного перекрытия. Экземплярная насыщенность видов определялась на участках площадью 1 м², в трехкратной повторности, при чем эти участки в пределах общей площади описания выбирались типически, на основании наибольших отличий друг от друга, что позволяло охватить максимально полно различные фрагменты описываемого фитоценоза. Объем счетной единицы соответствует принципам их определения при анализе ценопопуляций (табл.5).

Данные по флористическому составу обследованных фитоценозов (всего 415 видов) подтверждены 585 гербарными листами. Латинские названия высших сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова (1981, 1995) , при определении использовались Определитель растений Тувинской АССР (1984) и Флора Сибири (1987 - 1990). Работа по определению растений проводилась при содействии сотрудников гербария ЦСБС СО РАН д.б.н., проф. И.М. Красноборова, к.б.н. В.М. Ханминчуна, к.б.н. М.Н. Ломоносовой, к.б.н. Д.Н. Шауло, а также ст.преп. каф.ботаники и экологии НГПУ Л.Б. Мильчаковой, которым автор выражает искреннюю благодарность.

Таблица 5.

Выделение счетной единицы (элемента) для биоморф с разными типами пространственной структуры (по: Заугольнова и др., 1988).

Типы биоморф	Краткая характеристика	Объем счетной единицы
1. Моноцентрические растения	Взрослые особи характеризуются тем, что корни, побеги и почки возобновления сосредоточены в единственном центре , который является источником разрастания. Вегетативно неподвижные и малоподвижные виды: стержнекорневые, кистекорневые с укороченным ортотропным корневищем, плотнодерновинные, травы; аэроксильные кустарники и большинство деревьев.	Счетная единица – все растение, 1 особь.
2. Неявнополицентрические растения	Взрослые особи имеют несколько слабо различных центров сосредоточения корней, побегов и почек возобновления. Это короткокорневищные и некоторые кистекорневые, рыхлодерновинные травы; некоторые древесные растения.	В качестве счетной единицы используется партикула.
3. Полицентрические растения	Взрослые особи имеют несколько явно выраженных центров сосредоточения корней, побегов и почек возобновления, соединенных между собой гипогеевыми корневищами, столонами, плетями и т.д. К этому типу относятся длиннокорневищные, столонообразующие, корнеотпрысковые, наземноползучие растения.	До начала вегетативного разрастания в качестве элемента выступает особь целиком, после разрастания – парциальный куст или побег в пределах особи.

2.2 Методы анализа материала

При сборе первичного полевого материала использовался метод типической выборки, поэтому дальнейшая обработка материала и последующий анализ проводились в соответствии с общими принципами кластерного (нодального) анализа, сочетающего в себе выделение однородных групп, как видов, так и сообществ. Конечным итогом этого метода является выделение максимально гомогенных групп сообществ с достаточно однородными характеристиками - составление «шкалы зрелости» степных фитоценозов Тувинских котловин (Нешатаев, 1987).

- 1) Видовой анализ проводился с целью создания частной экологической классификации биотопических комплексов (БК) растений, изначально разработанной для беспозвоночных животных И. В. Стебаевым (1971). Адаптированная для растительных организмов классификация БК позволяет определить не только биотопическую приуроченность видов, но и видовые особенности на количественном уровне.
 - а) Максимальные показатели проективного покрытия для вида отражают интенсивное развитие данной ценопопуляции, поскольку соответствуют успешному освоению внутреннего пространства фитоценоза за счет развития наибольшей площади ассимиляционных тканей; а максимальные показатели экземплярной насыщенности вида отражают экстенсивное развитие за счет простого увеличения числа побегов.
 - б) Динамика соотношения проективного покрытия и экземплярной насыщенности для отдельных ценопопуляций вида и, в целом, для фитоценоза, отражают энергетические принципы экстенсивного и интенсивного развития. Эти принципы являются отражением их «поведения» по отношению к потоку энергии (Печуркин, 1988).
- 2) Разработка классификации биотопических комплексов растений состояла из следующих этапов:
 - а) Данные по видам растений, проективное покрытие (ПП) и экземплярная насыщенность (ЭН) были внесены в индивидуальные видовые матрицы, где по горизонтали располагаются геоботанические профили (продольные сечения катен), а по вертикали – точки аналогичной геоморфологической природы. После внесения видовых данных стало возможным получить общую картину распределения вида в исследуемом районе, или матричный ареал (МА).
 - б) Группировка видов на основании схожести их МА позволила получить биотопические комплексы растений.

- с) Для выявления внутренней структуры МА были сделаны обработка и анализ численных данных. Для каждого вида была вычислена преференция (предпочтение) – показатель комфортности вида в данном биотопе. Преференция свидетельствует о степени реализации вида в конкретных условиях (Стебаев И.В., 1986) и вычисляется следующим образом:

$$\begin{aligned} \text{Для видового ПП: } P_{\text{пп}} &= (\text{ПП}_x / \text{ПП}_{\text{max}}) \times 100\% \\ \text{Для видовой ЭН: } P_{\text{эн}} &= (\text{ЭН}_x / \text{ЭН}_{\text{max}}) \times 100\% \end{aligned}$$

Где: $P_{\text{пп}}$ - преференция вида по проективному покрытию, ПП_x - проективное покрытие вида в данной точке, ПП_{max} - максимальное зафиксированное проективное покрытие данного вида в типичных сообществах; $P_{\text{эн}}$ - преференция вида по экземплярной насыщенности, ЭН_x - экземплярная насыщенность вида в данной точке, ЭН_{max} - максимальная зафиксированная экземплярная насыщенность данного вида в типичных сообществах.

- д) Поскольку $P_{\text{пп}}$ и $P_{\text{эн}}$ не всегда совпадали для вида в одной точке, было вычислено отношение $P_{\text{пп}}$ к $P_{\text{эн}}$ (по устному сообщению В.В. Молодцова). Таким образом был введен коэффициент пластичности ($K_{\text{пл}}$):

$$K_{\text{пл}} = P_{\text{пп}} / P_{\text{эн}}.$$

- е) В результате анализа значений коэффициента пластичности была выявлена внутренняя структура МА каждого вида, что позволило ввести дополнительный критерий для определения БК. Схожие значения и расположение $K_{\text{пл}}$ в матрице отражают схожие способы реализации данных растений в конкретных фитоценозах, а амплитуда крайних значений данного коэффициента устанавливает пределы пластичности вида (Гижицкая, 1995).
- 3) Общая жизненная стратегия видов растений, формирующих пространственно-временные ряды степной растительности котловин, может быть охарактеризована с точки зрения частной фитоценотической классификации жизненных типов (ЖТ). Эта классификация создана на основании способов формирования и результирующей структуры площади обитания отдельных растений.
- а) В основе создания данной системы ЖТ лежит предварительное эколого-морфологическое описание растений в соответствии с принципами И. Г. Серебрякова (1962)
- б) В процессе выделения диагностических признаков и основных единиц создаваемой частной классификации использовались подходы к определению способов формирования и структуры площади обитания растений, выделенные Г.М. Зозулиным (1968).

- 4) Анализ сообществ представлял собой последовательную обработку, состоящую из следующих этапов:
- a) Эколого-фитоценотический анализ путем таблиц сортировки на основании предварительно выделенных в поле пространственно-временных рядов - мезокомбинаций (Грибова, Исаченко, 1972). Все описания систематизируются по принципам натурного моделирования (Пивоварова, Стебаев, 1990).
 - b) Установление диагнозов ассоциаций (Лукичева, Сабуров, 1971), а именно: выделение средних данных по всем признакам растительности и среды из суммы описаний ассоциаций, занимающих аналогичные катенные позиции одного типа мезокатен (обоснование выбора параметров и алгоритма диагноза см. гл. 4.1).
 - c) Выделение и сравнение спектров ЖТ и БК на основании доли участия (средней доминанции) в сложении фитоценозов для полученных типичных ассоциаций в пространственно-временных рядах разных вариантов.
 - d) Обоснование шкалы зрелости (Маргалеф, 1992) для серийных фитоценозов изученных рядов растительности, на основании полученных интегральных показателей сообществ и режима естественных нарушений биотопов, определяемого катенной позицией.
- 5) Для выполнения этого объема работ использовались компьютерные методы обработки результатов: программный комплекс, обобщающий полевые сборы (база данных, блок диаграмм) рассчитанный на работу под управлением оболочки "Windows" и, соответственно, подчиняющийся требованиям, предъявляемым к графическому интерфейсу программ этого типа, а также Microsoft Excel (Ботт, 1997). Вспомогательные макросы составлены инженером программистом кафедры ботаники и экологии НГПУ А.В. Сипко, которому автор выражает искреннюю благодарность.

Глава 3.

ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ И ИНТЕРПРЕТАЦИИ ОСОБЕННОСТЕЙ СЛОЖЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

3.1 Определение пространственно-временных рядов растительности как самостоятельных объектов изучения

Эпоха В.В. Докучаева в почвоведении и К. Раункиера в геоботанике утвердила традицию изучения так называемых характерных природных объектов. Влияние неровностей рельефа, склоновых процессов старались по возможности исключить (Экосистемы в критических состояниях, 1989). В этом смысле, введенное в геоботанику Г.Н. Высоцким (1909) понятие плакора имело большое значение, поскольку именно там формируется типичная, однородная растительность, ключевой предмет для геоботанических классификаций. Растительный покров «возвышенного плато» находится в состоянии равновесия, поэтому характеризуется относительно более стабильными (и показательными) параметрами на достаточно большой, как правило, площади. Именно такие эталонные объекты и использовались для разрешения вопросов классификаций растительности. Показательно, что понятия Г.Н. Высоцкого (1909) «плаккат» (низменное плато, имеющее неглубокий сток) и «абрупт» (крутой склон от плакора к плаккату) не привились так широко в геоботанической литературе (Александрова В.Д., 1969), поскольку растительный покров этих местообитаний не обладает эталонными свойствами. В области изучения структуры растительности В.В. Мазинг (1969) рекомендует разрешать вопросы идентификации биосистем (в данном случае – единиц фитоценоотического порядка) по модельным объектам – «зрелым», «выработавшимся», «узловым», «типичным».

При любых попытках привести в систему разнообразие жизни существует необходимость использования на первых этапах типологического подхода, который

позволяет создать первую, простую и контрастную «схему-путеводитель» в сложнейшем спектре изучаемых объектов. Понятно, что такая схема всегда несовершенна, содержит множество ошибок вследствие «огрубления», но неизбежна, как первая ступень лестницы научного познания. По мере дальнейшего изучения становится понятным, что существуют объекты переходного характера, не встраивающиеся в предложенную схему, и их гораздо больше, чем «типов» в схеме. Тогда возникает континуальный подход, в широком смысле этого слова. В геоботанике это произошло в первой трети XX века (Шеляг-Сосонко и др., 1991). В некотором смысле этот переход в геоботанике напоминает переход от типологической к политипической концепции в учении о виде. Разница заключается в объектах: учение о виде оперирует на уровне организма и популяции, геоботаника – на уровне растительного сообщества и растительного покрова.

Широкое использование типологического подхода связано и с тем, что существовала необходимость создания классификаций растительности обширнейших географических регионов. Эти первые классификации создавались под давлением чисто практических потребностей – необходимости давать названия различным формам растительных сообществ и идентифицировать их. Естественно, что для выполнения таких масштабных целей очень важно создать методику исследований, которая позволила бы выявить в первую очередь наиглавнейшие черты растительности для каждой природной зоны, каждого ботанико-географического региона. Выделение в пределах региона «типичной» растительности на выровненных участках с выработанным почвенным профилем (плакоре) позволяет это сделать. Исследование наиболее «равновесного», спокойного состояния изучаемого объекта (растительности) в разных условиях (регионах) делает сравнимыми получаемые данные. Изучение растительности только на плакорах позволяет исключить «экологический шум» (влияние неровностей рельефа, микроклимата и т.д.) и приближает точность исследований до необходимого уровня. Геоботанические работы подобного типа позволили получить первую, наиболее общую информацию об изучаемом объекте – растительности земного шара. Однако естественный ход развития геоботанической науки включал в себя более глубокое и полное исследование, как внутренней структуры растительного покрова разных территорий, так и его фундаментальных свойств и функционирования. Для понимания функционирования растительного покрова как единого целого, необходимо исследование не только эталонных фитоценозов, но и

всего множества растительных сообществ, группировок, «имеющих место быть» в изучаемом регионе, т.е., исследования пространственной структуры растительности.

Исследование растительного покрова как целого, во всем его многообразии, приводит к пониманию этого ключевого объекта геоботаники как сложной, иерархически организованной, многомерной системы, обладающей структурностью, выраженной в пространстве. Описание пространственной структуры растительности является продолжением традиций исторически первого способа исследования биологических объектов – субстратного подхода, использующего язык морфологии. В соответствии с иерархией уровней живого существует иерархия субстратных подходов в исследовании ботанических систем (рис.1).



Рис.1 Схема принципов анализа пространственной структуры по работе В.В.Мазинга, (1969)

Одной из важнейших вех геоботаники второй половины XIX века считается описание комплексов растительных сообществ, сделанное австрийским геоботаником Дж. Лоренцом (Трасс, 1976). Лоренц выделял комбинации и комплексы

растительности при описании болот (Александрова, 1969). Его работа входит в число первых геоботанических исследований, направленных на изучение пространственной структуры растительного покрова, когда основным объектом исследования являются не отдельные фитоценозы, а их сочетания. Как подчеркивает Г.И. Дохман (1954), это является закономерным, ведь растительность болот составлена из комплексов ассоциаций и их фрагментов. В таких сочетаниях фитоценозов трудно выделить эталонные, типичные объекты. Становится понятным, что для того, чтобы адекватно отразить свойства такой растительности, важно показать, как сочетаются эти фитоценозы и их фрагменты, с чем это связано, как они взаимодействуют между собой. Не секрет, что особенности объектов во многом определяют построение исследователями новых гипотез, теорий, концепций, интерпретирующих их строение (структуру) и функционирование. Изучение комплексности – первый шаг на пути к пониманию структурности, а значит, цельности растительного покрова. При быстрых сменах растительных сообществ в пространстве исследователь неизбежно приходит к применению сравнительного анализа – единственно возможного пути для понимания места каждого фитоценоза как элемента в системе растительного покрова.

В настоящее время существуют обстоятельные литературные сводки, освещающие спектр геоботанических исследований подобного направления (Дохман, 1949; Александрова, 1969; Грибова, Исаченко, 1972; и др.). Используя информацию данных сводок, можно выделить первичные истоки изучения пространственной структуры растительного покрова как ключа к пониманию его целостности.

В отечественной геоботанике элементы изучения структурности (комплексности) растительного покрова встречаются в ранних работах (Борщов, 1865, Костычев, 1886, Богдан, 1900). Но именно с вышедшей в свет в 1907 году работы Б.А. Келлера и Н.А. Димо «В области полупустыни» в геоботанике утверждаются такие новые понятия, как комплекс и экологический ряд. Б.А. Келлер первым из ботаников перенес понятие комплексности почв на растительность. "Комплекс Келлера" (Дохман, 1954) – это комплекс ассоциаций или их фрагментов, физиономически резко отличающихся, пространственно ограниченных друг от друга в мозаичном или поясном порядке. Особое внимание этим ученым было уделено понятию «экологический ряд», он считал, что ряды «позволяют с большей тонкостью следить за изменением растительности в связи с изменением внешней обстановки»

(цит.по: Трасс, 1976). Именно благодаря сравнительному подходу при изучении растительности Б.А. Келлеру удалось отметить ее индикационное значение в диагностике «...окружающих условий вообще и почвенных в частности...» (там же). Важно отметить, что эти понятия были развиты Б.А. Келлером вследствие изучения полупустынной растительности, обладающей гетерогенными признаками.

В первой трети XX века, в период «кристаллизации» направлений отечественной геоботаники, в каждом из них, обращалось внимание на структурность растительного покрова (табл.6).

Таблица 6

Начало изучения пространственной структурности растительного покрова (РП)

Авторы, год; Направление в геоботанике (по А.П. Шенникову, 1937)	Используемые понятия, касающиеся пространственной структурности РП и их интерпретация.
Сукачев В.Н., 1910,1927, 1928, 1938, 1944. (комплексное, биогеоценологическое)	Комплекс ассоциаций – закономерное и часто повторяющееся чередование фитоценозов. Принципы построения эдафо-фитоценологических рядов ассоциаций в целях классификации. Фитоценологические ряды показывают соотношение между единицами растительного покрова, имеющими примерно один и тот же ранг.
Пачоский И.К., 1910 (направление социологизации растительных сообществ)	Интерпретация пространственных смен типов причерноморских степей как повторения смен во времени.
Алехин В.В., 1916,1924, 1938. (формально- морфологическое направление)	Комплекс – мозаика мелких участков различных ассоциаций, слагающих РП, связана с резкими сменами рельефа и почвенных условий. «Экологический ряд – это ряд ассоциаций, расположенных по нарастанию или убыванию какого-либо фактора. Однако в экологический ряд могут располагаться и отдельные виды растений». «Каждый комплекс представляет собой несколько экологических рядов». «Изучая экологические ряды, мы, в сущности, проводим профильные линии или закладываем профили».
Раменский Л.Г., 1924, цит.по: 1971; (направление теории подвижного равновесия)	«Экологический ряд (серия) – развертывающаяся в определенном направлении смена растительности, отражающая нарастание влажности, засоленности, энергии отложения наносов, выбитости и т.д». Экологические ряды представляют собой крупные и плавные пространственные смены внешних условий и растительности в различных направлениях, помимо неоднородности, «...т.е. мелко мозаичного чередования местообитаний, их модификаций и группировок растительности...».

Заметно, что в работах В.Н. Сукачева вопросы пространственной сопряженности топоэлементов РП рассматривались не так подробно, как в исследованиях его коллег, работающих в других направлениях. Доминанта

исследовательских интересов В.Н. Сукачева в этот период была направлена на проблемы экспериментальной геоботаники и на развитие учения о растительных сообществах (Зонн, 1987). Однако, широко известны его точное определение комплексов, и разработанные позже, методы построения эколого-фитоценологических (эдафическо-фитосоциальных) рядов с целью создания классификаций, принципы которых были опубликованы в 1927 и 1928 гг., а результаты - в 1938 (Александрова, 1969). Они представляют собой обобщенные схемы распределения ассоциаций в соответствии с их тяготением к определенным значениям экологических факторов (влажность, богатство почвы и т.д.). Построение экологических рядов ассоциаций с целью классификации представляет собой совмещение принципов ординации и типологии растительных сообществ.

В работах И.К. Пачоского, несмотря на наивный антропоморфизм, (по выражению В.Д. Александровой, 1969) содержатся идеи, намного опередившие свое время. Особенно это касается его понимания растительности и как структуры (неоднородности в пространстве) и как процесса (неоднородности во времени), а также взаимосвязи этих аспектов. Понятно, что его интерпретация пространственной смены типов степей как точной копии, «летописи» смен во времени, слишком идеализирована и проста. Упреки в умозрительности в его адрес справедливы, но генетический подход и к классификации, и к интерпретации структурности РП был шагом вперед в геоботанике того времени. Его понятия зональной, аazonальной и экстразональной растительности, введенные в геоботанику в результате экстраполяции почвоведческих терминов, логически оформили и зафиксировали понимание типичных и переходных объектов в геоботанике. Отметим также, что все эти понятия были разработаны И.К. Пачоским в результате исследования степной растительности.

В работах московской школы геоботаников того времени, возглавляемой В.В. Алехиным, большое значение уделялось изучению комплексности растительного покрова, начиная с методов геоботанического описания и заканчивая классификацией. Арсенал методов геоботанических исследований представляет собой богатейшую «палитру», однако все «оттенки» можно разделить на два основных, контрастных «цвета», которые были показаны еще В.В. Алехиным (1937): это метод участков (для гомогенной растительности) и метод экологических рядов (для гетерогенной растительности). Для метода участков всегда характерно вычленение из цельного растительного покрова отдельных образцов (либо по воле

исследователя – типическая выборка, либо «по воле случая» - репрезентативный, случайный отбор). Для метода экологических рядов характерно описание любого и каждого участка ассоциации в тесной связи с его окружением, при этом фиксируется, в какие ассоциации переходит описываемая нами ассоциация на своих границах, и каковы причины этих смен и переходов. Поскольку при использовании метода экологических рядов в центре внимания находятся смены растительных ассоциаций и соответствующих им экотопов, в процессе дальнейшей обработки описаний становится возможным сравнительный анализ фитоценозов с точки зрения их экологической сущности. Таким образом, благодаря использованию метода экологических рядов становится возможным адекватное описание комплексности РП. Очень важно, что в работах В.В. Алехина показано соотношение понятий экологический ряд и комплекс растительности. Понимание комплекса близко к первоначальному значению, определенному Б.А. Келлером (1907). Экологический ряд – это профиль, выделяемый исследователем, своеобразное сечение, срез «растительного тела». Таким образом, экологический ряд является общим методом изучения, параметром, который описывает конкретные многочисленные комплексы и сочетания растительных ассоциаций в системе РП. Экологические ряды В.В. Алехина являются, по сути дела, инструментом познания и сравнения пространственных комбинаций элементов (фитоценозов) системы (растительности), аналогично тому, как поперечные срезы осевых органов растений являются общим методом познания анатомической структуры.

Метод экологических рядов Л.Г. Раменского, созданный на основе индивидуалистической концепции, явился «родоначальником» ординационных методов и прямого градиентного анализа в геоботанике. В его работе «Учет и описание растительности» (1937) в разделе «Сравнительное изучение растительных группировок» описаны 2 типа комплексности РП и дано определение экологических рядов разной размерности.

Исходя из содержания определений комплексов и экологических рядов видно, что Леонтий Григорьевич понимал их как реальные объекты – типы пространственной структуры РП, которые отличаются характером взаиморасположения «растительных группировок», размерами. Причем для каждого типа пространственной структуры он предлагает свой метод описания. Для комплексов - это раздельное описание обилия отдельных видов в вариантах растительных группировок в общем списке. Для экологических рядов это метод

геоботанических профилей с отдельным описанием распределения отдельных видов по профилю, и синтез кривых обилия в растительные группировки. Выделение этих растительных группировок необходимо, с точки зрения Л.Г. Раменского, по чисто практическим соображениям (например, для картирования), в силу скептического отношения к реальному существованию реальных таксономических единиц растительности.

В работе «Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель» Л.Г. Раменский (1938) выделяет экологические ряды в соответствии с основными, формирующими их факторами: экологические ряды увлажнения, аллювиальности, засоленности, солонцеватости. Кроме этого были выделены динамические ряды (эколого-динамические ряды), «...являющиеся тоже экологическими, но отражающими этапы непрерывно идущей смены условий местообитания, почв и растительности». К конкретным экологическим рядам, наблюдаемым в природе, Л.Г. Раменский относит также и сборные экологические ряды, объединяющие различные участки на основе таких объективных показателей, как различная степень богатства почвы, ее засоленность и т.д. Поскольку конкретные экологические ряды являются первичным материалом, Леонтий Григорьевич предлагает правила выделения типовых средних экологических рядов, или шкал, т.е. – методику прямого градиентного анализа, реализующую, по его мнению, действительно биогеоценологический подход.

3.2 Развитие подходов к изучению и интерпретации пространственно-временных рядов растительности

Освещая тенденции развития отечественной геоботаники в период с 1945 по конец 60-х и начало 70-х гг, Х.Х. Трасс (1976) отмечает (среди прочих) наиболее выдающиеся достижения в геоботанической картографии. Именно в этой области уделяется много внимания изучению пространственной структуры растительного покрова, создаются классификации территориальных единиц (ТЕ) РП, типология пространственных сочетаний растительных ассоциаций. Оформляются концепции, объясняющие типы пространственных сочетаний, как с точки зрения ландшафтной составляющей, так и с точки зрения процессов развития растительности (Грибова, Исаченко, 1972). В работе этих авторов «Картирование растительности в съемочных масштабах» предлагаются обобщенные классификации ТЕ РП. Картография является своеобразным катализатором интенсивной теоретической работы, что

неслучайно. Технологии картирования аналогичны моделированию. При создании любой модели необходимо выделить наиболее принципиальные свойства реальных объектов и провести типологические операции. Таким образом, наиболее емкие по своему содержанию классификации ТЕ РП созданы в этой сфере геоботаники (рис.2).

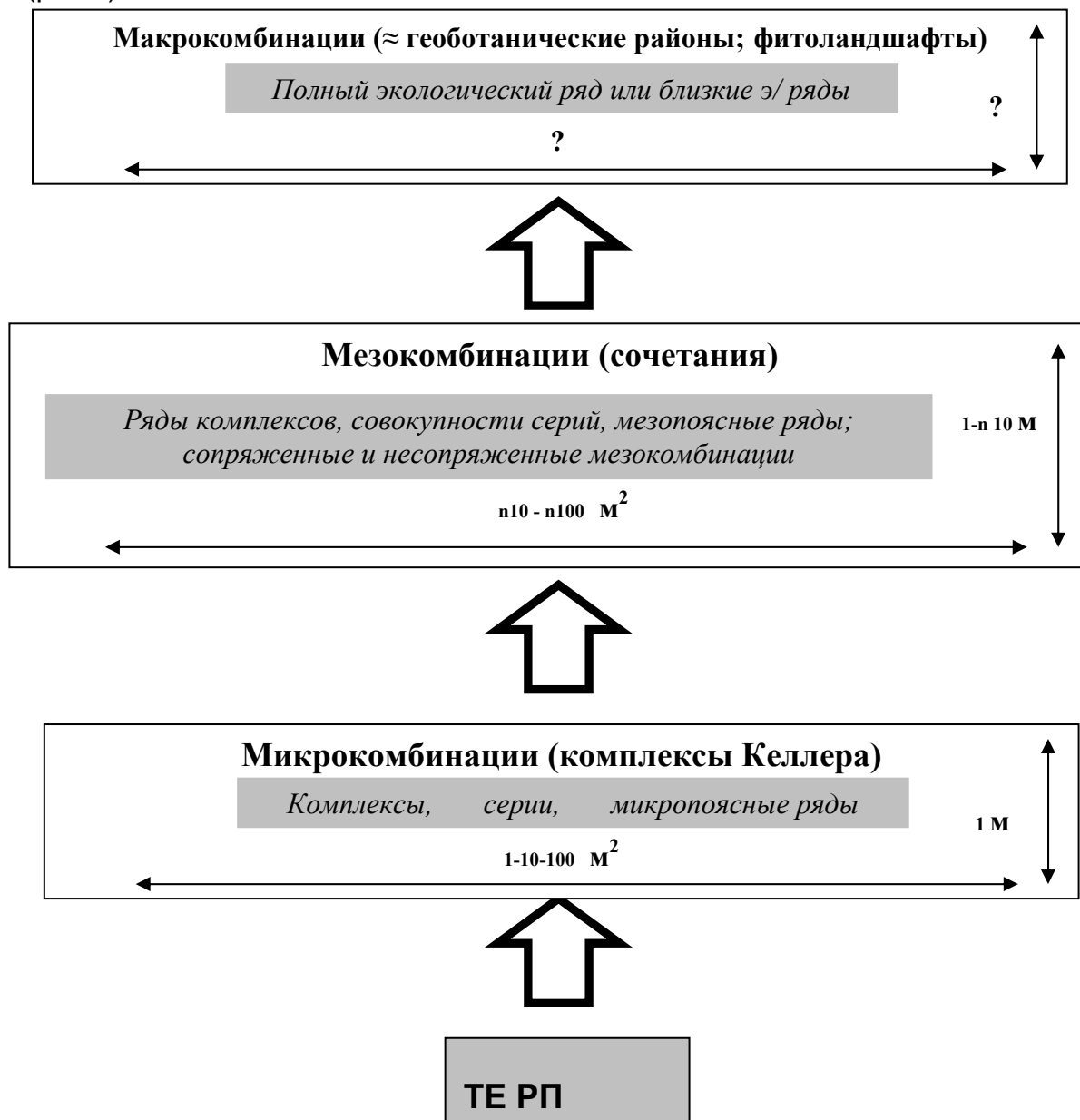


Рис.2 Схема соотношения низших ТЕ РП (по С.А. Грибовой, Т.И.Исаченко, 1972)

В хрестоматийной работе «Картирование растительности в съемочных масштабах» (1972) подчеркивается научное значение картографического метода в сфере синтеза данных о составе, структуре, типологии, динамике и истории картографируемых участков растительного покрова. В области типологии и объяснения сложения пространственных рядов растительности картирование позволяет выявить такие особенности, как взаимное расположение растительных

ассоциаций (или их фрагментов) и основные факторы, формирующие эту гетерогенность (рис.3).

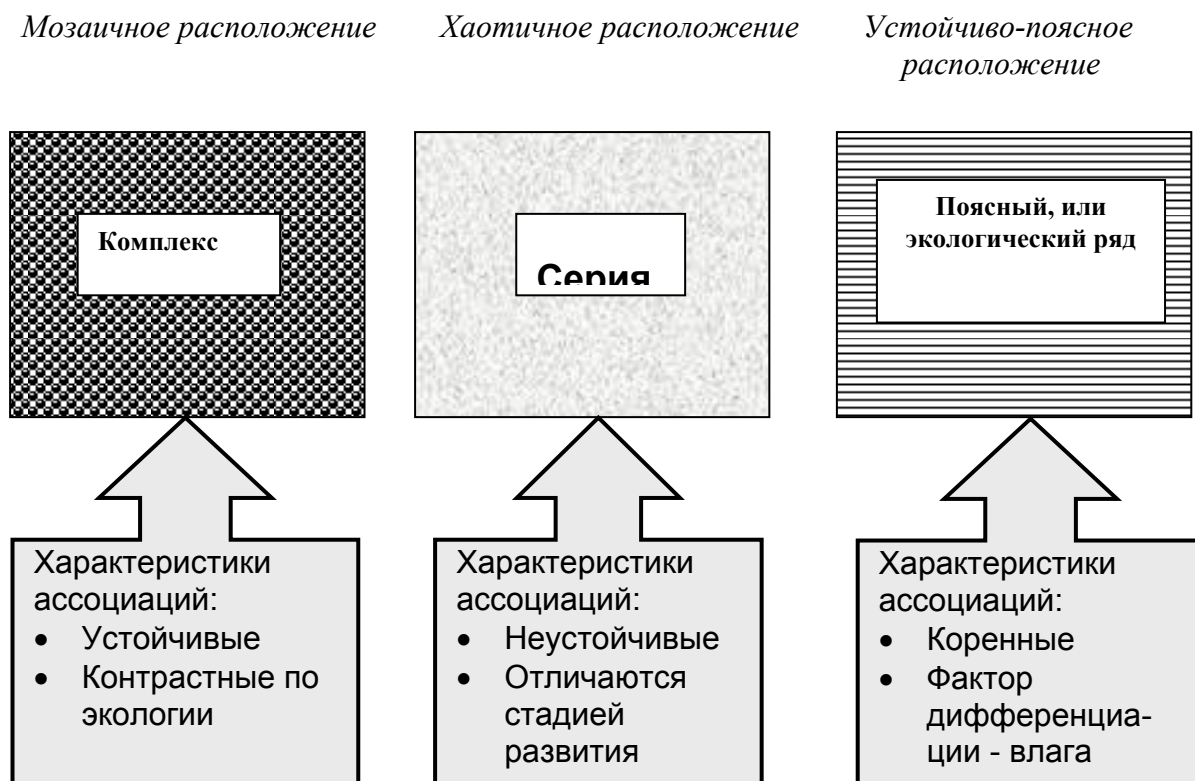


Рис.3 Схема типологии микро- и мезокомбинаций в соответствии с принципом взаимного расположения и характеристик ассоциаций (или их фрагментов) в комплексах (по: С.А. Грибова, Т.И. Исаченко, 1972)

Итак, все многообразие пространственных сочетаний можно условно разделить на три типа в зависимости от «рисунка» данных сочетаний, структурно-динамических характеристик составных элементов (ассоциаций), и в зависимости от масштаба – также на три группы. Эти контрастные типы в природе имеют, как правило, переходное воплощение, т.е., практически не встречаются в чистом виде: в поясных рядах встречаются элементы мозаичности, в комплексах могут встречаться элементы серий и так далее. Аналогично, для масштаба пространственных структур: они континуально перетекают из микрокомбинаций в макрокомбинации практически без ярко выраженных хиатусов. Вызывает затруднение оценка такого критерия, как устойчивость ассоциаций, а он является одним из важных при проведении процедур типологии. Естественно, устойчивость связана с временными параметрами ассоциаций, такими, как «экологическая история» сообществ, стадия сукцессии, на которой они находятся. Как правило, определить абсолютное время существования ассоциаций невозможно. Поэтому динамический тип для ассоциаций (рис.4),

входящих как компоненты в пространственные сочетания, приходится определять по косвенным признакам (структурно-флористическим, топологическим).



Рис.4 Схема динамических категорий естественной и антропогенной растительности (по: С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, 1972)

Информацию об относительном возрасте ассоциаций и характеристиках сукцессионных процессов могут дать физико-географические факторы и динамика ландшафта в целом. Не случайно, при проведении конкретных картографических изысканий характеристики экотопа, в условиях которых формируется тот или иной динамический тип, называются в первую очередь. В работе Т.И. Исаченко (1967), посвященной картографированию серийных и микропоясных рядов, геоморфологические параметры экотопа для того или иного участка гетерогенной растительности, назывались как одни из главных, обуславливающих характер динамики формирующихся сообществ. В качестве примера, в работе «Типология степных геосистем» (1970) для тех же динамических типов степной растительности выделены основные местоположения в рельефе как один из критериев их определения (табл.7).

Таблица 7

Соотношение динамических типов растительности и местоположения их в рельефе
(по: Типология степных геосистем, 1970)

Динамический тип	Местоположения в рельефе
Коренные сообщества	Склоны сопок, плакоры
Квазикоренные сообщества	Аккумулярующие склоны с солонцеватостью грунтов
Серийные сообщества	В неустойчивых положениях, вершинные и привершинные поверхности сопок, останцы (литоморфные серии); днища падей, прилегающие к ним аккумулярующие склоны, где преобладают процессы эрозии и аккумуляции (полугидроморфные группировки)

Методика изучения динамики растительности с помощью эколого-динамических рядов использующаяся А.А. Крауклисом (1969) и Ю.О. Медведевым (1971), опирается, в первую очередь, на строгую привязку к направлению динамики физико-географических процессов этого ландшафта. Действительно, метод изучения пространственных рядов растительных сообществ позволяет путем сравнительного анализа геоботанических материалов составить представление о временных (сукцессионных) рядах этих сообществ. Но подобные представления возможны только в случае подробного анализа физико-географической среды, инициирующей изменения в растительных сообществах, и, следовательно, ход сукцессий.

Для исследования особенностей физико-географических процессов необходимы исследования в ландшафтных масштабах. Концепция геосистем В.Б. Сочавы (1978), основанная на системном подходе, расширяет возможности познания структуры растительности как результата ее развития в условиях конкретной географической системы.

В.Б. Сочава «возвращает» понятие климакса Клементса в первоначальную сферу географической и физико-географической экологии, по Х.Коулсу: «Серийные ряды и ряды трансформаций в своем движении по направлению к материнскому ядру, в некотором смысле, подобны сукцессионным рядам Ф. Клементса и географическим циклам Дэвиса. Однако они являются открытой системой, а не замкнутым кругооборотом». Смысл изучения экологических рядов растительности (факторально-динамические ряды), по мнению В.Б. Сочавы – сравнение, «фациальный анализ геохоры». Поскольку натурные ряды многофакторны (один биогеоценоз сменяет другой по профилю под воздействием нескольких условий), рекомендуется построение рядов сопряженных фаций по факторальному или динамическому принципам. Однако, можно допустить, что одно из условий натуральной смены биогеоценозов может доминировать, и тогда, в соответствии с

определяющим фактором, можно выделять литогенные, гидрогенные, сукцессионные и др. ряды. В.Б. Сочава считает, что первый пример абстрактного графа (графического построения рядов) - классическая схема эколого-эдафических рядов ельников В.Н. Сукачева. Подобные факторальные ряды возможно изучать наиболее полно, естественно, в объеме низового природного региона (НПР).

Низовой природный регион является средой для мезофитоценохор, в пределах которых и выделяются факторальные ряды, как профильные линии, отражающие спектр изменений биогеоценоотического и, в частности, растительного покровов. Вообще, в соответствии с концепцией геосистем, можно определить иерархию сред и объектов:

- Мельчайший **объект** – элементарный геомер (БГЦ), его первичная среда – элементарная геохора. Геохора, состоящая из БГЦ-в, является средой.
- Макрогеохоры, как **среда**, адекватная низовому региональному фону, служит средой для всех подразделений топологической размерности.

Принципы устройства региона, по В.Б. Сочаве, соответствуют общим свойствам систем, таким как целостность, структурность: почти всегда регион имеет ядро и внешнюю часть, и ядро соответствует эталонной геохоре НПР.

Общие положения концепции геосистем вскрывают те факторы, которые определяют целостность пространственных рядов, а значит их свойства как микросистем, с одной стороны, и как отдельные функциональные блоки географической системы – ландшафта. Сравнительно-географический метод открывает новые возможности в понимании структуры растительного покрова. Он позволяет оценить структурность РП как свойство системы более высокого иерархического уровня, чем растительность, и найти причинно-следственные связи, объясняющие ее существование. В этом же ключе разработаны экотопические элементы РП В.С. Ипатовым, Л.А. Кириковой (1997).

Таким образом, почти все авторы, работающие в области геоботанического картографирования, выделяют единицы первого, надфитоценоотического уровня структуры растительного покрова, представляющие собой пространственные сочетания сообществ (комплексы, эколого-генетические ряды – серии, эколого-топографические – микропоясные ряды) (Гуричева и др., 1967). Существенными признаками этих единиц являются:

1. Характер взаимного расположения сообществ, закономерности их чередования.

2. Состав фитоценоотических единиц (соотношение сформировавшихся и серийных сообществ)
3. Характер границ между сообществами
4. Особенности среды обитания и приуроченность к определенному типу рельефа.

Среди основных проблем геоботанического картографирования в последние годы выделяется разработка методов выявления синтетических пространственно-временных категорий растительности, отражающих основные процессы в природной среде. Необходимая для этого процедура выделения динамических категорий растительности, как правило, основывается на косвенных признаках. К ним можно причислить: эдификаторную роль отдельных видов и синузий, возрастную структуру популяций, пространственное строение сообществ, их полночленность, участие экологических и широтно-географических групп видов (собственно фитоценоотические критерии); элементы рельефа, степень сформированности почв (приуроченность к типам местообитаний). Сочетание динамической диагностики отдельных сообществ с установлением характерных форм неоднородности (ряды, комплексы, сочетания) позволяет получить отображение пространственно-временных отношений на крупномасштабных геоботанических картах (Ильина, 1992).

Особое место в современном картографировании занимают работы С.С. Холода (1988, 1991, 1993, 1995), основывающиеся на использовании представлений о катенарной дифференциации склонов для анализа склоновой растительности как единого эволюционно-биогеоценотического ряда (применительно к подзоне субарктических тундр Чукотки). Эти единые эволюционно-биогеоценотические ряды используются как картируемые единицы крупномасштабной геоботанической карты. На карте также отражаются характеристики ценотической связи между рядами и направления биогеоценотической работы растительности в данных системах (Холод, 1995). Процесс, интегрирующий растительность склонов – «континуализация» – позволяет рассматривать этот объект как целостную систему – «фитокатену» (Холод, 1991). Таким образом, картируемые единицы отличаются друг от друга линиями смены характера и направления биогеоценотической работы. Такой подход позволяет, по мнению автора, произвести «оценку эволюционно-динамического состояния растительности на фоне современной эпохи горообразования и пенепленизации рельефа». Данный метод выделения единиц растительности на основании принадлежности к катене, открывает новые стороны в

исследовании функционирования растительного покрова как единого целого. Как справедливо отмечали С.А. Грибова и Т. И. Исаченко (1972), развитие и уровень картографии растительности, зависят от состояния геоботанической науки в целом. Интенсивное развитие структурно-динамического и биогеоценотического подходов в картировании РП стало возможно только во второй половине XX века, когда уже были созданы эколого-географический и филоценогенетический подходы к рассмотрению растительности В.Б. Сочавы, концепция биогеоценологии (Сукачев В.Н. 1942, 1944, 1945) и ее основные методы (табл.8).

Таблица 8

Направления, традиции и школы в отечественной геоботанике для середины 70-х гг., занимающиеся проблемой изучения пространственно-временных рядов (ПВР) растительности (по: Трасс Х.Х., 1976)

Направление	Базовая методико-теоретическая установка	Подход к изучению ПВР РП.
Биогеоценотическая школа В.Н. Сукачева	Биогеоценология. Комплексные биогеоценологические исследования.	Создание структурно-кинетических моделей взаимосвязи БГЦ.
Ландшафтно-филоценогенетическая школа В.Б. Сочавы	Учение о геосистемах, Структурно-динамический подход к картированию РП. Метод комплексной ординации (МКО).	Построение факторально-динамических рядов.
Школа экологической ординации Л.Г. Раменского	Правила непрерывности РП, экологической индивидуальности растительных видов, многомерности РП.	Метод экологических рядов растительности для создания экологических шкал видов.
Картографическое направление С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко и др.	Структурно-морфологический подход в геоботанической картографии	Классификации пространственных сочетаний растительных сообществ.

В таблице отражены только те направления, в сфере которых изучались проблемы отражения пространственной структуры РП.

Для геоботаники, как комплексной науки, характерны традиции тесной взаимосвязи с комплексом геолого-географических и биоэкологических наук. Симптоматичен тот факт, что учение о биогеоценозах, созданное В.Н. Сукачевым, называлось им наукой отчасти географической (Зонн, 1987). Положенный в основу биогеоценологии системный подход к познанию природных объектов универсален, он позволяет привлекать к биогеоценологическим исследованиям различных специалистов, что доказывает комплексный характер этой науки.

В сфере биогеоценологии разрабатывались вопросы межбиогеоценозных связей, позволяющих понять природу функциональной целостности пространственных сочетаний растительных сообществ (проблемы биогеоценологии, 1973). Еще в работах В.Н. Сукачева обращалось внимание на тот факт, что

биогеоценоз (БГЦ) обладает определенным типом обмена веществом и энергией, как между составляющими его компонентами, так и между граничащими биогеоценозами. В работе Н.В. Дылиса (1973) раскрываются основы и значение этих взаимодействий, которые выражаются «...во взаимном обмене метаболитами, энергией и живыми организмами или их зачатками, [эти связи] играют роль важнейшего механизма, который обеспечивает как глобальную целостность биогеоценотической оболочки Земли, так и связанность ее отдельных крупных частей». Таким образом, существует два уровня изучения биогеоценозов: внутри- и межбиогеоценозный. Межбиогеоценозный уровень изучения позволяет раскрыть существенные стороны сложения пространственных рядов растительности, объясняя функциональную, «процессную» природу связей между граничащими растительными сообществами, как автотрофными блоками биогеоценозов. В этом смысле работа Ю.П. Бялловича (1973), посвящена анализу структурно-кинетического плана систем биогеоценозов, выраженных в природе в виде разного рода сочетаний отдельных БГЦ в пространстве, функционально взаимодействующих между собой. Любой и каждый БГЦ обладает следующими чертами строения:

1. Латеральная дифференциация БГЦ на парцеллы.
2. Радиальная дифференциация БГЦ на биогеогоризонты.
3. Элементарная биогеомасса – масса биогеогоризонт в рамках БГЦ
4. В БГЦ можно выделить стационали (**S**) – все покоящееся относительно границ биогеогоризонтов.
5. В БГЦ можно выделить радиали (**R**) – все движущееся из одного биогеогоризонта в другой, а также входящее в БГЦ и выходящее из него в радиальном направлении.
6. Латерали – все движущееся в биогеогоризонте из одной парцеллы в другую (**I**), а также входящее в БГЦ или выходящее из него в латеральных направлениях (**L**).
7. Множество синхронных и имеющих общий путь и на нем взаимодействующих латералей образуют биогеопоток. (рис.5)

Данный структурно-кинетический план БГЦ (рис.5) позволяет выявить параметры, определяющие вещественно-энергетическую, информационную основу построения межбиогеоценозных связей, а значит – их принципиальную схему.

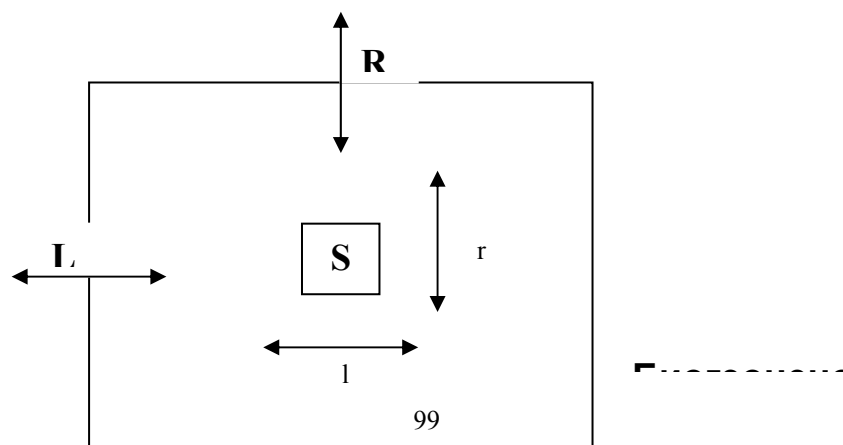
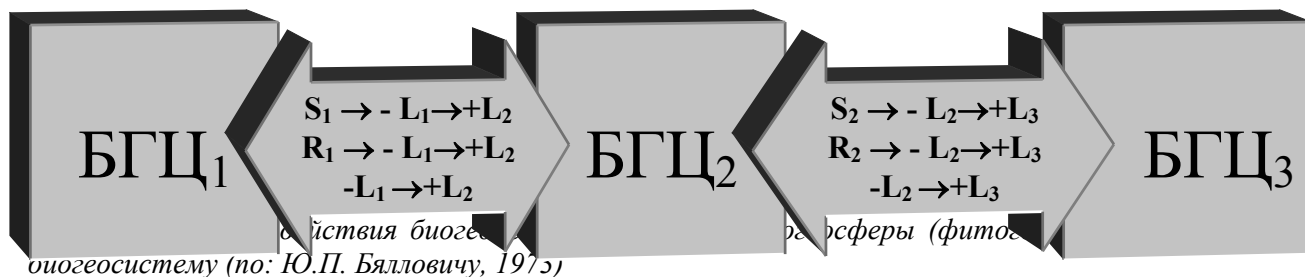


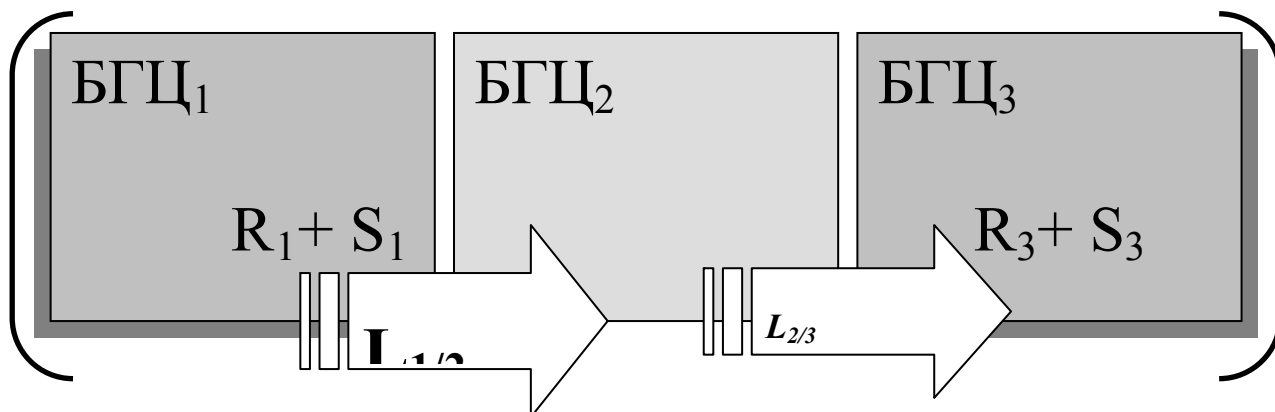
Рис. 5 Схема структурно-кинетического плана БГЦ (по: Ю.П. Бяловичу, 1973)

Поскольку границы биогеосферы совпадают с границами фитогеосферы (Лавренко Е.М., 1949), можно допустить, что для фитоценозов схема взаимосвязей будет построена аналогичным образом (рис.6).



На основании особенностей взаимосвязей между БГЦ, тропосферой и верхними горизонтами литосферы в биогеосфере можно выделять системы БГЦ: «...в систему объединяются биогеоценозы, эффективно связанные... латеральными... и формирующие относительно замкнутую ... пространственно ограниченную целостность». Системы фитоценозов соответствуют мезокомбинациям. В соответствии с данным определением Ю.П. Бяловичем были конкретизированы пять частных принципов выделения систем БГЦ, и, что важно, систем фитоценозов, как компонентов БГЦ.

1. Принцип контрастности БГЦ в системе. Чем больше различия между соседними биогеоценозами, тем больше градиенты, интенсивности и расходы связывающих их латералей и биогеопотоков, тем сильнее эти БГЦ взаимозависимы и ярче проявляется структура биогеосистемы.
2. Принцип минимума связей через границу БГС. Внешняя среда БГС состоит из других БГС, связи с ними отличны от латералей и биогеопотоков внутри системы и не имеют такого связующего значения.
3. Принцип системы взаимоуравняваемых БГЦ. Латерали организмов и их зачатков формируют самовосстанавливаемую систему сходных БГЦ.
4. Принцип кинетической законченности БГС. В биогеосистеме имеются ясно выраженные концевые БГЦ, начальные и финальные. Концевые (терминальные) БГЦ занимают кинетически крайние позиции в пространственной структуре БГЦ, все остальные БГЦ в данной системе являются срединными (рис. 7).



5. Принцип инвариантности основы структурного плана БГС (принцип константности структурного плана БГС). Основные черты структурного плана БГС устойчивее ее элементов (смены БГЦ не влияют на размещение их важнейших границ и на направление главных литоралей, а значит и на функциональное значение концевых и срединных БГЦ). Первопричина стабильности структурного плана заключается в устойчивости условий залегания, свойств и границ геологических фаций и размещения геопотоков, биогеопотоков и радиалей. Рельеф, отражает геологическое строение и геологический состав и сильно и устойчиво перераспределяет всевозможные геопотоки и радиали. В итоге именно рельеф жестко фиксирует латеральную дифференциацию биогеосферы (а значит, и фитогеосферы). Следовательно, структурный план биогеосистемы коррелирует чаще всего, с рельефом.

Нетрудно заметить, что система БГЦ в некотором смысле напоминает тип миграции веществ, которые были установлены Б.Б. Польшовым (1956), и его классификацию элементарных ландшафтов (эллювиальный, супераквальный, субаквальный), связанную с этими типами миграции. Как считает автор, задачи о целостности, упорядоченности, управлении и развитии систем БГЦ могут решаться лишь на основе построения подобных структурно-функциональных моделей БГС. Для этого необходимо выяснить, как осуществляется функциональная целостность, как БГС влияет на метаболизм отдельных БГЦ.

Развитие биогеоценологии теснейшим образом связано с изучением биологической продуктивности органического вещества. Одной из важнейших особенностей биогеоценозов В.Н. Сукачев считал постоянный обмен веществом и энергией между живыми организмами, атмосферой и литосферой. Именно благодаря организации стационарных исследований биогеоценозов были выявлены закономерности продукционных процессов для различных БГЦ, их систем, например – монографическая сводка «Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы» (1976). Интенсивность продукционно-деструкционных процессов и, в целом, режимы круговоротов зависят не только от широтного ряда зональности, но и от положения в пространственных рядах БГЦ, определяемых катенной организацией рельефа (Мордкович и др., 1985; Биологическая продуктивность травяных экосистем, 1988). Использование концепции продуктивности в исследовании пространственных сочетаний растительных сообществ может выявить новые аспекты в функциональных взаимосвязях отдельных единиц РП в ландшафте.

Многие ученые отмечают тот факт, что традиционные направления (основные положения о фитоценозе, его структуре, динамике, классификации, картировании) в содержательном отношении значительно исчерпали себя (Шеляг-Сосонко и др., 1991). Внедрение математических методов не привели к изменениям принципиального характера. Статистические методы в геоботанике лишь позволили формализовать и унифицировать процедуры типологии, классификации и ординации. Статистические методы лишь могут помочь выяснить, насколько достоверны наблюдаемые различия, и обеспечить обоснованные выводы (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969). Однако наблюдаемое в последние годы переосмысление основных положений геоботаники и фитоценологии с позиций экологии и системного подхода открывает новые возможности в понимании основных положений данных наук (Шеляг-Сосонко и др., 1991). В первую очередь это касается драматических взаимоотношений основных парадигм геоботаники

и фитоценологии: континуализма и организмизма, достигших "консенсуса" на почве системного подхода. Абсолютизация континуализма приводит к отрицанию растительных сообществ как реальных объектов и ведет к упрощению представлений о структуре растительного покрова. Абсолютизация организмизма же ведет к жестко детерминированной схеме фитоценоза, что тоже неправильно. Естественное единение этих позиций, или достижение "золотой середины" в изучении растительности возможно в соответствии с принципом множественности описания системы, и таких ее свойств, как дифференциация и интеграция (Юрцев Б.А., 1988). Тогда все методико-теоретические установки в изучении особенностей сложения факторально-динамических рядов растительности, как элементов РП ландшафта, можно представить в схематичном виде (рис. 8).

Такое представление позволяет понять, что существующие кардинально противоположные теоретические концепции, интерпретирующие строение растительного покрова, имеют право на существование. Они являются результатом разных методико-теоретических установок, а значит, отражают разные свойства изучаемого реального объекта, который неизмеримо сложнее, чем любые его интерпретации. Таким образом, достижение наиболее правдоподобного представления об изучаемом объекте возможно тогда, когда используются максимально большее количество подходов в его описании.

Используя данную схему (рис.8) в качестве системы координат, можно определить место каждой геоботанической школы и направления с точки зрения подходов в изучении РП. Например, в американской геоботанике можно проследить эволюцию взглядов от субстратно – динамического подхода Коулса и Клементса с позиций оргнизмизма - к субстратному подходу с позиций континуализма Глисона и Уиттекера. Флористический диагноз, основанный на сочетаниях характерных видов для растительных сообществ школы Браун-Бланке – информационно – субстратный подход в изучении РП. Аналогичным образом можно проанализировать развитие и взаимоотношения подходов во многих других школах. Говоря о четырех разделах геоботаники, Г. Вальтер (1982) подчеркивает, что при описании растительности определенной территории должен быть синтез различных направлений. Только многоаспектность изучения растительности позволяет рассматривать ее как часть фитогеосферы, находящуюся в динамическом экологическом равновесии.

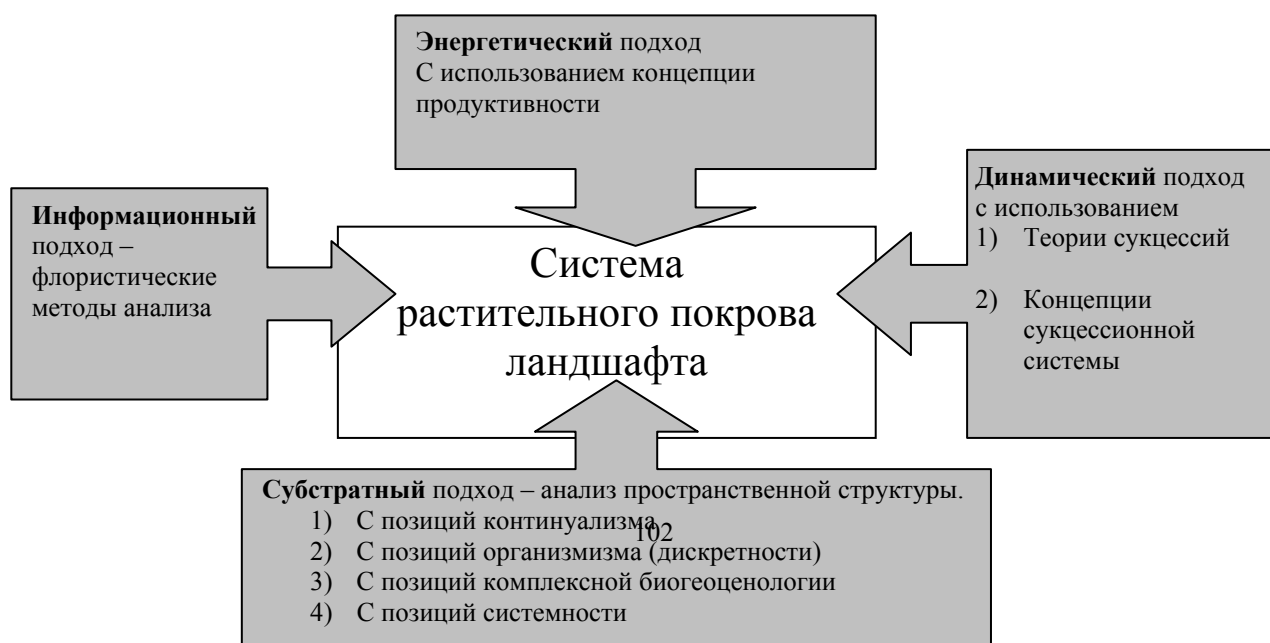


Рис.8 Схема подходов к изучению РП ландшафта (по Б.А. Юрцеву, 1988)

Действительно, информационно-флористический подход позволяет понять, какие именно виды растений вступают во взаимодействие в данном местообитании. В пределах «информационной емкости», обусловленных историей флоры, создаются конкретные сценарии заселения, развития и функционирования сообществ растений в естественном ландшафте. Энергетический подход позволяет раскрыть особенности метаболизма экосистем и, в частности, характер продукционных процессов автотрофного блока. Наиболее развитый в геоботанике субстратный подход позволяет отразить собственно «биологические» стороны в строении растительности. Количество и разнообразие субстратных методов настолько велико, что целесообразней показать их координаты, не описывая подробно каждый из них (рис.9).

Эти методы отличаются друг от друга, во-первых, иерархией объектов (от популяционно-видовых систем до систем надценотического уровня, например, растительный покров ландшафта). Во-вторых, они отличаются подходом в описании и результатом (от типологического подхода, конечным результатом которого является классификация объектов, либо градиентным подходом, итогом которого является ординация объектов в выбранной системе координат).

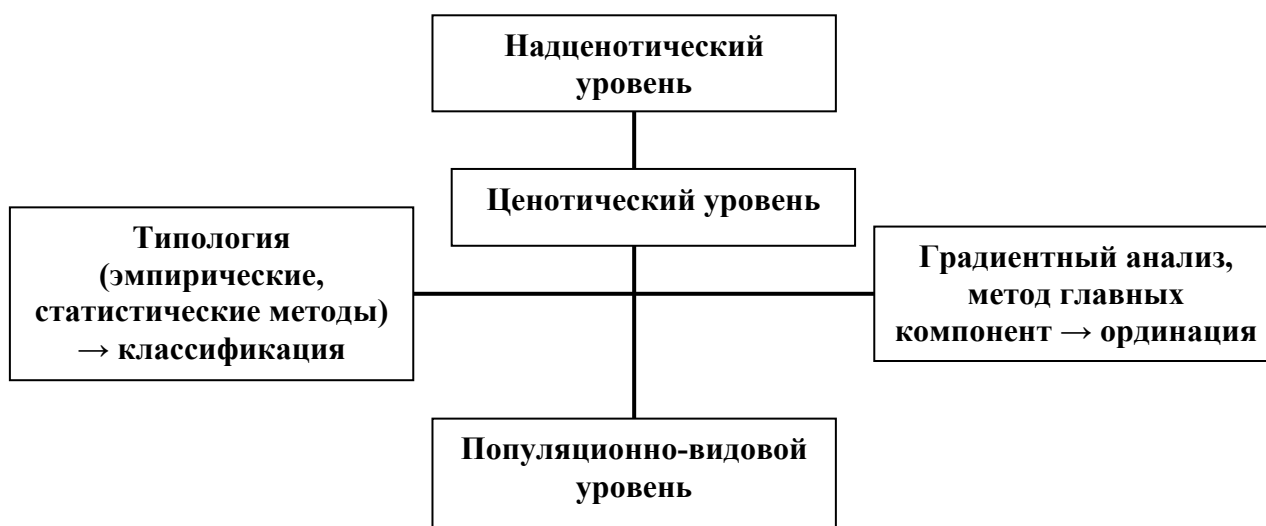


Рис.9 Схема субстратных методов описания растительности.

Наиболее проблемной является реализация динамического подхода в описании растительного покрова ландшафта. Так же, как и в сфере субстратного подхода, анализ динамики РП может проводиться и с позиции организмизма, и с позиции редукционизма. Организмистская концепция изучает развитие (сукцессии) фитоценозов как онтогенез «сверхорганизма». Этот онтогенез осуществляется как последовательное прохождение жестко фиксированных стадий, как, например, в хрестоматийном учении Ф. Клементса (рис.10).

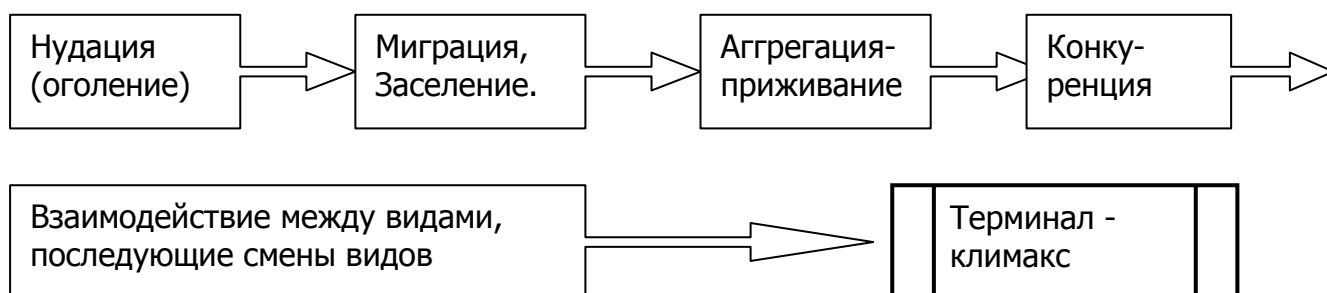


Рис.10 Стадии сукцессии по Ф. Клементсу (1916).

В этом случае для каждой стадии свойственно то или иное сообщество. С позиций индивидуалистической гипотезы сукцессия предстает как эстафета видов, от раннесукцессионных до позднесукцессионных. Тогда сукцессия *in situ* протекает каждый раз по своему сценарию, однако, можно выделить наиболее общие алгоритмы (Бигон и др., 1989, стр. 154). Данные алгоритмы (механизмы) отличаются друг от друга характером взаимоотношений между последовательно сменяющимися друг друга видами. В этом случае возможно существование трех вариантов: облегчение, толерантность, ингибирование (рис.11). Строго говоря, эти подходы не взаимоисключают друг друга, а дополняют. Действительно, любую и каждую сукцессию можно описать как на уровне популяционно-видовом, описывая "эстафету видов", так и на уровне сообществ, описывая изменения интегральных параметров сообщества. Для объяснения продолжительности "клементсовских" стадий возможно привлечение механизмов, "работающих" на видовом уровне.

Как правило, в настоящее время используется последний подход в исследовании динамики растительности. Не случайно, поэтому, доминанта научных интересов в данный момент локализована в области механизмов сукцессии (Василевич, 1993; Mechanisms..., 1993). То есть, исследуются вопросы взаимоотношения видов и местообитания во времени.

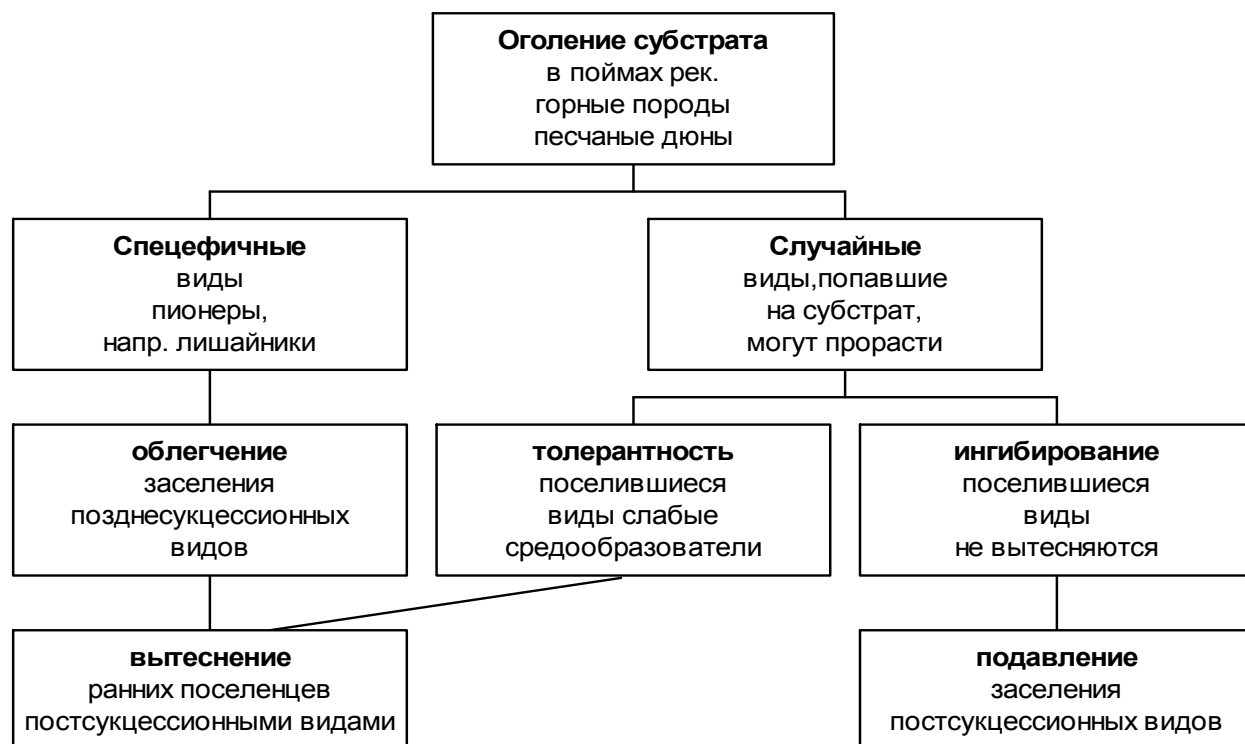


Рис.11 Три модели механизмов сукцессий (по Бигону и др., 1989, с сокращениями).

Создание в этой области моделей динамики растительности связано с проблемами, аналогичными с математическим моделированием в геоботанике вообще. Реалистичная модель должна включать в себя большое число параметров, многие из которых неизвестны (Василевич, 1993; Розенберг, 1984). Возникают вопросы и о применимости этих моделей для конкретных случаев сукцессий растительности в определенных ландшафтах. Как известно, любая математическая модель отражает наиболее общие черты реальной картины. Это значит, что в природе ситуация может быть много сложнее, чем это представляется в моделированном пространстве. Более того, модель создается, как правило, для каких-либо конкретных участков растительности, где наблюдается сукцессионный процесс. Проверка модели обычно осуществляется также на достаточно ограниченной территории, поскольку это связано с высокой трудоемкостью (большое количество контролируемых параметров, объем выборки и т.д.). Никто не может дать гарантии, что в километре от опытного участка сукцессия не идет по совершенно другому сценарию.

Однако этот факт ни в коей мере не умаляет значения моделирования как метода познания структуры и функционирования растительного покрова. Как сказал Рэм Григорьевич Хлебопрос (устное сообщение, 1998), любая модель хороша уже

потому, что она вызывает новые вопросы. Не обязательно, но возможно, что все предложенные модели имеют место быть в реальной природе. Однако для того чтобы попытаться прояснить картину в данном направлении, необходимо исследовать максимально полное количество вариантов сукцессий для растительного покрова, находящегося в условиях биологически равноценного климата. Сделать это в реальном режиме времени практически невозможно. Компромиссным решением является использование косвенных методов изучения смен РП, а именно, методов установления сукцессионных (временных) связей на основании изучения пространственных (экологических и фитоценотических) рядов сообществ и некоторых частных вспомогательных методик (Александрова, 1967). Использование косвенных методов анализа всегда чревато той или иной долей умозрительности (Александрова, 1969). Поэтому теории, построенные на подобных методах, всегда являются заманчивым объектом для критики. Примеры тому – антропоморфные идеи генезиса степной растительности И. К. Пачоского, теория моноклимакса Ф. Клементса. Однако в этих концепциях есть то, чего, возможно, не достает в современных, строго доказательных работах, посвященных изучению сукцессий *in situ* – глобальное видение проблемы. Из современных работ, посвященных динамике растительности, такого же масштаба и уровня, как хрестоматийная концепция Клементса, можно назвать теорию сукцессионных систем С.М. Разумовского (1981).

Сукцессионная система С.М. Разумовского представляет собой ценотическую систему – гомеостат, включающую в себя коренную ассоциацию климакса, а также все коренные и вторичные ассоциации, служащие стадиями ее становления и восстановления. Эта система обладает стандартными средствами для занятия и освоения любого участка экологического вакуума. Амплитуда условий существования сукцессионной системы определяется показателями макроклимата. Поскольку границы ботанико-географического района также определяются макроклиматическими параметрами, можно заключить, что сукцессионная система является совокупностью механизмов восстановления растительного покрова этой территории. Элементарные процессы, составляющие эту систему – в понимании С.М. Разумовского - это «смены, движущей силой которых является жизнедеятельность самой сукцессии, т.е. экогенетические и демулационные сукцессии». Экзогенные смены, нарушения С.М. Разумовский не считает сукцессиями, поскольку эти изменения либо случайны, либо подчинены

общегеографическим закономерностям, действующим на уровне природного комплекса. Возникает вопрос, – а входят ли эти виды сукцессий в систему восстановления растительности? Если нет, – то тогда как же быть с определением – ведь свойство восстановимости растительности можно установить только в процессе зарастания ранее нарушенных участков. Если да, – то тогда в сукцессионную систему входят и несукцессионные процессы. Логичнее было бы включить в сукцессионную систему ботанико-географического региона в соответствии с законом необходимого разнообразия Эшби (по: Родин, 1991), все доминирующие виды смен, имеющие векторный характер, поскольку разнообразие механизмов восстановления растительных сообществ возникает как ответ на разнообразие режима естественных нарушений действующих в данном ландшафте. Подобный пересмотр понятия сукцессии, на наш взгляд, необоснован. В высшей степени логичной концепции развития БГЦ В.Н. Сукачева (1967) выделено и общее понятие сукцессии, как направленной смены БГЦ, и частные виды сукцессионных процессов, различающихся друг от друга движущими силами, временем, масштабами и механизмами. Уточнения понятия сукцессии С.М. Разумовским вызвано, возможно, тем фактом, что в рассматриваемых автором гумидных регионах доминируют именно экогенетические и демулационные сукцессии. Совсем необязательно, чтобы в аридных регионах в состав сукцессионной системы входили только эти виды смен. В самом деле, достаточно трудно себе представить, чтобы растительность аридных ландшафтов не имела бы своих механизмов восстановления, как пишет С.М. Разумовский: «...условия чрезмерной экологической однородности могут создаваться... крайне сухим или крайне влажным климатом, при котором все элементы рельефа могут быть заняты ...ксеросерией или гидросерией, почти не оставляющей места для других сообществ...».

Разрешением этих спорных моментов концепции С.М. Разумовского может послужить тот факт, что для разных географических регионов, разных биомов существуют свои соотношения доминирующих сукцессионных процессов и соответствующих им механизмов (Макмагон, 1982). Этим автором была поставлена задача - разделить все биомы на две группы в соответствии с доминированием либо аутогенеза (когда доминанты климаксовой стадии были теми же, что и колонизирующие после нарушения виды) либо аллогенеза (четкая выраженность смен). При сопоставлении характера и количества выпадения осадков и процессами аутогенеза / аллогенеза была выявлена причинно-следственная связь. Сукцессии в

пустыне и тундре, в отличие от «травянистых угодий» и лесов, характеризуются формированием (заселением) итогового комплекса видов. В условиях леса и «травянистых угодий» сукцессия опосредована химической «подготовкой» местообитания видами-пионерами для климаксных видов (Макмагон, 1982).

Признавая истинным тот факт, что сукцессионная динамика растительности обладает географическими закономерностями, можно предположить, что для каждого ботанико-географического региона сукцессионная система будет обладать своими специфическими чертами. Это предположение не противоречит мнению Ю.А. Исакова и соавторов (1986): поскольку сукцессионные системы существуют в пределах определенных пространственных единиц, можно выявить (в соответствии с масштабом) их зональные, провинциальные характеристики, которые проявляются в направленности, стадийности, характерном времени экогенеза и демутации. Типы сукцессий экосистем имеют свои региональные разновидности в соответствии со степенью континентальности, орографией, размещением геохимических аномалий, историко-биографическими факторами. Растительные сообщества в пределах ландшафта находятся на той или иной стадии развития, и значит, каждое из них обладает определенным «сукцессионным статусом» – местом в сукцессионной системе. А.А. Тишков (1994) отмечает, что большинство движущих сил сукцессий действуют одновременно и циклично. «Шаг» цикла основных факторов, определяющих развитие экосистем, разный. Следовательно, любой и каждый ландшафт обладает своим «темпоритмом», а процессы сукцессии синхронизируют функционирование растительных сообществ в соответствии с ним. Тогда векторная природа сукцессионного процесса относительна, и более правильно говорить о временной протяженности **цикла** развития сообществ в соответствии с **циклом** действия фактора, определяющего сукцессию.

В работе Г.Д. Дыминой (1987) разработано представление традиционных сукцессионных рядов как сукцессионных циклов: «В виду постоянной и неизменной повторяемости сукцессионный ряд лучше называть сукцессионным циклом (СЦ). Совокупность стадий СЦ рассматривается как ценоонтогенез». СЦ представлен исторически сложившейся морфо-функциональной системой (совокупностью видов), обладающей своим жизненным циклом, и, следовательно, способной к самовозобновлению. Жизненный цикл морфо-функциональной системы СЦ осуществляется через пространственно-временную смену ценопопуляций. Таким образом, в работе Глафиры Дмитриевны сукцессионный цикл растительной

ассоциации рассматривается как онтогенез надорганизменной системы, алгоритм действия которого описывается через стохастически детерминированный процесс смены ценопопуляций. Природные нарушения, характеризующиеся определенной частотой, эволюционно обусловили развитие восстановительной функции растительного покрова, поэтому периодичность СЦ связана с периодичностью действующих факторов. СЦ имеет не только временную, но и пространственную протяженность. Поэтому растительный покров того или иного ландшафта становится разновозрастным, мозаичным. Каждое пятно мозаики – это отдельный СЦ, представленный определенной возрастной стадией. Естественный процесс идет в сторону измельчения пятен мозаики. Данное явление по своим характеристикам напоминает «процесс континуализации», описанный для фитокатен С.С. Холодом (1995). Чем большим числом стадий представлен сукцессионный цикл, тем больше разнообразие пятен мозаики. Мозаика из разных стадий одного сукцессионного цикла и комплексность самих СЦ создают определенный рисунок, соответствующий рисунку ландшафта (Дымина, 1987). Таким образом, если существует иерархия территориальных единиц растительного покрова, значит, существует иерархия их развития – иерархия сукцессий.

Так, в работе И. Шмитхюзена (1966) эта иерархия отражена в соотношении понятий: флизе (Зигель, 1959), сайт (Хиллс, 1959), катена (Фаглер, 1935), биофора и соответствующие им терминальные динамические типы растительности в пределах соответствующих территориальных единиц: локальное заключительное сообщество (круг сообществ) – ряды растительности – климакс-комплекс (Браун-Бланке, 1928). Пространственная структура ландшафта обусловлена тем, что несколько типов местообитания составляют в ней характерный мозаичный рисунок (pattern) – мозаичную структуру ландшафта. Структуре флизе соответствует пространственное распределение потенциальной естественной растительности. Для характера локального заключительного сообщества решающим оказывается какой-либо один фактор местности (региональный климат, горная порода, грунтовые воды, экспозиция и т.д.) (Шмитхюзен, 1966).

Таким образом, происходящее в последние годы переосмысление понятий, принципов и теоретических концепций геоботаники и фитоценологии с позиций экологии и системного подхода открывает новые возможности в понимании основных положений данных наук, и, в частности, в области изучения надценотических систем растительного покрова, таких, как ПВР.

Используя концептуальные подходы В.Б. Сочавы (1978), А.М. Разумовского (1981), Г.Д. Дыминой (1987), А.А. Тишкова (1994), а также синергетической парадигмы (Пригожин, Стенгерс, 1994) к анализу пространственных сочетаний фитоценозов, последние можно представить как пространственно-временную, диссипативную структуру, являющуюся носителем сукцессионного, восстановительного потенциала растительности ландшафта. Такая интерпретация позволяет синтезировать существующие подходы (структурный и динамический) к описанию пространственно-временных рядов (ПВР) растительности ландшафта и трактовать систему ПВР как поле ее развития. Сформулированный аспект изучения ПВР возможен только в том случае, когда уровень изученности рассматриваемого ботанико-географического региона позволяет использовать базовую информацию о пространственной структуре растительности.

3.3 Реализация подходов к изучению и интерпретации ПВР для степной растительности Тувинских котловин

В настоящее время существует большое число как классических, так и современных комплексных работ, посвященных изучению степных растительных сообществ Тувы. Естественно, эти работы отражают исторические этапы в становлении геоботанической науки. На наш взгляд, в истории исследования растительного покрова тувинских степей, как в зеркале, отразились и логика развития геоботанической науки, и алгоритм познания таких сложных надценотических систем, как пространственно-временные ряды.

Этап описания и первичной типологии растительности региона

Полное описание и общая типизация растительности включает в себя выявление основополагающих компонентов надорганизменной системы тувинских степей, и флористического состава в первую очередь. Это трудоемкая работа, включающая в себя первые флористические и геоботанические изыскания, проведенные П.Н. Крыловым, Б.К. Шишкиным, В.В. Ревердатто и другими учеными в период с 1892 по 1928 годы. Наиболее полно данный объем исследований был реализован К.А. Соболевской, А.В. Калининой, А.И. Шретером и другими учеными в 1940-е - 1960-е годы. Именно на этом этапе стало возможным построение первых обобщающих

схем, вскрывающих совокупность взаимосвязей, структуру данной системы с точки зрения пространственно-экологических взаимосвязей, исторической обусловленности современного облика степей. На этом этапе были выполнены первые попытки ботанико-географического районирования, предложены гипотезы по происхождению флоры и растительности. Это уже шаг к причинно-следственному объяснению природных явлений, который возможен лишь только в том случае, когда он следует за огромным числом ранее собранных сведений описательного характера.

Этап дополняющих описаний и обобщающих классификаций

Современный период, ведущий свое начало с 1970-х годов. Он включает в себя, во-первых, изучение относительно полного флористического состава (работы И.М. Красноборова (1976, 1984, 1986), В.М. Ханминчуна (1975, 1980, 1985), М.Н. Ломоносовой (1977), С.А. Тимохиной (1976, 1977), Д.Н. Шауло (1982) и других ученых). Во-вторых, - типологического разнообразия растительности (работы А.В. Куминовой (1973), Э.А. Ершовой (1981), Б.Б. Намзалова (1971-1991), А.Ю. Королюка (1991) и др.). В-третьих, - создание результирующих, эколого-фитоценологических построений, учитывающих такие критерии, как фитоценотическая структура, видовой состав, особенности происхождения, доминирующие жизненные формы. Данная классификация опубликована в коллективной монографии «Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР» (1985). Закономерный итог данного этапа – геоботаническое районирование по принципам В.Б. Сочавы (1979) и А.В. Куминовой (1960, 1971), опубликованное в вышеназванной монографии.

По современному состоянию геоботанических работ, посвященных исследованию тувинских островных степей, можно сделать вывод о том, что в главном, решены задачи флористической геоботаники (в понимании Г. Вальтера, 1982). Даны принципиальные ответы на традиционные вопросы исторической геоботаники, практически полностью выполнен объем работ, определяемый ценологической геоботаникой (в традициях русской школы). Под руководством А.А. Горшковой (1988) были развернуты работы в экофизиологическом ключе, в соответствии с принципами экологической геоботаники. Таким образом, синтез этих четырех направлений геоботаники в исследовании растительного покрова определенной области дает возможность рассматривать изучаемый объект как

часть биосферы, находящуюся в динамическом экологическом равновесии, и как целостную надорганизменную систему (в соответствии с принципом иерархии) (Вальтер, 1982).

Любая и каждая надорганизменная система (в частности, и степные фитоценозы Тувинских котловин) определена только в том случае, когда выявлен состав элементов (флора), границы системы, ее структура (характер связей между элементами, в данном случае, пространственный). Конечным, синтетическим этапом определения системы является описание ее функциональных свойств. Во-первых, такого свойства, как саморегуляция, осуществляющаяся процессами вещественного, энергетического и информационного обмена с окружающей средой. Во-вторых, самовосстановления, возникающего как ответ на режим внешних нарушений и осуществляемый сукцессионной системой (Разумовский, 1981). В-третьих, саморазвития в масштабе геологического времени, связанного с глобальными изменениями климата и рельефа, и описываемого процессами филофитоценогенеза и гологенеза в понимании В.Н. Сукачева (1967).

Познание этих интегральных свойств надорганизменных систем требует качественно нового, синтетического, системного исследования. Такое исследование базируется (и не возможно в случае отсутствия такового) на предшествующем, максимально полном описании поэлементного состава и структуры данной системы. Поэтому современный период изучения степной растительности Тувы можно назвать системным, или, говоря более определенно - синэкосистемным, содержащим в себе следующие подходы (рис.8).

а) **Функционально-экосистемный, или энергетический подход**, ведущий свое начало с трофико-динамических моделей английского зоолога Чарльза Элтона (цит.по: Элтон, 1960) и концепции продуктивности Винберга (цит.по: Одум, 1981). Основная цель исследований подобного рода – получение интегральных характеристик процессов трансформации вещества и энергии, определяющих функцию **саморегуляции** надорганизменной системы, или - "экосистемного метаболизма". Методы функционально - экосистемных исследований для травянистых экосистем (Базилевич, 1958, 1962, 1989; Титлянова, 1971) применялись Т.Г. Гильмановым (1990) для изучения экосистем сухих и опустыненных степей Убсунурской котловины. Именно этот подход приводит к идентификации математических моделей экосистем, как логическому

завершению изучения их функциональных аспектов, что и было реализовано Т.Г. Гильмановым (1990).

- b) **Структурно-динамический, или субстратный подход** исследования растительного покрова, концептуально разработанный В.Б. Сочавой (1972, 1978, 1979), и примененный при классификации степей Южной Сибири Б.Б. Намзаловым (1994). В результате была описана пространственная структура степной растительности и ее взаимосвязи с основными типами морфоскульптуры горного рельефа Южной Сибири. Это позволило дать характеристику того биологического субстрата, на котором происходят процессы трансформации вещества и энергии.
- c) **Флорогенетический, или информационно-флористический подход**, реализованный для степной растительности Тувы и Юго-Восточного Алтая (Намзалов, Королюк, 1991; Намзалов, 1994) по принципам П.Н. Овчинникова (1947), Р.В. Камелина (1979), В.П. Седельникова (1988) позволили выявить основные направления исторического развития. "Продуктом" этого флороценогенеза являются современные степные сообщества Тувы и Юго-Восточного Алтая. В сочетании с анализом экобиоморф подобные исследования позволяют «выделить высшие единицы растительности как универсальные направления эволюции фитосферы» (Намзалов, Королюк, 1991, с.31). Данный подход позволяет реконструировать процесс исторического становления надорганизменной системы – степной растительности Тувы, а значит, функцию ее **саморазвития** в условиях меняющихся режимов геологических периодов.
- d) **Комплексное, натурное моделирование** в степях Тувы (Убсунурская котловина, останцовый массив Ончаалан) применялись И.В. Стебаевым (1971, 1979), И.В. Стебаевым и Ж.Ф. Пивоваровой (1990, 1992), Ж.Ф. Пивоваровой (1994). Этот подход объединяет в себе биогеоценологию (Сукачев, 1942), динамическую геоморфологию и биогеохимию (Полынов, 1956, Дэвис, 1962, Глазовская, 1964), для анализа пространственно-временной динамики биогеоценозов в стоковых сериях элементарных ландшафтов (каскадных ландшафтно-геохимических системах – КЛГС). Таким образом, этот подход объединяет в себе элементы субстратного и динамического подходов (рис.8). Данное научное направление

является, с одной стороны, современным воплощением традиционной биологической концепции пространства-времени Аристотеля, а с другой – биогеоценологическим выражением синергетической концепции (Пригожин, Стенгерс, 1994).

Методы натурного моделирования позволяют описывать и анализировать конкретную пространственно-временную структуру сообществ с точки зрения порождающих ее причин – режима естественных нарушений (Носс, 1995). Характеристики этого режима определяются не только макрофакторами, такими, как географическое положение, климат, рельеф, но и катенной топологией. С позиций синергетики это исследование диссипативных структур, возникающих как отклик на внешние энергетические возмущения. Пространственные ряды фитоценозов (и, соответственно, биогеоценозов) отражают поле развития (аттракторы) любого и каждого сообщества, находящегося в тождественных условиях среды (в том же ландшафте). Сама диссипативная структура (биогеострома ландшафта) несет в себе «память» о прошлых выборах системы в точках бифуркаций, вызванных катастрофами. В данном случае – сукцессионного развития. Эта память запечатлена в конкретных информационных «носителях» сообществ: качественном и численном соотношении видов, почвенных характеристиках. Именно поэтому пространственные ряды можно трактовать и как временные. Описание методами натурного моделирования пространственно-временных рядов сообществ мезокатен, позволяет охватить все разнообразие сукцессионных процессов (экологических историй) и их различных временных стадий в сообществах. Получаемый массив данных после аналитической обработки (Стебаев и др., 1992) выявляет картину соотношения детерминистических и случайных процессов, осуществляющих **функцию самовосстановления** островных тувинских степей как системы. Следовательно, пространственно-временные ряды являются узловым, "знаковым" объектом, в процессе изучения которого можно выявить существующие адаптации надорганизменных систем к условиям окружающей их среды.

Понимание рядов как целостных единиц в организации растительного покрова является закономерной стадией в историческом развитии ботанической науки, опирающейся на предшествующие достижения. Точно также изучение особенностей сложения ПВР как носителей сукцессионного, восстановительного

потенциала растительности котловинного ландшафта Тувы возможно только в случае использования уже достигнутых результатов.

Данная работа по изучению особенностей сложения существующих вариантов ПВР степной растительности Центрально-Тувинской и Убсунурской котловин проведена с использованием методов натурного моделирования и представляет собой попытку интерпретации совокупности рядов как целостной сукцессионной системы изученного ландшафта. Для этого были исследованы серии растительных сообществ в существующих типах местообитаний, которые, в свою очередь, определяют частоту естественных нарушений и коррелятные им варианты восстановления растительности.

Глава 4. ОСОБЕННОСТИ СЛОЖЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ТУВИНСКИХ КОТЛОВИН

4.1 Определение границ, структуры и алгоритма исследования ботанико-географического региона

Для обширных пространств Тувинских котловин (Центрально-Тувинской и Убсунурской) характерно развитие островных степей Южной Сибири. При сравнении трех «степных островов» (Хакасия, Центрально-Тувинская и Убсунурская котловины) А.В. Куминовой (1983) были выделены некоторые особенности, отражающие региональные черты растительного покрова:

1. Нарастание роли опустыненных степей.
2. Упрощение структуры мелкодерновинных настоящих степей от полидоминантных к монодоминантным.
3. Смена доминантов в крупнодерновинных степях (Хакасия - ковыль волосатик, *Stipa capillata**, Тува – овсец пустынный, *Helictotrichon desertorum*),
4. Возрастание роли плауновых (*Selaginella sanguinolenta*) мезопетрофитных сообществ, зарослей караганы колючей (*Caragana spinosa*).
5. Сообщества мелкодерновинных степей с цимбарией даурской (*Cymbaria daurica*) почти не встречаются в Хакасии, редко – в Центрально-Тувинской котловине и обычно – в Убсунурской.
6. Наряду с постепенной ксерофитизацией степных сообществ изменяется состав флоры через обогащение монгольскими видами.

Для того чтобы выявить единство структурных типов растительности и выяснить динамику растительных сообществ, их связь с физико-географическими условиями, необходимо провести сравнительный анализ в рамках относительно целостных единиц растительного покрова. В соответствии с геоботаническим картографированием (Растительный покров..., 1985) по принципам В.Б. Сочавы (1979) и А.В. Куминовой (1960, 1971) было выделено пять провинций и двенадцать округов для территории Тувы. Исследования пространственно-временных рядов (ПВР) степных фитоценозов проводились в двух типично степных провинциях, захватывающих 3 степных округа (рис.12)

* Название видов дано по С.К. Черепанову (1995), полное название упоминаемых видов дано в приложении № 1

Геоботаническое районирование Тувы
(Маскаев Ю.М., Намзалов Б.Б., Седелников В.П., 1985)



Рис.12 Провинции и округа, в пределах которых исследовались ПБР степных фитоценозов (выделены серым цветом).

Общим для исследованных геоботанических округов является господство степного типа растительности как зонального, что является характерным для субаридных котловинных ландшафтов Тувы. Данный факт является достаточным основанием для того, чтобы считать объединение этих округов **минимально-достаточным регионом** для исследования особенностей сложения ПБР. Наиболее полное представление о характере распределения различных вариантов растительных ассоциаций в столь динамичной среде, подверженной аридному эрозионному циклу (см. гл. 1), дают геоботанические профили, пересекающие основные элементы рельефа в масштабах мезокатен (от нескольких десятков до нескольких сотен метров протяженностью и перепадом высот от нескольких метров до нескольких десятков метров). Для изучаемого региона были выделены 9 типов мезокатен (табл.3), охватывающих все разнообразие экотопов и соответствующих им растительных сообществ пояса низкогорья Тувы, орографически представленного межгорными депрессиями. Данные мезокатены определяют pattern ландшафта и растительности, а значит - **структуру** - совокупность функциональных взаимосвязей между отдельными единицами РП. Существующие различия в пространственной протяженности и соотношении степных формаций, формирующих степной тип растительности в Центрально-Тувинской и Убсунурской котловинах, позволяют проводить их сравнительный анализ.

При описании и анализе растительных сообществ неизбежно возникает вопрос о выборе таких параметров этих объектов, которые позволят провести оценку экологических условий и состояния фитоценологических систем: то есть, о составлении **алгоритма исследования**. Эта проблема аналогична установлению "диагноза" организменной системы: внешние симптомы могут быть свидетельством того или иного состояния. Данное сравнение имеет гораздо больший смысл, чем просто свободное построение ассоциаций: при диагностировании биосистемы исследователь вынужден пользоваться лишь внешними характеристиками, признаками, параметрами. Ошибки в установленном заключении можно выяснить, исследовав состояние биосистемы организменного уровня на момент смерти, как точки, фиксирующей ее итоговое состояние, после чего можно выяснить внутреннюю значимость внешних симптомов *post factum*. Этот алгоритм познания не подходит для того, чтобы выяснить эколого-биологическую значимость параметров сложнейших, многомерных надорганизменных систем, каковыми являются растительные сообщества и их сочетания. Проблема состоит в том, что выяснение глубинного значения внешних "симптомов", невозможно путем простого "препарирования", разложения на составные части. Экспериментальная геоботаника, имитирующая *in vitro* процессы межвидового, внутривидового взаимовлияния упрощает реальную структуру взаимосвязей между видами, что приводит к достаточно ограниченному применению полученных выводов. Единственный способ выявления внутренних взаимосвязей для фитосистем и установление "диагноза" их состояния - сравнительный анализ избранных переменных, т.е. то, что позволяет делать метод натурного моделирования (Стебаев, Пивоварова, 1990). Такие сложности возникают только тогда, когда мы пытаемся выяснить временную или функциональную структуру, поскольку в этом случае нам важно дать интегральную оценку общего состояния биogeосистемы.

Допустим, что в соответствии с биологической аксиомой "единство морфы и функции", каждый параметр является показателем, индикатором статуса сообщества и тех или иных процессов, протекающих в нем. Тогда любой и каждый признак растительности имеет некое диагностическое значение. Следовательно, выбор необходимых параметров сравнения (как основных переменных, вовлекаемых в анализ) и теоретических концепций, позволяющих объяснять полученный материал, зависит от цели исследования.

Существует большое число признаков растительности и показателей, отражающих их. Эти признаки можно разделить на 4 общеизвестные группы: флористические, количественные, качественные и признаки распределения (табл.9).

Используя данную таблицу за основу, можно выделить минимально достаточный набор показателей (как синэкологических, так и аутэкологических), которые необходимы для проведения сравнительного анализа в рамках принципа натурного моделирования (Стебаев, Пивоварова, 1990).

Таблица 9

Система признаков растительности
(Tuomikoski, 1942 цит по: Василевич В.И., 1969)

Признаки	Признаки отдельных пробных площадей		Признаки классификационных единиц		Признаки, возникающие при сравнении типов	
	Аутэкологические	Синэкологические	Аутэкологические	Синэкологические	Аутэкологические	Синэкологические
Флористические	Присутствие	Число видов	Присутствие	Число видов	Верность	Оптimum числа видов
Количественные (обилие)	Численность, покрытие, масса, встречаемость.	Общее обилие	Численность, покрытие, масса, константность.	Общее обилие	Экологический и фитоценотический оптимумы	Максимальная продуктивность сообщества
Распределение	Численности, покрытия, массы	Общее распределение (гомогенитет)	Распределение видов по ассоциации	Гомогенность типа	-	-
Качественные	Жизненность	Габитус, экологический спектр	Экологический спектр ассоциации	-	-	-

При типологии и выяснении особенностей сложения ПВР и серийных фитоценозов, их составляющих, была выбрана следующая иерархия критериев, или, алгоритм исследования.

1. Выделение ПВР в соответствии с типом занимаемой им мезокатены, и, соответственно, основными формообразующими факторами (табл.3).
2. Установление композиционного характера растительности мезокатены (pattern), определяемый, в свою очередь, pattern факторов среды. Так, в относительно стабильной ситуации складывается поясной характер распределения сообществ (аллювиогенные ряды озерных депрессий и речных долин в центре котловины), что определяется градиентом влажности и засоления и в меньшей степени - частотой "катастроф". В случаях более высокой частоты нарушений на горных склонах, в зоне континентальных дельт растительность приобретает хаотически-пестротный характер (серии) такая дифференциация связана с разным временем восстановления после катастроф ("срывов" растительного покрова под действием склоновых гравитационных процессов или его "смыва" под действием временных водотоков).
3. Выделение серийных фитоценозов в пределах одного ПВР на основании сходства/отличия занимаемых катенных позиций и синэкологических характеристик, а именно:

- ▷ Геоботаническая идентификация в соответствии с существующими классификациями
 - ▷ Видовая насыщенность
 - ▷ Общее проективное покрытие
 - ▷ Суммарное проективное покрытие, учитывающее ярусное перекрытие
 - ▷ Экземплярная насыщенность
 - ▷ Спектры по избранным экологическим классификациям: фитоценотические (эколого-ценотические) группы, экологические группы, биотопическим комплексам
 - ▷ Спектры по жизненным типам видов
4. Типизация аналогичных серийных фитоценозов в разных ПВР проводилась по следующей иерархии принципов -
- ▷ Общая фитоцентрическая (с позиций растительных сообществ) характеристика экотопов мезокатены включающая в себя только императивные, определяющие характер растительности параметры в их относительном выражении, поскольку специальных измерений физических факторов не проводилось. Основные параметры таковы:
 - ▷ Относительная (не абсолютная!) характеристика режимов нарушений, которые имеют свои ясные свидетельства в морфоскульптурном облике и определяются доминирующим фактором рельефообразования
 - ▷ Общая лимитированность среды (выражается в дефиците или избытке основных ресурсов - влага, засоление)
 - ▷ Общая энергетическая характеристика экотопов (Одум Ю., 1983)

Аналогии между фитоценозами, слагающими различные по генезису ПВР, могут быть построены только на их общем организационном сходстве. Такое сходство вызвано общностью формообразующих факторов. Поэтому в пределах каждой катены были выделены экотопы со сходным режимом естественных нарушений, и значит, с аналогичными структурными приспособлениями сообществ, формирующихся там.

а. Экотопы с высокой частотой нарушений. По классификации Ю. Одума (1983) такие местообитания являются энергетически субсидируемыми естественными источниками (сила течения в поймах, гравитационные процессы на скалах, сила ветра, перемещающая эоловые пески). Величина таких энергетических субсидий является ограничивающим фактором, поскольку вызывает состояние стресса в ценозах, там формирующихся. Для литогенных катен такими элементами эоклина являются трещины в скальных породах и каменистые осыпи, а энергетические субсидии обусловлены действием гравитационного потенциала. Для псаммогенных мезокатен это молодые дюны, и энергетические субсидии осуществляются эоловыми процессами. Для аллювиогенных катен это молодые участки поймы, с энергетической "подпиткой" силы течения. Сообщества, формирующиеся в данных условиях, можно назвать **инициальными**, потому что

в связи с часто повторяющимися нарушениями они находятся на ранних стадиях развития.

- b.** Экотопы со средней частотой нарушений и специфическими условиями, формирующимися только в пределах данного эоклина. По энергетической классификации Ю. Одума такие местообитания являются энергетически субсидируемыми в оптимальном режиме, что приводит к формированию достаточно устойчивых сообществ с относительно высокими показателями видового богатства, продуктивности и т.п. Для литогенных катен такими участками являются горные склоны около 45° и ниже, там, где гравитационные силы обеспечивают приток дополнительных веществ из биогеоценозов, расположенных выше. Для псаммогенных - выположенные зарастающие дюны, для аллювиогенных - нижние террасы. Фитоценозы, формирующиеся в таких условиях, можно назвать **характерными**, поскольку формируются они только при данных энергетических естественных субсидиях и обусловленном ими микроклимате, отличном от зонального. Такие характерные ценозы, как правило, являются экстразональными (пойменные леса, луговые степи)
- c.** Экотопы с минимальной частотой нарушений и выровненными условиями, или плакорные участки. Такие местообитания являются энергетически автономными, спокойными, поскольку получают только световую энергию. Поэтому в этих условиях формируются ценозы, соответствующие зональным показателям. Эти биотопы, также как и сообщества, им соответствующие, можно назвать **терминальными**, потому что именно они и заканчивают ПБР.
- d.** Контрастные экотопы являются, как правило, обязательными компонентами катенной системы, однако кроме них могут встречаться и местообитания переходного характера, связывающие "полюсные" элементы в единый эоклин. Поэтому можно выделить экотонные (переходные) экотопы между типом **a** и **b** (**экотонные-1**), а также между **b** и **c** (**экотонные-2**), характеризующиеся высоким видовым богатством, связанным с переходным положением данных сообществ.

В результате по данной иерархии критериев была составлена интегральная матрица, объединяющая в себе всю систему ПБР и составляющих их сообществ (табл 10). Такая матрица позволяет рассматривать серийные фитоценозы в пределах одного ПБР, сравнивать аналогичные по экологическому значению ценозы в разных ПБР, а также проводить сравнительный анализ распределения отдельных видов.

Матрица для сравнительного анализа ПВР, фитоценозов, и видов
в соответствии с принципом натурального моделирования.

Мезокатены ^Σ	Инициал.	Экотон. 1	Характер.	Экотон. 2	Терминал.
Литогенные горных склонов (ЛГ ГС)					
Проллювио-делювиогенные шлейфов выноса (П-ДГ)					
Литогенные останцов (ЛГ Ост1)					
Литогенные останцов, засыпанные золовыми песками (ЛГ Ост2)					
Псаммогенные барханоидов (ПГ)					
Аллювиогенные речных долин в зоне нижней границы лесного пояса (АГ НЛП)					
Аллювиогенные речных долин на бортах котловины (АГ Брт)					
Аллювиогенные речных долин в подгорной части, при выходе в котловину (АГ Пдг)					
Аллювиогенные речных долин в котловине (АГ Ктл)					
Аллювиогенные речных долин в зоне "висячих", континентальных дельт (АГ КД)					
Аллювиогенные озерных депрессий (АГ ОД)					

Примечание^Σ. В этой таблице даны условные индексы, обозначающие разные типы ПВР и сокращенные названия экотопов, которые в дальнейшем будут использоваться в рисунках.

4.2 Применение экологических классификаций при анализе флористического состава ПВР Тувинских котловин.

Любой исследователь, если сфера его интересов лежит в области экологии, приходит к необходимости классификации своих объектов по общности их экологических свойств. В связи с этим возникает огромное число классификаций, основанием которых служат взаимоотношения этих объектов с окружающей средой. Для определенной экологической классификации выбирается отдельный аспект этих взаимоотношений. Данный выбор зависит от цели исследования.

4.2.1 Выделение жизненных форм при анализе сложения ПВР степных фитоценозов Тувинских котловин

Практически во всех геоботанических исследованиях одной из базовых классификаций является система жизненных форм (ЖФ) как универсально характеризующая габитус растений, а значит, и особенности сложения самого сообщества. Наиболее универсальна в этом отношении система ЖФ И.Г. Серебрякова (1964). При изучении типов ландшафтов, растительных сообществ применение морфоэкологического метода (Алехин, 1935; Лавренко, Сочава, 1956) помогает выявлять структуру растительного покрова и следить за её изменением. Фитоценологи и геоботаники используют классификации физиономического плана, что связано с целями исследования. В том случае, когда анализируются ассоциации одной природной зоны, в частную систему ЖФ вводится более подробное описание доминирующих ЖФ с привлечением дополнительных оснований деления (например, отношение к свету, к концентрации питательных веществ в почве - система ЖФ В.Н.Сукачева). Часто дополнительными принципами служат фенологические признаки, частноморфологические. Если исследователя интересует сукцессия, то для создания частной классификации привлекаются признаки функционально-ценотического плана (способ удержания площади, способность к вегетативному размножению и т.д.).

В соответствии с целью данного исследования необходимо выделить такую систему ЖФ, которая характеризовала бы пути формирования фитоценозов

как целостных систем из их структурных частей. Спектр ЖФ должен характеризовать фитоценоз с точки зрения способов "сживания" растений в пространстве. Кроме этого, подобные спектры позволяют выявить наиболее распространенные для данных условий жизненные формы, как характеризующие весь адаптационный комплекс (Пианка, 1981) растений к условиям среды. Очевидно, что при выборе той или иной системы жизненных форм необходимо руководствоваться приоритетами исследования. Но даже если цели исследования не затрагивают биоморфологические аспекты, а лежат в сфере фитоценологии, использование частных фитоценотических классификаций должно опираться на предварительные эколого-морфологические описания растений, как на фундамент. Поэтому для составления фитоценотической классификации ЖФ по синэкологическим принципам предварительно проводились эколого-морфологические описания растений, которые позволили оценить способы завоевания и удержания площади обитания данных видов в растительных сообществах. Система ЖФ И.Г. Серебрякова использовалась в этом случае как "точка отсчета", за которой следовали этапы типологического анализа:

I Эколого-морфологическое описание с целью выделения основных, первичных "архетипов" растений, к которым принадлежит большинство зафиксированных и описанных видов, формирующих ПВР степных фитоценозов Тувинских котловин. Описание проводилось по следующим морфологическим признакам, (табл.11):

Таблица 11

Условные обозначения плана эколого-морфологического описания растений

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Нс	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
------	---------	--------	--------	----	---------	----------	-------	-------------

Где:

"Н" - средняя высота растений в см,

"Тип ЖФ" - тип жизненной формы по И.Г. Серебрякову (1967):

1 - деревья, 2 - аэроксильный кустарник, 3 - геоксильный кустарник, 4 - аэроксильный кустарничек, 5 - геоксильный кустарничек, 6 - полукустарник, 7 - полукустарничек, 8 - травянистый поликарпический многолетник, 9 - травянистый монокарпический многолетник, 10 - однолетние, 11 - двулетние.

"Тип ПС" - тип пространственной структуры биоморф (Смирнова и др., 1976):

1 - моноцентрические, 2 - неявнополицентрические, 3 - полицентрические.

"Нс" - среднее число побегов (осей) для индивидов или парцелл:

1 - монопобеговые (число побегов не более одного), 2 - олигопобеговые (число побегов около 3-7), 3 - полипобеговые (число побегов 10-15), 4 - мультипобеговые (число побегов более 15)

"Розетка" - наличие или отсутствие розеток:

1 - безрозеточные, 2 - полурозеточные, 3 - розеточные

"Пл. в пр." - пространственная специализация побегов:

Продолжение таблицы 11

1 - ортотропные неспециализированные, 2 - анизотропные приподнимающиеся, 3 - плагиотропные, 4 - лианоидные, 5 - надземностолонные, 6 - подушковидные, 7 - "перекати-поле".

"М ж/ц" - характеристика малого жизненного цикла (побега):

1 - поликарпические многолетние, 2 - монокарпические полициклические, 3 - монокарпические дициклические, 4 - монокарпические моноциклические.

"Подз. сфера" - характеристика подземных структур данного вида:

1 - стержнекорневые простые, 2 - стержнекорневые с каудексом, 3 - кистекарневые (с ортотропным укороченным корневищем), 4 - короткокорневищные (с системой придаточных корней, вид "бахромчатая"), 5 - длиннокорневищные (с системой придаточных корней, вид "прерывисто бахромчатая"), 6 - корнеотпрысковые, 7 - подземностолонные, 8 - клубнеобразующие, 9 - клубнелуковичные, 10 - луковичные.

II Выделение типологических единиц ЖФ по эколого-морфологическим описаниям видов, проводилось по принципу объединения видов, имеющих морфологические адаптации, приводящие к сходному способу освоения пространства в сообществе. За основу объединения растений в типологические единицы брались не особенности морфогенеза, а получаемый "результат". Например, моноцентрические монопобеговые ЖФ могут быть и кистекарневые травянистые многолетники с ортотропным укороченным корневищем (*Veratrum nigrum*), и стержнекарневые травянистые многолетники (*Goniolimon speciosum*). Объединяет эти виды общая стратегия освоения пространства сообщества.

III Описание по косвенным параметрам типов экологических ниш (ЭН) растений. Т.А. Работнов (1973) отмечал, что ЭН растений характеризуются горизонтом среды, периодом времени года, особенностями и интенсивностью использования среды. Аналогичны представления об ЭН Р. Уиттекера (1980). Поэтому изучение ЭН видов, а тем самым и общей организации сообщества, возможно через сопоставление морфологического облика и площади обитания растений. Различия форм роста у растений рассматривается при этом как внешние проявления дифференциации ниш (Джиллер, 1988). Для того чтобы сравнить проявления дифференциации ниш изученных видов, необходимо привести разнообразные жизненные формы к унифицированным показателям. Поэтому были выбраны такие параметры освоения пространства в фитоценозе (площади обитания) для каждой жизненной формы, как:

- высота растений (h), позволяющая сравнить ось дифференциации в высоту, относительные единицы в данном случае отражают наиболее типичные для растений ярусы
- структура площади обитания (S) в нижнем ярусе, косвенно отражающая ее размер: для моноцентрических ЖФ – 1-2 единицы, для неявнополицентрических – 3 единицы,

и для полицентрических, клонообразующих видов, отличающихся предельно сложной и большой площадью обитания – 5 единиц

- интенсивность освоения уже «завоеванного» пространства (I), оценивалась по среднему числу побегов (см. табл.11), для мультимногобеговых, чтобы отразить их резко отличное большое количество побегов – 5 единиц
- время удержания площади обитания (t), было оценено по наиболее типичной продолжительности существования побегов (минимальный балл – 1 для однолетних растений, максимальный балл – 6 для древесных ЖФ)
- общая подвижность (V) в относительных единицах, была определена по интегральной оценке вегетативной и репродуктивной подвижности; так, наименее подвижными являются древесные ЖФ (1 балл), высокоподвижными – длиннокорневищные и корнеотпрысковые формы, а также однолетние растения (6 баллов)

Таким образом, виды, предварительно объединенные в группы по эколого-морфологическим

характеристикам, были вторично описаны с точки зрения проявления их физиономического облика и

особенностей жизненного цикла по определенным параметрам. Такое вторичное унифицированное

описание растений позволяет провести сравнение их дифференциации во времени и пространстве в

едином масштабе, абстрагируясь от частных признаков растений, от их жизненных форм. В результате

были выделены применительно к исследованному региону следующие «Жизненные Типы» (табл.12).

Таблица 12

Относительная характеристика параметров площади обитания жизненных типов (ЖТ) растений, формирующих ПВР Тувинских котловин.

ЖТ	h	S	I	t	V
(в относительных единицах)					
Populus - тип	5	1	1	6	1
Rhododendron - тип	4	2	3	5	2
Caragana pygmaea - тип	3	3	2	5	3
Nanophyton -тип	1	1	2	4	2
Ephedra - тип	1	3	2	4	3
Alyssum - тип	1	1	2	3	1
Thymus - тип	1	3	5	3	4
Taraxacum - тип	2	1	2	2	1
Galium - тип	2	1	2	2	2
Stipa - тип	2	2	5	2	2
Veronica incana - тип	1	5	5	2	4
Elymus - тип	2	5	2	2	5
Lappula - тип	1	1	1	1	6
Cuscuta - тип	1	0	1	1	6
Vicia - тип	3	3	1	1	2

IV Выделение типов площади обитания по ЖФ (или - "жизненных типов") на основании способов освоения пространства с привлечением терминологии и принципов деления системы ЖФ Г.М. Зозулина (1968).

1. Populus - тип (рис.13)

- Деревья
- Реддитивные и рестативные постоянные древенеющие
стержнестволовые

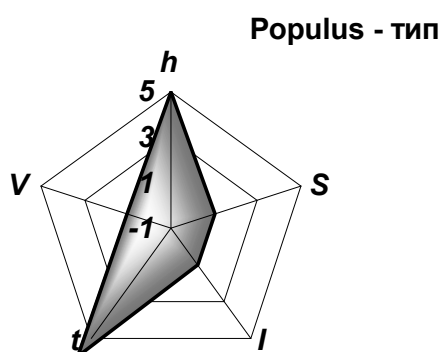


Рис.13 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ: относительную высоту (h), размер площади обитания (S), относительное число главных осей, отражающее интенсивность освоения пространства (I), относительное время удержания площади обитания (t), относительную вегетативную подвижность (V)*.

В данную группу входят виды, по своим морфологическим признакам соответствующие традиционному определению типа ЖФ "Деревья" И.Г. Серебрякова (1962). В силу малого числа видов (6) деление на более мелкие типологические единицы не целесообразно (табл. 13). В пределах ПБР степных котловин Тувы данные виды формируют на нижних террасах рек ленточные леса и встречаются на горных склонах северной экспозиции в пределах нижней границы лесного пояса и верхней границы степного. Площадь обитания данной жизненной формы характеризуется максимальным временем удержания и высотой при моноцентрической структуре (рис.13). Проблема завоевания пространства для данных форм решается путем высотной дифференциации и стабильного интенсивного использования площади за счет развития многолетних одревесневающих побегов. Это дает неоспоримые преимущества и наделяет сильнейшими эдификаторными свойствами данные виды, однако в аридных условиях их распространение ограничивает фактор влажности. Используя терминологию и систему ЖФ Г.М. Зозулина (1968) данную группу можно причислить к рестативным постоянным стержнестволовым (от лат. *restare* – оставаться, сопротивляться), характеризуя способ удержания площади обитания.

* Здесь и далее на рисунках, отражающих параметры площади обитания ЖТ обозначения одинаковы.

Эколого-морфологическая характеристика **Populus** - тип

Виды	Н*, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Nc	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
<i>Betula microphylla</i>	1400	1	1	1	1	1	1	1
<i>Larix sibirica</i>	4000	1	1	1	1	1	1	1
<i>Picea obovata</i>	3000	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pinus sibirica</i>	3500	1	1	1	1	1	1	1
<i>Populus laurifolia</i>	2500	1	1	1	1	1	1	1
<i>Populus tremula</i>	2500	1	3	1	1	1	1	1

2. **Rhododendron** - тип (рис.14)

- Аэроксильные и геоксильные кустарники вегетативно неподвижные
- Рестативные постоянные деревенеющие многоосевые

3. **Caragana pugnata** - тип (рис.14)

- Аэроксильные и геоксильные кустарники вегетативно подвижные
- Ирруптивные постоянные деревенеющие многоосевые

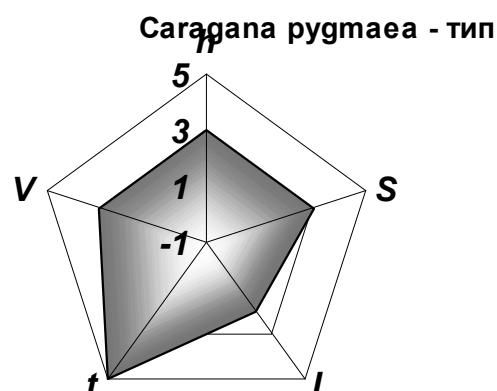
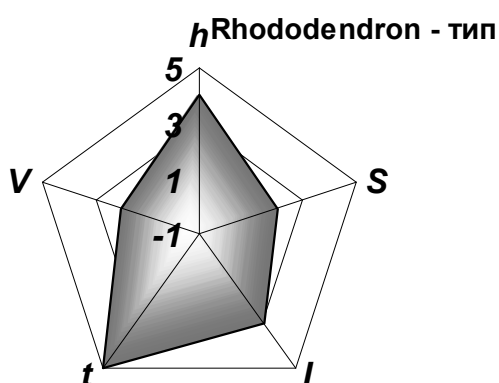


Рис.14 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ.

В данные группы были включены виды, входящие в тип ЖФ "Кустарники" И.Г. Серебрякова (1967). Данная совокупность видов достаточно разнородна, в нее входят и аэроксильные и геоксильные кустарники.

В этих группах есть представители и вегетативно неподвижных, и вегетативно подвижных корнеотпрысковых видов (таб.14). В соответствии с системой Г.М. Зозулина (1968), в эту группу входят рестативные постоянные многоосевые формы (вегетативно неподвижные аэроксильные и геоксильные кустарники), интенсивно осваивающие площадь обитания и достаточно долго ее

* Здесь и далее высота дана по данным Определителя растений ТувАССР (Ломоносова и др., 1984)

удерживающие, а также ирруптивные (от лат. *irruptere* – вторгаться, захватывать) постоянные многоосевые (вегетативно подвижные аэроксильные и геоксильные кустарники), которые кроме способностей долго удерживать площадь обитания, могут экстенсивно захватывать новые участки за счет приспособлений к вегетативному размножению.

В силу высотной дифференциации и длительного времени удержания площади обитания данная группа обладает выраженными эдификаторными свойствами, а относительно высокая вегетативная подвижность и интенсивность использования площади обитания позволяет данным видам активно осваивать нестабильные экотопы, такие как поймы рек, барханоиды и разнообразные микрофации горных склонов. Кустарники обладают за счет своих морфодинамических свойств уникальными способностями к освоению большого спектра биотопов, являясь мобильными элементами растительного покрова. Некоторые виды встречаются также в лимитированной среде пойм соленых озер (*Nitraria sibirica*) Однако, также как и древесные формы, их распространение ограничивает фактор влажности.

Таблица 14

Эколого-морфологическая характеристика **Rhododendron** - тип, **Caragana pygmaea** - тип

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Нс	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
Рестативные постоянные многоосевые								
<i>Alnus fruticosa</i>	1000	2	1	3	1	1	1	1
<i>Atraphaxis frutescens</i>	60	3	1	3	1	1	1	4
<i>Atraphaxis pungens</i>	60	3	1	3	1	1	1	4
<i>Caragana arborescens</i>	300	3	1	3	1	1	1	4
<i>Caragana bungei</i>	300	3	1	3	1	1	1	4
<i>Caragana spinosa</i>	200	3	1	3	1	1	1	4
<i>Caragana splendens</i>	150	3	1	2	1	1	1	4
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	60	3	1	2	1	1	1	4
<i>Cotoneaster uniflorus</i>	60	3	1	2	1	1	1	4
<i>Grossularia acicularis</i>	100	3	1	3	1	1	1	4
<i>Juniperus pseudosabina</i>	100	3	1	2	1	1	1	4
<i>Lonicera altaica</i>	100	3	1	2	1	1	1	4
<i>Nitraria sibirica</i>	50	3	1	3	1	1	1	4
<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	60	3	1	3	1	1	1	4
<i>Rhododendron dauricum</i>	300	3	1	3	1	1	1	4
<i>Ribes hispidulum</i>	100	3	1	3	1	1	1	4
Продолжение таблицы 14								
<i>Ribes nigrum</i>	100	3	1	3	1	1	1	4
<i>Rosa acicularis</i>	100	3	1	3	1	1	1	4

<i>Salix rorida</i>	1400	2	1	2	1	1	1	4
<i>Spiraea hypericifolia</i>	60	3	1	3	1	1	1	4
<i>Spiraea media</i>	100	3	1	3	1	1	1	4
Ирруптивные постоянные многоосевые								
<i>Berberis sibirica</i>	60	3	3	2	1	1	1	6
<i>Caragana pygmaea</i>	50	3	3	2	1	1	1	6
<i>Hippophae rhamnoides</i>	200	2	3	2	1	1	1	6
<i>Ledum palustre</i>	60	3	3	2	1	1	1	6
<i>Myricaria dahurica</i>	200	3	3	2	1	1	1	6
<i>Salix bebbiana</i>	400	2	3	2	1	1	1	6
<i>Salix coesia</i>	200	3	3	2	1	1	1	6
<i>Salix ledebouriana</i>	400	3	3	2	1	1	1	6
<i>Salix pyrolifolia</i>	400	2	3	2	1	1	1	6
<i>Salix rosmarinifolia</i>	200	3	3	2	1	1	1	6
<i>Salix taraikensis</i>	500	2	3	2	1	1	1	6
<i>Salix viminalis</i>	300	2	3	2	1	1	1	6
<i>Salix dasyclados</i>	400	2	3	2	1	1	1	6
<i>Salix microstachia</i>	400	3	3	2	1	1	1	6
<i>Salix triandra</i>	400	3	3	2	1	1	1	6

4. Nanophyton - тип (рис.15)

- Кустарнички вегетативно неподвижные
- Рестативные постоянные деревенеющие многоосевые

5. Ephedra - тип (рис.15)

- Кустарнички вегетативно подвижные
- Ирруптивные постоянные деревенеющие многоосевые

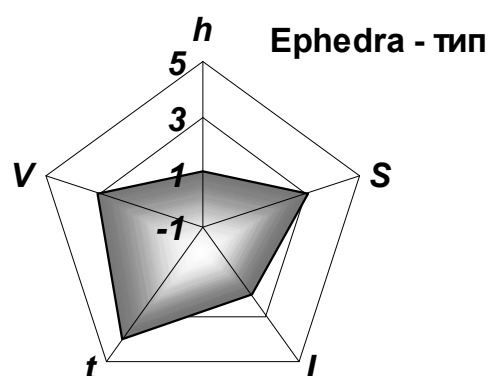
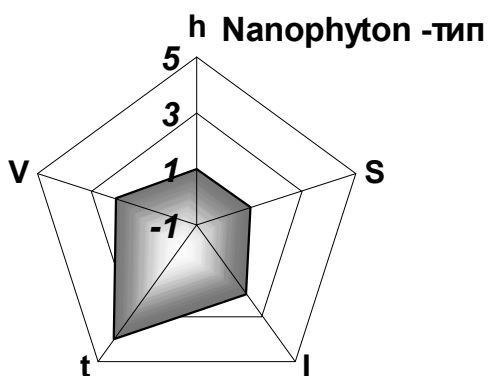


Рис.15 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ.

В данные группы входят виды, которые соответствуют типу ЖФ "Кустарнички" И.Г. Серебрякова (1967). Как видно из таблицы 15, в пределах исследованного региона встречаются и вегетативно неподвижные (рестативные),

и подвижные формы (иррумптивные). Уступая кустарниковой ЖФ в высоте и времени удержания площади обитания, данная форма не обладает такими высокими эдификаторными способностями. Однако, конкурируя с травянистыми растениями практически за один и тот же горизонт пространства в сообществе, данные виды обладают высокой толерантностью именно за счет одревеснения побегов, а значит, более стабильной стратегией удержания площади обитания. Нетрудно заметить, что практически все виды, входящие в эту группу, являются участниками в формировании опустыненных степных сообществ, являясь, по сути дела, экологическими аналогами постоянных древесных форм в лесах, за счет выполняемой ими функции своеобразных "консервативных элементов" растительных сообществ (за исключением *Vaccinium vitis-idaea*).

Таблица 15

Эколого-морфологическая характеристика **Nanophyton - тип, Ephedra - тип**

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Нс	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
Рестативные постоянные многоосевые								
<i>Nanophyton erinaceum</i>	20	5	1	3	1	6	1	2
<i>Oxytropis tragacantoides</i>	15	5	1	3	1	1	1	2
Иррумптивные постоянные многоосевые								
<i>Ephedra dahurica</i>	20	5	3	2	1	1	1	5
<i>Ephedra monosperma</i>	25	5	3	2	1	1	1	5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	15	5	3	1	1	1	1	5

Как видно из представленного материала, отдел древесных растений (Серебряков, 1969) не отличается высоким разнообразием, что естественно для подобных ландшафтов. Однако, несмотря на эти очевидные обстоятельства, данные виды обладают четко очерченной экологической нишей в изученных ПВР растительности. Занимая инициальные экотопы с микроклиматом, ярко отличным от фоновых значений в сторону увеличения влажности, эти растения выполняют свою функциональную роль за счет эффективного сопротивления экстремальным факторам, действующим в подобных местообитаниях. Данные ЖТ приспособлены к режиму естественных нарушений за счет интенсивного и длительного освоения пространства, являясь, таким образом, экологическими антиподами однолетним рудеральным растениям.

6. *Alyssum* - тип (рис.16)

- Полукустарники и полукустарнички вегетативно неподвижные
- Рестативные постоянные полудеревенеющие

7. Thymus - тип (рис.16)

- Полукустарники и полукустарнички вегетативно подвижные
- Ирруптивные постоянные полудеревенеющие

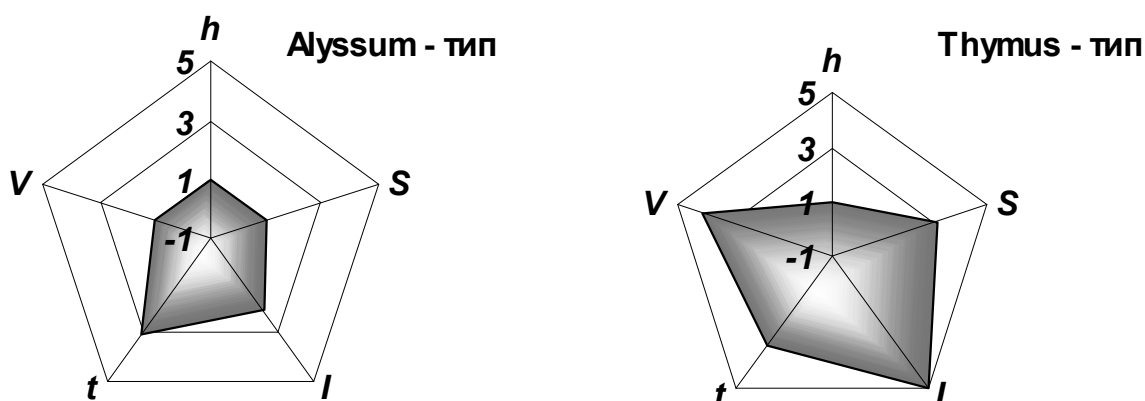


Рис.16 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ.

Занимая промежуточное положение между древесными и травянистыми формами по времени удержания площади обитания, и обладая при этом относительно высокой вегетативной подвижностью, данные группы имеют заметное влияние в зональных фитоценозах. Представляя собой ценотически значимый компонент в опустыненных и сухих степях (*Artemisia frigida*), полудревесные формы могут осваивать и нестабильные биотопы, например, каменистые осыпи (*Artemisia santolinifolia*) или барханоиды (*Hedysarum fruticosum*), или шлейфы выносов (*Thymus altaicus*). В связи с тем, что в пределах этой группы встречаются разные способы освоения пространства и разные типы пространственной структуры растений, можно выделить различные группы по Г.М. Зозулину (1968), что видно из таблицы 16

Таблица 16

Эколого-морфологическая характеристика ЖТ **Alyssum-тип** и **Thymus-тип**

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Нс	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
Рестативные постоянные полудеревенеющие								
<i>Artemisia globosa</i>	30	6	1	3	1	1	1	2
<i>Artemisia santolinifolia</i>	40	6	1	3	1	1	1	4
<i>Ceratoides papposa</i>	40	6	1	3	1	1	1	2
<i>Hylotelephium populifolium</i>	30	6	1	1	1	1	1	1
Продолжение таблицы 16								
<i>Hedysarum fruticosum</i>	50	6	1	2	1	1	1	2
<i>Alyssum lenense</i>	15	7	1	2	1	2	1	4
<i>Alyssum obovatum</i>	15	7	1	2	1	2	1	4
<i>Gypsophila desertorum</i>	15	7	1	2	3	1	2	2

<i>Astragalus stenoceras</i>	15	7	1	2	3	1	4	1
<i>Dracocephalum fruticulosum</i>	20	7	1	2	1	1	1	2
<i>Potentilla bifurca</i>	10	7	1	2	1	1	1	4
<i>Ptilotrichum canescens</i>	8	7	1	3	1	1	1	2
<i>Gypsophila patrinii</i>	30	7	1	3	3	1	2	2
<i>Kochia prostrata</i>	20	7	1	3	1	2	1	1
<i>Chamaerhodos altaica</i>	15	7	1	3	3	1	2	2
<i>Eremogone meyeri</i>	15	7	1	3	3	1	1	2
<i>Scutellaria tuvensis</i>	20	7	1	2	1	1	1	1
Ирруптивные постоянные полудеревенеющие								
<i>Thymus altaicus</i>	10	7	2	3	1	3	1	1
<i>Thymus gobicus</i>	10	7	2	3	1	3	1	1
<i>Thymus krylovii</i>	10	7	2	3	1	3	1	1
<i>Thymus minussinensis</i>	10	7	2	3	1	3	1	1
<i>Thymus mongolicus</i>	10	7	2	3	1	3	1	1
<i>Thymus sibiricus</i>	10	7	2	3	1	3	1	1
<i>Dracocephalum discolor</i>	5	7	2	3	1	3	4	4
<i>Artemisia frigida</i>	10	7	2	3	1	3	2	4

Очевидно, что отдел наземные травянистые растения (Серебряков, 1967) представлен наиболее широко в группе видов, формирующих панораму травянистых экосистем. Дифференциация по высоте в данных группах не настолько развита, как в комплексах видов, формирующих древесные экосистемы. Однако это с успехом компенсируется "разделением функций" растений в нижнем горизонте надземного пространства. Так, именно травянистые растения отличаются разнообразием способов освоения пространства, выражающимся в степени вегетативной подвижности, продолжительности удержания и интенсивности освоения площади обитания. Использование принципов разделения различных жизненных типов Г.М. Зозулина (1968) позволяет идентифицировать эти способы, разделяя все многообразие травянистых растений на две "полюсные" группы: интенсивно осваивающие площадь обитания за счет развития ортотропных побегов, и экстенсивно осваивающие за счет формирования плагиотропных осей. Остальные виды занимают промежуточное положение между вышеназванными способами. Травянистые растительные сообщества сочетают в себе, как правило, виды различных ЖТ, заменяя возможность дифференциации экологических ниш по высотной оси разделением таковых в горизонтальном направлении.

8. Taraxacum - тип (рис.17)

- Моноцентрические стержнекорневые и кистекарневые травянистые многолетники
- Рестативные периодические удерживающиеся

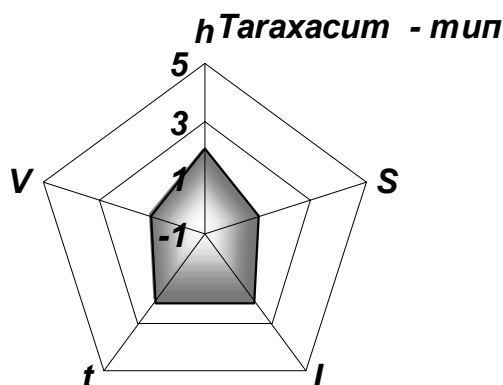


Рис.17 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ.

В Taraxacum - тип включены все виды, которые обладают четко выраженным морфологическим центром, и, как правило, формируют один или несколько побегов. Нередко данные виды являются розеткообразующими или полурозеточными. Подземная сфера представлена либо стержнекарневой системой, либо кистекарневой с ортотропным коротким корневищем, что обуславливает неподвижность этих растений в горизонтальном направлении (табл.17). Данные характеристики не могут обеспечить этой группе заметной ценотической роли в растительных сообществах, поэтому практически все виды являются ассектаторами. Однако, именно Taraxacum-тип является приспособленным к биотопам с нестабильной ситуацией (например, горные склоны) как раз за счет своей консервативности. По классификации Г.М. Зозулина данную группу можно назвать рестативные периодические удерживающиеся.

Таблица 17

Эколого-морфологическая характеристика **Taraxacum-тип**

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Нс	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	60	8	1	1	3	1	3	4

<i>Allium delicatulum</i>	15	8	1	2	3	1	2	10
<i>Ancathia igniaria</i>	15	8	1	1	2	1	3	1
<i>Artemisia commutata</i>	50	8	1	2	2	1	2	2
<i>Artemisia pycnorhyza</i>	15	8	1	3	3	1	2	2
<i>Astragalus adsurgens</i>	30	8	1	3	1	2	4	1
<i>Astragalus arkalyensis</i>	15	8	1	2	3	1	2	1

Продолжение таблицы 17

<i>Astragalus dilutus</i>	15	8	1	2	3	1	2	1
<i>Astragalus laguroides</i>	15	8	1	2	3	1	2	1
<i>Astragalus testiculatus</i>	10	8	1	2	3	1	2	1
<i>Chelidonium majus</i>	30	8	1	2	1	1	4	1
<i>Cicuta virosa</i>	60	8	1	1	3	1	3	3
<i>Cirsium esculentum</i>	10	8	1	1	3	1	2	1
<i>Clausia aprica</i>	15	8	1	2	2	1	2	1
<i>Coluria geoides</i>	10	8	1	2	2	1	1	1
<i>Dontostemon perennis</i>	15	8	1	2	1	1	4	1
<i>Dracocephalum peregrinum</i>	30	8	1	2	1	1	1	2
<i>Echinops humilis</i>	20	8	1	1	2	1	2	1
<i>Erysimum flavum</i>	15	8	1	2	2	1	3	2
<i>Gentiana decumbens</i>	20	8	1	2	3	1	3	1
<i>Goniolimon speciosum</i>	20	8	1	1	3	1	2	1
<i>Gymnadenia conopsea</i>	20	8	1	1	3	1	3	4
<i>Gypsophila altissima</i>	40	8	1	3	3	1	2	2
<i>Lagochilus ilicifolius</i>	15	8	1	2	1	2	4	1
<i>Lepidium crassifolium</i>	15	8	1	2	2	1	4	1
<i>Medicago falcata</i>	40	8	1	3	1	2	4	1
<i>Medicago sativa</i>	25	8	1	2	1	2	4	1
<i>Microstigma deflexum</i>	15	8	1	2	1	1	4	1
<i>Onobrychis tanaitica</i>	30	8	1	2	3	1	2	1
<i>Onosma borysthena</i>	15	8	1	2	1	2	4	1
<i>Oxytropis deflexa</i>	20	8	1	2	3	1	2	1
<i>Oxytropis intermedia</i>	15	8	1	2	2	1	4	1
<i>Oxytropis lanuginosa</i>	15	8	1	2	3	1	2	1
<i>Oxytropis pilosa</i>	15	8	1	2	3	1	2	1
<i>Oxytropis strobilacea</i>	15	8	1	2	2	1	4	1
<i>Papaver nudicaule</i>	15	8	1	1	3	1	3	1
<i>Parnassia palustris</i>	20	8	1	1	3	1	3	4
<i>Patrinia sibirica</i>	15	8	1	3	3	1	2	2
<i>Kitagawia baicalensis</i>	50	8	1	1	2	1	3	1
<i>Peucedanum falcaria</i>	30	8	1	1	2	1	3	3
<i>Phlojodicarpus sibiricus</i>	20	8	1	2	3	1	2	1
<i>Phlomoides tuberosa</i>	70	8	1	1	2	1	4	4
<i>Plantago maritima</i>	10	8	1	1	3	1	3	1
<i>Pleurospermum uralense</i>	25	8	1	2	3	1	2	1
<i>Potentilla longifolia</i>	25	8	1	2	2	1	3	1
<i>Potentilla astragalifolia</i>	10	8	1	2	2	2	2	1
<i>Potentilla jenssenii</i>	10	8	1	2	2	2	2	1
<i>Potentilla sericea</i>	15	8	1	2	2	2	2	1
<i>Pugionium pterocarpum</i>	30	9	1	1	3	1	2	1
<i>Pulsatilla patens</i>	20	8	1	2	3	1	3	3

<i>Pulsatilla turczaninovii</i>	20	8	1	2	3	1	3	3
<i>Rheum compactum</i>	50	8	1	2	3	1	2	3
<i>Rorippa palustris</i>	15	8	1	1	2	1	4	3
<i>Rumex acetosella</i>	30	8	1	2	3	1	2	3
<i>Rumex thyrsoiflorus</i>	30	8	1	2	3	1	2	1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	50	8	1	2	2	1	3	1

Продолжение таблицы 17

<i>Saussurea amara</i>	20	8	1	2	2	1	2	1
<i>Saussurea davurica</i>	20	8	1	2	2	1	2	1
<i>Saussurea pricei</i>	15	8	1	2	2	1	2	1
<i>Saxifraga sibirica</i>	15	8	1	2	3	1	2	3
<i>Saxifraga spinulosa</i>	15	8	1	2	3	1	2	3
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	25	8	1	2	3	1	3	1
<i>Scorzonera austriaca</i>	10	8	1	1	3	1	2	1
<i>Scorzonera ikonnikovii</i>	10	8	1	1	3	1	2	1
<i>Senecio erucifolius</i>	50	8	1	1	2	1	2	4
<i>Senecio nemorensis</i>	50	8	1	1	2	1	2	4
<i>Serratula centauroides</i>	40	8	1	1	3	1	2	1
<i>Serratula marginata</i>	40	8	1	1	3	1	2	1
<i>Silene chamarensis</i>	20	8	1	3	3	1	3	2
<i>Silene jensseensis</i>	25	8	1	3	2	1	2	2
<i>Stellaria dichotoma</i>	30	8	1	1	1	6	4	1
<i>Stevenia cheiranthoides</i>	15	8	1	2	2	1	3	1
<i>Taraxacum dealbatum</i>	15	8	1	1	3	1	2	1
<i>Taraxacum bessarabicum</i>	15	8	1	1	3	1	2	1
<i>Thesium refractum</i>	10	8	1	2	1	2	4	1
<i>Veratrum nigrum</i>	80	8	1	1	1	1	4	4
<i>Youngia tenuicaulis</i>	25	8	1	3	1	2	4	1
<i>Youngia tenuifolia</i>	20	8	1	2	1	2	4	1

9. Galium-тип (рис.18)

- Моноцентрические короткокорневищные олигопобеговые травянистые многолетники
- Рестативные периодические продвигающиеся

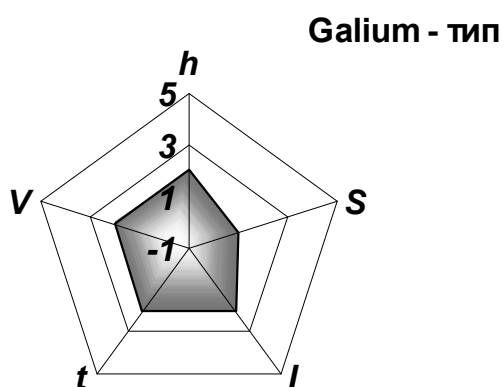


Рис.18 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ.

В данную группу входят растения с явно выраженным морфологическим центром и с небольшим числом побегов. Подземная сфера представлена плагиотропным коротким корневищем, что позволяет им незначительно продвигаться в горизонтальном направлении. Поэтому по системе Г.М. Зозулина эту группу можно назвать рестативной периодической продвигающейся. Не отличаясь доминантными функциями в сообществах, данные виды занимают прочное положение в фитоценозе, и иногда могут выступать на правах содоминантов (табл.18).

Таблица 18

Эколого-морфологическая характеристика ЖТ **Galium-тип**

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Нс	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
<i>Aconitum barbatum</i>	85	8	1	2	3	1	2	4
<i>Agrimonia pilosa</i>	30	8	1	2	2	1	3	4
<i>Allium schoenoprasum</i>	20	8	1	2	3	1	2	4
<i>Allium stellerianum</i>	20	8	1	2	3	1	2	4
<i>Artemisia caespitosa</i>	15	8	1	3	1	1	2	4
<i>Artemisia dracunculus</i>	70	8	1	2	1	1	4	4
<i>Artemisia glauca</i>	40	8	1	2	1	1	4	4
<i>Artemisia laciniata</i>	70	8	1	2	1	1	4	4
<i>Artemisia nitrosa</i>	40	8	1	2	1	1	4	4
<i>Artemisia tanacetifolia</i>	70	8	1	2	1	1	4	4
<i>Artemisia tomentella</i>	45	8	1	2	1	1	4	4
<i>Artemisia vulgaris</i>	70	8	1	2	1	1	4	4
<i>Aster alpinus</i>	15	8	1	2	3	1	2	4
<i>Astragalus frigidus</i>	25	8	1	2	2	1	3	4
<i>Bupleurum scorzonrifolium</i>	25	8	1	2	3	1	2	4
<i>Cerastium arvense</i>	15	8	1	2	1	2	4	4
<i>Cerastium pusillum</i>	15	8	1	2	1	1	4	4
<i>Chamaerhodos sabulosa</i>	15	8	1	3	2	1	3	4
<i>Cymbaria daurica</i>	10	8	1	1	1	1	4	4
<i>Dianthus versicolor</i>	20	8	1	3	1	1	4	4
<i>Galium boreale</i>	30	8	1	2	1	1	4	4
<i>Galium verum</i>	30	8	1	2	1	1	4	4
<i>Geranium pseudosibiricum</i>	25	8	1	2	3	1	3	4
<i>Geranium transbaicalicum</i>	25	8	1	2	3	1	3	4
<i>Glaux maritima</i>	10	8	1	2	1	2	4	4
<i>Heteropappus altaicus</i>	20	8	1	2	2	1	3	4
<i>Inula britannica</i>	25	8	1	2	2	1	3	4
<i>Iris humilis</i>	20	8	1	2	3	1	2	4
<i>Iris potaninii</i>	20	8	1	2	3	1	2	4
<i>Leontopodium ochroleucum</i>	15	8	1	2	2	1	2	4
<i>Leonurus glaucescens</i>	40	8	1	2	2	1	3	4
<i>Lepidium affine</i>	20	8	1	2	2	1	4	4

<i>Linum perenne</i>	15	8	1	2	1	1	4	4
<i>Lotus krylovii</i>	15	8	1	2	1	1	4	4
<i>Panzerina lanata</i>	30	8	1	2	2	1	4	4
<i>Pedicularis achilleifolia</i>	25	8	1	2	3	1	4	4
<i>Pedicularis resupinata</i>	25	8	1	2	1	1	4	4

Продолжение таблицы 18

<i>Poligala comosa</i>	15	8	1	2	1	1	4	4
<i>Aconogonon alpinum</i>	20	8	1	2	1	1	4	4
<i>Knorringia sibirica</i>	15	8	1	2	1	1	4	4
<i>Potentilla arenosa</i>	10	8	1	2	1	1	1	4
<i>Potentilla conferta</i>	10	8	1	2	2	1	3	4
<i>Potentilla multifida</i>	20	8	1	2	2	1	3	4
<i>Potentilla ornithopoda</i>	20	8	1	2	2	1	3	4
<i>Ranunculus propinquus</i>	30	8	1	2	2	3	4	4
<i>Schizonepeta multifida</i>	25	8	1	2	2	1	4	4
<i>Hylotelephium triphyllum</i>	25	8	1	2	1	1	4	4
<i>Silene graminifolia</i>	15	8	1	2	2	1	3	4
<i>Tanacetum boreale</i>	50	8	1	2	2	1	3	4
<i>Thalictrum flavum</i>	80	8	1	1	1	1	4	4
<i>Thalictrum foetidum</i>	20	8	1	1	1	1	4	4
<i>Thalictrum minus</i>	60	8	1	1	1	1	4	4
<i>Thalictrum petaloideum</i>	30	8	1	1	1	1	4	4
<i>Thalictrum simplex</i>	60	8	1	1	1	1	4	4
<i>Thalictrum squarrosum</i>	30	8	1	1	1	1	4	4
<i>Valeriana transjennissensis</i>	70	8	1	2	2	1	3	4
<i>Veronica longifolia</i>	30	8	1	2	1	1	4	4
<i>Veronica pinnata</i>	15	8	1	2	1	1	4	4
<i>Viola rupestris</i>	15	8	1	2	3	1	3	4

10. Stipa-тип (рис.19)

- Моноцентрические мультипобеговые (плотнoderновинные и компактные рыхлoderновинные) травянистые многолетники
- Рестативные периодические нарастающие

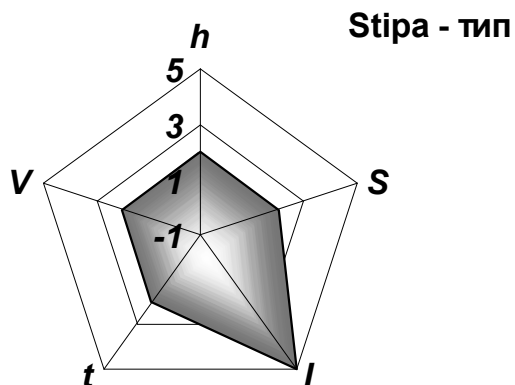


Рис.19 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ.

В данную группу входят плотнодерновинные злаки с внутривлагалищным возобновлением побегов и рыхлодерновинные виды, образующие компактную дерновину. Не отличаясь высокой вегетативной подвижностью, данные растения обладают значительной эдификаторной ролью, и выполняют, как правило, функцию доминантов в ценозах за счет интенсивного освоения моноцентрического пространства большим числом побегов. Немаловажно, что сама площадь этого пространства значительно больше, чем для любых других моноцентрических видов, что приводит к формированию наноклиматических эффектов. Именно такой габитус позволяет этим растениям обладать высокой конкурентоспособностью в аридных условиях. Внутри этого типа существует также дополнительная ось дифференциации - в высоту. Однако, как правило, высота растений коррелирует со степенью выраженности ксероморфных признаков: крупнодерновинные злаки в большей степени присущи настоящим степям, а мелкодерновинные - сухим и опустыненным (табл.19).

Таблица 19

Эколого-морфологическая характеристика ЖТ **Stipa-тип**

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Nc	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
<i>Achnatherum splendens</i>	150	8	1	4	3	1	2	3
<i>Agropyron cristatum</i>	30	8	1	4	3	1	2	3
<i>Allium anisopodium</i>	15	8	2	3	3	1	2	4;10
<i>Allium eduardii</i>	15	8	1	4	3	1	2	4;10
<i>Allium mongolicum</i>	20	8	1	3	3	1	2	4;10
<i>Allium senescens</i>	25	8	2	3	3	1	2	4;10
<i>Carex cespitosa</i>	50	8	1	4	3	1	2	4
<i>Carex kirilovii</i>	30	8	1	4	3	1	2	4
<i>Carex capitata</i>	20	8	1	4	3	1	3	3
<i>Carex media</i>	20	8	1	4	3	1	2	4
<i>Carex schmidtii</i>	20	8	1	4	3	1	3	4
<i>Deschampsia cespitosa</i>	100	8	1	4	3	1	2	3
<i>Festuca ovina</i>	25	8	1	4	3	1	2	3
<i>Festuca valesiaca</i>	20	8	1	4	3	1	2	3
<i>Helictotrichon desertorum</i>	30	8	1	4	3	1	2	3
<i>Iris tenuifolia</i>	20	8	1	4	3	1	2	4
<i>Juncus compressus</i>	20	8	1	4	1	1	4	3
<i>Koeleria cristata</i>	20	8	1	4	3	1	2	3
<i>Leymus paboanus</i>	40	8	1	4	3	1	2	3
<i>Poa reverdattoi</i>	30	8	1	4	3	1	4	3
<i>Poa argunensis</i>	30	8	1	4	3	1	4	3
<i>Poa attenuata</i>	30	8	1	4	3	1	4	3
<i>Poa botryoides</i>	30	8	1	4	3	1	4	3

<i>Poa stepposa</i>	30	8	1	4	3	1	4	3
<i>Puccinellia kreczetoviczii</i>	20	8	1	4	3	1	3	3
<i>Stipa capillata</i>	50	8	1	4	3	1	2	3
<i>Stipa glareosa</i>	20	8	1	4	3	1	2	3
<i>Stipa krylovii</i>	50	8	1	4	3	1	2	3
<i>Stipa orientalis</i>	30	8	1	4	3	1	2	3

11. *Veronica incana* - тип (рис.20)

- Травянистые многолетники неявнополицентрические
- Ирруптивные периодические расползающиеся

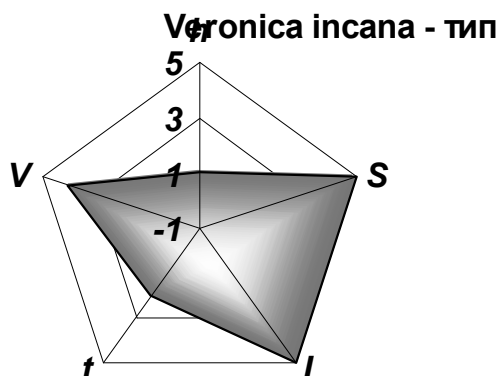


Рис.20 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ.

В данную группу входят виды, образующие клоны и поэтому обладающие неявнополицентрической пространственной структурой. Эти виды обладают разветвленными корневищами (осока стоповидная, *Carex pediformis*), или надземными столонами (лапчатка гусиная, *Potentilla anserina*). В эту же группу входят рыхлодерновинные злаки, поскольку образуемые ими рыхлые дерновины имеют достаточно большую площадь, что связано с интенсивным побегообразованием (Серебрякова, 1971). Возможность образовывать дерновины большой площади позволяет некоторые плотнодерновинные формы также отнести в эту сборную группу. Осваивая интенсивно пространство в горизонтальном направлении за счет высокой вегетативной подвижности и большого числа побегов, эти растения занимают, как правило, нижние ярусы в сообществах. За счет объединения казалось бы, несоединимых аспектов - вегетативной подвижности и интенсивного освоения пространства очень многие из этих видов являются, естественно, доминантами в фитоценозах (табл.20).

Таблица 20

Эколого-морфологическая характеристика ЖТ ***Veronica incana* - тип**

Виды	Н, в	Тип	Тип	Nc	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз.
------	------	-----	-----	----	---------	----------	-------	-------

	см	ЖФ	ПС					сфера
<i>Astragalus brevifolius</i>	10	8	2	3	3	1	2	5
<i>Carex dichroa</i>	20	8	2	3	3	1	2	4
<i>Carex pediformis</i>	20	8	2	3	3	1	2	4
<i>Cleistogenes songorica</i>	20	8	2	3	3	1	2	3
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	15	8	2	3	3	1	2	3
<i>Elytrigia geniculata</i>	40	8	2	3	3	1	2	3

Продолжение таблицы 20

<i>Equisetum scirpoides</i>	15	8	2	3	1	1	4	5
<i>Halerpestes salsuginosa</i>	10	8	3	2	3	5	3	3
<i>Iris ruthenica</i>	15	8	2	3	3	1	2	5
<i>Juncus geniculatus</i>	20	8	2	3	1	1	4	5
<i>Juncus gerardii</i>	20	8	2	3	1	1	4	5
<i>Oxytropis glabra</i>	10	8	2	3	1	3	4	4
<i>Phleum phleoides</i>	40	8	2	3	2	1	3	5
<i>Poa krylovii</i>	30	8	1	3	1	1	3	3
<i>Poa nemoralis</i>	30	8	2	3	1	1	4	3
<i>Poa palustris</i>	20	8	2	3	1	1	3	3
<i>Potentilla acaulis</i>	10	8	3	1	2	3	2	5
<i>Potentilla anserina</i>	15	8	3	2	3	5	2	3
<i>Psathyrostachys juncea</i>	60	8	3	2	3	1	2	3
<i>Puccinellia distans</i>	20	8	2	3	3	1	3	3
<i>Puccinellia tenuiflora</i>	15	8	2	3	3	1	3	3
<i>Selaginella sanguinolenta</i>	5	8	3	1	1	2	1	3
<i>Achnatherum sibiricum</i>	40	8	1	2	3	1	2	3
<i>Lupinaster eximius</i>	10	8	2	3	1	2	4	4
<i>Veronica incana</i>	10	8	2	3	2	3	3	4

12. Elymus - тип (рис.21)

- Травянистые многолетники полицентрические монопобеговые и олигопобеговые
- Ирруптивные периодические разбрасывающиеся

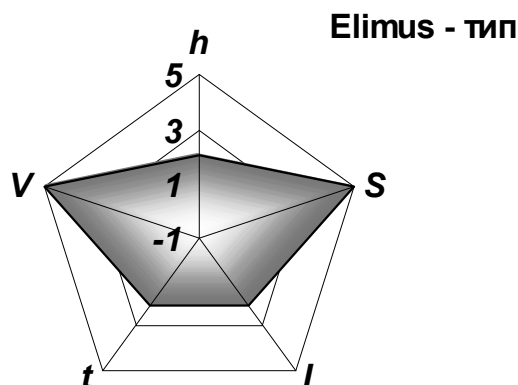


Рис.21 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ.

Данный морфотип отличается максимальной вегетативной подвижностью при экстенсивном освоении пространства. Такая стратегия позволяет осваивать этим видам нестабильные экотопы и в то же время играть заметную роль в зрелых сообществах. За счет развития специализированных морфоструктур, таких как длинные корневища, надземные столоны, боковые корни с придаточными почками, эти растения активно осваивают пространство фитоценоза, большую часть пластических веществ расходуя именно на образование этих "горизонтальных модулей" (Бигон и др., 1989). Большое число видов данного типа относится к семействам *Poaceae*, *Cyperaceae*. Немногие представители других семейств, являются либо луговыми, либо лесными видами. Главное их отличие от других типов - незначительное число побегов в парциальном кусте, высокая скорость расселения (табл.21).

Таблица 21

Эколого-морфологическая характеристика ЖТ **Elymus** - тип

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Нс	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
<i>Achillea asiatica</i>	30	8	3	1	3	1	3	5
<i>Aegopodium alpestre</i>	50	8	3	1	3	1	3	5
<i>Agrostis gigantea</i>	40	8	3	2	3	1	2	5
<i>Agrostis trinii</i>	30	8	3	2	3	1	2	5
<i>Allium bellulum</i>	20	8	3	2	3	1	2	4/10
<i>Allium clathratum</i>	20	8	3	2	3	1	2	4/10
<i>Allium leucocephallum</i>	15	8	3	2	3	1	2	4/10
<i>Allium lineare</i>	20	8	3	2	3	1	2	4/10
<i>Allium ramosum</i>	25	8	3	2	3	1	2	4/10
<i>Allium strictum</i>	20	8	3	2	3	1	2	4/10
<i>Asparagus pallasii</i>	50	8	3	2	1	2	4	6
<i>Bromopsis inermis</i>	45	8	3	2	3	1	2	5
<i>Bromopsis korotkiji</i>	50	8	3	2	3	1	2	5
<i>Bromopsis pumpelliana</i>	50	8	3	2	3	1	2	5
<i>Calamagrostis epigeios</i>	50	8	3	2	3	1	4	5
<i>Calamagrostis macilenta</i>	20	8	3	2	3	1	4	5
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	70	8	3	2	3	1	4	5
<i>Carex acuta</i>	20	8	3	2	3	1	2	5
<i>Carex curaica</i>	20	8	3	2	3	1	2	5
<i>Carex amgunensis</i>	20	8	3	2	3	1	2	5
<i>Carex duriuscula</i>	15	8	3	2	3	1	2	5
<i>Carex enervis</i>	15	8	3	2	3	1	2	5
<i>Carex iljinii</i>	20	8	3	1	3	1	3	5

<i>Carex korshinskyi</i>	15	8	3	2	3	1	2	5
<i>Carex panicea</i>	20	8	3	1	3	1	3	5
<i>Carex sabulosa</i>	15	8	3	2	3	1	2	5
<i>Carex supina</i>	20	8	3	2	3	1	3	5
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	100	8	3	2	1	1	4	6
<i>Chamaenerion latifolium</i>	30	8	3	2	1	1	4	6
<i>Convolvulus ammanii</i>	15	8	3	1	1	1	4	6
<i>Dianthus superbus</i>	30	8	3	1	1	1	4	5

Продолжение таблицы 21

<i>Eleocharis palustris</i>	15	8	3	2	1	1	4	5
<i>Elymus dahuricus</i>	40	8	3	2	3	1	2	5
<i>Elymus fibrosus</i>	50	8	3	2	3	1	2	5
<i>Elymus gmelinii</i>	40	8	3	2	3	1	2	5
<i>Elymus komarovii</i>	40	8	3	2	3	1	2	5
<i>Elymus mutabilis</i>	40	8	3	2	3	1	2	5
<i>Elymus sibiricus</i>	40	8	3	2	3	1	2	5
<i>Elymus transbaicalensis</i>	40	8	3	2	3	1	2	5
<i>Elytrigia repens</i>	50	8	3	2	3	1	2	5
<i>Equisetum arvense</i>	30	8	3	2	1	1	4	5
<i>Equisetum pratense</i>	22	8	3	1	1	1	4	5
<i>Euphorbia discolor</i>	20	8	3	2	1	1	4	6
<i>Euphorbia mongolica</i>	25	8	3	2	1	1	4	6
<i>Euphorbia virgata</i>	40	8	3	2	1	1	4	6
<i>Festuca rubra</i>	50	8	3	2	3	1	2	5
<i>Galium uliginosum</i>	15	8	3	1	1	2	4	5
<i>Glycyrrhiza uralensis</i>	20	8	3	2	1	1	4	5
<i>Helictotrichon hookeri</i>	30	8	3	2	3	1	2	5
<i>Helictotrichon pubescens</i>	40	8	3	2	3	1	2	5
<i>Helictotrichon schellianum</i>	30	8	3	2	3	1	2	5
<i>Hierochloë glabra</i>	30	8	3	2	3	1	2	5
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	40	8	3	2	3	1	2	5
<i>Juncus arcticus</i>	20	8	3	2	1	1	4	5
<i>Juncus salsuginosus</i>	20	8	3	2	1	1	4	5
<i>Lactuca sibirica</i>	25	8	3	2	2	1	4	6
<i>Lactuca tatarica</i>	25	8	3	2	2	1	4	6
<i>Lathyrus humilis</i>	30	8	3	1	1	2	4	5
<i>Leymus angustus</i>	50	8	3	2	3	1	2	3
<i>Leymus racemosus</i>	60	8	3	2	3	1	3	5
<i>Leymus ramosus</i>	60	8	3	2	3	1	3	5
<i>Leymus secalinus</i>	60	8	3	2	3	1	3	5
<i>Linaria acutiloba</i>	20	8	3	2	1	1	4	6
<i>Linaria altaica</i>	20	8	3	2	1	1	4	6
<i>Maianthemum bifolium</i>	10	8	3	1	2	1	3	5
<i>Mentha canadensis</i>	30	8	3	1	1	1	4	5
<i>Nepeta sibirica</i>	40	8	3	2	1	1	4	5
<i>Phragmites australis</i>	150	8	3	2	1	1	4	5
<i>Poa pratensis</i>	30	8	3	2	3	1	4	5
<i>Poa sibirica</i>	30	8	3	2	3	1	4	5
<i>Pyrola incarnata</i>	15	8	3	2	3	1	2	5
<i>Pyrola rotundifolia</i>	15	8	3	2	3	1	2	5

<i>Ranunculus repens</i>	40	8	1	2	2	3	4	5
<i>Rubus saxatilis</i>	20	8	3	1	3	5	2	3
<i>Scirpus tabernaemontani</i>	50	8	3	1	3	1	2	3
<i>Sedum hybridum</i>	15	8	3	1	2	1	2	5
<i>Silene repens</i>	20	8	3	2	1	1	4	5
<i>Stellaria bungeana</i>	20	8	3	1	1	1	4	5
<i>Thermopsis lanceolata</i>	25	8	3	1	2	1	3	5
<i>Thesium repens</i>	15	8	3	1	1	1	4	5

Продолжение таблицы 21

<i>Trifolium lupinaster</i>	25	8	3	2	1	1	4	5
<i>Triglochin palustre</i>	15	8	3	2	3	1	4	5
<i>Urtica cannabina</i>	70	8	3	2	1	1	4	5
<i>Vincetoxicum sibiricum</i>	20	8	3	1	1	1	4	5
<i>Viola rupestris</i>	15	8	3	2	2	1	4	5
<i>Woodsia ilvensis</i>	13	8	3	1	1	1	4	5

13. Lappula-тип (рис.22)

- Однолетние и двулетние травянистые, а также водные растения
- Вагативные (от лат. vagari – кочевать, блуждать)

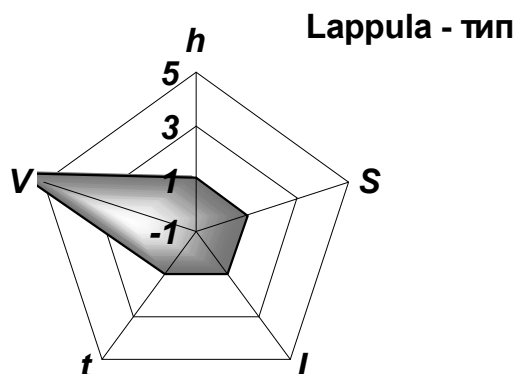


Рис.22 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания

В данную группу включены однолетние и двулетние монокарпические виды, объединяющим свойством которых является способность к быстрому расселению за счет малых жизненных циклов и большого числа семян. В некоторой степени данная группа является экологическим аналогом ирруптивных разбрасывающихся растений. Однако надо признать, что функция расселения, экспансии у этого типа более совершенна. Это связано, естественно, с несравнимо более высокими скоростями "освоения пространства". Включение в данную группу вторичноводных видов обусловлено тем фактом, что они, как правило, не имеют прикрепления к субстрату, и зимние почки - турiony выполняют расселительную функцию в водной среде аналогично тому, как семена однолетних и двулетних растений выполняют расселительную функцию в

наземно-воздушной среде. Строго говоря, данная группа по особенностям строения должна входить в Тагахасит-тип, поскольку обладает моноцентрической структурой площади обитания. Но поскольку такое упрощение вегетативной сферы связано в единый "адаптационный комплекс" (Пианка, 1981) с коротким жизненным циклом и большим числом образующихся семян, Lappula-тип является отдельной группой (табл.22).

Таблица 22

Эколого-морфологическая характеристика ЖТ **Lappula-тип**

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Nc	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
<i>Amethystea caerulea</i>	15	11	1	1	1	1	4	1
<i>Androsace septentrionalis</i>	10	11	1	2	3	1	4	1
<i>Artemisia macrocephala</i>	40	10	1	1	1	1	4	1
<i>Artemisia palustris</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Artemisia scoparia</i>	50	10	1	1	1	1	4	1
<i>Artemisia sieversiana</i>	50	10	1	1	1	1	4	1
<i>Atriplex fera</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Atriplex sibirica</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Bassia dasyphylla</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Beckmannia syzigachne</i>	40	10	1	1	3	1	4	3
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	20	11	1	1	1	7	4	1
<i>Chamaerhodos erecta</i>	30	10	1	1	2	1	3	1
<i>Chenopodium acuminatum</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Chenopodium album</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Teloxys aristata</i>	15	11	1	1	1	1	4	1
<i>Chenopodium rubrum</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Crepis tectorum</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Dracocephalum foetidum</i>	45	11	1	2	1	1	4	1
<i>Erigeron acris</i>	30	10	1	1	3	1	3	1
<i>Erysimum cheirantoides</i>	20	11	1	1	2	1	4	1
<i>Galium aparine</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Gentiana squarrosa</i>	10	11	1	1	3	1	4	1
<i>Gentianella amarella</i>	20	10	1	1	3	1	3	1
<i>Gentianopsis barbata</i>	20	10	1	1	3	1	3	1
<i>Geranium sibiricum</i>	30	10	1	1	3	1	3	1
<i>Juncus bufonius</i>	20	11	1	2	1	1	4	3
<i>Kochia densiflora</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Lappula consanguinea</i>	15	10	1	1	2	1	3	1
<i>Lappula marginata</i>	15	10	1	1	2	1	3	1
<i>Lepidium densiflorum</i>	20	10	1	1	1	1	4	1
<i>Neoleptopyrum fumaroides</i>	17	11	1	3	1	1	4	1
<i>Melilotus officinalis</i>	30	11	1	1	1	1	4	1
<i>Neopallasia pectinata</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Odontites vulgaris</i>	30	11	1	1	1	1	4	1
<i>Orostachys spinosa</i>	10	10	1	1	3	1	3	5
<i>Pedicularis myriophylla</i>	30	11	1	1	3	1	3	1

<i>Plantago depressa</i>	15	10	1	1	3	1	3	1
<i>Poa angustifolia</i>	20	11	1	3	3	1	4	3
<i>Fallopia convolvulus</i>	20	11	1	2	1	4	4	1
<i>Potamogeton pectinatus</i>	40	8	3	1	1	2	4	0
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	40	8	3	1	1	2	4	0
<i>Salicornia europaea</i>	15	11	1	1	1	1	4	1

Продолжение таблицы 22

<i>Salsola australis</i>	15	11	1	1	1	1	4	1
<i>Salsola collina</i>	20	11	1	1	1	1	4	1
<i>Schizonepeta annua</i>	20	11	1	2	2	1	4	1
<i>Senecio jacobaea</i>	40	10	1	1	2	1	3	1
<i>Setaria viridis</i>	20	11	1	2	3	1	4	3
<i>Silene borysthena</i>	30	10	1	1	2	1	3	1
<i>Silene viscosa</i>	30	10	1	1	2	1	3	1
<i>Sisymbrium heteromallum</i>	40	11	1	1	3	1	4	1
<i>Suaeda prostrata</i>	15	11	1	1	1	1	4	1
<i>Suaeda corniculata</i>	15	11	1	1	1	1	4	1
<i>Tragopogon orientalis</i>	30	10	1	1	3	1	3	1
<i>Tribulus terrestris</i>	10	11	1	2	1	3	4	1
<i>Utricularia vulgaris</i>	40	8	3	1	1	2	4	0

14. Cuscuta - тип (рис.23)

- Сапрофитные, паразитные, полупаразитные
- Инсидентные (от лат. insidens – сидящий на чем-либо)

15. Vicia - тип (рис.23)

- лианоидные травянистые поликарпики
- Ирруптивные лазающие

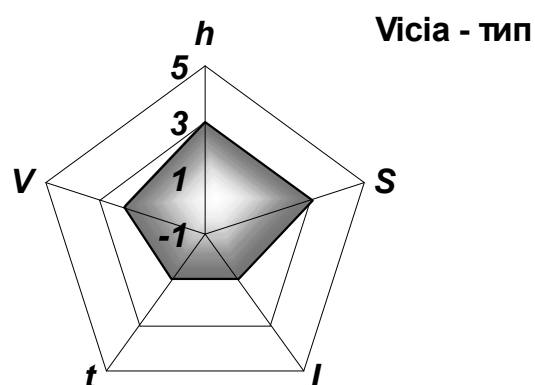
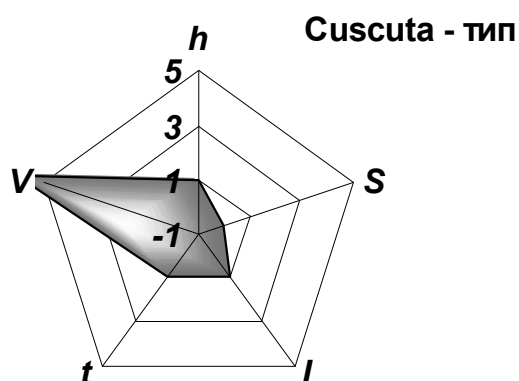


Рис.23 Лепестковая диаграмма, отражающая параметры площади обитания ЖТ.

Несмотря на то, что данная группа (Cuscuta - тип) в исследованном регионе представлена всего лишь 3-мя видами (табл.23), их присутствие в тех или иных ценозах является экологически значимым, поскольку данные растения

являются высоко специализированными. В связи с этим они были выделены в отдельный тип. Не имея, в силу своих экологических свойств, заметной ценотической роли в сообществах, их присутствие, тем не менее, позволяет говорить о достаточной сформированности включающих их сообществ. Выяснено, что в сообществах инициальных биотопов они, как правило, не встречаются, предпочитая характерные ценозы (табл.23).

Незначительная представленность лианоидных травянистых растений *Vicia* - типа (табл.) в исследованном регионе тем не менее не дает основания не выделять их в отдельную группу. Наличие таких "внеярусных" форм позволяет делать выводы о степени сформированности фитоценозов, изучаемых в ПВР (табл.23).

Таблица 23

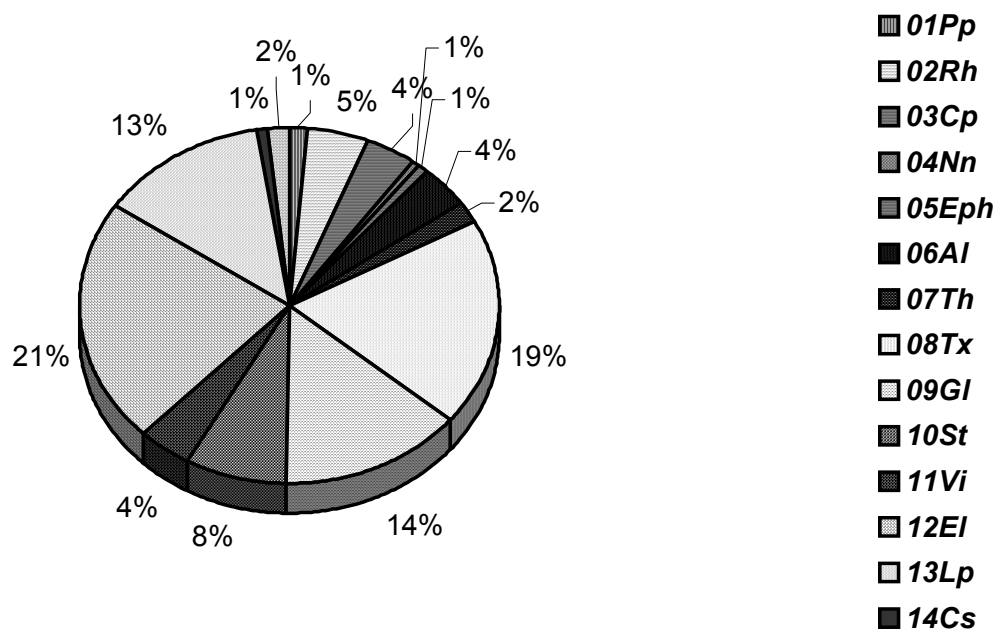
Эколого-морфологическая характеристика **Cuscuta** - тип и **Vicia** - тип

Виды	Н, в см	Тип ЖФ	Тип ПС	Нс	Розетка	Пл.в пр.	М ж/ц	Подз. сфера
ЖТ <i>Cuscuta</i> - тип (инсидентные)								
<i>Cuscuta europaea</i>	100	11	1	1	1	4	4	1
<i>Euphrasia pectinata</i>	15	11	1	1	1	1	4	1
<i>Orobanchae coerulescens</i>	15	8	1	1	1	1	4	4
ЖТ <i>Vicia</i> - тип (Ирруптивны лазящие)								
<i>Atragene sibirica</i>	300	8	1	2	1	4	4	4
<i>Clematis aethusifolia</i>	30	8	1	2	1	4	4	4
<i>Clematis glauca</i>	300	8	1	2	1	4	4	4
<i>Convolvulus fischeranus</i>	20	8	3	1	1	4	4	6
<i>Vicia amoena</i>	100	8	1	1	1	4	4	4
<i>Vicia costata</i>	40	8	1	3	1	4	4	4
<i>Vicia cracca</i>	35	8	1	2	1	4	4	4

Выделенные на основании эколого-морфологического анализа данные 15 "жизненных типов" (ЖТ) отличаются друг от друга особой стратегией захвата, освоения, и удержания площади обитания, а значит, являются косвенной характеристикой экологических ниш растений в сообществе. В зависимости от особенностей экотопа и фитоценозов, занимающих их, получают преимущества те или иные ЖТ. Поэтому использование данной классификации позволяет наиболее корректно подойти к анализу серийных сообществ.

Как видно из представленной диаграммы (рис.24), большую долю видов, формирующих ПВР степных фитоценозов, составляют травянистые растения (83

%). Из них на первом месте по числу видов - высоко подвижный Elymus - тип (21%), на втором - Taraxacum - тип (19 %), на третьем - Galium - тип и Lappula - тип (14 и 13 %% соответственно). Заметное место занимает характерный для зональных сообществ Stipa - тип (8 %). Остальные ЖТ занимают второстепенные позиции по числу видов, однако, это не всегда соответствует их ценотической значимости.



Жизненные типы	Число видов
01Pp - Populus - тип	6
02Rh -Rhododendron - тип	19
03Cp - Caragana pugnata - тип	16
04Nn - Nanophyton -тип	3
05Eph - Ephedra - тип	3
06Al - Alyssum - тип	16
07Th - Thymus - тип	8
08Tx - Taraxacum - тип	78
09Gl - Galium - тип	59
10St - Stipa - тип	32
11Vi - Veronica incana - тип	18
12El - Elymus - тип	92
13Lp - Lappula - тип	54
14Cs - Cuscuta - тип	3
15Vc - Vicia - тип	7

Рис.24 Спектр ЖТ по числу видов, формирующих ПВР степных фитоценозов Тувинских котловин (условные обозначения ЖТ используются далее в рисунках в качестве условных обозначений)

4.2.2 Выделение экологических групп при анализе сложения ПВР степных фитоценозов Тувинских котловин

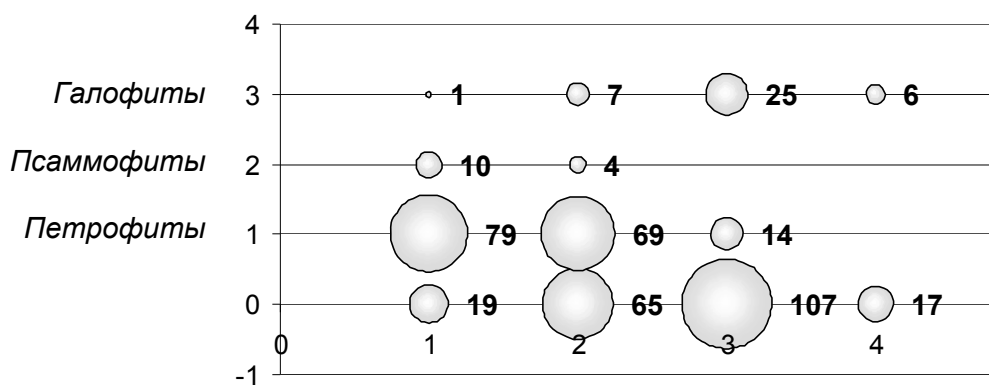
Отношение между экологическими группами (ЭГ) и ЖФ достаточно тесное, что связано, прежде всего, с историей возникновения этих классификаций и с их определением. Экологическая группа, или экологический тип, представляет собой совокупность растений различной ЖФ, обитающих в сходных условиях среды и обладающих в связи с этим рядом сходных признаков (Варминг, 1901; Виктор, 1964; Вальтер, 1974; Дудка и др., 1984). При решении вопросов отнесения видов к той или иной ЭГ существует два подхода.

1. **Морфологический подход.** Виды объединяются в ЭГ на основании выраженности ксероморфных признаков. Строго говоря, такой подход не соответствует самой сути выделения экологических групп, поскольку опирается не на диапазон толерантности к экологическим факторам, а на совокупность морфо-анатомических и физиологических адаптаций к ним. Достаточно легко определить ЭГ по отношению к воде, на основании выраженности ксероморфных признаков, более того - за счет использования количественных показателей это деление получает формализованную основу. Однако при определении принадлежности видов к субстрату (ЭГ: петрофитов, псаммофитов, галофитов) возникают трудности. Они связаны с тем, что те или иные признаки носят двойственный характер (например, "суккулентность" может быть вызвана приспособлением к аридным условиям и к фактору засоления, сочетающегося с физиологической сухостью).
2. **Надорганизменный, экосистемный подход.** В этом случае учитывается реальное распространение видов в пределах градиента того или иного фактора. Метод экологических шкал Л.Г. Раменского, опирающийся на правило экологической индивидуальности, при выделении ЭГ реализует наиболее полно и с количественной точки зрения данный подход.

Введение более дробной, детальной градации ЭГ с субстратным подходом, учитывающей либо структурные особенности, либо физиологически-специфические реакции растений (в группе ксерофитов - суккулент, стипа-ксерофиты, эуксерофиты, пойкилоксерофиты и т.д.) позволяет оценить стратегию приспособления растений к лимитирующим факторам среды. Дополнительное

использование количественных критериев, учитывающих степень выраженности ксероморфных признаков (например, число устьиц) позволяет эту работу вести на высоком репрезентативном уровне.

Для целей настоящего исследования необходимо было учесть только реперные ЭГ по отношению к воде и субстрату, тяготеющие к определенным значениям в градиентах основных факторов. В результате были выделены комбинированные группы, учитывающие отношения видов к основным факторам (рис.25). Таким образом, был использован надорганизменный сравнительно-экологический подход. Следует учесть, что каждая мезокатена представляет собой "арену" действия как общих (влажность) так и специфических факторов (засоление).



Размер "пузырьков" - число видов

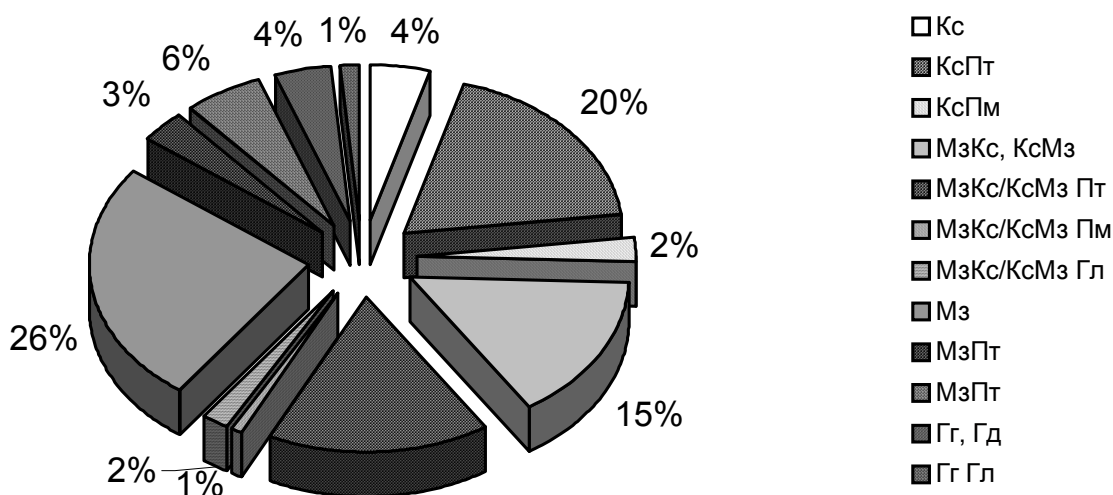
1 - Ксерофиты, 2 - Мезоксерофиты и Ксеромезофиты, 3 - Мезофиты, 4 - Гигрофиты и гидрофиты

Рис.25 Соотношение ЭГ для видов, формирующих ПВР степных фитоценозов Тувинских котловин. Ось абсцисс - экологические группы растений по отношению к субстрату, ось ординат - экологические группы растений по отношению к воде.

Несмотря на то, что зональная растительность изучаемого региона представляет собой сухие и опустыненные степи, в совокупности видов, участвующих в сложении ПВР доминируют эвригидробионты и мезофиты (145 и 146 видов соответственно, что составляет около 34% соответственно). Ксерофиты по числу видов составляют лишь 26%. Подчиненное положение занимают, естественно, гидрофильные группы - 5%. Таким образом, очевидная аксиома о том, что в степях доминируют ксерофиты, может быть обогащена некоторыми дополнениями. А именно: включая в анализ весь спектр биотопов, и соответствующих им фитоценозов, изучаемого региона, мы получаем гораздо более достоверные данные об истинном потенциале зональной растительности. Разнообразие серийных азональных и экстразональных фитоценозов и обеспечивающее его видовое богатство реализует универсальное правило

экологического дополнения. Это естественно, повышает устойчивость растительного покрова к изменениям внешней среды, а система ПВР является носителем этого свойства, как своеобразное "поле аттракторов" (см.гл.3).

Среди субстратных ЭГ доминируют петрофиты (43%), далее следуют галофиты (9%), и на последнем месте - псаммофиты (3%). Неспециализированные по отношению к субстрату виды составляют 45%. Распределение видов по комбинированным группам (рис.26), показывает, что наиболее дифференцирована эвригидробионтная группа (мезоксерофиты и ксеромезофиты), состоящая из 4-х подгрупп, в меньшей степени разнообразны ксерофиты, включающие в себя 3-и подгруппы и мезофиты (также 3 подгруппы), далее следует гидрофильная группа (2 подгруппы).



Условные обозначения:

Кс - ксерофиты, КсПт - ксерофиты/петрофиты, КсПм - ксерофиты/псаммофиты, МзКс, КсМз - мезоксерофиты и ксеромезофиты, МзКс/КсМз Пт - мезоксерофиты и ксеромезофиты петрофиты, МзКс/КсМз Пм - мезоксерофиты и ксеромезофиты псаммофиты, МзКс/КсМз Гл - мезоксерофиты и ксеромезофиты галофиты, Мз - мезофиты, МзПт - мезофиты петрофиты, ГгГд - гигрофиты и гидрофиты, ГгГл - гигрофиты галофиты.

Рис.26 Спектр комбинированных ЭГ видов, формирующих ПВР степных фитоценозов Тувинских котловин (условные обозначения ЭГ далее используются в рисунках в качестве условных обозначений)

В экологическом спектре (рис.26) можно выделить блоки видов, отличающиеся друг от друга, во-первых, экологической приуроченностью, во-вторых, диапазоном экологической толерантности.

1. Узкоспециализированные - гидрофиты и гигрофиты, мезофиты, тяготеющие к экстремальным биотопам пойм рек и увлажненным первым террасам. Данные виды имеют ограниченное распространение в исследованном регионе
2. Специализированные ксерофиты, имеющие господствующее ценотическое значение, формирующие зональные сообщества.
3. Широкоспециализированная лабильная группа эвригидробионтных видов, занимающая экотонные, переходные позиции между экстремальными и плакорными биотопами.

4.2.3 Выделение фитоценотических (эколого-ценотических) групп видов, формирующих ПВР степных котловин Тувы

Типология растений по фитоценотическим группам (ФГ) осуществлялась на основании предпочтения видами того или иного типа растительности и класса формации. Названия групп соответствуют названиям соответствующих классификационных единиц растительности (Растительный покров..., 1985).

- I Степные виды - формирующие зональные степные фитоценозы.
 - a Опустыненно-степные (виды, тяготеющие к опустыненным степям и петрофитным группировкам опустыненных степей). Индекс - 01ОпСт и ОпСмПм^Σ
 - b Настоящие степные (виды, тяготеющие к настоящим степям) Индекс - 02Ст
 - c Петрофитно-степные (виды, формирующие серии петрофитных группировок настоящих степей) Индекс - 03ПмСт
 - d Лугово-степные (виды, формирующие луговые степи и встречающиеся в остепненных лугах) Индекс - 04ЛзСт
 - Петрофитно-лугово-степные (виды, формирующие серии петрофитных группировок луговых степей) Индекс - 05ПмЛзСт
- II Луговые виды
 - a Настоящие луговые (виды, формирующие настоящие долинные луга в условиях нормального увлажнения) Индекс - 09Лз
 - b Болотно-луговые и водные (виды, складывающие заболоченные долинные луга в условиях повышенного увлажнения и вторично водные растения) Индекс - 10БлЛз и Вдн
 - c Галофитно-луговые и галофитно-лугово-степные (виды, формирующие галофитные мезофитные луга разной степени засоления и встречающиеся в солонцеватых крупнодерновинно-корневищных степях) Индекс - 11ГлЛз и ГлЛзСт
- III Лугово-лесные (встречаются в равной степени в долинных лесах и настоящих лугах) Индекс - 08ЛзЛс
- IV Лесные (виды, встречающиеся только в долинных лесах всех формаций) Индекс - 07Лс

^Σ Здесь и далее индексы используются в качестве условных обозначений на рисунках.

V Виды солончаковой растительности (виды, встречающиеся в монодоминантных растительных группировках в условиях крайнего засоления) Индекс - 12Слн

VI Сорные, залежные и мусорные виды (виды, складывающие первые и более поздние стадии зарастания, а также встречающиеся около жилья и дорог преимущественно) Индекс - 13СрЗлж

VII Пионерные аллювиально-пойменные (виды, встречающиеся только в нижних поймах рек на молодых аллювиальных участках) Индекс - 15ПрАлПм

VIII Пионерные петрофитные (виды, встречающиеся преимущественно на скалах, осыпях) Индекс - 14ПрПт

IX Псаммофитные (виды, встречающиеся только на развееваемых песках - барханоидах) Индекс - 06ПсСт

Совокупность видов, составляющих спектр растительных сообществ в системе ПБР исследованных котловин, отличается большим разнообразием (рис.27).

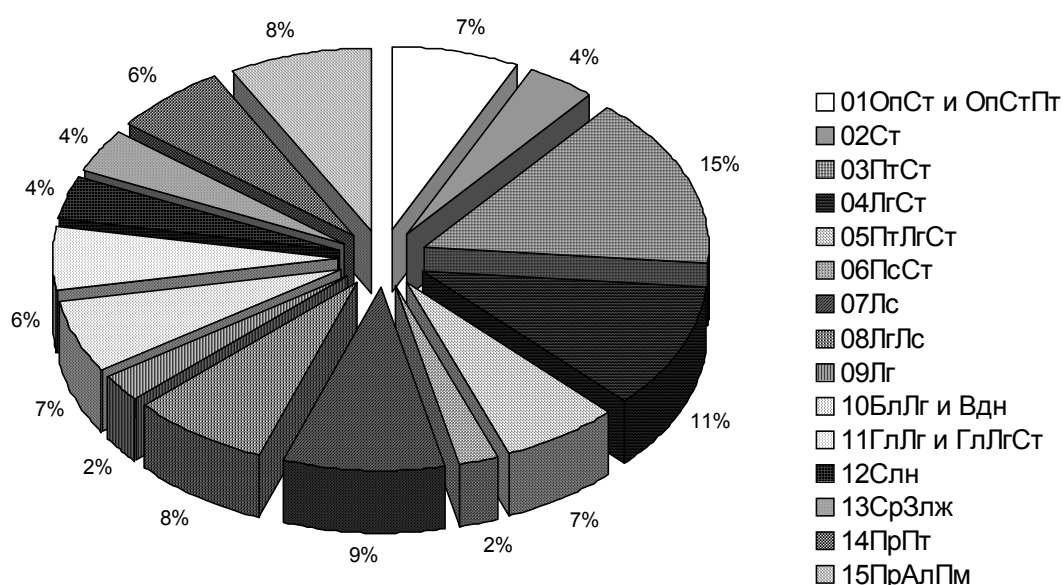


Рис.27 Спектр фитоценотических (эколого-ценотических) групп видов по числу видов, формирующих ПБР степных фитоценозов изученных котловин.

Фитоценотические группы, формирующие степной тип растительности по числу видов составляют 46%, т.е. практически половину. Это опустыненно-степные, степные, лугово-степные, и их петрофитные и псаммофитные варианты. Остальные виды, представляющие другие типы растительности (луговой, лесной, солончаковый и др.) и составляющие остальные 54% от общего числа видов, вносят свой вклад порядка 2-9% от каждой фитоценотической группы. Таким образом, рассматривая принадлежность видов к определенным растительным сообществам, можно сделать заключение о том, что наиболее широко по числу видов и разнообразию групп представлен зональный тип растительности - степной. Остальные же фитоценотические группы, формирующие азональные (или интразональные) и экстразональные сообщества, в большей степени

представлены немногочисленными видами с широкой специализацией (например, лесостепные, лугово-лесные).

4.2.4 Выделение биотопических комплексов растений при описании ПВР Тувинских котловин

При характеристике растений, слагающих степные фитоценозы Тувинской и Убсунурской котловин, кроме общих эколого-морфологических свойств важно знать и конкретную картину их распределения в районе исследования. Это позволяет более точно оценить зафиксированные при описании виды с точки зрения их реального статуса в сообществах. Особенно важно располагать подобной информацией при изучении пространственно и функционально связанных между собой серийных фитоценозов в экологических рядах. Сравнительный анализ таких сообществ с точки зрения общих фундаментальных ниш слагающих их растений, раскрывает лишь обобщенную картину, давая представление о том, каков вообще их экологический потенциал. В этом случае не учитывается действительная функция видов (элементов) в растительности (системе) данного региона. Действительно, тот факт, что в степных фитоценозах доминируют ксерофиты и петрофиты, еще не показывает, к каким именно экотопам в этом субаридном регионе они тяготеют, поскольку большинство местообитаний комфортны именно для этих экологических групп. Но если мы обладаем информацией о том, что группа "х" ксерофитов тяготеет к шлейфам выноса, а группа видов "у" тех же ксерофитов - к трещинам в скалах, это позволяет нам выяснить, какова же частная экологическая функция этих растений в растительном покрове. На основании господства "х" или "у" группы мы можем определить, каков статус формируемого ими сообщества. Кроме того, некоторые виды могут занимать несколько другие местообитания, в отличие от привычных для них экотопов, в зависимости от географического положения отдельных популяций. Например, кострец Короткого (*Bromopsis korotkiji*) приуроченный к песчаным наносам долин степных рек (Флора Сибири, 1990), в изученном регионе

встречается только на эоловых песках. Костяника каменистая (*Rubus saxatilis*) встречается только на первых террасах, в долинных лесах. Вудсия эльбская (*Woodsia ilvensis*) которая может встречаться в степях (Флора Сибири, 1988) зафиксирована нами только в тенистых трещинах выходов горных пород, и так далее. Таким образом, в различных регионах частные экологические ниши видов могут меняться. Для исследований экологического масштаба необходимо владеть такой информацией для более детального анализа. Особенно повышается ее ценность, когда создаваемые частные экологические классификации опираются на количественные критерии.

В некотором смысле подобное деление видов повторяет принципы стандартных экологических шкал Л.Г. Раменского. Однако, стандартом в данном случае являются не отдельно ступени увлажнения и засоления, а весь комплекс экологических факторов. Поскольку в качестве шкалы используется стандартная матрица, где по горизонтали располагаются различные типы мезокатен, а по вертикали - точки аналогичной геоморфологической природы со схожими режимами естественных нарушений (табл.10), зафиксированы диапазоны толерантности растений к совокупному действию факторов в существующих в данном регионе биотопах. Итогом подобного деления видов является создание биотопических комплексов (БК).

Биотопические комплексы выделены по методике И.В. Стебаева (1971), адаптированной применительно к модульным организмам - растениям. Всего для изучаемого региона было выделено 10 комплексов растений, отличающихся друг от друга различной ролью в формировании растительного покрова, а значит, обладающие различными адаптационными комплексами (Пианка, 1981) к действующим экологическим факторам.

Виды, тяготеющие к **инициальным** биотопам, характеризуются специфическими адаптациями. Это позволяет им с успехом противостоять интенсивному и динамичному режиму нарушений, связанному с гравитационными склоновыми процессами, эрозионному действию водотока, эоловым процессам, высокой концентрации солей. Как правило, такие виды первыми заселяют обнажающиеся участки и формируют пионерные группировки. Они составляют в зависимости от природы нарушений в разных типах мезокатен четыре биотопических комплекса: **литогенный**, **аллювиогенные речной** и **озерный**, а также **псаммогенный**. Эти БК, по сути, и есть "строительные блоки" азональной

(или интразональной) растительности в экстремальных условиях, которая определяется в меньшей степени - климатом, и в большей степени - субстратом, на котором развивается.

Биотопические комплексы, формирующие фитоценозы, характерные для определенных типов мезокатен, отличаются большим числом видов. Большинство из них формируют экстразональную растительность в долинах рек, на горных склонах. В местообитаниях, микроклимат которых подобен макроклимату той зоны, где данная растительность занимает плакоры, и где частота естественных нарушений сравнима со временем, необходимым для формирования сообществ, эти комплексы создают "характерные" ценозы. Такие **характерные комплексы** присущи для **литогенных, аллювиогенных речных и озерных** рядов. Выделяется комплекс видов, которые принимают участие в организации сообществ экстразонального плана (как правило, это луговые степи) во всех типах катен, поэтому он был назван **литогенно-аллювиогенным**.

Для плакорных поверхностей был выделен комплекс растений, формирующих зональные сообщества, которые одновременно являются терминальными для всех без исключения экологических рядов. Поэтому этот БК был назван **терминальным**.

Однолетние растения, не имеющие явного тяготения к какому либо типу биотопов, и встречающиеся везде, за исключением солончаков и влажных долинных лесов, были внесены в **вагативный**, или "странствующий" БК. По всей видимости, эти виды занимают первыми не экстремальные по своим условиям участки с "экологическим вакуумом" после повреждений (например, степные участки после повреждения растительного покрова временными водотоками).

Технология выделения этих БК опиралась на количественные показатели, свидетельствующие о тяготении видов к инициальным, характерным и терминальным биотопам.

Видовые данные, проективное покрытие (ПП) и экземплярная насыщенность (ЭН) были внесены в индивидуальные видовые матрицы, являющиеся стандартными для анализа как видовых, так и фитоценологических данных (табл.10). После введения этой информации в матрицы, были получены общие картины распределения видов в исследуемом районе, или их матричные ареалы (МА). Группировка видов на основании схожести их МА и выделение

изоплет, т.е. линий с одинаковыми значениями количественных параметров, позволили получить биотопические комплексы растений (БК).

Однако, для того, чтобы выделить группы видов с одинаковыми предпочтениями тех или иных биотопов, необходимо использовать операции сравнения. Поскольку сделать это было невозможно в силу того, что ценотическая роль их в сообществах различна, и значит, количественные данные разные, была сделана дополнительная численная обработка. Для каждого вида была вычислена преференция (предпочтение) – показатель комфортности вида в данном биотопе. Преференция свидетельствует о степени реализации вида в конкретных условиях (Стебаев, 1986) и позволяет привести к единому масштабу предпочтение растением того или иного биотопа, а вычисляется она следующим образом:

$$\text{Для видового ПП: } P_{\text{пп}} = (\text{ПП}_x / \text{ПП}_{\text{max}}) \times 100\%$$

$$\text{Для видовой ЭН: } P_{\text{эн}} = (\text{ЭН}_x / \text{ЭН}_{\text{max}}) \times 100\%$$

Где: $P_{\text{пп}}$ - преференция вида по проективному покрытию, ПП_x - проективное покрытие вида в данной точке, ПП_{max} - максимальное зафиксированное проективное покрытие данного вида; $P_{\text{эн}}$ - преференция вида по экземплярной насыщенности, ЭН_x - экземплярная насыщенность вида в данной точке, ЭН_{max} - максимальная зафиксированная экземплярная насыщенность данного вида. В данном случае максимальные значения показателей видов берутся в **типичных** для изучаемого региона сообществах.

Однако после вычисления преференции возникли следующие сложности: $P_{\text{пп}}$ и $P_{\text{эн}}$ не всегда совпадали для вида в одной точке. Это значит, что для видов существуют биотопы, которые предпочтительны с точки зрения их доминирования в сообществе (за счет процентной доли в наземной биомассе, которую мы фиксируем по косвенному показателю - проективному покрытию). Существуют местообитания, где для их ценопопуляций зафиксировано большее число экземпляров. Такая ситуация присуща, конечно же, только модульным организмам, для которых характерна вариабельность размеров отдельных особей. Для того, чтобы выбрать биотопы, комфортные для видов во всех отношениях, необходимо было ответить на вопрос: какой именно показатель свидетельствует о лучшем благополучии вида в биотопе - максимальное число экземпляров или максимальная площадь ассимиляционных тканей? Действительно, ответить на этот вопрос однозначно практически невозможно. Для иллюстрации разберем крайний случай. Для тополя лавролистного (*Populus laurifolia*) максимальные показатели проективного покрытия были отмечены на

первых террасах долин рек в предгорной части котловин, а наибольшее число экземпляров было зафиксировано в поймах рек (рис.28). На первых террасах формируются остепненные тополевые леса, а в поймах прорастают семена этого вида. Можно сказать, что песчаные поймы - биотопы, где максимально реализуется репродуктивный потенциал данного вида и формируются новые ценопопуляции, которые в дальнейшем "взрослеют" вместе с этим участком поймы, в том случае, когда аккумулятивные силы реки постепенно отчуждают этот участок от постоянного влияния водотока.

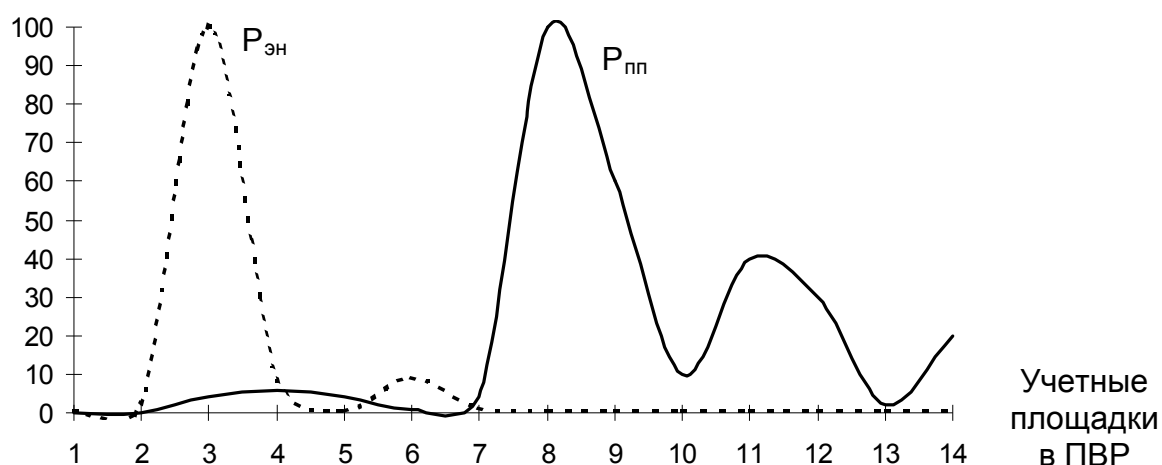


Рис.28 Соотношение предпочтений по проективному покрытию ($P_{пп}$) и по экземплярной насыщенности ($P_{эн}$) для *Populus laurifolia*. Учетные площадки в аллювиогенном ПВР в подгорной части котловины расположены в направлении от поймы (№ 1-7) до первой террасы (№ 8-14).

Тогда, по крайней мере, для этого вида можно выделять участки с репродуктивным оптимумом (№3, рис.28) и участки с ассимиляционным, функциональным оптимумом (№8, рис.28). Для других растений это "раздвоение" оптимумов не так контрастно, однако также актуально (рис.29).

$P_{пп}$

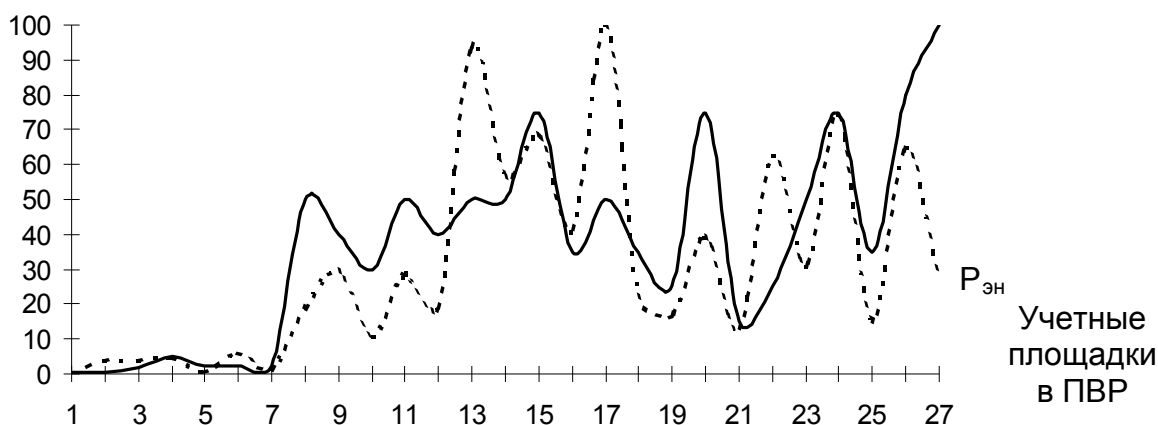


Рис.29 Соотношение предпочтений по проективному покрытию ($P_{пп}$) и по экземплярной насыщенности ($P_{эн}$) для *Cleistogenes squarrosa*. Учетные площадки в аллювиогенном ПВР континентальной дельты расположены в направлении от поймы (№ 1-3) до водораздела (№ 25-27)

Заметно, что совпадение оптимумов наблюдается только в 6 точках из 27. Такие "несовпадения" численных показателей видов были зафиксированы только для видов, играющих заметную роль в сложении фитоценозов исследованного региона и достаточно часто встречающихся. Для ассектаторов и единично встречающихся растений предпочтения по этим количественным показателям совпадают. В распределении этих оптимумов была выявлена следующая тенденция: в экстремальных условиях предпочтения по экземплярной насыщенности выше, в "мягких условиях" она уступает предпочтениям по проективному покрытию. Таким образом, ценопопуляции широко распространенных видов реализуют себя в разных условиях по-разному. В лимитированных по тем или иным причинам биотопах используется экстенсивная стратегия - увеличение числа экземпляров. В благоприятных условиях действует интенсивная стратегия, которая выражается в увеличении размеров особей (а значит - суммарной ассимиляционной поверхности) ценопопуляции, представляющей в этом местообитании соответствующий вид.

Для того, чтобы измерить и сравнить "стратегические" способности разных видов, было вычислено отношение $P_{пп}$ к $P_{эн}$ (по устному сообщению В.В. Молодцова). Таким образом, был введен коэффициент пластичности:

$$K_{пл} = P_{пп} / P_{эн}$$

В результате анализа значений коэффициента пластичности была выявлена дополнительная "стратегическая" структура совокупности ценопопуляций МА каждого вида. Это позволило ввести еще один критерий для

определения БК. Схожие значения и расположение $K_{пл}$ в матрице означают схожие способы реализации сравниваемых растений в конкретных фитоценозах. Биологическая значимость данного коэффициента подробно описана ранее (Гижицкая, 1997). Амплитуда данного коэффициента позволяет оценить пластичность, приспособляемость данного вида. Так, самые высокие амплитуды (около 100 единиц) зафиксированы для древесных форм, что связано с высокой вариабельностью размеров данных видов. Можно сказать, что пластичность этих видов реализуется по высотной оси дифференциации. Для остальных жизненных форм самые высокие амплитуды (30-50 единиц) были отмечены для наиболее распространенных видов (полынь холодная - *Artemisia frigida*, лапчатка бесстебельная - *Potentilla acaulis*) и вагативных растений, которые подвержены процессу "миниатюризации". Интересно, что для растений Elymus-типа такие амплитуды не превышают порога 5-7 единиц, что связано, по всей видимости, с тем, что они используют один, экстенсивный способ реализации в сообществах - за счет увеличения числа парциальных побегов или кустов, а размеры особей относительно постоянны. Самые высокие значения коэффициента наблюдаются в наиболее благоприятных условиях и, как правило, там, где этот вид доминирует. Исключение составляют некоторые виды, которые в экстремальных участках представлены экземплярами больших размеров (Например, ковыль Крылова - *Stipa krylovii*). В этом случае такие "пики" $K_{пл}$ расположены по периферии матричного ареала.

Для окончательного разделения видов по БК были использованы матрицы с изображением ареалов распространения видов, где изолинии объединяют участки с ранжированными значениями средних $K_{пл}$ в биотопах. Это позволяет анализировать смену стратегий ценопопуляций видов в пределах их распространения для изученного региона. В результате было выяснено, что для инициальных БК коэффициент пластичности варьирует незначительно, как правило, эти виды реализуют себя за счет увеличения числа особей, а не за счет "господства ассимиляционных тканей" в ценозах. Амплитуда $K_{пл}$ характерных БК достигает средних значений, за исключением древесных и некоторых кустарниковых видов, которые реализуют свою пластичность за счет освоения верхних горизонтов сообщества, там, где для этого достаточно дополнительно поступающая влага. Терминальные и вагативные виды отличаются относительно высокой амплитудой данного коэффициента.

1. Инициал-литогенный БК (Индекс Ин.Лг^Т)

Данные виды тяготеют к обнаженным участкам на скальных склонах (каменистые осыпи, трещины). Единичные экземпляры встречаются в ценозах золовых песков, а также в составе группировок континентальных дельт и русле временных водотоков. В инициальных сообществах доминанция видов данного БК составляет 25-30%. Несмотря на то, что растения этого комплекса тяготеют именно к подобным местообитаниям, они не являются здесь доминантами. Возможно, это связано с тем, что половина из них относится к Тагахасит-типу, а виды данного ЖТ в изучаемых сообществах никогда не занимают господствующее положение. Интенсивно осваивая относительно небольшую площадь обитания, эти растения наиболее приспособлены к динамичным условиям каменистых осыпей и дефициту пространства в трещинах горных пород. Коэффициент пластичности ($K_{пл}$) варьирует незначительно, амплитуда его составляет для наиболее лабильных видов, таких как барбарис сибирский (*Berberis sibirica*) и полынь сантолинолистная (*Artemisia santolinifolia*) 19 и 15 единиц, соответственно. Матричный ареал имеет упрощенную внутреннюю структуру, что связано с одинаковой ценотической значимостью в разных сообществах, и выражается в низких численных показателях и стабильных значениях $K_{пл}$ (Рис.30).

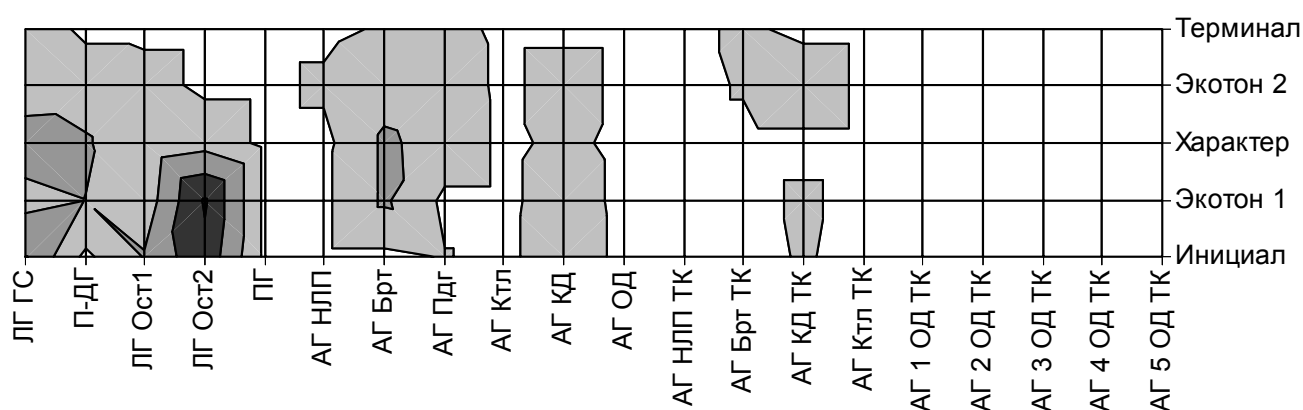


Рис.30 Матричный ареал *Artemisia santolinifolia*.

2. Инициал-аллювиогенный речной БК (Индекс - Ин.Аг.Р)

Виды данного БК тяготеют к обнаженным нижним поймам, где формируют пионерные группировки. Встречаются в составе ценозов долинных лугов разной степени увлажнения и пойменных лесов. Единичные экземпляры могут встречаться в поймах слабо засоленных озер (например, оз. Тере-Холь).

^Т Здесь и далее индексы БК используются в качестве условных обозначений на рисунках

Доминанция видов данного комплекса в свойственных им биотопах может составлять до 70%. По своим экологическим характеристикам растения, включенные в данный БК, более разнородны по сравнению с первым. Так, кроме пионерно-аллювиально-пойменных, сюда входят и луговые, и лугово-болотные, и водные, и три пионерно-петрофитных вида (например, *Paraver nudicaule*). Треть видов этого БК относятся к подвижному Elymus-типу. 15% от общего числа видов являются вегетативно-подвижными кустарниками (Caragana ругмаеа-тип), а 15% - Тагахасит-тип, что является несколько неожиданным. Однако этот факт можно объяснить тем, что большая площадь пойм горных рек занята крупным галечником, причем очень часто эти участки встречаются и в руслах временных водотоков. Такие условия благоприятны для последнего ЖТ. Таким образом, насколько разнообразны поймы островного типа (Миркин, 1974), настолько же разнообразен по составу данный комплекс. $K_{пл}$ варьирует значительно, его амплитуда для вегетативно подвижных кустарников составляет до 65 единиц (для *Myricaria dahurica*), а для растений, принадлежащих к Elymus-типу, она составляет в среднем в 3-4 раза меньше. Такой разрыв в амплитуде между этими типами связан с разными способами реализации в биотопах: если Caragana ругмаеа-тип может быть представлен различными размерами и с разным проективным покрытием, то для Elymus-типа характерны более стабильные размеры парциальных побегов в пойме, и показатели экземплярной насыщенности и проективного покрытия практически совпадают по своей значимости. В результате, по $K_{пл}$ можно сделать вывод о том, что виды Elymus-типа данного БК реализуют себя в сообществе за счет увеличения / уменьшения числа условных экземпляров, а не за счет вариабельности размеров особей. Матричный ареал видов этого комплекса очень варьирует в размерах (рис. 31, 32). В зависимости от экологических характеристик виды могут тяготеть к поймам в разных участках

течения реки (на бортах, в подгорной части, в котловине, в поймах континентальных дельт), а также присутствовать в сообществах первых террас и понижениях второй террасы.

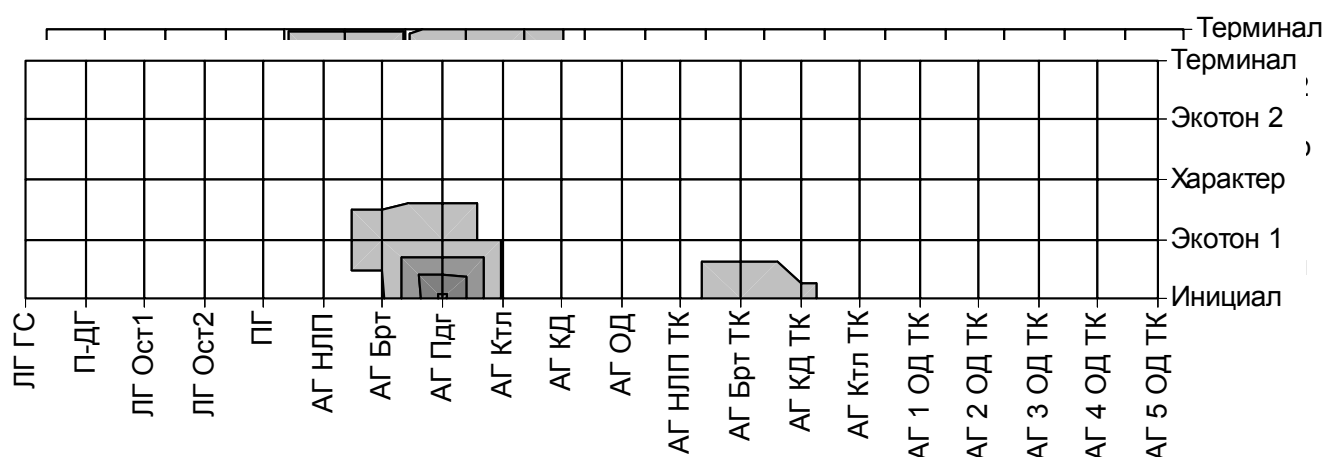
Рис.31 Матричный ареал котовника сибирского - *Nepeta sibirica*

Рис.32 Матричный ареал *Myricaria dahurica*

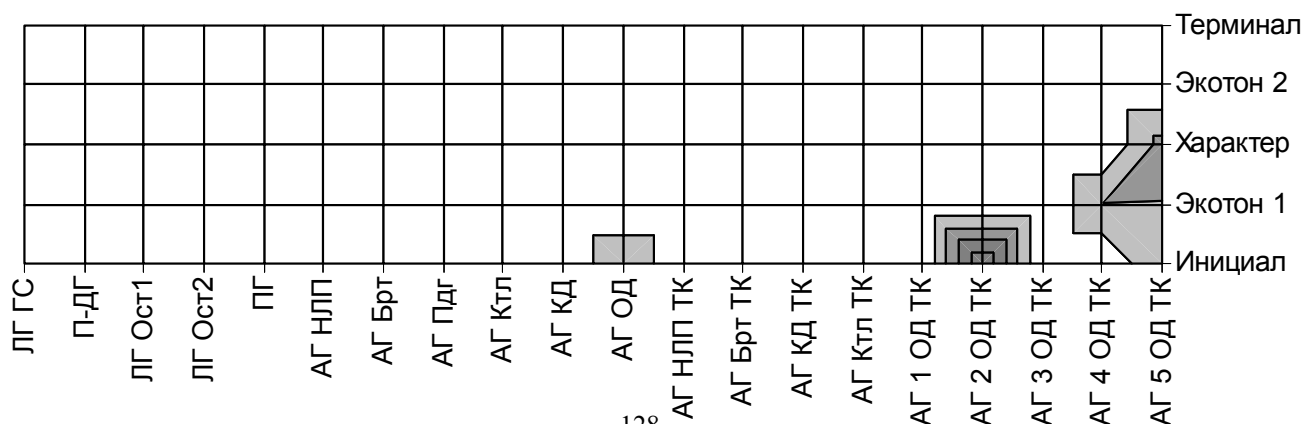
Общим для данных видов является тяготение к инициальным биотопам аллювиогенных речных мезокатен. "Зона присутствия" может быть больше или меньше, иметь разную ориентацию (либо в пределах одной мезокатены, либо в пределах аналогичных биотопов).

3. Инициал-аллювиогенный озерный БК (Индекс - Ин.Аг.О)

Этот БК включает в себя виды, которые формируют различные ценозы



солончаковой растительности в поймах соленых озер. Как правило, все эти растения являются узкоспециализированными по своей экологии и поэтому встречаются только в вышеуказанных биотопах. Фитоценотическая приуроченность этих растений только подтверждает это: половина числа видов этого комплекса формируют солончаковую растительность, половина является галофитно-луговыми растениями. Интересно, что по числу видов в данном комплексе наиболее заметны *Galium*-тип и *Elymus*-тип (по 20%), *Lappula*-тип и

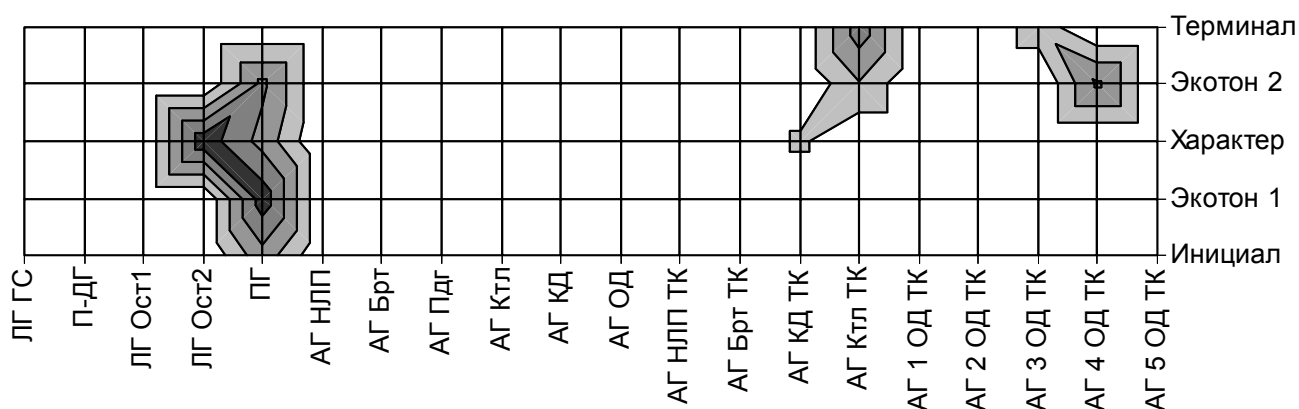


Тагахасит-тип (по 15%), остальные три ЖТ занимают подчиненное положение. Интересно, что по вкладу в сообщества превалируют однолетние растения Lappula-типа. Суммарная доминация видов этого БК всегда очень высока в поймах озер (не меньше 80%). Коэффициент пластичности у этих видов относительно невысок, что связано с их малым распространением (4-9 единиц). Однако он не настолько низок, как можно было ожидать. По-видимому, это связано с высокой вариабельностью экземпляров типичных галофитов в поймах. Матричный ареал четко очерчен, и имеет явное тяготение к поймам соленых озер (рис.33).

Рис.33 Матричный ареал солероса европейского - *Salicornia europaea*

4. Псаммогенный БК (Индекс - Пм)

Этот БК, включающий всего 19 видов, представлен растениями, формирующими инициальные сообщества на развеваемых песках. Некоторые из них могут встречаться на шлейфах выноса, каменистых осыпях. Данный БК представляет, если можно так выразиться, и инициальную, и характерную группу, поскольку специфических сообществ в пределах данных мезокатен не встречается - только пионерные псаммогруппировки и псаммофитные степные ценозы, представляющие собой мелкодерновинные настоящие степи с присутствием псаммофитов. По своей фитоценотической приуроченности все они являются либо опустыненно-степными, либо псаммофитно-степными растениями. Можно было бы ожидать, что в данном комплексе превалировали подвижные ЖТ. Однако это не так. Рестативные *Nanophyton*-, *Alyssum*-, *Taraxacum*-типы в сумме составляют чуть менее половины от общего числа видов, а ирруптивные *Thymus*-, *Elymus*- и вагативный *Lappula*-типы - в сумме 60%. Для этого комплекса характерны низкие амплитуды коэффициента пластичности и четко определенный



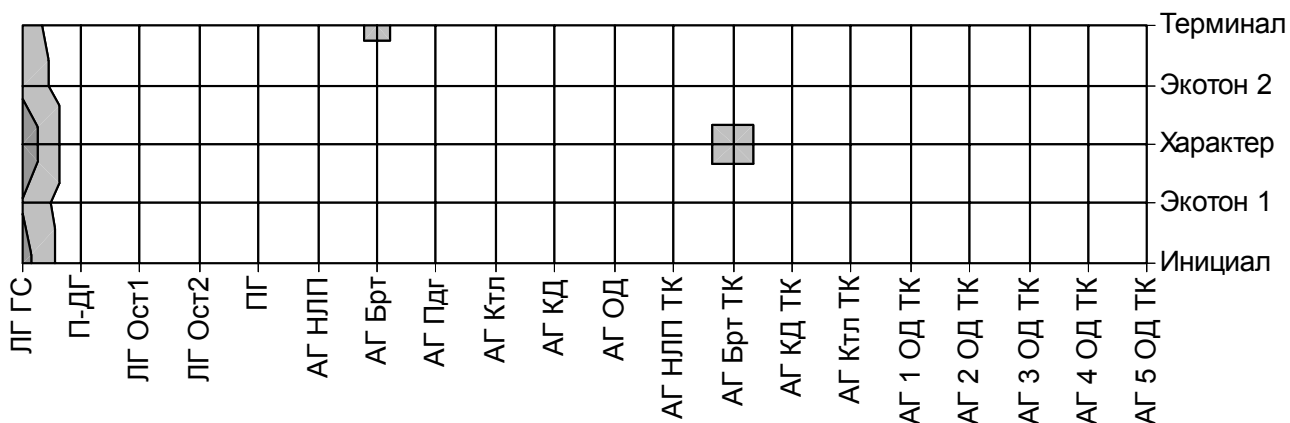
матричный ареал с малой площадью (рис.34). Есть виды, которые встречаются только в эоловых песках Убсунурской котловины, например, кинжальник крылатоплодный (*Pugionium pterocarpum*), и виды, которые могут встречаться на шлейфах выноса и одиночных дюнах в Тувинской котловине.

Рис.34 Матричный ареал серпухи васильковолостной - *Serratula centauroides*

5. Характерный литогенный БК (Индекс - Х.Лг)

Многочисленный по составу (всего 53 вида) комплекс является разнородным по экологии растений, включенных в него. Это связано с тем, что характерные сообщества, формирующиеся на горных склонах разной экспозиции, являются порой ярко отличными друг от друга. Это доказывается и спектром фитоценотических групп, представленных в этом БК. В равной степени по числу

видов встречаются и петрофитно-степные, и петрофитно-лугово-степные; присутствуют лесные, опустыненно-степные - по одному виду. Явные фавориты по числу видов в спектре ЖТ - *Taraxacum*-тип (32%). Далее со значительным отрывом следуют *Galium*-тип и *Elymus*-тип с 15% от общего числа видов. Остальные типы представлены незначительно. Этот БК формирует в среднем на 1/3 сообщества горных склонов. Коэффициент пластичности варьирует в



пределах 5 единиц, что связано с незначительной вариабельностью данных видов, за исключением чабреца алтайского - *Thymus altaicus* (13 единиц). Матричный ареал может захватывать аллювиогенные речные ряды, особенно те, которые граничат с литогенными, а также зону континентальных дельт (рис.35).

Рис.35 Матричный ареал плаунка кровяно-красного - *Selaginella sanguinolenta*.

6. Характерный аллювиогенный речной БК (Индекс - Х.Аг.Р)

Виды данного комплекса формируют сообщества пойменных лесов нижних террас рек на бортах котловин, а также пойменные леса крупных рек (напр., Тес-Хем) в самой котловине. Такие леса характеризуются очень переменчивым составом травянистого яруса в зависимости от степени увлажнения. Так, по числу видов, кроме лесной группы (52% от общего числа видов) значительно участие переходных групп, таких как лугово-лесные (27%), лесо-степные (11%). Встречаются также ярко отличные друг от друга болотно-луговые и лугово-степные (соответственно, 3 и 4 вида из 71). Интересно, что в спектре ЖТ в этом комплексе, как ни в каком другом обильны по числу видов *Elymus*-тип и *Galium*-тип (27 и 14 видов соответственно), *Rhododendron*-тип (8 видов), *Populus*-тип (5 видов). Остальные типы представлены незначительно. Коэффициент пластичности имеет высокую амплитуду, особенно для видов *Populus*-тип и *Rhododendron*-тип, для травянистых растений она колеблется около

5-7 единиц. Матричный ареал вытянут горизонтально, и в зависимости от амплитуды толерантности видов имеет большую или меньшую величину (рис.36). Растения, составляющие данный комплекс, обладают разными, порой контрастными экологическими характеристиками. В результате речной БК обладает высоким потенциалом, что позволяет ему складывать фитоценозы в очень разнообразных условиях речных террас.

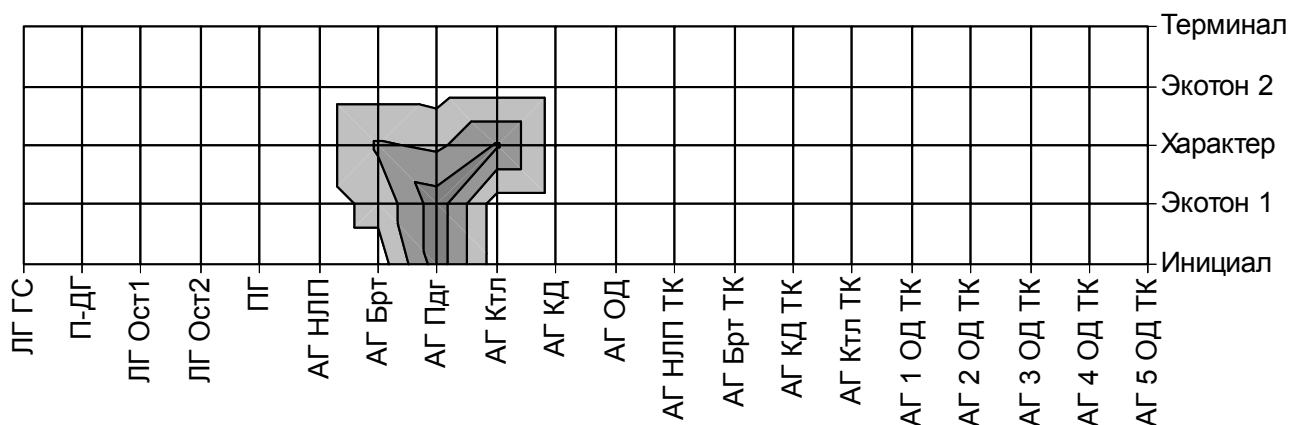


Рис.36 Матричный ареал мытника перевернутого - *Pedicularis resupinata*

7. Характерный лито/аллювиогенный БК (Индекс - Х.Л.А.)

Данные растения формируют петрофитные луговые и настоящие степи, поэтому встречаются в межконусных понижениях на шлейфах выноса, на пологих склонах северной экспозиции, на верхних террасах рек бортов котловин, на нижних террасах некрупных рек и первых террасах крупных рек в самой котловине (там, где еще заметно дополнительное увлажнение). Поэтому матричный ареал этих видов имеет характерную подковообразную форму (рис.37). Интересно, что состав фитоценотических групп видов этого комплекса очень разнороден. Он включает в себя как лугово-степные виды (39%), так и петрофитно-степные (28%). В этот комплекс вошли и петрофитно-лугово-степные, и степные виды (12 и 10 % соответственно от общего числа видов этого БК).

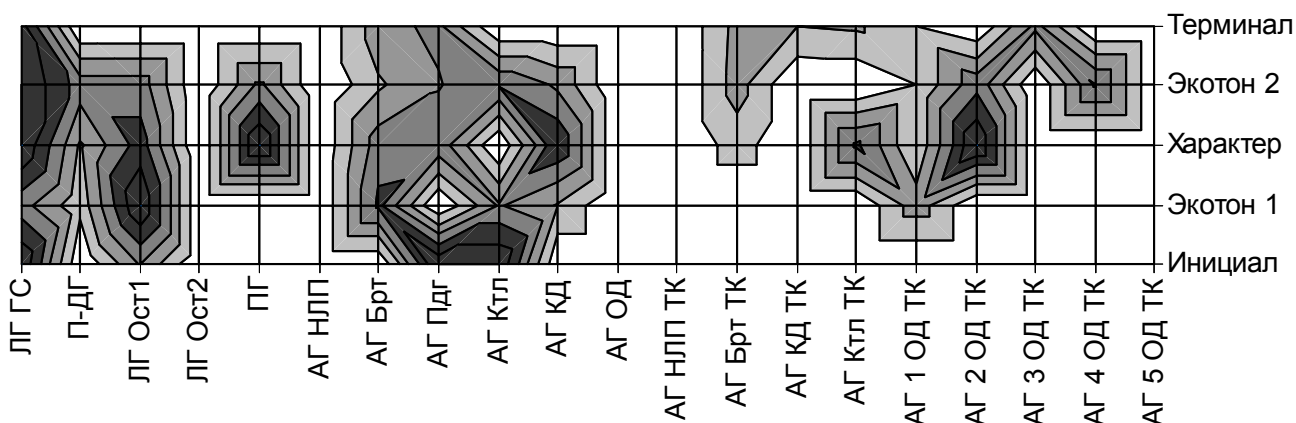


Рис.37 Матричный ареал лапчатки вильчатой - *Potentilla bifurca*

Спектр ЖТ отличается высокой разнородностью травянистых растений. Представлены в равной степени практически все типы, кроме древесных. Амплитуда коэффициента пластичности свидетельствует о высокой изменчивости (порядка 20 единиц), а значит, адаптабельности данных видов. Можно сказать, что если пластичность характерных аллювиогенных речных видов связана с вариациями высоты растений (например, для *Populus laurifolia*), то пластичность этого универсального комплекса связана с высокой изменчивостью в "горизонтальном направлении". А именно - в распределении пластических веществ для горизонтальных и вертикальных модулей (Бигон и др., 1991). Матричный ареал обладает самой большой площадью (рис.38).

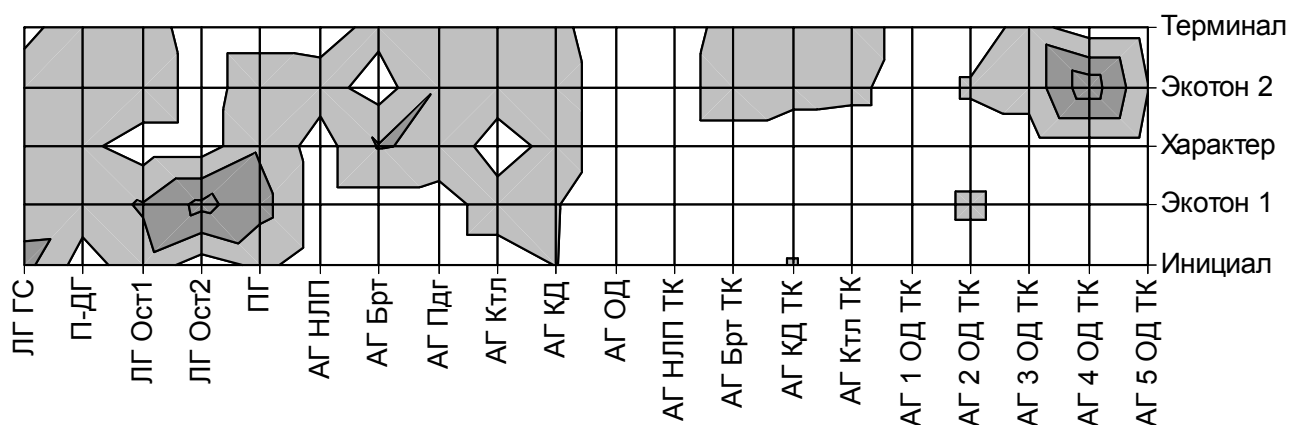


Рис.38 Матричный ареал *Stipa krylovii*

В более влажной Центрально-Тувинской котловине этот комплекс имеет тяготение к плакорным участкам. Это в большей степени справедливо для мезокатен, расположенных в периферийных участках котловины, граничащих с окаймляющими их горными склонами. В центре котловины, также как и в Убсунурской, виды данного комплекса также "предваряют" опустыненные и сухие степи водораздельных поверхностей. Несмотря на свое широкое распространение, доминация данного БК, как правило, не превышает 50%, за исключением литогенных ПВР останцов, где на шлейфах выноса они на 80% составляют формируемые там сообщества. Этот факт показывает основные отличия от литогенных ПВР горных склонов в формировании серийных сообществ. Интересно, что для псаммогенных ПВР отмечается их постоянное присутствие на протяжении всего ряда сообществ, начиная от инициальных

участков на развееаемых барханоидах и заканчивая псаммофитными степями. Несмотря на высокую вариабельность данного БК, можно выделить такое их свойство, как перманентное (во всей системе изучаемых ПВР) предварение опустыненных и сухих степей.

8. Характерный аллювиогенный озерный БК (Индекс - X.Aг.О)

Виды этого комплекса тяготеют к озерным террасам с заметным влиянием увлажнения и сопутствующего ему увлажнения, складывая чиевые и длиннокорневищные колосняковые степи. В некоторых случаях эти виды могут встречаться и на террасах крупных рек там, где создается аналогичный режим. Самый малочисленный по числу видов, этот комплекс однороден по экологической индивидуальности складывающих их видов. Это справедливо как для фитоценоотического спектра (лугово-степные виды), так и для спектра ЖТ (присутствуют три типа - *Stipa*, *Elymus*, *Lappula*). Виды этого комплекса обладают низкой амплитудой коэффицента пластичности и малой площадью матричного ареала (рис.39, 40).

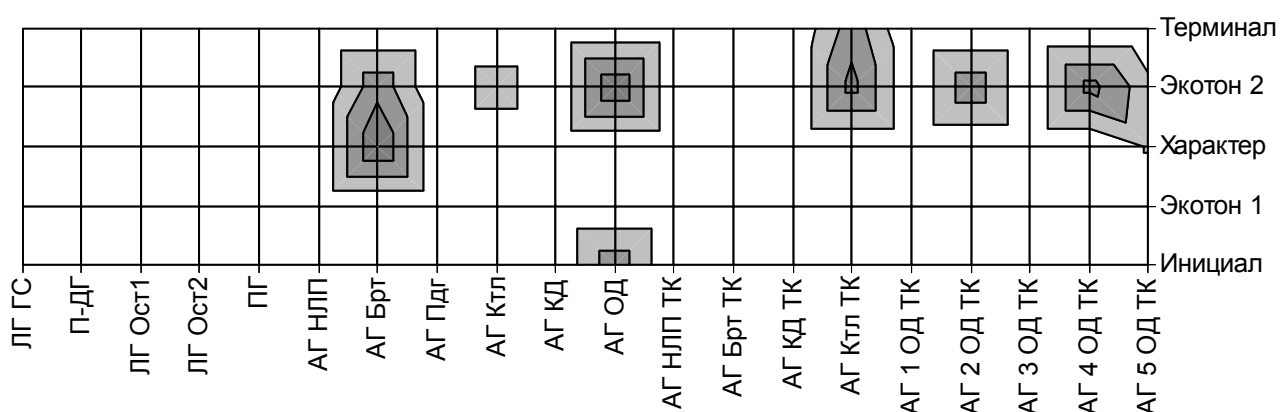


Рис.39 Матричный ареал чия блестящего - *Achnatherum splendens*

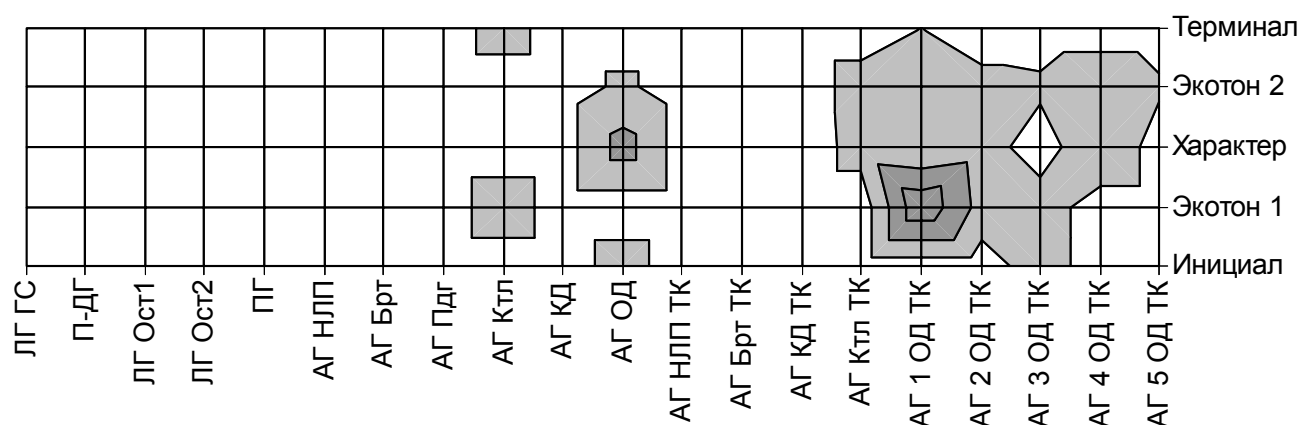


Рис.40 Матричный ареал колосняка Пабо - *Leymus raboanus*

9. Терминальный БК (Индекс - Т.)

Наиболее распространенные растения, формирующие зональные сухие мелкодерновинные и опустыненные степи, составляют данный комплекс. Имея центр тяжести на плакорных позициях, эти виды могут встречаться на различных участках литогенных и псаммогенных мезокатен, иногда - на обнаженных участках пойм (рис.41,42). Фитоценотический спектр однороден, в нем доминируют по числу видов опустыненно-степные растения (17 из 25, или 68%), далее следуют степные - 20%, два петрофитно-степных вида и один - *Veronica incana* - лесостепной (по данным Определителя растений Тувинской АССР, 1984). Из ЖТ господствует Тарахасум-тип (7 видов, или 28%), на втором месте Stipa-тип, *Veronica incana*- и Alyssum-тип (по 4 вида или 16%). Остальные ЖТ представлены незначительно. Именно этот комплекс видов формирует зональные, плакорные степи в изученных котловинах. Многие из этих видов имеют значительную амплитуду $K_{пл}$, и большой по площади матричный ареал.

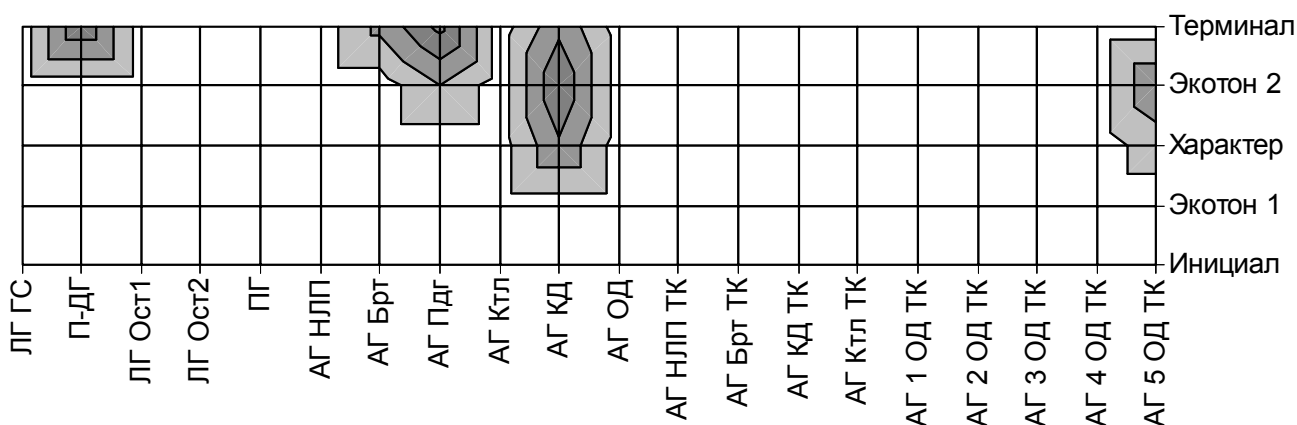


Рис.41 Матричный ареал нанофитона ежового (*Nanophyton erinaceum*)

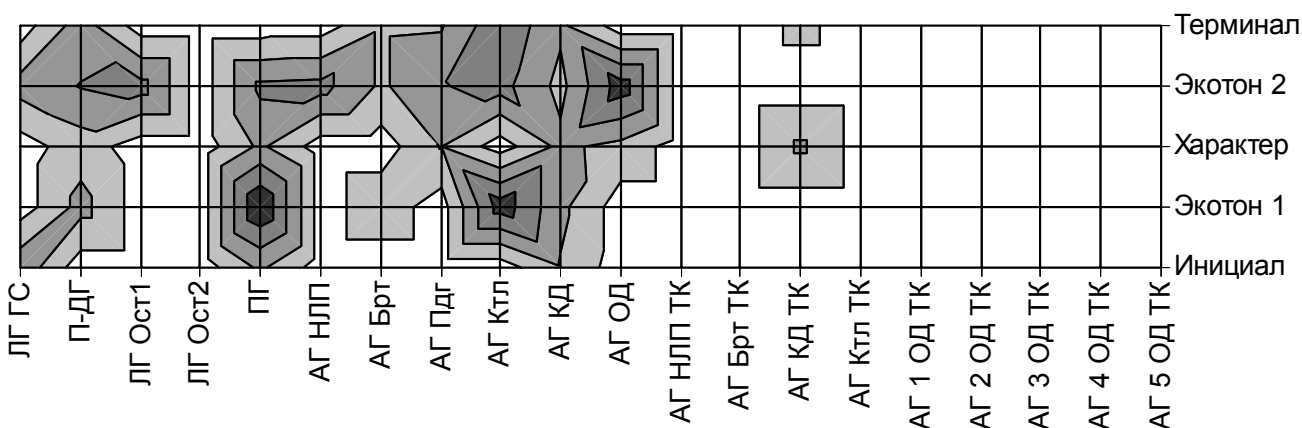


Рис.42 Матричный ареал змеевки растопыренной (*Cleistogenes squarrosa*)

Важно, что относительно низкое число видов, составляющих этот комплекс, несравнимо с ценотической их значимостью и реальной площадью распространения в изучаемом регионе. По всей видимости, этот факт можно объяснить выровненностью условий водораздельных поверхностей и сопутствующим им жестким климатическим характеристикам.

10. Вагативный БК (Индекс - Ваг.)

Однолетние и двулетние растения, не имеющие определенного местообитания, и встречающиеся практически во всех экотопах, где по тем или иным причинам возникают обнаженные участки, входят в состав данного комплекса. Характерной особенностью этих видов является то, что большинство из них определяются как сорные и залежные растения, они обладают разорванным матричным ареалом и высокими коэффициентами пластичности, что связано с вариабельностью их размеров (рис.43). В состав этого комплекса входит 31 вид. Возможно, эти виды занимают поврежденные по тем или иным причинам фрагменты сообществ, особенно там, где экологические факторы не имеют экстремальных значений.

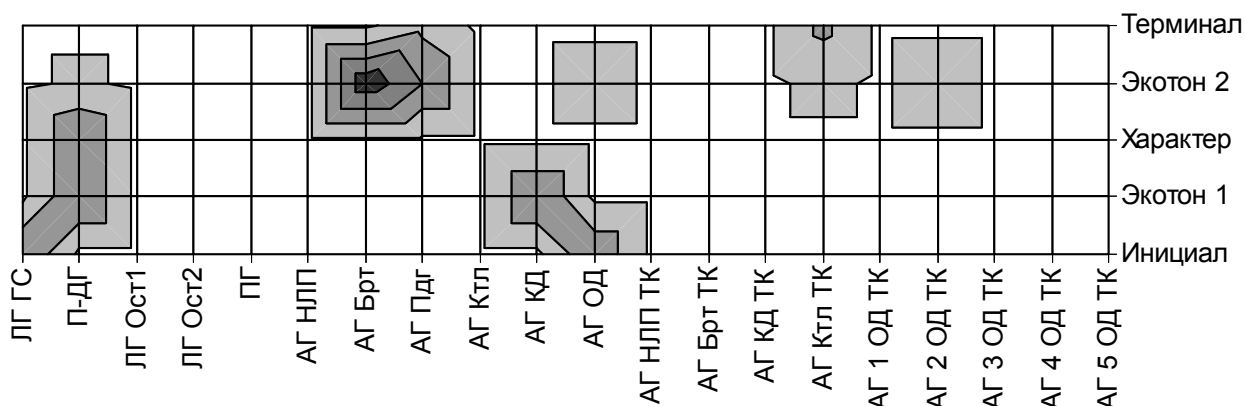


Рис.43 Матричный ареал марь остиумстой - *Teloxys aristata*

Среди описанных комплексов первое место по видовому богатству занимают инициальный и характерный аллювиогенные речные БК, а также характерные литогенно-аллювиогенный и литогенный комплексы (доля в общем числе видов - от 19% до 13%). Остальные комплексы имеют приблизительно равное число видов (от 8% до 5%), минимальное число видов - 1% составляют характерный аллювиогенный озерный комплекс (рис.44a,b). Наиболее разнообразны четыре инициальных комплекса, однако по общей численности

видов они проигрывают характерным видам: 154 и 205 соответственно, (рис.44с), которые представлены тремя БК. Несколько иная ситуация складывается при анализе суммарной доминанции видов, входящих в разные БК, которая показывает их долю в сложении фитоценозов. Полностью, на 100%, слагают ценозы инициальные аллювиогенные речные и озерные виды, что связано со спецификой присущих им биотопов. Почти такое же высокое участие в сложении сообществ принимают терминальный, характерные литогенно-аллювиогенный и озерный комплексы в специфических для них биотопах (92%, 90% и 80% соответственно). На 69% складывают экстразональные сообщества нижних террас характерные аллювиогенные речные виды. Псаммогенные виды наполовину складывают серийные фитоценозы барханоидов (47% суммарная средняя доминанция). Остальные комплексы формируют сообщества не более чем на треть, а вагативный БК - не более чем на 15%. Самая высокая "автономность" в сложении сообществ достигается теми БК, которые приурочены к экстремальным биотопам (поймы рек и озер), специфические условия которых являются непреодолимым барьером для других видов. Остальные комплексы в большей или меньшей степени "допускают" экологически дополняющие виды к формированию ценозов, причем степень участия диктуется, по всей видимости, степенью доступности абиотической среды. Такое предположение связано с результатами сопоставления общих матричных ареалов выделенных комплексов видов (рис.45). Каждый комплекс имеет специфическую картину распределения, но нет такого БК, площадь которого не пересекалась бы по меньшей мере на 60% с площадью остальных комплексов. Исключением являются такие пары, как инициальный озерный комплекс и псаммогенный (рис.45 с, d), инициальный литогенный и тот же озерный комплекс (рис.45 а, с), псаммогенный и характерный речной (рис.45 с, f). Причина отсутствия контакта между ними - резкое отличие в диапазонах экологической валентности. В биотопах с переходными условиями возникают прецеденты формирования сообществ с этими "несовместимыми" комплексами. Например, для литогенных ПБР, сформированных на останцах, занесенных эоловыми песками близ р.Тэс-Хем (п. Цугер-Элс, Убсунурская котловина), были описаны сообщества с равным участием *Populus laurifolia*, *Oxytropis tragacantoides* и *Hedysarum fruticosum* (характерный речной и псаммогенные виды). Представленные комплексы видов могут потенциально формировать полночленные сообщества, но встречаются с экологически дополняющими их БК.

4.3 Анализ серийных фитоценозов и системы ПВР степной растительности

Используя метод натурного моделирования в качестве основы, мы определяем некую систему, обеспечивающую положение стандартных фитоценозов правильными закономерными рядами по возрастанию / убыванию основных действующих факторов и по стадиям смен (табл.10). Следующая, логически вытекающая задача - определить способ оценки близости конкретных растительных сообществ друг к другу и к выбранным стандартам, способ их ориентировки в рядах стандартов (см. § 2.2 и 4.1). Решая эти проблемы, мы сделаем возможным ориентировку группировок растительности в системе закономерных рядов. Известно, что при некоей схожести нет аналогичных рядов, с математической точностью повторяющих друг друга – каждый конкретный ряд отличается некоторыми оригинальными деталями состава растительности, особенностями рельефа, почв, каждый ряд индивидуален, неповторим (Раменский, 1971). Установление типовых средних ПВР, без влияния "шумов" можно решить, используя один из принципов выведения функционального среднего Л.Г. Раменского. А именно: закономерная связь показателей, выраженная расположением относительно друг друга в матрице усредненных видовых и интегральных фитоценологических характеристик (см. § 2.2). Такая связь основных параметров реализована в иерархии критериев выведения типовых ПВР. Дальнейшее описание ПВР проведено с использованием приведенного алгоритма, с учетом общего плана описания, анализа и разработанных экологических классификаций видов (см. § 4.1; 4.2).

4.3.1 Автоморфные пространственно-временные ряды

4.3.1.1 Литогенные ПВР скальных склонов горных систем,

окаймляющих котловины

Для данных ПВР характерно хаотическое, пестротное распределение растительных сообществ и группировок, что связано с интенсивными гравитационно-склоновыми процессами. Характерные сопровождающие признаки этого pattern: высокое разнообразие, что связано с обилием микростаций, отличающихся и экспозицией, и временем формирования, и частотой нарушений, и размерами доступной площади. Осознавая высокую сложность истинных взаимосвязей между ценозами, можно представить упрощенную схему пространственных переходов между ними (рис.46).



Рис.46 Схема серийных фитоценозов литогенных ПВР горных склонов (здесь и далее, на аналогичных схемах, представлены виды, чаще всего доминирующие в серийных фитоценозах).

Инициальные ценозы, формирующиеся в трещинах горных пород и на каменистых осыпях, представляют собой пионерные группировки, или петрогруппировки (учитывая характер занимаемых ими экотопов). Сообщества переходного характера (экотонные 1) присущи для местообитаний крутых склонов ($\geq 60^\circ$) различных экспозиций, и представлены петрофитными степями с низким проективным покрытием и хаотическим распределением растительности. Характерные ценозы занимают хорошо дренированные склоны с уклоном $30^\circ - 60^\circ$, разных экспозиций и представлены как луговыми разнотравными петрофитными степями, так и настоящими и опустыненными (в зависимости от влажности). По мере снижения высоты, уклона и градиента влажности доля петрофитных и лугово-степных видов снижается, а терминальные сообщества представлены настоящими мелкодерновинными и опустыненными степями. Доминирующие в этих серийных сообществах виды обозначены на схеме (рис.46).

Общие тенденции изменения характера сообществ хорошо заметны на графике, где отображены изменения средней суммарной доминанции видов разных фитоценологических групп в пределах литогенных ПВР (рис.47, а). Заметно, что основная ценозообразующая роль в равной степени выполняется видами, относящимися к петрофитно-степной (суммарная доминанция 20-40%) и петрофитно-лугово-степной группам. Для пионерно-петрофитной группы отмечается явное тяготение к инициальным сообществам (суммарная доминанция вниз по профилю уменьшается с 10 до 1%), а на обнаженных участках, расположенных ниже по профилю, можно встретить представителей более мезофильной пионерно-аллювиально-пойменной группы, таких как пырейник забайкальский (*Elymus transbaicalensis*). Характерной особенностью литогенных ПВР является постоянное присутствие (доминанция колеблется для каждой группы от 30 до 5 %) в каждом серийном ценозе опустыненно-степных и степных видов, например, бурачок яйцевидный (*Alyssum obovatum*); житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum*). Для литогенных ПВР отмечается также небольшое участие в сложении сообществ лесных и лугово-лесных видов, в некоторых биотопах эти виды могут создавать даже аспектность фитоценозов, особенно это характерно для рододендрона даурского (*Rhododendron dauricum*), борца бородатого (*Aconitum barbatum*). Однако в среднем доминанция этих групп составляет не более 10%. В целом, в фитоценологическом спектре видов (рис.47b), формирующих литогенные ПВР горных склонов, наблюдается доминирование петрофитно-

степных видов (28% от общего числа видов), петрофитно-лугово-степных и лугово-степных (17% и 15% соответственно). Вторыми по значимости являются опустыненно-степные и сорные виды (по 9%), далее следуют лесные и лугово-лесные, составляющие сообщества в экотопах северных экспозиций (соответственно - 5% и 6%). Остальные группы в литогенных ПВР представлены незначительным числом видов.

Оценивая представленность экологических групп в данных ПВР (рис.47с), можно выделить следующие черты: преобладание характерной группы петрофитов, (доминация петрофитных групп в сумме составляет около 80%), доминирование группы эвригидробионтных растений, т.е. ксеромезофитов и

мезоксерофитов (около 60%). Экологический спектр (рис.47d) литогенных ПВР по числу видов соответствует представленности ЭГ в серийных ценозах, поскольку в нем преобладают виды, относящиеся к группе эвригидробионтных петрофитов (44%), на втором месте - ксеропетрофиты (38%). Остальные группы - ксерофиты, мезофиты, мезопетрофиты, ксеропсаммофиты - представлены незначительно, - около 5%. Преобладание видов, имеющих широкую толерантность, свидетельствует о высокой лабильности экоклина, сопровождающего данный ПВР.

Классификация биотопических комплексов, выявляющая картину связей между видами, приуроченными к разным позициям мезокатен, позволяет оценить природу формирующихся серийных сообществ и тенденции их дальнейших изменений. Обращает на себя внимание практически равное участие в формировании петрогруппировок (инициальные позиции) всех БК (рис.48a). Возможно, это связано с тем, что сами инициальные микростанции являются очень разнообразными по экологическим условиям, и значит, являются доступными как для ксерофильных видов терминального БК, так и для более мезофильных характерных лито-аллювиогенных видов. Возможной причиной также может быть ограниченный объем инициальных микростанций (например, несколько кубических сантиметров в узких трещинах). Это приводит к тому, что поселяющиеся там растения быстро осваивают ограниченные ресурсы, и через короткий промежуток времени находятся в ситуации, аналогичной для сформированного сообщества с плотной упаковкой ниш (принцип Мак-Артура). Заселенная трещина представляет собой "полночленное" сообщество не за счет дифференциации ниш (и, следовательно, дефицита ресурсов), а за счет объема ресурсов, изначально

ограниченного условиями микростаций. Наверное, поэтому в трещинах практически с равной вероятностью можно встретить и инициальные литогенные виды, такие как юнгия тонкостебельная (*Youngia tenuicaulis*) панцерея шерстистая (*Panzerina lanata*) и терминальные, - эфедрa даурская (*Ephedra dahurica*), *Cleistogenes squarrosa*. Случайность заселения, отсутствие стадии "сживания" в силу ограниченного объема позволяет характеризовать этот механизм заселения как "лотерейный". При этом группа инициально-литогенных видов имеет в этой позиции максимальный показатель доминанции (25%) в ПВР.

В сложении характерных сообществ принимают участие в большей степени комплекс характерных литогенно-аллювиогенных видов (30%) во главе с доминантом, *Carex pediformis*. На втором месте - характерные литогенные и терминальные (по 25%), с наиболее часто встречающимися видами *Selaginella sanguinolenta*, *Agropyron cristatum*. Присутствие характерных и инициальных аллювиогенных (*Larix sibirica*, *Phleum phleoides* соответственно), а также инициальных литогенных видов, например панцереи шерстистой, является отражением разнообразия микростаций (аккумулятивных участков, микроосыпей), которые формируются на склонах разных экспозиций. Терминальные сообщества с доминированием характерного литогенно-аллювиогенного комплекса (доминанция - 60%), представлены в большей степени такими видами, как *Stipa krylovii*, *Caragana bungei*. Это связано с повышением влажности вниз по профилю, и также тем фактом, что горные склоны могут граничить с террасами консеквентных рек или временных водотоков. Отмечается относительно высокая доминанция терминального комплекса (30%). По числу видов (рис.48b), формирующих литогенные ПВР, доминирует характерный литогенно-аллювиогенный комплекс (40%). Четверть видов составляет характерный литогенный (24%). Относительно велико участие терминальных видов и инициальных литогенных (12 и 11% соответственно).

Дифференциация жизненных типов в пределах серийных ценозов литогенных ПВР отличается высоким разнообразием. Так, из всех возможных 15 ЖТ присутствуют 15. На всех позициях мезокатены они встречаются в полном составе, это говорит о том, что и на инициальных стадиях, и на терминальных могут быть достаточно дифференцированные сообщества (рис.48с). Однако разные типы могут быть представлены по-разному на протяжении профиля. Так, доминанция *Elymus* - тип увеличивается по мере приближения к терминальным

сообществам за счет нарастающего влияния таких видов, как *Carex duriuscula*, *Carex korshinskyi*, *Psathyrostachys juncea*. Такая же тенденция присуща и *Veronica incana* - тип, поскольку такие значимые виды, как *Veronica incana* и *Potentilla acaulis* явно доминируют в зональных сообществах. Присутствие остальных типов колеблется в незначительных пределах. По относительным величинам преобладают *Stipa* - тип и *Veronica incana* - тип (доминация в среднем для этих типов колеблется в районе 20%). Спектр видов по ЖТ, формирующих литогенные ПБР, отличается некоторыми особенностями по сравнению с общим спектром ЖТ (рис.48d). Заметно, что в 2 раза увеличивается процентная доля *Alyssum*-тип (8%) за счет присутствия петрофильных полукустарничков, таких как *Chamaerhodos*

altaica, *Eremogone meyeri* и т.п. Незначительно увеличивается доля в видовом богатстве данных ПБР *Taraxacum*-тип, *Stipa*-тип, *Veronica incana*-тип и происходит это в связи с присутствием петрофильных растений с данными жизненными формами. Снижается процентная доля *Elymus*-, *Lappula*-типов. Как видно, избирательно увеличивается процентная доля видов, использующих интенсивную стратегию освоения пространства и имеющих ограниченную в горизонтальном отношении площадь обитания. Исключение - *Veronica incana*-тип, сочетающий и интенсивность освоения, и высокую вегетативную подвижность. Возможно, это связано с особенностями горных склонов, которым могут противостоять виды, прочно осваивающие подвижный субстрат за счет мощной подземной сферы. Если склоновые процессы и разрушают растительный покров, лабильные типы не надолго могут поселяться, однако сразу же уступают эти участки конкурентно более сильным рестативным растениям, таким как полынь сантолинолистная, юнгия тонкостебельная и др.

Видовое богатство (ВБ) в пределах литогенных ПБР горных склонов отличается высокими показателями (рис.49а), причем на протяжении всего профиля практически не изменяется. Самое высокое среднее значение отмечено для экотонных-2 участков (29 видов). Самая высокая амплитуда колебаний показателя ВБ отмечена для инициальных позиций (от 35 до 4 видов), а самая низкая - для терминальных (от 28 до 13). Показатели, свидетельствующие косвенно о надземной биомассе серийных сообществ, имеют несколько иные тенденции (рис.49 б, с). Так, наблюдается постепенное повышение средних значений общего проективного покрытия от 45% до 67% и снижение амплитуды колебаний этого показателя с 99% до 40%(рис.49б). Суммарное проективное

покрытие свидетельствующее о ярусном перекрытии, имеет тенденцию к незначительному повышению до середины профиля и далее также постепенно снижается от 63 до 98 и далее - до 81 % (рис.49с). Заметно, что максимальные показатели СПП отмечены для характерных сообществ, что связано с формированием на склонах богаторазнотравных луговых петрофитных степей с высокими показателями ярусного перекрытия. Экземплярная насыщенность, свидетельствующая о репродуктивных возможностях видов и общей стратегии освоения экотопа ценозом, изменяется на протяжении ПВР следующим образом (рис.49d): минимальные показатели (до 1) характерны для инициальных сообществ, для остальных позиций характерно относительно одинаковое высокое

значение числа экземпляров (около 200 экз. на 1 кв. м). Самые высокие показатели отмечены для характерных сообществ за счет таких видов, как *Selaginella sanguinolenta*, *Carex sp. sp.*

Особенности сложения литогенных ПВР горных склонов, окаймляющих котловину, заключаются в следующем. Инициальные сообщества отличаются максимальной лабильностью интегральных показателей сообществ и многочленными спектрами (по числу групп видов представленных экологических классификаций) в пределах профиля. Инициальные микрофации отличаются экстремальными условиями за счет высокой частоты нарушений и дефицита ресурсов, там могут присутствовать кроме петрогруппировок и относительно сформированные фрагменты ценозов. Инициальные сообщества дифференцированы в большей степени по временному признаку, что доказывается лабильностью интегральных показателей и долей участия раннесукцессионных, инициально-литогенных видов.

Характерные позиции в данном ПВР представлены сообществами с высокими значениями интегральных показателей и их лабильностью, а также самыми сложными по числу присутствующих групп спектрами. Это связано с многочисленными микрофациями в средних позициях мезокатен подобного типа, отличающимися друг от друга степенью уклона, экспозицией. Поэтому формирующиеся характерные сообщества многочисленны и разнообразны как в фитоценоотическом, так и в динамическом отношении. Характерные сообщества в большей степени дифференцированы по фитоценоотическому признаку, что доказывается разнообразием представленных групп (от лесных до опустыненностепных видов).

Терминальные ценозы характеризуются стабильными и средними по значению интегральными показателями, более монотонными спектрами, что естественно, связано с более выровненными условиями. Поэтому сообщества, формирующиеся конечной позиции, отличаются высокой степенью сформированности и однообразием.

Таким образом, в литогенных ПВР горных склонов инициальные сообщества представляют собой "зону экспансии", куда поступают диаспоры со всего ценоклина, а развитие ценозов "хронически" нарушается сначала дефицитом ресурсов, а далее - сносом органического материала в нижележащие сообщества. Поэтому сукцессионный цикл представлен следующими стадиями: П освобождение в результате склоновых процессов микрофаций трещин П формирование начальных петрогруппировок за счет миграции диаспор П приживание мигрантов, которое практически сразу же приводит к освоению существующих ресурсов П и опять освобождение в результате склоновых процессов микрофаций трещин от накопившегося органического материала. За счет того, что в начале заселения в большей степени действует фактор случайности, видовое богатство отличается высокими показателями при относительно низких функциональных параметрах (экземплярная насыщенность, проективное покрытие). Инициальные сообщества в данных рядах можно представить как полигон, на котором "отрабатываются" все возможные сочетания между видами, формирующими литогенный ценоклин. Иная ситуация складывается в характерных сообществах. Несмотря на то, что здесь также действует фактор нарушений, за счет большей площади микрофаций и высокой контрастности по экологическим условиям (влияние фактора экспозиции) происходит формирование спектра сообществ от петрофитных опустыненных степей до остепненных разнотравных лугов. Хаотический характер распределения и лабильность интегральных показателей доказывает, что в этих позициях действует также и периодическое омоложение сообществ. Однако частота нарушений все же позволяет растительным группировкам достигнуть стадии сформированных сообществ, что доказывается относительно высокими интегральными показателями и присутствием группы характерных литогенных видов. Поэтому срединные позиции этого типа мезокатен отличаются дивергентным характером развития фитоценозов. По направлению к терминальному положению снижается и частота нарушений, и дифференциация

микрофаций, образуются более выровненные условия. Это приводит к доминированию стабильных полынно-злаковых сообществ с караганой карликовой, *Caragana pygmaea*, с ковылем галечным, *Stipa glareosa*.

Итак, если стартовые позиции лимитируют развитие фитоценозов до стадии более или менее сомкнутых пионерных группировок, а условия средних позиций способствуют реализации разнообразных вариантов ценозов, то терминальные, концевые зоны, за счет действия макрофакторов, приводят к "окончательному выбору" зональных сообществ.

4.3.1.2 Пролювио-делювиогенные ПВР в пределах предгорных шлейфов выноса

Конусы выноса - форма рельефа, представляющая вместилище и проводник подземных вод. Этот объект представляет собой наклонное конусообразное аккумулятивное образование, созданное грунтово-водным потоком, испытывающим или испытывавшим расширение, с резкой естественной сортировкой осадков по крупности. В нем может возникать зона поглощения речных и атмосферных вод и всегда формируется зона подпора грунтовых вод (Ишанкулов, 1986). Поскольку конуса выноса подвержены постоянным колебаниям стока, существует представление о них как о "поле пионерного биологического освоения". Частота нарушений определяет задержку наступления терминальных стадий развития фитоценозов, поэтому конус выноса находится в режиме "омоложения" сообществ. Однако, по сравнению с горными склонами, склоновые процессы на шлейфах более выровненные и постепенные, поскольку перемещение обломочного материала в шлейфах происходит свободно, медленно и непрерывно. Для горных склонов характерна более импульсная и интенсивная эрозия, приводящая к разрушению формирующихся сообществ. Это связано с изоляцией линий стока, образующейся в результате множества впадин в горной породе со своими линиями транспорта материала; импульсный характер оживления эрозии, кроме того, что связаны с ливнями и образованием временных водотоков, имеют зависимость от наполненности этих впадин (или аккумулятивных чаш) (Дэвис, 1962).

Характер растительности шлейфов выноса в отличие от литогенных ПВР носит менее хаотический характер, но нельзя сказать, что в пределах пролювио-делювиогенных ПВР можно выделить микропоясный pattern. Состав серийных растительных сообществ отличается меньшим числом вариантов (рис.50), более "правильным" размещением и постепенным характером пространственной смены, от экотонных-1 сообществ до терминальных, а значит, более плавными границами.

Как видно из схемы, отличия между серийными ценозами не так контрастны, как для ПВР горных склонов. Наиболее специфическими являются петрофитные сообщества с *Thymus altaicus*. Они формируются на склоновых

участках, претерпевших снос сравнительно недавно по сравнению с соседствующими территориями.



Рис.50 Схема серийных фитоценозов пролювио-делювиогенных ПВР шлейфов выноса

Виды, формирующие пролювио-делювиогенный ПВР, по своей фитоценотической приуроченности в большей степени относятся к зональным степям (рис.51а). Доминанция видов этой группы в сумме составляет от 27 в инициальных экотопах до 60% в терминальных. Заметное участие в сложении растительности шлейфов выноса принимают опустыненно-степные виды (доминанция колеблется в интервале 15-20%). Доля пионерно-петрофитных, петрофитно-лугово-степных и петрофитно-степных видов снижается вниз по профилю, причем виды первой и второй группы полностью отсутствуют в конечных ценозах. Последняя группа все же имеет заметную функциональную роль в терминальных сообществах, незначительно сдавая свои позиции по сравнению со стартовыми участками (доминанция снижается с 30% до 20%).

Несмотря на то, что в пределах шлейфов выноса присутствуют влажные микроэкотопы (например, межконусные понижения), лугово-лесные и пионерно-аллювиально-пойменные виды не играют значительной роли в сложении сообществ в таких условиях. Возможно, это связано с хорошей дренированностью шлейфов и отсутствием сколько-нибудь заметного эффекта переувлажнения. Интересно, что по числу видов (рис.51b) можно заметить большее присутствие таких мезофильных групп, поскольку лесные, лугово-лесные, луговые и галофитно-луговые в сумме составляют 13%. Но все же заметными лидерами в видовом богатстве растительности шлейфов выноса являются петрофитно-степные (28%), петрофитно-лугово-степные (17%), лугово-степные (15%). Остальные фитоценоотические группы не отличаются высоким видовым богатством, что не всегда совпадает с их функциональной, ценотической ролью. Особенно это касается опустыненно-степных видов, таких как *Stipa glareosa* *Ephedra dahurica*, представляющих лишь 7% в общем спектре. Также неравнозначно ценотическое положение и доля в видовом богатстве пионерно-петрофитных и степных растений, имеющих по 9% в общем числе видов ПВР шлейфов выноса (рис.51 а, b).

Бедным по числу различных типов выглядит спектр экологических групп (рис.51с), большинство видов принадлежит к петрофитам (43% - эвригидробионтные петрофиты, 38% - ксеропетрофиты). Далее по числу видов следуют ксерофиты (7%), мезофиты (6%).

Панорама доминанции по экологическим группам (рис.51d) раскрывает лаконичную и понятную картину, с постепенным увеличением группы ксерофитов (*Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*), постоянно высокой доминанцией ксеропетрофитов (*Caragana pygmaea*) и снижением значения эвригидробионтных петрофитов (*Potentilla bifurca*, *Thymus sp. sp.*), а специфическая группа мезопетрофитов лишь присутствует на инициальных стадиях (*Grossularia acicularis*). Наверное, снижение роли более мезофильных видов к терминальным позициям связано с постепенным понижением уровня грунтовых вод. Хотя для конусов выноса, расположенных дальше от окаймляющих горных склонов (и значит - подстилающей горной породы), наблюдается несколько иная картина: на элевых позициях с максимальным осушением формируются опустыненно-петрофитные сообщества с караганой карликовой и ковыльком галечным, а в

межшлейфовых понижениях можно встретить фрагменты настоящих мелкодерновинных степей с заметным присутствием разнотравья.

Рассмотрение видов относительно классификации биотопических комплексов раскрывает характер такой "монотонности" растительности шлейфов выноса (рис.52а). Действительно, на всем протяжении ПВР шлейфов выноса господствует терминальный БК (доминанция от 40 до 90%), что говорит о сложившихся зональных сообществах, пусть и с более упрощенной организацией по сравнению с плакорными участками. Львиную долю в этом господстве составляют такие виды, как *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*. Отсутствие специфического комплекса видов (например, характерного пролювио-делювиогенного) говорит о том, что данные мезокатены не отличаются от граничащих ландшафтных образований сколько-нибудь особыми условиями. Характерные экотопы заняты сообществами, сформированными на 40% терминальными видами и на 40% универсальным комплексом характерных литогенно-аллювиогенных видов, из последних наиболее аспектными являются *Stipa sibirica*, *Caragana bungei*, *Poa attenuata* и близкие ему виды. Остальные 20% составляют инициально-литогенные, инициально-аллювиогенные речные, псаммофитные и характерные литогенные виды. Оценивая в целом видовой состав, формирующий растительность шлейфов выноса, мы получаем более разнообразную картину (рис.51b). Так, на первом месте по числу видов - характерный литогенно-аллювиогенный комплекс - 40% (что подчеркивает заметную подчиненность данного ПВР к литогенным и аллювиогенным рядам растительности). Интересно, что на втором месте по числу видов - характерный литогенный комплекс растений, и лишь на третьем - терминальные виды. Далее следуют инициальные литогенные растения (11%), характерные аллювиогенные речные (6%), вагативные и инициальные аллювиогенные речные (по 3%), и псаммогенные виды (1%).

Дифференциация растений, формирующих серийные фитоценозы данного ПВР по жизненным типам, позволяет оценить практически все сообщества как достаточно сформированные, поскольку крайние позиции ПВР мало отличаются друг от друга (рис.52с). Но, тем не менее, можно проследить некоторые изменения, такие как: незначительное снижение доминанции *Elymus*-типа, *Lappula*-типа, что свидетельствует о сокращении площади обнаженных участков. Также постепенно уступают свои позиции кустарники (*Rhododendron*- *Caragana pygmaea*-

типы), которые представлены караганой Бунге (*Caragana bunge*), спиреей зверобоелистностной (*Spiraea hypericifolia*), курчавкой кустарниковой (*Atraphaxis frutescens*), барбарисом сибирским (*Berberis sibirica*), что говорит о нарастании микроклиматической аридности. Незначительно представленный *Galium*-тип в терминальных позициях уже не встречается. Интересно, что доля полукустарничков постоянна, хотя и не так высока (около 15-20% в сумме *Alyssum*- и *Thymus*- типы). Господствующий тип, естественно - *Stipa*-тип (доминанция 20 - 40%). Постепенно нарастает доля "выполняющих" видов, относящихся к *Veronica incana* - типу. Удерживающийся *Taraxacum* - тип нигде не имеет значимых позиций, однако в характерных сообществах его присутствие несколько повышается (с 2 до 5%).

Интересно, что дифференциация по жизненным типам, оцененная по числу видов, свидетельствует о специфичности данных ПБР (рис.52d). Так, относительно общего спектра ЖТ (рис.24), увеличивается в два раза процентная доля видов *Alyssum*-типа. Несущественно меняется участие *Taraxacum*-типа (с 19 до 25%), *Stipa*-типа (от 8 до 11%). Такое изменение общих пропорций связано с тем, что число видов названных типов обогащается за счет "соседства" петрофильных и терминальных растений, имеющих одинаковый ЖТ, например, только на шлейфах выноса соседствуют такие полукустарнички *Alyssum*-типа, как терескен серый (*Ceratoides papposa*), качим пустынный (*Gypsophila desertorum*), качим Патрэна (*G.patrinii*), кохия простертая (*Kochia prostrata*). По всей видимости, режим постоянного омоложения шлейфов является своеобразным экологическим ситом, отбирающим наиболее "выгодные" стратегии удержания площади обитания, и доказательством тому - увеличение вдвое видов вегетативно неподвижных полукустарничков. В данном случае адаптированной стратегией является рестативная, удерживающаяся в постояннодвигающемся субстрате не только благодаря стержневой корневой системе, но и за счет продленного существования скелетных полудревесных осей. *Elymus*-тип, *Lappula*-тип по числу видов уступают. По всей видимости, несмотря на обилие участков с отсутствием растительности, однолетние вагативные растения не в состоянии развить необходимую массу для закрепления в субстрате в течение временной паузы отведенной им режимом естественных нарушений.

Уровень видового богатства (рис.53a) растительности шлейфов выноса не является очень высоким (в среднем - 10-15 видов), и по мере продвижения к

терминальным позициям уменьшается вдовое (совместно с амплитудой этих показателей, величина которой сокращается в пять раз). Показатели общего и суммарного проективного покрытия (рис.53 b, c) сообществ на шлейфах выноса также являются средними по своим значениям. Для ОПП наблюдается плавное повышение значений до экотонных-2 сообществ (с 20% до 50%) и далее, в связи с нарастанием сухости, наблюдается небольшое снижение на терминальных позициях. Аналогичны изменения и СПП. Амплитуда колебаний этих показателей имеет самые низкие значения на крайних позициях (около 5-15%), что объясняется монотонностью условий. В транзитных ценозах различия между максимальными и минимальными показателями почти в три раза выше. По всей видимости, это связано с разнообразием микростадий в этих участках мезокатены. Экземплярная насыщенность (рис.53d) самые высокие средние значения (до 300 экземпляров на квадратный метр в среднем) принимает в терминальных ценозах, самые низкие, до 180-200 экземпляров - в экотонных-1.

Рассмотрев особенности изменений основных параметров сравнения серийных фитоценозов на шлейфах выноса, можно сделать следующие выводы, касающиеся особенностей сложения данных ПВР.

Наблюдается тесная связь пролювио-делювиогенного ряда растительности с литогенным рядом горных склонов, что выражается в общности и экологических особенностях слагающих их видов. Отмечено отсутствие ярко выраженных инициальных стадий с характерными пионерными группировками, что связано с более "мягким" характером режима естественных нарушений и менее лимитированной средой. Господство зонального типа растительности на характерных позициях мезокатены, что объясняется пространственной близостью и общностью экологических условий с плакорными позициями. Плавность границ между соседствующими ценозами, по сравнению с таковыми на горных склонах, объясняется более выположенным рельефом (и более плавным режимом омоложения растительного покрова). Таким образом, пролювио-делювиогенные ПВР отличаются от соседствующих с ними литогенных ПВР горных склонов однообразием серийных фитоценозов и высокой преемственностью между последними.

Выровненность экологических условий и действие стрессогенного фактора - склоновых процессов приводит к тому, что основное отличие между серийными фитоценозами в данном ряду связано со временем, прошедшем после

последнего нарушения. Это доказывается долей участия инициальной литогенной группы и значением интегральных показателей. По направлению к терминальным позициям частота и площадь нарушений снижается, снижается и доля раннесукцессионных видов, одновременно повышается "оструктуренность" сообществ, что отражается в повышении значений показателей проективного покрытия. Однако, несмотря на общее упрощение, алгоритм в организации этого ПВР сохраняется таким же, как и в предшествующем случае. А именно: высокое видовое богатство и неоформленность ценозов на стартовых позициях, реализация этого потенциала в различных вариантах (хотя и менее многочисленных) сообществ центра данного ценоклина, и "выбор" наиболее соответствующего зональным показателям "аттракторного" сообщества к терминальным позициям.

4.3.1.3 Литогенные ПВР останцовых гор в степных котловинах

Островные горы на наклонных педиментах являются одним из ярких признаков аридных ландшафтов, к которым можно причислить с полным правом и Убсунурскую котловину. Известно, что денудационные останцы восточномонгольского типа широко распространены в тувинских котловинах. Большинство из них расположены на пьедесталах из коренных пород, и лишь некоторые утопают в золых, озерных, аллювиальных отложениях. Останцы образуют в миниатюре многие формы рельефа, характерные для окрестных гор, а у их подножий на пролювиально-делювиальных продуктах его разрушения повторяются формы, столь характерные для подгорных равнин хребтов. Именно поэтому останцы можно рассматривать как натурную модель сложно организованных и больших по площади горных образований, окаймляющих котловины (Стебаев и др., 1991). Признаки упрощенного подобия прослеживаются, в свою очередь, и для растительности. Так, серийные фитоценозы останцов образуют в совокупности литогенные ПВР.

Инициальные фитоценозы формируются в аккумулятивных микрофациях узких трещин на вершинах скальных гребней и представляют собой пионерные группировки разной степени сомкнутости. По своему проективному покрытию они иногда приближаются к терминальным сообществам. Экотонные-1 сообщества с низким проективным покрытием располагаются на простых уступах и содержат в себе как типичные петрофиты, так и степные растения. Эти образования

представляют собой не вполне сформированные ценозы. К характерным экотопам и соответствующим им сообществам можно причислить старые задернованные привершинные педименты, широкие трещины и аккумулятивные чаши разных экспозиций, где формируются фрагменты петрофитных степей. Экотонные-2 сообщества занимают относительно просто устроенные шлейфы выноса. Терминальные степные сообщества формируются на выровненных плакорах, граничащих со шлейфами (рис.54). Как видно, мезокатена останца содержит в себе элементы, присущие литогенным мезокатенам горных склонов и пролювио-делювиогенным шлейфам выноса подгорных равнин.



Рис.54 Схема серийных фитоценозов литогенных ПВР останцов

Панорама доминанции фитоценологических групп в литогенных ПВР останцов (рис.55а) более проста и монотонна, чем для аналогичных ПВР горных склонов. Так, самый многочисленный состав фитоценологических групп наблюдается на

инициальных и эктонных-1 позициях (11 групп). Однако даже на этих участках господствуют степные растения (доминанция составляет 40% и 25%). Это такие виды, как карагана карликовая - *Caragana pygmaea*, тонконог - *Koeleria cristata*. Заметно снижение роли мезофильных фитоценоотических групп и появление галофитно-лугово-степных и псаммофитно-степных растений - за счет таких видов, как *Leymus secalinus*, *Bromopsis korotkiji* и некоторых других. Для характерных сообществ присуще олигогрупповое сложение - 80% доминанции составляют опустыненно-степные и степные растения, а оставшиеся 20% приходится на все остальные группы. Незначительна роль и петрофитно-лугово-степных, причем в большей степени эта группа представлена за счет такого распространенного вида, как осока стоповидная (максимальная доминанция 20% зафиксирована для эктонных-1 сообществ, а на характерных позициях она составляет 7%). Процентное соотношение фитоценоотических групп в видовом богатстве (рис.55b) также показывает относительно высокое участие степных и петрофитно-степных растений (в сумме - 43%). Доля же лугово-степных и петрофитно-лугово-степных растений относительно низка (по сравнению с аналогичным спектром для литогенных ПВР горных склонов). Пионерно-петрофитные виды представлены также, как и в спектре фитоценоотических групп ПВР горных склонов - 8%, причем практически теми же видами.

Наиболее ясно ксерофильный характер данного ряда растительности прослеживается в экологических спектрах (рис.55с). Решающая роль принадлежит ксеро-петрофитам (до 70%). На втором месте по степени участия в сложении сообществ стоит группа эвригидробионтных петрофитов (доминанция достигает 50%). Группа мезо-петрофитов имеет сколько-нибудь заметное влияние на ценозы лишь на верхних позициях мезокатены в микрофациях северной экспозиции, за счет таких видов, как *Chelidonium majus*, *Woodsia ilvensis*, а также в аккумулятивных микростациях эктонных-2 биотопов. Совершенно такие же тенденции прослеживаются и в спектре по числу видов, иначе говоря, значимость групп по доминанции и по видовому богатству совпадают (рис.55d).

Картина доминанции биотопических комплексов в растительности останцов показывает, что большее участие в сложении характерных, да и инициальных сообществ принимает универсальный комплекс характерных литогенно-аллювиогенных видов. Виды характерного литогенного комплекса хоть и встречаются (их доля в видовом богатстве составляет 6%), но заметного влияния

на сложение ценозов не оказывают (рис.56a). Инициальные литогенные виды занимают свое "законное" место в петрогруппировках трещин. Интересно, что несмотря на ксерофильный характер растительности, встречаются растения из инициального аллювиогенного комплекса (*Chelidonium majus*, *Phleum phleoides*, *Chamaenerion latifolium*). Заметно присутствие вагативных растений (доминанция достигает 7%), особенно таких видов, как *Artemisia palustris*, *Teloxys aristata*. Терминальный БК присутствует практически во всех серийных фитоценозах, начиная с инициальных. Это связано с тем, что в аккумулятивных микрофациях могут формироваться хоть и упрощенные, но уже достаточно сформированные фрагменты зональных степей. Такое доминирование терминальных видов имеет отражение и в спектре БК по числу видов (рис.56b). Для данных ПБР значимость комплексов по доминанции и по числу видов совпадают.

Дифференциация растений по жизненным типам несколько неожиданна: зафиксирована беспрецедентно высокая доминанция подвижных, ирруптивных ЖТ (рис.56c). Так, Elymus-тип достигает 60% доминанции, за счет таких видов, как *Psathyrostachys juncea*, *Leymus sp.sp.*, а в более влажных биотопах - за счет мезофильных длиннокорневищных злаков. Ирруптивные Caragana ругтаеа-тип (доминанция от 25% до 10%), Thymus-тип (до 10%) господствуют за счет немногих видов, таких как барбарис сибирский, карагана карликовая, видов чабреца, змееголовника двухцветного (*Dracosephalum discolor*). Самое высокое разнообразие ЖТ устанавливается в экотонных-2 позициях (максимально возможное число ЖТ с приблизительно равной доминанцией за исключением зонального Stipa-типа, который преобладает). Видовое богатство растительности данных рядов принадлежит 11 ЖТ, причем процентные доли по числу видов каждого типа приблизительно одинаковы, за исключением подвижных Elymus-, Stipa-типов (рис.56d), которые не только не доминируют, но их процентная доля несколько ниже, чем в общем спектре (18% и 21% соответственно). Доля Stipa-типа, представленная "зональными" видами в два раза выше, чем в общем спектре, что связано, естественно, с высоким влиянием зонального типа растительности. Taraxacum-тип, который обычно имеет несколько более высокие показатели в литогенных ПБР, сдает свои позиции (11%). Наблюдается повышение числа видов таких стабильных типов, как Ephedra-тип и Alyssum-тип (3 и 8% против 1 и 4% в общем спектре). Наблюдается отсутствие специализированных растений Cuscuta-типа и Vicia-типа.

Показатели видового богатства (рис.57а) не достигают очень высоких значений, максимум видов наблюдается в экотонных-2 позициях, на шлейфах выноса (среднее значение - 23, а максимальное значение - 36). Амплитуда колебаний ВБ имеет высокие значения не только в инициальных позициях, но и в экотонных-2. Это можно объяснить относительно более высоким разнообразием экотопов (с северной и южной стороны останцов растительность шлейфов выноса контрастно отличается). Показательно, что самые низкие средние значения зафиксированы в характерных сообществах. Скорее всего это можно объяснить обедненным видовым составом петрофитных степей останцов. Приблизительно такая же тенденция изменения амплитуды величин характерна и для показателей общего и суммарного проективного покрытия (рис.57 b, c). Однако самые высокие средние значения наблюдаются в характерных ценозах. Таким образом, можно сделать вывод о том, что характерные ценозы имеют некоторую тенденцию к упрощению. А вот инициальные ценозы практически идентичны аналогичным сообществам в литогенных ПВР горных склонов. Репродуктивные возможности сообществ, оцененные по экземплярной насыщенности (рис.57d), являются самыми высокими опять-таки в экотонных-2 сообществах шлейфов выноса. Для всех остальных позиций показатели ЭН приблизительно одинаковы (около 80-100 экз. на 1 кв. м).

В целом для ПВР растительности останцов Убсунурской котловины, с учетом полученных данных, можно выделить следующие особенности. Литогенные ПВР останцов отличаются от аналогичных рядов горных склонов (в пределах пояса низкогорья) упрощенным составом и сложением серийных сообществ, что связано, по всей видимости, с меньшей площадью и числом микрофаций, а также микроклиматическими условиями, в большей степени приближающимися к зональным показателям (исследованные останцы расположены в центре котловины). Упрощенность строения серийных ценозов выражена неодинаково: в меньшей степени она проявляется для инициальных и экотонных-2 сообществ, в большей - для характерных. Упрощенность характерных фитоценозов выражается в снижении видового богатства при относительном увеличении проективного покрытия (тенденция к олигодоминантности), уменьшении участия в сложении характерных литогенных видов, снижении разнообразия жизненных типов. По всей видимости, такие процессы можно объяснить интенсивностью гравитационно-склоновых процессов,

которые, естественно, имеют меньшую выраженность на останцовых горах, отличающихся от окаймляющих котловину склонов меньшей высотой и площадью, с одной стороны, и большим влиянием зональных факторов, с другой.

Литогенные ПВР останцов представляют собой обедненный вариант аналогичных рядов горных склонов. В большей степени упрощенность выражается в снижении разнообразия характерных ценозов. Алгоритм сложения этого ценоклина уже несколько иной. Так, стартовые позиции представлены петрогруппировками с меньшим видовым богатством и высоким участием терминальных видов, центр ценоклина занимают немногочисленные варианты петрофитных степей с господством универсальных литогенно-аллювиогенных видов. По направлению к терминальным позициям наблюдается нарастание господства одного варианта сообществ. При этом в экотонных-2 позициях зафиксирован скачок видового богатства. Это явление может быть объяснено усиленным экотонным эффектом. Поскольку существующий спектр контрастных биотопов останцовых гор создает возможности для существования видов с разной экологией, но не позволяет за счет малой емкости среды развиваться полночленным сообществам разной природы (от опустыненных степей на склонах южной экспозиции, до разнотравных петрофитных луговых - на северных склонах), то на стартовых и срединных позициях видовое богатство можно назвать видовой "бедностью". Однако при выходе на шлейфы выноса возникает кажущееся изобилие, составленное "поглощенными" из разных вариантов фитоценозов видами.

Надо добавить, что ценоклин останцовых гор имеет смешанную природу, так как включает в себя и серийные сообщества строго литогенного характера, и ценозы шлейфов выноса, которые, естественно, имеют меньшую протяженность и развитие, чем на окраине котловин. Так, сами литогенные склоны имеют протяженность от 10 до 15 м, их нижние участки имеют непосредственный контакт со шлейфами. Объединение этих сообществ в один ПВР продиктовано их схожестью и преемственностью, с одной стороны, и масштабом самого ряда - с другой. Кроме того, сами останцовые ПВР в зависимости от расположения, могут быть гораздо более сложными. В случае контакта с эоловыми песками происходит слияние псаммогенных и литогенных серийных сообществ, а в случае близости к речным долинам или озерным депрессиям в аккумулятивных микростациях останцов могут встречаться и элементы луговых сообществ.

4.3.1.4 Псаммогенные ПВР (на примере Убсунурской котловины)

Семиардные и аридные степи характеризуются высокой интенсивностью эоловых процессов (среднее многолетнее значение потери почвы от дефляции - до 50т/га). Здесь присутствуют формы рельефа эолового происхождения: дефляционные впадины и дюны (Баженова и др., 1997). Но в целом для тувинских котловин отмечается небольшая мощность эоловых (да и другого происхождения) отложений (обычно 20-40 м, реже - 70-80 м). "Осадочный чехол тувинских котловин независимо от способа его образования является эфемерным, обреченным на выветривание и вынос за пределы котловин" (Рельеф...,1988). Известно, что наиболее крупный район развития подвижных барханных песков в Центральнотувинской впадине - на побережье реки Тес-Хем, где пески засыпают пойму реки и перебрасываются ветром с одного берега на другой. Естественно, псаммофильная растительность в пределах "степных островов" Тувы, соответствующая эоловым пескам, не имеет широкого распространения в этом регионе. Такое положение отражается и на относительно простой организации ПВР в пределах песчаных дюн Убсунурской котловины (рис.58).

Так, несмотря на хаотическое распределение растительности, нетрудно заметить, что состав и сложение фитоценозов находится в прямой зависимости от природы субстрата, а именно - степени подвижности песчаных дюн. На исследуемой территории шире всего развита мезоформа подвижных песков - барханные цепи, высотой от 2 до 5 м, расстояние между гребнями колеблется от 50 см до 10 м. В данных экотопах градиент влажности не имеет высокого значения. Поэтому такие показатели, как проективное покрытие, видовое богатство, экземплярная насыщенность отражают возраст сообществ, а не реакцию на относительно высокое содержание влаги.

Инициальные группировки формируются на развеваемых дюнах, где проективное покрытие имеет мизерные показатели (от 1-2% до 10%). Экотонные-1 ценозы занимают более выположенные дюны или склоны развеваемых дюн, ОПП их составляет от 10 до 20%. Характерные сообщества формируются на выположенных участках, ОПП = 30%. Экотонные-2 сообщества занимают выровненные участки с тонким слоем песка, и показатели ОПП приближены к таковым зональных степей - до 40%.



Рис.58 Схема серийных фитоценозов псаммогенных ПВР

Тот факт, что в сложении сообществ более половины видового богатства составляют среди фитоценотических групп степные и петрофитно-степные растения, подтверждает зависимый характер псаммогенной растительности (рис.59а). Псаммофитно-степные и степные виды второстепенные по значимости, их доля в числе видов составляет 11% и 13% соответственно. Такие группы, как лугово-степные (7%), петрофитно-лугово-степные (7%), сорные и залежные виды (4%), пионерно-петрофитные и лугово-лесные (по 2%) не имеют заметного влияния. Можно было бы ожидать, что обедненные видами псаммофильные группы растений господствуют в сложении сообществ, являясь доминантами в серийных фитоценозах. Однако это не так. 60% доминанции в сообществах составляют практически наравне первые (ранее названные) три группы, которые доминируют и по видовому богатству (рис.59b). Среди них доминантами являются остролодочник трагакантовый (*Oxytropis tragacantoides*), солянка южная (*Salsola australis*), (*Agropyron cristatum*), (*Gypsophila patrinii*) и некоторые другие виды. Доминанция псаммофитно-степных видов лишь в инициальных сообществах приближается к 30%, далее, вниз по профилю они неуклонно сдают свои позиции

(в экотонных-2 ценозах встречаются лишь единичные экземпляры - доминанция равна 5%). Доминируют среди псаммофильных видов немногие растения - в большинстве своем это *Bromopsis korotkiji*, *Leymus racemosus*, *Carex sabulosa* которые, по всей видимости, являются экологическими аналогами аристоидных злаков песчаных пустынь. Следует отметить тот факт, что растения, характерные для растительности эоловых песков, вовсе не обязательно относятся к псаммофитно-степным видам, и могут встречаться на литогенных профилях, что подтверждает их универсальный характер. Это такие виды, как *Caragana bungei*, *Gypsophila patrinii*, *Orostachys spinosa*, *Salsola collina* и некоторые другие. По мере снижения подвижности субстрата постепенно повышается доминанция сорных и залежных видов (доминанция изменяется с 5% в инициальных позициях до 15% в характерных). Это колосняк ветвистый, *Leymus ramosus*, и солянка холмовая - *Salsola collina*. Пионерно-петрофитные виды не имеют большого значения в псаммогенных сообществах, наиболее распространены в псаммогенных рядах из этой группы *Panzeria lanata*, *Youngia tenuifolia*. Их доминанция в сумме составляет лишь 3-5% и постепенно по мере продвижения к терминальным сообществам они исчезают.

Приблизительно также складывается ситуация и с точки зрения принадлежности видов к экологическим группам. Экологический спектр (рис.59с) более чем наполовину состоит из ксерофитов (66% от общего числа видов). Также значительны все петрофитные группы (66%). Доля псаммофитов ниже ожидаемой - лишь 21%. Все эвригидробионтные виды в сумме составляют треть от общего числа видов. Участие экологических групп в сложении сообществ эоловых песков также отражает высокую зависимость псаммофитной растительности от зональных степей. Доминанция псаммофитов принимает значения в среднем около 20%, постепенно понижаясь к экотонным-2 сообществам. Интересно, что виды с широкой амплитудой толерантности по отношению к влаге (мезо-ксерофиты и ксеро-мезофиты) имеют достаточно высокие позиции в псаммофитных сообществах (доминанция $\approx 40\%$), постепенно понижаясь к терминальным позициям, за счет наступления ксерофитов (рис.59d).

В псаммогенных ПВР соотношение видов по биотопическим комплексам раскрывает несколько иную картину: растения псаммогенного комплекса складывают уже треть видового богатства (рис.60а). Увеличение численности видов в этой группе произошло за счет включения некоторых петрофитов,

которые имеют матричный ареал, тяготеющий к эоловым пескам (например, *Oxytropis tragacantoides*). По числу видов им равен универсальный комплекс характерных литогенно-аллювиогенных растений (33%). Этот факт объясняется, скорее всего, близостью пресного озера Тере-Холь. На третьем месте - терминальные виды (20%). Далее следуют характерные литогенные (7%), инициальные литогенные и вагативные (по 6%). Несколько неожиданно присутствие инициальных и характерных литогенных видов, свойственных сообществам горных склонов. Эти группы присутствуют практически во всех серийных фитоценозах, хотя доминация их незначительна по сравнению с другими БК, но она имеет практически постоянные значения (около 7%). На рис.60b заметно, что псаммогенный комплекс имеет значительное влияние, формируя наполовину инициальные псаммогруппировки, и по направлению к терминалу снижает доминацию до 7% в экотонных-2 сообществах. "Поведение" терминального БК характеризуется некоторым постоянством: его доминация практически одинакова во всех серийных ценозах и составляет около 20%. Характерный литогенно-аллювиогенный комплекс постепенно наращивает свое преимущество, и к экотонным-2 сообществам его доминация составляет уже 60%. По всей видимости, это связано с близостью грунтовых вод, так как в непосредственной близости от данных ПВР расположено оз. Тере-Холь (пески Цугер-Элс). Вагативные виды тяготеют к характерным сообществам, это определяется экологическим барьером в инициальных позициях (подвижность субстрата), и ценотическим барьером в терминальных (конкуренция с более "сильными" видами). Про инициальные литогенные виды нельзя сказать, что они играют заметную роль в псаммогенных фитоценозах. Их присутствие постоянно в данном ПВР, однако наблюдается постепенное повышение не к инициальным позициям, как в литогенных ПВР, а к экотонным-2.

Дифференциация растений по жизненным типам в псаммогенных ПВР характеризуется следующими особенностями: преобладают виды, характеризующиеся рестативной, удерживающейся стратегией (рис.60c). На первом месте находятся Taraxacum-тип (16%), Stipa-тип (15%), Alyssum-тип (14%). Подвижные, ирруптивные типы также представлены в видовом богатстве, но несколько уступают в числе: Elymus-тип (13%), Lappula-тип (9%), Veronica incana-тип и Thymus-тип (по 6%). Присутствуют также и специализированные виды, принадлежащие к Cuscuta-тип и Vicia-тип. На протяжении всего профиля

доминанция разных жизненных типов меняется (рис.60d). В инициальных позициях доминирует подвижный Elymus-тип (30%), на втором месте его "экологический антипод" - рестативный Alyssum-тип (25%); максимальны показатели доминанции и у такого "консервативного" типа, как Nanophyton. Далее следуют Stipa-, Taraxacum-типы, Veronica incana-тип. Причем доминанция Stipa-типа в этих позициях минимальна, далее, вниз по профилю, растения данного ЖТ постепенно наращивают свое господство. Та же тенденция прослеживается и для ЖТ кустарников, и Veronica incana-типа, хотя значения доминанции значительно ниже. Сдают свои позиции в терминальных сообществах те типы, которые доминировали в псаммогруппировках. Lappula-тип присутствует во всех сообществах данного ряда, однако заметного влияния не имеет.

Интегральные показатели серийных сообществ в ряду находятся в достаточно тесной зависимости от подвижности субстрата. Средние значения и видового богатства (рис.61a), и ОПП (рис.61b), и СПП, и экземплярной насыщенности неуклонно повышаются от инициальных позиций к терминальным. Амплитуда колебаний данных показателей имеет тенденцию к увеличению в том же направлении. Возможно, это объясняется тем фактом, что на развеваемых дюнах микрофации более однообразны, и соответственно, там формируются только псаммогруппировки с низкой организацией. Действие такого лимитирующего фактора, как эоловые процессы, приводит к жесткой зависимости растительности только от него. Напротив, заросшие дюны отличаются сравнительно большим набором условий, там в большей степени изменяется и влажность, и режим перемещения субстрата, а значит - более высокая степень "экологической свободы".

Резюмируя описание псаммогенного ПВР можно сделать некоторые выводы об особенностях организации данных рядов. Серийные фитоценозы, составляющие данный ряд растительности, имеют заметные отличия, а именно: псаммогруппировки на инициальных позициях составлены в большей степени специализированными видами с соответствующими контрастными адаптациями (например, Elymus-тип и Nanophyton-тип). Для характерных позиций отмечено формирование самобытных псаммофильных степей. Их оригинальность связана с сочетанием псаммофильных и терминальных сообществ, а также присутствием единичных экземпляров инициальных и характерных литогенных видов. Видовое богатство этих сообществ повышается и за счет присутствия характерных

литогенно-аллювиогенных растений. Несмотря на "полярность" крайних сообществ псаммогенного ряда растительности, отмечается отсутствие специфичных характерных сообществ, что связано, по всей видимости, с незначительным градиентом влаги (и перепадом высот) в экоклине. По направлению к терминальным сообществам неуклонно нарастает доля терминальных видов, снижается видовое богатство, а все переходные варианты заменяются однообразным зональным сообществом. Такое упрощенное и одновременно контрастное сложение данного ПВР связано с действием одного господствующего фактора - подвижности субстрата.

В целом, для автоморфных катен, несмотря на их разнообразие, можно выделить общие свойства, касающиеся их организации:

1. Инициальные сообщества представлены пионерными группировками разной степени сомкнутости, со значительным влиянием как специфических инициальных видов, так и терминальных. Дифференциация видов по жизненным типам, слагающих эти сообщества, зависит, в первую очередь, от субстрата. Если петрогруппировки в большей степени сформированы рестативными ЖТ, интенсивно осваивающими ограниченное пространство, то псаммогруппировки - ирруптивными растениями, активно завоевывающими подвижные дюны или в высшей степени консервативными рестативными видами, способными противостоять динамичному субстрату. Высокая частота нарушений не позволяет растительности инициальных биотопов достигать в своем развитии стадии оформленных ценозов.
2. Характерные, центральные позиции автоморфных рядов могут быть сложены как специфическими, вполне оформленными сообществами, так и серийными ценозами, имеющими высокую преемственность с пионерными группировками инициальных позиций. Первый вариант в большей степени присущ литогенным ПВР горных склонов, где растительность представлена самобытными горно-склоновыми степями мезофильных и ксерофильных вариантов и стадиями их восстановления. Виды, формирующие эти центральные сообщества ценоклина, слагают характерный литогенный биотопический комплекс. Таким образом, горно-склоновые литогенные ряды содержат не только стадии восстановления зональных степей, но и варианты развития субклимаксных горно-склоновых степных фитоценозов. Остальные автоморфные ПВР в

центральных позициях ценоклина содержат, как правило, переходные варианты зональных сухих и опустыненных степей.

3. Терминальные позиции автоморфных ПВР заняты разнообразными вариантами сложившихся ценозов. В зависимости от положения (периферия / центр) в котловине концевые сообщества представлены настоящими мелкодерновинными, либо опустыненными степями.
4. Таким образом, автоморфные ПВР являются носителями не только стадий восстановления степных фитоценозов изученных котловин, но и вариативных субклимаксных сообществ.

4.3.2 Гидроморфные пространственно-временные ряды

4.3.2.1 Аллювиогенные речные ПВР

Аридные районы характеризуются слабо объединенной гидрографической сетью, которая представлена господствующими короткими консеквентными потоками, вырабатывающими каньоны, ущелья и овраги в горных склонах. Благоприятные условия для струйчатого стока приводят к интенсивному ветвлению водотоков. Большинство из них короче склонов (за счет пересыхания), они непостоянны в течении, а крупные речные артерии практически не формируются. Образующийся обломочный материал отлагается в котловинах, образуя так называемые "озера наносов" (Дэвис, 1962).

Для любой и каждой реки свойственно преобразование "пластики наносов" (Крашенинников, 1922). За счет аллювиальных процессов происходит постоянное чередование аккумуляции, размыва, транспорта и образование новых орологических единиц. Распределение этих единиц в генетическом порядке, осуществленное И.М. Крашенинниковым, позволяет растительность речных долин представить в виде естественной пространственно-временной системы (ПВР). Тем не менее, такая интерпретация рисунка растительных сообществ вызывает большие сложности. Это связано с обратимостью аллювиогенных процессов в поймах, с так называемым "омоложением". Тем более сложной является ситуация в поймах горных рек, принадлежащих проточно-островному типу (Миркин, 1974). Для таких речных долин характерно периодическое разрушение и, естественно, отсутствие упорядоченного поперечного профиля. Поэтому и для фитоценозов, формирующихся в таких поймах, характерна "гетерохрония", т.е. присутствие элементов, свойственных сообществам разных возрастов (например,

аллювиогруппировки с низким проективным покрытием, состоящие из петрофильных растений и 50-70-летних крупных тополей). Сложение ПВР речных долин будет зависеть от особенностей их рельефа, который, в свою очередь, зависит от параметров речного водотока. Основные контрастные типы ПВР, свойственные исследуемому району, представляют собой растительность долин господствующих здесь консеквентных рек и временных водотоков, а также крупных рек в котловинах (например, р. Тес-Хем). Наиболее разнообразны серийные фитоценозы горных рек, направленных в котловины. Это связано с тем, что сопутствующие условия и, естественно, параметры речного потока сильно изменяются по мере продвижения их к днищу котловины. Наиболее контрастные поперечные срезы речной долины (в степном поясе) и соответствующие им ПВР представлены следующими вариантами:

- А** в местах выхода горного потока из узкого ущелья на бортах котлин (преимущественно в пределах нижней границы лесного пояса)
- В** на нижнем крае бортов котловины (в степном поясе)
- С** в подгорной части котловины
- Д** в местах пересыхания водотока в самой котловине ("висячие" или континентальные дельты)
- Е** в центре котловины участки с постоянным водотоком (что возможно только для крупных водных артерий).

Для каждого варианта был определен свойственный ему экологический ряд растительности, однако это не значит, что выделенные ряды не имеют преемственности между собой. Инициальные ценозы для аллювиогенных ПВР представлены, как правило, аллювиогруппировками в областях нижней поймы. Характерные сообщества формируются на участках, не подверженных сильному эрозионному действию воды, но испытывающих на себе дополнительное увлажнение и сочетающиеся с ним условия аллювиальных процессов. Это, как правило, - верхние поймы и нижние террасы. Терминальными позициями, являющимися зональными, можно считать верхние террасы, уже не испытывающие на себе влияние реки и водораздельные поверхности (плакоры).

*А) Аллювиогенные речные ПБР на бортах котловин
в пределах нижней границы лесного пояса*

Для экологических рядов растительности в данном сечении речной долины горных рек характерно очень высокое разнообразие растительных сообществ. Это связано с сочетанным влиянием на их сложение аллювиогенных и литогенных процессов. Надпойменные террасы в этом сечении часто погребены под обломочным материалом со склонов. Поэтому и без того небольшая площадь основной поверхности террас в большей степени занята производными петрофитными сообществами. Для описания был выбран срединный вариант развития аллювиогенного экологического ряда в данном положении между двумя крайними ситуациями (когда река находится в узком ущелье, или когда она занимает достаточно большую площадь, предоставляющую ей возможность сформировать хорошо дифференцированную речную долину). В рассматриваемом случае река формирует две террасы, подверженные стоку продуктов выветривания с граничащих склонов. Тогда ПБР представлен сообществами разными по своему генезису, но, тем не менее, связанными между собой (рис.62). Отличительная черта данных рядов - отсутствие зональных настоящих мелкодерновинных степей, и тем более опустыненных. Такое положение связано не только с особенностями профиля речной долины, но и с влиянием вертикальной поясности - рассматриваемые ПБР располагаются в нижней границе лесного пояса. Поэтому долинные леса, занимающие нижние террасы, отличаются большим видовым богатством, более однородным спектром фитоценологических групп, слагающих их. В результате верхние террасы отмечены присутствием переходных по своей природе сообществ. Встречаются только фрагменты степей с большим влиянием либо петрофильных, либо луговых растений. Этот ПБР является сочетанием двух встречных ценоклинов - аллювиогенного и литогенного. Пограничной зоной между ними являются сообщества, формирующиеся на самой верхней террасе, окаймленной горным склоном. Таким образом, в ряду можно проследить только 4 вида серийных сообществ - инициальные в поймах, экотонные-1 - на повышениях поймы, характерные - на первой террасе и экотонные-2, испытывающие на себе влияние двух встречных ценоклинов. Наиболее сложные по своему составу и строению последние.



Рис.62 Схема серийных фитоценозов аллювиогенных речных ПБР в нижней границе лесного пояса.

Панорама доминанции фитоценологических групп данных сообществ доказывает смешанный характер ценоклинов (рис.63а). Так, самый многочисленный набор данных групп характерен не для инициальных ценозов, а для экотонных-2. Самый монотонный по составу ценоз расположен на характерных позициях (долинные лиственничные и / или еловые леса на первой террасе). Наиболее значимыми в этом ряду являются пионерно-аллювиально-пойменные и лесные растения (максимальная доминанция составляет 40% и 60% соответственно). Среди них наиболее часто встречаемыми являются *Alnus fruticosa*, *Equisetum scirpoides*, *Myricaria dahurica*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix sp.sp.* и *Astragalus frigidus*, *Caragana arborescens*, *Pedicularis resupinata*, *Poa nemoralis*, *Pyrola incarnata*, *Stellaria bungeana*, *Vaccinium vitis-idaea*. Заметно присутствие таких групп, как пионерно-петрофитные, болотно-луговые, лугово-

степные, которые складывают сообщества на "нижних" позициях в пойме. Растения, формирующие литогенные ПВР (петрофитно-степные, степные) начинают появляться в характерных лесных сообществах, а в экотонных-2 позициях стремительно увеличивают свою значимость (доминанция в сумме достигает 30%) на фоне лесных и лугово-лесных растений. По числу видов фитоценотические группы в данных ПВР представлены следующим образом (рис.63b). Господствует лесная группа (27%), почти в два раза меньше видов в пионерно-аллювиально-пойменной, лугово-лесной и петрофитно-степной группах. Лугово-степные растения вносят лишь 8% в видовое богатство этих рядов, хотя по доминанции они преобладают. Группы с низким числом видов, занимающие последние места, соответствуют своему положению в формировании ценозов по доминанции: петрофитно-лугово-степные, пионерно-петрофитные, опустыненно-степные и др.

Наиболее ярко сочетанное влияние деятельности реки и склоновых процессов заметно в составе экологических групп растений этого ценоклина. Неоспоримое господство мезофитов и постоянное присутствие петрофитов с разными диапазонами толерантности по отношению к влажности проявляется и в доминанции, и по числу видов (рис.63 с, d). Мезофиты, включающие в себя и лесные, и луговые растения создают основу этого ряда фитоценозов. Их доминанция составляет от 60% в экотонных-2 позициях до 90% в характерных. Они представляют почти половину видового богатства - 43% от общего числа видов. Ксерофитные группы занимают 1/5 часть видового состава и в сообществах не доминируют. Четверть видов этих ПВР - растения с широким диапазоном толерантности по отношению к влаге (эвригидробионтные), их доминанция достигает 30% в экотонных ценозах. Такие виды встречаются на протяжении всего профиля, это *Artemisia vulgaris*, *Astragalus adsurgens*, *Bromopsis inermis*, *Euphrasia pectinata*, *Galium verum* и др. Гигрофиты наиболее заметны в экотонных-1 сообществах, с доминанцией 20% (гигрофильные виды *Carex sp. sp.*, *Agrostis gigantea*, *Parnassia palustris*). Петрофитные группы по числу видов составляют 40%, однако их функциональное значение невелико - так, максимальные значения доминанции для них зафиксированы в экотонных-2 позициях (25%), за счет таких видов, как *Caragana pygmaea*, *Allium senescens*, *Alyssum obovatum*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla sericea* и др. Характерной чертой экологического спектра рассматриваемых рядов является его "полночленность" с точки зрения состава

групп по отношению к влаге. В каждом сообществе присутствуют, по меньшей мере, 3 таких группы (в инициальных и экотонных-1 это гигрофиты, мезофиты и переходные группы, а в экотонных-2 - ксерофиты, переходные виды и мезофиты). По всей видимости, зафиксированное разнообразие экологических групп связано со сложным микрорельефом, который перераспределяет влажность в микрофациях речной долины. Данная ситуация приводит к тому, что в поймах, на террасах растительность сложена из фрагментов разнообразных ценозов. Так, в пойменных лесах первой террасы не редкость естественные "альпийские горки" с упрощенными петрофильными группировками, а на второй террасе, в микропонижениях формируются влажные луговые ценозы с присутствием лесных видов.

Сложность организации таких рядов подтверждает соотношение биотопических комплексов в серийных сообществах. Необычайно высокое число участвующих в данном ценоклине БК (7 из 10) показывает его многофакторную природу. Тот факт, что терминальный БК практически нигде не имеет прочных позиций, показывает очень интенсивный режим естественных нарушений, который воплощается в двух ценоклинах разной природы, "векторы" которых направлены друг к другу. Относительно высокая влажность и нестабильность приводят к тому, что доминирующим является инициальный аллювиогенный речной комплекс (доминанция в среднем составляет около 50%, медленно понижаясь к экотонным-2 позициям). Именно этот фактор способствует "пролонгированному" участию в сложении сообществ характерного аллювиогенного речного БК, доминанция которого лишь незначительно снижается на экотонных-2 позициях (с 80 до 60%). Наряду с этими доминирующими БК присутствуют универсальные виды характерного литогенно-аллювиогенного и характерного литогенного комплексов. Доминанция последнего незначительна, максимальные ее значения зафиксированы на экотонных-2 точках и составляет 5%. Отмечается также постоянное, хотя и с низкой доминанцией, присутствие инициального литогенного комплекса. По числу видов преобладает характерный аллювиогенный речной комплекс, 38% (рис.64a). На втором месте - инициальный аллювиогенный речной, на третьем - характерный литогенно-аллювиогенный (23% и 18% соответственно). Вклад остальных комплексов в видовое богатство не так значителен, он лишь свидетельствует о его гетерогенном характере (рис.64b).

Полночленный спектр жизненных типов данного ценоклина (из возможных 15 присутствуют все 15) свидетельствует о разнообразии условий и соответствующем многообразии адаптационных комплексов растений. Причем зональные типы (например, *Stipa*-, *Taraxacum*-) уступают свои позиции (рис.64с). Увеличивается число видов, принадлежащих к подвижным типам (*Elymus*-, *Veronica incana*-, *Ephedra*-типы) по сравнению с общим спектром. По всей видимости, это связано с присутствием типичных лесных видов, которым присуще в большей степени вегетативное размножение. Относительно высоко видовое богатство деревьев и кустарников (в сумме - 19%), что связано именно с переходным характером данного ПБР. Поэтому кроме немногочисленных древесных видов наблюдается парадоксальное соседство степных, пойменных и лесных кустарников, как, например, *Caragana arborescens*, *Pentaphylloides fruticosa* и *Caragana splendens*. Присутствуют также специализированные типы. Доминанция разнообразных жизненных типов позволяет говорить о высокой комфортности экологических условий, с одной стороны, и высокой частоте нарушений - с другой. Действительно, для этих ПБР можно выделить не одну, а две "катастрофические" зоны - гидроморфную в пойме реки и автоморфную на второй террасе, основная поверхность которой погребена обломочным материалом. Кроме того, в данном ряду наблюдаются также два встречных потока увлажнения - влияние реки и транзита со склонов. Эти процессы доказываются формированием и древесно-кустарникового яруса в характерных позициях, и преобладанием подвижных типов в травянистом ярусе. Несмотря на то, что в эктонных-2 позициях развиваются фрагменты степных фитоценозов, доминанция постоянных древесных типов очень высока за счет присутствия кустарниковых зарослей с единичными экземплярами деревьев на границе с горным склоном. Высокая доминанция *Ephedra*-типа объясняется совместным присутствием лесных и степных вегетативно подвижных кустарничков, таких как *Ephedra dahurica*, *Vaccinium vitis-idaea* и др.

Интегральные показатели сообществ в данном ряду изменяются следующим образом. Видовое богатство (рис.65а) максимально в инициальных сообществах поймы (до 40 видов), далее оно падает и достигает самых низких показателей в характерных сообществах долинных лесов, а к эктонным-2 происходит небольшое повышение числа видов с (14 до 20). Показатели общего проективного покрытия (рис.65 b) и суммарного проективного покрытия (рис.65 c)

имеют тенденцию к плавному увеличению в направлении к экотонным-2 сообществам. Интересно, что суммарное проективное покрытие выше именно в закустаренных петрофитных степях экотонных-2 позиций. Таким образом, оструктуренность данных сообществ выше, чем долинных лесов (возможно, за счет сложно организованного кустарникового и травянистого ярусов). Показатели экземплярной насыщенности (рис.65d) плавно возрастают по профилю в направлении от инициальных ценозов к экотонным-2 позициям, увеличиваясь почти в 5 раз. Таким образом, по мере отдаления от инициальных позиций снижается видовое богатство наряду с увеличением проективного покрытия сообществ. Эта тенденция меняется на крайних позициях, там, где нарастает влияние окаймляющих речную долину горных склонов.

Раскрыв особенности соотношения основных характеристик серийных сообществ аллювиогенных ПВР данного типа, можно сделать некоторые выводы.

Серийные сообщества этого ряда отличаются высокой контрастностью, что связано с выраженным градиентом, как фактора влажности, так и влиянием частоты нарушений. Поэтому формируемые в этом ряду увлажнения фитоценозы отличаются друг от друга на уровне типа растительности. В данном ПВР инициальные ценозы представлены аллювиогруппировками с высоким видовым богатством, а также фрагментами пойменных лугов, кустарников со значительным участием специфических инициальных аллювиогенных видов. Выделяется комфортная зона первых террас, с экстразональными сообществами долинных лесов, которые отличаются средними интегральными показателями и однородными спектрами групп. Сообщества второй террасы представлены сложноорганизованными сообществами с высокими интегральными показателями и самым многочисленными в этих рядах спектрами, что связано с их экотонной природой. В этом поперечном сечении реки, несмотря на высокое разнообразие, для рядов характерна недостаточная сформированность серийных фитоценозов, что связано с малой площадью и низкой дифференцированностью речной долины.

Таким образом, именно в инициальной зоне (пойме) наблюдается самое высокое разнообразие и видов, и сообществ, ситуация резко меняется в центре ценоклина, на первой террасе, за счет господства относительно просто устроенных экстразональных долинных лесов, и далее, по направлению к

терминальным позициям, наблюдается увеличение и видов, и вариантов сообществ, ими формируемых.

В, С) Аллювиогенные речные ПВР на бортах, в подгорной части котловины (степной пояс)

Для горных рек, находящихся в подгорной части котловины, характерны более сформированные орологические единицы речной долины. Это связано с тем, что аллювиальные процессы не стеснены горными склонами. На надпойменные террасы часто поступает большее или меньшее число пролювиально-делювиальных наносов со шлейфами выноса. Имея большую степень свободы, водный поток непостоянен в своем течении и часто изменяет свое русло, поэтому образуется сложно устроенная система протоков. Данные процессы, естественно, отражаются и на растительности. Инициальные позиции представлены многочисленными пойменными микрофациями с аллювиальным материалом разных фракций (от крупного галечника до ила), отличающимися по площади и относительной высоте. Поэтому растительные сообщества, формирующиеся в таких условиях, очень разнообразны: от аллювиогруппировок, представленных единичными экземплярами растений, относящихся к разнообразным по экологии группам, до фрагментарных по площади (но сформированных) пойменных луговых "островков" различной степени увлажнения. Экотонные-1 сообщества представлены экстразональными долинными лесными фитоценозами с травянистым ярусом смешанного происхождения (в нем присутствуют как лесные виды, так луговые и пойменные). Характерными сообществами в данном сечении речной долины являются долинные леса умеренного увлажнения с более постоянным по составу и сложению травянистым ярусом. Экотонные-2 позиции заняты закустаренными луговыми степями с присутствием видов из пойменных лесов, а терминальные - настоящими мелкодерновинными степями со значительным влиянием петрофитных видов. По мере продвижения в котловину влияние литогенных склоновых процессов стихает, и, соответственно, снижается роль горно-склоновых видов и доля формируемых ими сообществ. Для эоклина речной долины в подгорных позициях характерно снижение микроклиматического эффекта, что связано с уменьшением водотока. В связи с этим происходит упрощение экологических рядов, проявляющееся в угнетении характерных сообществ, нарастании монотонности терминальных сообществ и снижении числа

вариантов инициальных ценозов (рис.66). Однако все еще наблюдается высокая сложность и пестрота растительного покрова, вызванная поведением водного потока, которое проявляется в частой смене главного русла, меандрировании. В итоге картина растительности речной долины представляет собой не правильные микропоясные ряды, а сериальную растительность. Характерная для данных мезокомбинаций пестрота проявляется не только на первых террасах и в поймах, там, где эрозионная деятельность наиболее интенсивна, но и на второй террасе, где можно встретить русла временных водотоков. Поэтому не редкость для этих рядов пионерные группировки смешанного характера на вторых террасах, там, где остаются явные геоморфологические свидетельства образования временных протоков, которые возникают в период максимума летних осадков. В сложении растительных группировок аспект создается такими кустарниками, как *Caragana bungei*, *Atraphaxis pungens*, *Caragana pygmaea (splendens)*. Встречаются также единичные экземпляры травянистых петрофитов. Такие сообщества, порою занимающие около четверти всей площади речной долины, нарушают "порядок" рядов долинной растительности, продиктованный общей тенденцией нарастания ксерофильности и относительного возраста серийных ценозов от русла к водоразделам. Поэтому сообщества, не "подчиняющиеся" общей тенденции, были исключены из анализа. Учитывая сложный характер мезорельефа, пограничное положение между горными степями окаймляющих склонов и мелкодерновинными опустыненными фитоценозами котловин, рассматриваемые экологические ряды можно считать самыми сложными как по числу сериальных сообществ, так и по видовому составу (рис.66). Действительно, только в этом сечении реки наблюдаются практически все возможные варианты инициальных сообществ (от аллювиогруппировок до лугов разной степени увлажнения). Центральные позиции ценоклина представлены долинными лесами различных формаций - еловые, лиственничные, тополевые, причем травянистый ярус еще более разнообразен за счет постоянно изменяющихся количественных соотношений и различных фитоценотических групп, от пионерно-аллювиально-пойменных до лугово-степных. Эктонные-2 ценозы в зависимости от геоморфологического происхождения экотопов могут иметь различия на уровне типа растительности - от парковых тополевых лесов различной степени остепнения, до луговых и далее - настоящих степей. Терминал еще испытывает

на себе влияние шлейфов выноса, поэтому зональные степи отличаются видовым богатством за счет повышенной доли петрофитов.



Рис.66 Схема серийных фитоценозов аллювиогенных речных ПВР для бортов котловин и их подгорной части в степном поясе.

Приблизительно такие же особенности проявляются и с точки зрения средних доминаций фитоценоотических групп в данных ПВР (рис.67 а, b). Для инициальных позиций характерным является равное участие многих фитоценоотических групп, и в первую очередь таких, как пионерно-аллювиально-пойменной (доминация - 30-50%), луговых (в среднем - 10%), лесных, а также степных зональных групп (в сумме - до 20%). Кроме доминирующих видов (рис.66) обычными являются *Elymus sibiricus*, *Nepeta sibirica*; *Allium schoenoprasum*, *Calamagrostis macilenta*; *Artemisia palustris*. На инициальных позициях присутствуют также пионерные петрофитные и сорные виды, хотя их доминация незначительна и не превышает 5% (например, *Papaver nudicaule*, *Amethystea caerulea*). Для характерных позиций наблюдается возрастание роли лесных видов, что сочетается с небольшим повышением степных и снижением роли пойменных и пионерных групп. Заметно, что для ПВР в подгорной части котловины (рис.67b) характерно снижение доли пойменных и петрофитных растений на 20%, и относительно большее участие в сложении сообществ лесных и степных видов. Это такие растения (кроме доминантов - см.рис.66), как *Rubus saxatilis*, *Elymus komarovii* в лесных ценозах и *Helictotrichon desertorum*, *Carex duriuscula* на микроповышениях. На терминальных позициях преобладают степные и опустыненно-степные растения, сопутствуют степные петрофиты и встречаются лугово-степные виды. Конечно, доля петрофильных групп преобладает в ПВР на бортах котловин. Эти отличия справедливы и для аналогичных спектров по видовому богатству.

Панорама доминанции по экологическим группам (рис.67 с, d) также показывает некоторые отличия между ПВР бортов и предгорной части котловин. Так, более разнообразна динамика доминанции экологических групп для первого типа рядов. В сложении ценоклона растительности на бортах котловин участвуют группы от гигрофитов (с максимальной доминанцией в зоне пойм) до ксерофитов (нарастающих к терминальным позициям). Обращает на себя внимание наличие видов, тяготеющих к засоленным почвам (эвригидробионтных галофитов, таких как *Leymus secalinus*). Это связано с поверхностным засолением на верхних террасах: там, где высока влажность за счет притока со склонов, влияния реки и интенсивного испарения. В подгорной части ПВР долин представляют собой более "выровненную" картину (рис.67d), с господством мезофитов в инициальных и характерных сообществах и постепенным нарастанием влияния

ксеропетрофитов и эвригидробионтных петрофитов к терминальным позициям. Скачкообразные изменения в доминации экологических групп в аллювиогенных рядах на бортах котловин связано, по всей видимости, с большим перепадом высот между экологическими единицами речной долины в этом сечении. Для экологических спектров по видовому богатству отмечаются такие же тенденции.

Дифференциация сообществ по жизненным типам в рассматриваемых рядах, как для участков на бортах котловин (рис.68а), так и для участков в подгорной части (рис.68b) повторяет общие тенденции для аллювиогенных рядов, как по числу видов, так и по доминации. По динамике последней величины отмечается постепенное нарастание роли зональных ЖТ (с 1-2% до 20%) и снижение роли ирруптивных видов к терминальным позициям (в частности, доминанция *Elymus*-типа снижается в 5 раз). Основные отличия панорамы жизненных типов ПВР в подгорной части по сравнению с таковыми бортов котловин заключаются в более резких контрастах между серийными фитоценозами, нарастании роли полудревесных форм и *Nanophyton*-типа. Это связано с приближением терминальных позиций к зональным стандартам. Отмечается также появление специализированного *Vicia*-типа и минимальное присутствие *Lappula*-типа в характерных позициях.

Доминанция биотопических комплексов на бортах котловин (рис.68с) и в подгорной части (рис.68d) в ценоклинах свидетельствует о сложном характере взаимоотношений данных рядов с другими комплексами растительности в степных котловинах. Действительно, из всех возможных комплексов в сложении сообществ участвуют 9 (кроме псаммогенных видов). Практически постоянно, во всех серийных сообществах присутствуют инициальный и характерный литогенные комплексы, инициальные и характерные озерные виды (*Hordeum brevisubulatum*, *Leymus secalinus*) также имеют свою скромную нишу в данном ряду. Максимальное развитие, естественно, получают инициальные и характерные аллювиогенные речные виды, которые господствуют на стартовых позициях. Очень высоко значение универсальных характерных видов, их доминанция может достигать в терминальных и экотонных-2 позициях 50%. В ПВР подгорной части повышается почти вдвое роль терминального комплекса и незначительно понижается доминанция литогенно-аллювиогенных характерных растений, с 50% до 30% в конечных точках серийных рядов. Исчезают озерные комплексы и характерные литогенные виды. Еще больше влияние инициальных

аллювиогенных речных видов, что связано с интенсивным ветвлением водотоков в этой части реки. По этой же причине так же постоянно, хотя и с низкой доминацией присутствие инициальных литогенных видов.

Интегральные показатели данных ПВР имеют некоторые отличия как в абсолютных значениях, так и в тенденциях изменения (рис.69a-d). Так, видовое богатство серийных сообществ на бортах котловин (рис.69a) относительно высоко и постоянно (в среднем 17 видов), а в подгорной части котловин (рис.69b) значительно меняется по профилю (от 14 до 23). Более сложная динамика видового богатства в подгорной части связана, по всей видимости, с ярко выраженными градиентами экологических факторов в речной долине, с одной стороны, и большей площадью экологических единиц, что способствует более полному развитию соответствующим им фитоценозам. На бортах котловины большую роль играют ограничивающие деятельность реки горные склоны и шлейфы выноса, поэтому речная долина гораздо меньше по площади, а градиент влажности слабо выражен, так как значителен приток влаги к терминальным позициям с наклонных поверхностей. Отличия в динамике проективного покрытия ПВР бортов котловин (рис.69c) и ее подгорной части (рис.69d) вызваны, скорее всего, этими же причинами. Обращают на себя внимание отличия в показателях ОПП инициальных ценозов, выражающиеся в более низких показателях и меньшей амплитуде колебаний. Характерные сообщества на бортах (рис.69c) имеют более высокие показатели и амплитуду. Суммарное проективное покрытие подчиняется тем же закономерностям, что и ОПП. Интересно, что экземплярная насыщенность сообществ изменяется в данных ПВР практически одинаково. Наблюдается ее постепенный рост от инициальных позиций к терминальным (от 140 до 300 экз.) с понижением до 90 экземпляров на 1 кв. м в характерных ценозах.

Учитывая особенности в сложении аллювиогенных ПВР в данном сечении консеквентных рек, можно составить следующие выводы. Рассматриваемые ценоклины отличаются самой высокой сложностью и по вариативности сериальных сообществ, и по спектрам групп представленных экологических классификаций. В инициальных позициях доминирующие "оси дифференциации" сообществ - относительный возраст азональных ценозов и субстрат, на котором происходит их формирование. В характерных сообществах важнейшими факторами разнообразия растительных сообществ являются градиент влажности

и деятельность временных водотоков. В экотонных-2 позициях отмечается также присутствие нескольких вариантов сообществ, что связано с деятельностью временных водотоков и микрорельефом. Такие разнообразные условия приводят к ситуации, когда в разных позициях мезокатены можно выделять микроценоклины, повторяющие в упрощенном варианте мезоценоклин. Подобное "самоподобие", некая "фрактальность", приводят к тому, что для аллювиогенных рядов бортов и подгорной части котловин присущи, наверное, все возможные сочетания фитоценозов и их переходных вариантов. В результате именно эти ПВР являются носителем, возможно, наиболее полного состава сукцессионных стадий растительности данного ландшафта и, одновременно, сукцессионным полигоном. Это доказывается тем фактом, что, несмотря на контрастные, на уровне типа растительности, отличия между серийными сообществами, тем не менее, в каждом участке ценоколина присутствуют практически все биотопические комплексы и жизненные типы, а амплитуды интегральных показателей, за исключением терминальных стадий, практически одинаково велики на протяжении всего ряда.

D,E) Аллювиогенные речные ПВР континентальных дельт и долин с постоянным водотоком в котловинах

Судьба речных артерий в аридных котловинах имеет два крайних "исхода": образование континентальных дельт или сохранение постоянного водотока.

Известно, что для аридных территорий образование, так называемых, континентальных дельт пересыхающих рек является характерной особенностью. Такое явление нередко и для тувинских котловин. По мере продвижения к центру котловины эрозионная деятельность водотока постепенно затухает, что связано со снижением уклона и увеличением продолжительности "безводных" периодов. В связи с этим ценоклины растительности состоят из меньшего числа серийных фитоценозов и отличия между ними не так контрастны (рис.70). Основным формообразующим фактором данных комплексов растительности является не столько градиент влажности, сколько частота нарушений, вызванная эрозионной деятельностью временных водотоков. Поэтому данные ряды очень напоминают литогенные серии. В зависимости от выраженности градиента влажности и связанного с ним эрозионного режима эти ценоклины на инициальных стадиях представлены аллювиогруппировками, литогруппировками и их переходными

вариантами. На позициях характерных сообществ сформированы петрофитные мелкодерновинные степи, а терминальные позиции заняты опустыненными степными фитоценозами. Строго говоря, характерных сообществ экстразонального плана в данных рядах, как правило, не образуется (таких, как долинные леса рядов выше по течению). Это связано, по всей видимости, с тем, что экоклины континентальных дельт не обладают явно выраженным "средообразующим", микроклиматическим эффектом.



Рис.70 Схема серийных фитоценозов аллювиогенных речных ПВР континентальных дельт.

Поэтому ценоклины представляют собой разные стадии восстановления зональных сообществ. Если для предыдущих ПВР свойственно фрактальное

сложение серийных сообществ, то для континентальных дельт это явление характерно в еще большей степени. Поведение водного потока подвержено сильному ветвлению, и этот процесс приводит к тому, что основная поверхность даже верхних террас расчленена сухими руслами временных водотоков. В результате закономерное чередование фитоценозов с последовательно повышающейся к терминалу степенью восстановления нарушается. Совершенно по иному выглядят экологические ряды в центре котловины для участков с постоянным водотоком (рис.71).



Рис.71 Схема серийных фитоценозов аллювиогенных речных ПВР в центре котловины для участков с постоянным водотоком.

В ситуации более спокойного течения и соответствующего ему "мягкого восстановления" растительности формирующиеся комплексы более напоминают микропоясные ряды. Для таких рядов более справедлива закономерность "географического цикла" и соответствующих ему ПБР, открытая И. М. Крашенинниковым (1922). Серийные фитоценозы более многообразны, ряды обладают большим числом стадий и переходных сообществ (рис.71). Подобная картина свойственна такой относительно крупной реке в Убсунурской котловине, как Тес-Хем, а в Центрально-Тувинской – р. Хадын.

Инициальные ценозы представлены своеобразными пионерными группировками и пойменными кустарниками, присущими только данным участкам и далее встречающимися в поймах слабозасоленных озер. По всей видимости, это связано с экологическими особенностями гидрологического и эрозионного режимов, природой субстрата пойм в котловинах. На возвышенных и более зрелых участках первой террасы с высокой влажностью формируются своеобразные долинные леса с доминированием березы мелколистной, ивами и тополем лавролистным. В понижениях складываются долинные луга разной степени увлажнения и засоленности, в зависимости от микрорельефа. Более высокие участки заняты солонцеватыми степями (рис.71), постепенно уступающими свои позиции мелкодерновинным степям, которые, в свою очередь, передают "эстафету" терминальным опустыненным степным фитоценозам.

Панорама доминанции различных фитоценотических групп показывает отличия между крайними вариантами развития речных долин и соответствующих им ПБР в котловинах: континентальных дельт (рис.72а) и рек с постоянным водотоком (рис.72б). Для инициальных позиций участков с переменным водотоком (рис.72а) характерно преобладание петрофитно-степных (*Chamaerhodos erecta*), лугово-степных (*Scabiosa ochroleuca*), опустыненно-степных (*Neopallasia pectinata*) и степных видов, таких как *Artemisia palustris* (их доминанция в сумме составляет 55%). Они образуют здесь пионерные группировки с низким проективным покрытием и экземплярной насыщенностью. Остальные 45% составляют пионерно-аллювиально-пойменные (кроме доминирующей ивы Ледебур, встречается только здесь птитотрихум седой *Ptilotrichum canescens*), пионерно-петрофитные (*Vincetoxicum sibiricum*), лесные (*Rosa acicularis*), галофитно-луговые (*Hordeum brevisubulatum*) и сорные виды (в частности, *Setaria viridis*). Именно на этих позициях их доминанция максимальна. Далее по профилю их участие в

сложении сообществ резко падает. Таким образом, экспансия зональных фитоценологических групп приводит к неоспоримому их господству в сочетании с петрофитно-степными видами на всех без исключения стадиях ПБР. Экологические ряды для участков с постоянным водотоком (рис.72b) резко отличаются тем, что крайние позиции в данном ценоклине практически не имеют ничего общего. Петрофитные группы не играют сколько-нибудь заметной роли в сложении сообществ, их доминанция не превышает порога 5%. Единственная группа, которая присутствует во всех серийных сообществах - лугово-степная с минимумом доминанции в характерных позициях. Инициальные сообщества на 80% состоят из специфических видов, принадлежащих к пионерно-аллювиально-пойменным и луговым группам. Растения, представляющие названные группы, встречаются только в этих поймах: *Lactuca sibirica*, *Hippophaë rhamnoides*, *Calamagrostis pseudophragmites*; *Equisetum arvense*, *Elytrigia repens*. Доминанция болотно-луговых (например, *Alisma plantago-aquatica*, *Hierochloë glabra*) и водных видов (в старицах - *Potamogeton pectinatus* и другие вторичноводные) в данном ряду максимальна по отношению к аналогичным позициям других ПБР. Обращает на себя внимание присутствие видов, тяготеющих к почвам разной степени засоления. Это такие растения, как *Artemisia laciniata*, *Glaux maritima*, *Glycyrrhiza uralensis*, иногда даже *Plantago maritima*. Они занимают бессточные микропонижения в поймах и надпойменных террасах. Однако в этих условиях сообщества с господством солончаковых видов все-таки не образуются. Характерной картиной таких рядов является разнородность в фитоценологическом отношении серийных сообществ, обилие переходных ценозов. Спектры по видовому богатству сообществ подтверждают описанные отличия между данными ПБР, за исключением того, что число видов пионерно-петрофитных сообществ для этих рядов одинаково и составляет 5%.

Такие же тенденции прослеживаются в динамике экологических групп рассматриваемых рядов (поэтому представление отдельных графиков по этим группам неоправданно). В континентальных дельтах преобладают ксеро-петрофиты (доминанция достигает 90% на терминальных позициях, а в инициальных - 30%), присутствуют эвригидробинтные с доминанцией в среднем 10%. Остальные группы большого значения не имеют, как в сложении, так и по видовому богатству. Для участков с постоянным водотоком наблюдается присутствие полного спектра экологических групп от гидрофитов до ксерофитов,

значительно влияние галофитов, встречаются также и петрофиты в терминальных позициях. В экологическом спектре по видовому богатству доминируют мезофиты (34%). На втором месте - эвригидробионтные галофиты (27%). Остальные группы вносят в среднем по 7% в ВБ рядов растительности долин с постоянным водотоком.

Панорама распределения биотопических комплексов в аллювиогенных речных рядах котловин подтверждает основные отличия между ними с некоторыми дополнениями. Так, для континентальных дельт отмечается присутствие 7 БК, с доминированием характерного литогенно-аллювиогенного (*Allium ramosum*, *Artemisia commutata*) и терминального комплексов (рис.72с). Присутствуют также литогенные (*Thalictrum squarrosus*) и озерные комплексы (*Thermopsis lanceolata*). В ПВР долин с постоянным водотоком реально складывают растительность 8 БК (рис.72d). Господствуют инициальные аллювиогенные речные виды (доминанция достигает 70%, а, начиная с характерных позиций, резко снижается). Остальные комплексы не имеют такого превосходства, их доминанция не превышает в среднем 20% за исключением характерного аллювио-литогенного, его участие в понижениях терминальных сообществ может достигать 50%, за счет таких видов, как *Stipa krylovii*, *Poa attenuata*, *Silene repens* (рис.72d). Решающее влияние градиента влажности в ПВР участков с постоянным водотоком выражается в отсутствии терминальных видов на стартовых позициях, и господстве характерных аллювиогенных речных и озерных видов в соответствующих ценозах, чего нельзя сказать для ценоклинов континентальных дельт.

Распространение жизненных типов в данных рядах также отличается. Для континентальных дельт наблюдается необычно высокая доминанция Lappula-, Taraxacum-, Veronica incana- и Alyssum-типов (рис.73а). Преобладание моноцентрических видов связано, по всей видимости, с особенностями субстрата. Крупный галечник не позволяет распространяться длиннокорневищным растениям подвижного Elymus-типа. Наличие большого числа участков с нарушенным растительным покровом создает возможности для их заселения однолетними, вагативными видами (Lappula-тип), такими как *Teloxys aristata*, *Artemisia scoparia* и некоторыми другими. Наблюдается необычное смещение к стартовым позициям Populus-типа, что естественно, связано с лимитирующим фактором увлажнения. Однако нельзя сказать, что в данных позициях

складываются сформированные долинные леса. Скорее это отдельно стоящие экземпляры *Populus laurifolia* с пионерными группировками петрофитов в нижнем ярусе, среди которых доминируют полынь сантолинолистная, эфедра и виды *Thymus*. Спектры по ЖТ для крайних фитоценозов этого ряда практически не отличаются друг от друга. Противоположное можно сказать об аллювиогенных ПБР полноводных рек в котловине: инициальные сообщества отличаются от терминальных господством вегетативно подвижных типов, таких как *Elymus*- и *Caragana ругмаеа*-типы, за счет некоторых луговых растений, таких как латук сибирский, хвощ луговой и пойменных кустарников: облепихи, видов *Salix* (рис.73b). Наиболее простым по числу участвующих ЖТ являются характерные ценозы (лишь 7). Однако стоит отметить, что только здесь играют заметную роль древесные и кустарниковые формы, а травянистый ярус устроен достаточно просто, с неоспоримым господством подвижных лесных видов *Elymus*-типа. Терминальные позиции являются благоприятными для 9-ти ЖТ, и, в первую очередь, для "зональных", таких как *Stipa*-тип (доминанция 40%). Аналогичные тенденции прослеживаются в рассматриваемых ПБР с точки зрения дифференциации ЖТ по числу видов.

Интегральные показатели серийных сообществ данных рядов по динамике напоминают в некоторой степени другие ПБР. Так, изменения проективного покрытия и экземплярной насыщенности в ценоклинах континентальных дельт подобны монотонно нарастающим кривым для псаммогенных рядов, за исключением видового богатства (максимально оно для экотонных-1 сообществ). Аналогичные кривые для сообществ речных долин в котловинах практически не отличаются от таковых для аллювиогенных ПБР в подгорной части.

Сравнительный анализ аллювиогенных ПБР в котловинах позволяет выявить значение градиента влаги. Действительно, этот компонент является "ответственным" фактором, определяющим отличие между крайними фитоценозами в ценоклинах, а также развитие экстразональных ценозов в характерных позициях в мезокатенах. Это доказывается сходством полярных фитоценозов в ПБР континентальных дельт, которые имеют общие компоненты, как на уровне групп, так и на уровне видов. Их отличия в большей степени проявляются в интегральных показателях, свидетельствующих о степени сформированности сообществ. Основным фактором отличия между сообществами в данном ценоклине является интенсивность и частота нарушений,

связанная с эрозионным действием водотоков. Поэтому на стартовых позициях аллювиогруппировки представлены как терминальными, так и инициальными (аллювиогенными и литогенными) видами

По-иному выглядит ценоклин для аллювиогенных мезокатен котловин постоянных речных артерий. Стартовые позиции представлены сообществами с различными спектрами групп и отличаются по степени сформированности. Характерные позиции с микроклиматическим эффектом благоприятны для развития экстразональных сообществ долинных лесов. По направлению к терминальным позициям наблюдается постепенный переход от лугов, луговых степей разной степени засоления к зональным опустыненным степным фитоценозам. Таким образом, кроме относительного возраста, в данном ценоклине существует еще один фактор дифференциации - градиент влажности / засоления. Поэтому данный ПВР представляет собой арену сочетанного действия различных по своей природе сукцессионных процессов.

4.3.2.2 Аллювиогенные ПВР озерных депрессий

Аккумулятивные ландшафты аридных тувинских котловин представляют собой бессточные впадины с озерами разной степени засоления. Для озер в сухостепном и пустынном поясах, где испарение превышает количество осадков степень минерализации озерной воды, ее химический состав определяются степенью проточности водоема или его бессточностью. В бессточных водоемах, начиная с оз. Тере-Холь и заканчивая оз. Убсу-Нур отмечается накопление в воде солей - соды и поваренной соли (Шилькорт и др., 1990). Формирующиеся в озерной депрессии гидроморфные почвы разной степени засоления (солончаки, солонцы, солонцеватые) предопределяют развитие своеобразных ПВР с микропоясным рисунком. Основным фактором, определяющим разнородность растительного покрова, является сочетанный градиент влажности/засоления.

Инициальные позиции представлены поймами с солончаками разной степени увлажнения в зависимости от оводнения озер и относительной высоты пойменных участков. Развивающиеся в этих экотопах растительные сообщества - пионерные группировки с галофитами и гало-гигрофитами. Переходные экотонные-1 сообщества на более высоких и отдаленных участках представлены, как правило, галофитными лугами (также разной степени увлажнения и засоления). Характерными сообществами являются солонцеватые корневищные и

крупнодерновинные степи (иногда закустаренные, с *Caragana bungei* C. spinosa), которые постепенно переходят в настоящие мелкодерновинные степи со *Stipa krylovii* и далее - опустыненные степные ценозы (рис.74). Для пересыхающих озер ПВР формируются, минуя луговые стадии, а солонцеватые степи тяготеют к пойменным участкам. Для опресненных озер наблюдается исключение галогруппировок, и луговые сообщества формируются без галофитов.



Рис.74 Схема серийных фитоценозов аллювиогенных озерных ПВР

Для экологических рядов растительности озерных депрессий характерен плавный, постепенный переход между серийными фитоценозами и "правильное" распределение с микропоясным pattern. Такая монотонность и мягкость переходов прослеживается и для динамики доминаций фитоценоотических групп.

Сравнение средних доминаций фитоценоотических групп (рис.75 b) озерных ценоклинов для изученных котловин показывает, что в более засушливых условиях могут исчезать болотно-луговые виды - *Juncus sp. sp.*, *Carex cespitosa*,

Rorippa palustris и др. Они уступают место лугово-степным, таким как *Carex enervis*, *Achnatherum splendens*, *Halerpestes ruthenica* (рис.75 b). Для пересыхающих озер (рис.75с) наблюдается упрощение фитоценотического спектра, полное элиминирование луговых видов и угнетение лугово-степной группы. Галофитно-лугово-степные виды также теряют свои позиции в характерных сообществах. В представленном на рисунке 75 ряду графиков заметны изменения в составе серийных ценозов, связанные с разной степенью оводнения. Так, для озера Хадын Центрально-Тувинской котловины (рис.75а) и озера Шара-Нур Убсунурской котловины (рис.75b) инициальные сообщества сформированы 3-6 фитоценотическими группами, а для пересыхающего озера Кош-Холь Центрально-Тувинской котловины характерно строго монодоминантное сложение (рис.75с) из типичных галофитных однолетних видов - *Suaeda corniculata* или *Salicornia europaea*.

Для экологических спектров данных ПВР наблюдаются идентичные тенденции в динамике доминанции. На фоне неоспоримого господства галофитов (их доминанция не опускается ниже 50% за исключением терминальных позиций) в зависимости от климатического фона и степени оводнения озера изменяются соотношения экологических групп и их число. Нарастание оводненности приводит к усложнению спектра экологических групп в связи с появлением гигрофитов, мезофитов. Чем выше засоление и меньше оводненность, тем в большей степени проявляется упрощение инициальных и характерных ценозов за счет выдерживающих эти экстремальные условия стресс-толерантных галофитов.

Соотношение средних доминанций биотопических комплексов в рядах засоленности показывает их преемственность с аллювиогенными речными ценоклинами, которая проявляется в участии инициальных аллювиогенных видов в сложении серийных сообществ на стартовых позициях (рис.76). Чем выше обводненность озера, тем сложнее организован ПВР. Выделяются зоны доминирования разных биотопических комплексов в соответствующих позициях. Так, в инициальных ценозах принимают участие аллювиогенные речные (доминанция не более 5-10%) и озерные виды (самая высокая доминанция - до 80%), есть вагативные растения (рис.76 а, b). В характерных сообществах присутствуют соответствующие озерные, литогенно-аллювиогенные виды, и доминируют инициальные озерные. В ПВР периодически высыхающих озер наблюдается уменьшение числа БК, реально участвующих в формировании

рядов, до 3-х: инициальные и характерные озерные, терминальные. Такой минимально достаточный набор комплексов и составляет всего лишь 3 серийных фитоценоза, составляющих данный ценоклин (рис.76с). Более того, число видов в этих комплексах также уменьшается: например, в инициальном озерном галогруппировки представляют собой моно- или дидоминатные сообщества с *Salicornia europaea*, *Suaeda corniculata*. Среднее звено в ценоклине можно представить как переходную зону, так как на 80% оно состоит из видов инициального озерного комплекса, и лишь 10-15% доминанции принадлежит специфическим видам, таким как *Leymus paboanus*, *Achnatherum splendens*. Такое сложение ряда напоминает псаммогенные ценоклины, где не выделяются соответствующие инициальные и характерные виды, а средние позиции заняты степными растениями с небольшим участием псаммофитов (в данном случае - характерных озерных видов).

Таким образом, для экологических рядов золовых песков и озерных депрессий общим свойством является отсутствие четко выраженных характерных сообществ. Для галофитных мезокомбинаций средние позиции характеризуются большим разнообразием с точки зрения слагающих их БК. В них могут присутствовать инициальные речные и литогенно-аллювиогенные характерные виды, увеличивая число участвующих комплексов до 4-х. По всей видимости, жестко лимитированная среда инициальных позиций, там, где высока концентрация солей, является непреодолимым барьером для всех растений, за исключением явных галофитов (рис.76 а, с).

В экологических рядах засоления прослеживается яркое отличие в доминациях различных жизненных типов. Возможно, это связано с действием такого лимитирующего фактора, как засоление. В инициальных позициях, там, где концентрация солей максимальна, спектр ЖТ отличается наименьшим набором типов с преобладанием ирруптивных и вагативных форм с доминацией до 100% (рис.77 а, b, с). Терминальные позиции характеризуются типичным, "зональным спектром", с доминированием Stipa-типа (доминанция колеблется в пределах от 30 до 60%). По всей видимости, градиент увлажнения также влияет на степень дифференциации серийных сообществ по жизненным типам. Так, в спектре ЖТ пересыхающего озера Кош-Холь (Центрально-Тувинская котловина) наблюдается самый малочисленный состав ЖТ, причем для инициальных позиций отмечается присутствие только Lappula-типа (за счет специфических галофитов, таких как

виды рода *Suaeda*). Интересно, что позиции *Elymus*-типа укрепляются по мере "рассоления" за счет выхода на первый план гигрофильных осоковых и ситниковых. Так, для оз. Шара-Нур, отличающегося очень влажной поймой, доминанция этого ЖТ максимальна - 40%, в ПБР оз. Кош-Холь, напротив, он не встречается вовсе. "Плавающее поведение" *Rhododendron*-типа объясняется тем, что в рядах с разной величиной градиента засоления и в разных позициях он представлен разными видами (для участков с максимальным засолением он представлен *Nitraria sibirica*, в солонцеватых степях - *Caragana spinosa*, а на терминальных позициях - *C. bungei*). По всей видимости, на распространение этого типа в большей степени влияют динамические свойства субстрата и влажность, чем засоление. Для рядов засоления наблюдается некоторое отличие инициальных стадий с точки зрения преобладающих в соответствующих сообществах ЖТ. Так, стартовые позиции других ПБР не отличались таким явным превосходством самого лабильного, "блуждающего" *Lappula*-типа. Напротив, доминировали либо интенсивно "удерживающиеся" растения, либо подвижные "перебрасывающиеся" виды. Возможно, это связано со спецификой самих рядов. Действительно, если инициальные стадии других ПБР отличаются в первую очередь высокой частотой нарушений, то в данном случае наблюдается сочетанное действие - и интенсивность нарушений, вызванная эрозионной деятельностью воды, и засоление. Еще одно отличие связано с тем, что на характерных позициях отсутствует ярко выраженный специфический спектр, как это наблюдалось для других аллювиогенных рядов и характеризовало сложение интразональных сообществ. Панорама доминанции ЖТ представляет собой плавное изменение от "инициального" соотношения типов к "зональному", отражая "правильный", микропоясной pattern.

Аналогичным образом изменяются значения интегральных показателей сообществ, таких как видовое богатство, проективное покрытие и экземплярная насыщенность. На фоне низкой влажности в ряду наблюдается монотонное повышение всех показателей (для пересыхающего озера Кош-Холь). В рядах обводненных озер такое монотонное возрастание нарушается в характерных позициях скачкообразным повышением интегральных показателей, и далее - резким снижением их значений к терминальным позициям.

Видовое богатство инициальных галогруппировок колеблется в интервале от 2 до 11 видов, в зависимости от степени засоления/влажности пойменных

участков. Далее оно неуклонно повышается до 8-16 видов в характерных ценозах и постепенно, к терминальным позициям стабилизируется на величине 9-12 видов, что свойственно опустыненным степям, занимающим плакоры в центре котловины.

Общее проективное покрытие и суммарное проективное покрытие неустойчивы в зоне пойм, в зависимости от величины увлажнения/засоления оно колеблется, соответственно от 70% до 10% (1%); от 90% до 10% (1%). Далее к терминалу постепенно разность между минимальными и максимальными значениями (амплитуда) проективного покрытия стабилизируется, а средние значения увеличиваются до 40%, причем средние показатели суммарного проективного покрытия увеличиваются до 115% (среднее значение), что связано с появлением кустарникового яруса. Терминальные позиции характеризуются понижением ОПП до 30%, СПП до 40%.

Число экземпляров растений в поймах соленых озер подвержено сильным колебаниям (от 500 до 5 экз. на 1 кв. м). Это связано не только с разнообразием видов и формируемых ими сообществ, но и с высокой вариабельностью размеров типичных галофитных однолетних (и двулетних) растений, таких как *Salicornia europaea*, *Suaeda corniculata*. По всей видимости, для таких солянковых сообществ реален процесс миниатюризации (Миркин, 1985), возникающий как отклик на разную концентрацию солей. Далее по направлению к терминальным сообществам происходит стабилизация экземплярной насыщенности на уровне 200-100 экз. на 1 кв. м в срединных позициях и постепенное снижение до 70-50 экз. в зональных фитоценозах.

Сравнив различные варианты рядов засоления для озерных депрессий изученных котловин, можно сделать некоторые выводы. Так же, как и для аллювиогенных ПВР, основным фактором дифференциации является градиент влажности и, дополнительно, засоления. Но если в аллювиогенных ценоклинах градиенты основных факторов (влажность, засоление, частота нарушений) часто не совпадают по своим относительным значениям, что связано с более динамичной ситуацией, то в мезокатенах озерных депрессий наблюдается их сочетанное нарастание / снижение. Такая ситуация способствует развитию особых функциональных взаимоотношений между сообществами. Так, стартовые позиции представлены специфическими галофитными ценозами отличающимися низким видовым богатством и однородными спектрами как биотопических

комплексов (доминируют инициальные озерные), так и жизненных типов (доминирует *Lappula*-тип). Поэтому данные сообщества максимально приспособлены к действию одновременно двух экстремальных факторов - засоления и водной эрозии. Однако, как только на стартовых позициях озерных экоклиндов наблюдаются более мягкие условия, а именно, повышается влажность и снижается концентрация солей, наблюдается развитие разнообразных галофитных лугов, более разнообразных как в отношении видового богатства, так и с точки зрения доли участия различных групп. По направлению к терминальным позициям наблюдается постепенное изменение характера растительности, связанное с плавным снижением градиента влажности / засоления.

В целом для разнообразных вариантов гидроморфных пространственно-временных рядов можно выделить некоторые особенности.

1. Растительность инициальных позиций гидроморфных ценоклинов отличается высокой вариабельностью, что связано с обилием микрофаций в поймах. Это и пионерные группировки, представленные растениями как различных биотопических комплексов, так и специфическими - инициальными аллювиогенными БК. Это и азональные сообщества пойменной кустарниковой растительности и разнообразные по степени увлажнения и засоления долинские луга с доминированием специфических для данных позиций БК. С точки зрения жизненных типов доминируют ирруптивные, расселяющиеся виды (*Elymus*-тип, *Caragana pugnata*-тип). Исключение составляют галогруппировки, отличающиеся монодоминантным составом как в отношении БК (инициальные озерные виды), так и в отношении ЖТ (вагативный *Lappula*-тип). Высокая частота нарушений лимитирует развитие пойменных растительных сообществ до специфических, азональных стадий. Поэтому инициальные позиции гидроморфных катен являются полем развития хронически повторяющихся, если можно так выразиться, аллювиогенных дигрессий / демутиаций.
2. Характерные сообщества гидроморфных катен также отличаются высоким разнообразием, предопределяемым действием градиента влажности / засоления и, в последнюю очередь, частоты нарушений. Для аллювиогенных ПВР рек с постоянным водотоком характерно развитие экстразональных долинных лесов разных формаций с травянистым ярусом смешанного

происхождения. Снижение влажности по мере продвижения в котловину вытесняет с характерных позиций долинные леса, на смену которым приходят закустаренные луговые степи, которые, в свою очередь, уступают место солонцеватым длиннокорневищным и крупно дерновинным степям. В ПВР сухих русел континентальных дельт характерные позиции уже занимают зональные степи с небольшим участием петрофитов. Таким образом, срединные позиции являются полигоном аллогенных, экзогенетических сукцессий, связанных с действием внешних факторов, сопровождающих аллювиальные процессы (градиенты аллювиальности, влажности, засоления).

3. Для терминальных степных фитоценозов характерна закономерная монотонность, соответствующая спокойному автономному режиму водораздельных поверхностей. Их мозаичность вызвана, как правило, внутренними причинами, вытекающими из логики развития взаимоотношений между видами, формирующими зональные степи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрев особенности сложения системы ПВР изученных степных котловин методами натурального моделирования мы можем выделить их общие свойства и отличия. Это позволит определить структурно-динамическую функцию каждого ряда в растительности ландшафта, и значит, определить ее сукцессионную систему.

Инициальные экотопы ПВР изученных котловин характеризуются самым интенсивным режимом естественных нарушений, отличаясь друг от друга условиями влажности, засоленности, характеристиками субстрата. Соответствующие им растительные сообщества представляют собой, как правило, пионерные группировки с доминированием специализированных видов. Развитие растительности стартовых позиций ценоклинов обусловлено, с одной стороны, фактором случайности, сопровождающим внешние энергетические возмущения, а с другой стороны - действием "сита" абиотической среды (Разумовский, 1981). Поэтому инициальные группировки растительности отличаются высоким видовым богатством. Исключение составляют сообщества в таких экотопах, где кроме динамичности среды, их развитие лимитируется экстремальными экологическими условиями (например, высокой концентрацией солей), сводя на нет случайность заселения обнажающихся участков

неспециализированными видами. Хроническое уничтожение растительного покрова в этих зонах приводит к установлению режима хронического же заселения соответствующих экотопов. Поэтому формирующаяся здесь растительность редко достигает стадий финального, оформленного сообщества, сохраняя за счет разнородного спектра видов потенциальную способность к различным вариантам сингенетического развития. Говоря иными словами, инициальные ценозы находятся постоянно на той критической стадии, когда еще не произошел "выбор", ведущий к развитию, детерминированному экологическими условиями и "сживанием", обусловленным конкурентными взаимоотношениями между наиболее адаптированными видами. За счет этого сохраняется свойство открытости к любым вариантам развития. Кроме таких стартовых группировок, в инициальных экотопах могут формироваться и азональные сообщества. Они максимально приспособлены к экстремальным условиям "постоянного омоложения" (например, луговые фитоценозы).

Характерные экотопы, приуроченные к срединным позициям мезокатен, занимают экстразональные сообщества, формирующиеся в своеобразных микроклиматических условиях, обусловленных внешними энергетическими субсидиями. Их разнообразие обусловлено экологическими факторами, значения которых отличаются от зональных (например, более высокая влажность). Именно в экологически комфортном центре ценоклинов максимально реализуются всевозможные варианты развития разнообразных растительных сообществ и их комбинации. За счет более низкой частоты нарушений не ограничиваются возможности формирования субклимаксных сообществ, с одной стороны, и сохраняются стадии их демулационного восстановления, с другой. Исключение составляют те ПВР, в которых не создаются заметные микроклиматические эффекты (аллювиогенные ПВР континентальных дельт, псаммогенные ПВР, аллювиогенные ПВР пересыхающих засоленных озер). В этом случае срединные позиции занимают комбинированные, переходные сообщества (петрофитные, псаммофитные, солонцеватые степи) с присутствием незначительных как в видовом, так и в ценотическом отношении характерных видов. Таким образом, для характерных позиций свойственны не столько экзогенетические дигрессии, инициируемые экзогенными силами рельефообразования, сколько сингенетические и эндоэкогенетические изменения растительности, продиктованные внутренней логикой развития сообществ. Особенно это

справедливо для аллювиогенных ПВР рек с постоянным водотоком, где характерные позиции представлены долинными лесами, и, естественно, эдификаторная роль древесного яруса во многом предопределяет развитие остальных растений, что подтверждается контрастными отличиями в видовом составе и спектрах групп по сравнению с граничащими сообществами.

Экотонные экотопы. По направлению к терминальным позициям наблюдается постепенное выравнивание условий, увеличение площади экотопов, которые по своим характеристикам все более напоминают зональные. Поэтому сообщества, формирующиеся в этих условиях, более однородны по составу, в них уверенно завоевывают свои позиции виды терминального комплекса. Тем не менее, в этих экотонных фитоценозах еще остаются виды, присущие для предшествующих серийных сообществ. Таким образом, возникает своеобразный эффект фитоценотического "бутылочного горла" за счет сдерживающего воздействия зональных факторов, с одной стороны, и влияния характерных ценозов, с другой. Поэтому перед терминальными сообществами почти всегда регистрируется "скачок" видового богатства. Причем, чем в большей степени выражены микроклиматические инверсии в пределах мезокатены и получают большее развитие экстразональные сообщества, тем в большей степени заметен такой эффект.

Терминальные экотопы, заканчивающие мезокатены, имеют кинетическую завершенность, такое же свойство присуще и соответствующим им сообществам как конечному звену ценоклина, что доказывается однородным спектром с практически одним, терминальным БК, специфическим набором жизненных типов, низким видовым богатством и стабильными интегральными параметрами фитоценозов.

Представленные тенденции справедливы для всех выделенных вариантов ПВР и их контрастных типов (рис.78). В разных рядах доминирующие сукцессии имеют свои особенности, причем эти отличия наиболее контрастны на стартовых позициях (рис.79). Инициальные экотопы в силу своей специфики предопределяют доминирование экзогенетических первичных сукцессий, поскольку доминирующая движущая сила изменений в сообществах - геоморфологические процессы, постоянно обнажающие субстрат. Но в поймах рек и на элевых участках горных склонов имеет место эндозоогенез, предполагающий качественные изменения экотопа самими растениями, как правило, пойменными

кустарниками, влекущими за собой вселение других видов (рис.79). В центре ценоклина изменения в фитоценозах в большей степени определяются логикой эндоэкогенеза, поскольку частота нарушений позволяет сформировать реальные сообщества, качественно меняющие среду (закрепление субстрата, аккумуляция влаги, формирование почв и т.п.). Особенно это характерно для тех экоклин, где ярко выражен микроклиматический эффект. Кроме этих типов сукцессионного развития, могут встречаться участки, претерпевающие и экзогенетические изменения. На плакорных участках, как наиболее спокойных, изменения в растительном покрове предопределяются в большей степени биотическими взаимодействиями, что приводит к доминированию сингенетических сукцессий, предполагающих однонаправленное, векторное развитие зональных степей (рис.79). Таким образом, по мере продвижения к терминальным позициям наблюдается нарастающее влияние самой биоты на организацию фитоценозов и их сукцессионное развитие. Учитывая полученные результаты, можно определить временную и пространственную взаимосвязь между серийными сообществами как для всего фитоландшафта макрокаты, так и для отдельных ПВР мезокаты (рис.80)

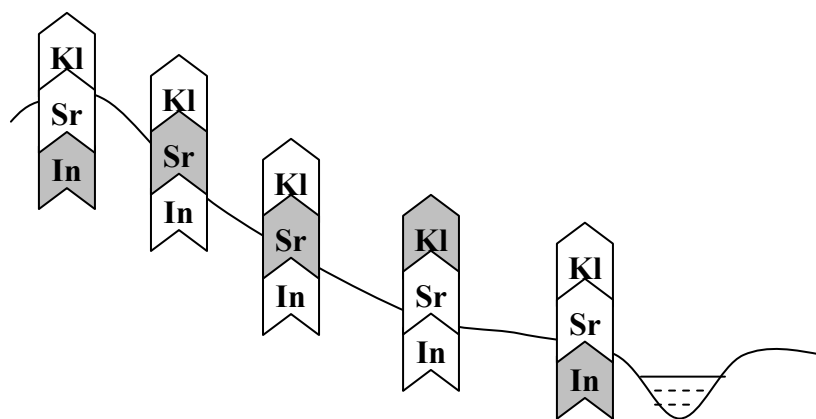


Рис.80 Схема сукцессионных (временных) рядов *in situ* и экологических (пространственных) рядов растительности идеализированной макрокаты. **In** – начальные, инициальные стадии развития фитоценозов (пионерные группировки); **Sr** – промежуточные, серийные фитоценозы; **Kl** – терминальные (субклимаксные) стадии развития фитоценозов. Штриховкой показаны господствующие стадии.

- 1 В пределах идеализированной макрокаты можно выделить отдельные мезокаты. Каждая мезоката является системой и характеризуется режимом геохимического стока. Геохимический сток может быть разложен на отдельные составляющие: глубинный, приповерхностный, поверхностный твердый и жидкий стоки и биосток. Движущая сила поверхностного стока в пределах мезокаты - доминирующий экзогенный процесс рельефообразования и определяющий фактор сукцессионного процесса.

- 2 Каждая позиция мезокатены характеризуется определенным режимом действия экологических факторов и своим режимом естественных нарушений. Следовательно, каждый биогеоценоз характеризуется специфическим структурно-кинетическим планом (Бяллович, 1973)
- 3 Верхние, элювиальные позиции характеризуются наиболее высокой частотой нарушений, и, следовательно, растительные сообщества периодически формирующиеся в этих условиях, имеют минимальный относительный возраст. Используя терминологию Г.Д. Дыминой (1987), СЦ здесь представлен 1-2 начальными стадиями, поскольку условия данных элювиальных ландшафтов являются экстремальными.
- 4 Средние, транзитные позиции характеризуются средней частотой нарушений и, следовательно, фитоценозы, формирующиеся здесь, имеют средний относительный возраст. СЦ представлен большим количеством стадий.
- 5 Трансэляки (юммы) и пенеплен характеризуются минимальной частотой нарушений и максимальным относительным возрастом фитоценозов. СЦ наиболее сложен.
- 6 Аккумулятивные позиции вследствие эрозионной работы прибрежных вод являются экстремальными экотопами с высокой частотой нарушений. Ценозы здесь обладают малым относительным возрастом, поскольку находятся в условиях хронического восстановления по гидроморфному типу.
- 7 Таким образом, РП мезокатены неоднороден как по своим эколого-фитоценотическим (структурным) параметрам, связанным с градиентом императивных факторов, так и по сукцессионным (временным) параметрам. Сообщество каждой мезокатенной позиции имеет свою «экологическую историю», связанную локальным режимом естественных нарушений.
- 8 Для растительных ассоциаций, занимающих аналогичные мезокатенные позиции можно выделить аналогичные сукцессионные циклы, и, соответственно, терминальные стадии. Между сукцессионными циклами одной мезокатены можно выделить генетические связи, носителями которых являются пространственно-временные отношения ценопопуляций одного вида, совокупность которых и определяет «биологический» континуум.
- 9 Для плакорных позиций макрокотен Тувинских котловин можно выделить наиболее распространенное, зональное растительное сообщество – климакс. Для «паттерна» (Шмитхюзен, 1966) ландшафта, соответственно, можно выделить климакс-комплекс. Совокупность коренных ассоциаций климакса, а также все коренные и вторичные ассоциации, служащие стадиями ее становления и восстановления являются сукцессионной системой (Разумовский, 1981), вне зависимости от вида сукцессии. Вид сукцессии определяется общим режимом действия экологических факторов.
- 10 Субстратом сукцессионной системы является совокупность пространственно-временных сочетаний фитоценозов, которая является диссипативной структурой, возникающей как отклик на характерный для данного ботанико-географического региона режим естественных нарушений (или внешние энергетические возмущения). Пространственно-временные ряды отражают поле путей развития надорганизменных систем, или поле аттракторов.

ВЫВОДЫ

- I Диапазон изменений императивных факторов (влажность, засоление, субстрат, частота нарушений) в экоклинах 9-ти типов мезокатен предопределяет разнообразие растительных сообществ и их функционально-динамическую роль в соответствующих 9 вариантах ПВР.
- II В результате анализа количественных показателей отдельных видов были созданы частные экологические классификации, позволившие раскрыть особенности сложения серийных фитоценозов в ПВР.
 - a Созданные 10 Биотопических Комплексов (4 инициальных комплекса, 3 характерных, терминальный и вагативный БК) объединили виды со схожей биотопической приуроченностью в исследованном регионе, которые формируют весь спектр серийных сообществ ПВР.
 - b Разработанная система жизненных типов растений позволила оценить способ реализации видов в экологическом пространстве исследованных фитоценозов. Выделенные на основании эколого-морфологического анализа 15-ть "жизненных типов" (ЖТ) отличаются друг от друга особой стратегией сохранения площади обитания и являются косвенной характеристикой экологических ниш растений в сообществе.
- III При изучении спектров БК и ЖТ фитоценозов в ПВР были обнаружены следующие особенности их сложения:
 - a Инициальные группировки формируются видами, принадлежащими разным биотопическим комплексам, с обязательным присутствием инициальных видов. Причем доля инициальных БК увеличивается с возрастающим действием экотопического отбора. Для сформированных сообществ характерны простые спектры с господством характерных, терминальных БК.
 - b Инициальные группировки формируются, как правило, немногочисленными узкоспециализированными жизненными типами, чем более зрелым, оструктуренным является сообщество, тем более разнообразен по числу ЖТ спектр видов, их формирующих
- IV Использование метода натурного моделирования в качестве основы позволило определить особенности сложения системы ПВР как сукцессионной системы растительности изученных тувинских котловин. Инициальные экотопы обуславливают развитие растительности в хроническом режиме аллогенных дигрессий/демутаций, сохраняя за счет разнородного спектра видов потенциальную способность к различным вариантам сингенетического развития. Разнообразные экстразональные сообщества центра мезокатен складываются

под влиянием экологически комфортных условий. Реализация всевозможных вариантов развития разнообразных растительных сообществ и их комбинаций происходит за счет более низкой частоты нарушений, позволяющих сохранять стадии их демулационного восстановления. В результате для характерных позиций свойственны не только экзогенетические дигрессии, инициируемые экзогенными силами рельефообразования, но и реализация внутреннего потенциала фитоценозов к автогенному, эндоэкогенетическому развитию. В случае снижения микроклиматических эффектов срединные позиции занимают комбинированные, переходные сообщества, напоминающие эктонные-2 с эффектом фитоценотического "бутылочного горла". Выполняя функцию буфера между характерными сообществами и зональными степями, эктонные-2 ценозы подвержены как эндоэкогенетическим сукцессиям, связанным с процессами сжигания растений, разных по экологии, так и экзогенетическим сукцессиям, вызванным привычными миграциями диаспор из пограничных фитоценозов. Терминальные позиции, заканчивающие ПБР, имеют кинетическую сингенетическую завершенность, как концевое звено ценоклина. Таким образом, разные варианты ПБР сохраняют механизмы сукцессионного восстановления и развития растительности изученных котловин Тувы, как функцию отклика на весь спектр изменений императивных факторов среды в соответствии с законом необходимого разнообразия Эшби.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрев особенности сложения системы ПБР изученных степных котловин методами натурного моделирования мы можем выделить их общие свойства и отличия. Это позволит определить структурно-динамическую функцию каждого ряда в растительности ландшафта, и значит, определить ее сукцессионную систему.

Инициальные ценозы ПБР изученных котловин характеризуются самым интенсивным режимом естественных нарушений, отличаясь друг от друга условиями влажности, засоленности, характеристиками субстрата. Они представляют собой, как правило, пионерные группировки с доминированием специализированных видов. Развитие растительности стартовых позиций ценоклинов обусловлено, с одной стороны, фактором случайности, сопровождающим внешние энергетические возмущения, а с другой стороны - действием "сита" абиотической среды (Разумовский, 1981). Поэтому инициальные группировки растительности отличаются высоким видовым богатством. Исключение составляют сообщества в таких экотопах, где кроме динамичности среды, их развитие лимитируется экстремальными экологическими условиями (например, высокой концентрацией солей), сводя на нет случайность заселения обнажающихся участков неспециализированными видами. Хроническое уничтожение растительного покрова в этих зонах приводит к установлению режима хронического же заселения соответствующих экотопов. Поэтому формирующаяся здесь растительность редко достигает стадий финального, оформленного сообщества, сохраняя за счет разнородного спектра видов потенциальную способность к различным вариантам сингенетического развития. Говоря иными словами, инициальные ценозы находятся постоянно на той критической стадии, когда еще не произошел "выбор", ведущий к развитию, детерминированному экологическими условиями и "сживанием", обусловленным конкурентными взаимоотношениями между наиболее адаптированными видами. За счет этого сохраняется свойство открытости к любым вариантам развития. Кроме таких стартовых группировок, в инициальных экотопах могут формироваться и азональные сообщества. Они максимально приспособлены к экстремальным условиям "постоянного омоложения" (например, луговые фитоценозы).

Характерные ценозы, приуроченные к срединным позициям мезокатен, это экстразональные сообщества, формирующиеся в своеобразных микроклиматических условиях, обусловленных внешними энергетическими субсидиями. Их разнообразие обусловлено экологическими факторами, значения которых отличаются от зональных (например, более высокая влажность). Именно в экологически комфортном центре ценоклинов максимально реализуются всевозможные варианты развития разнообразных растительных сообществ и их

комбинации. За счет более низкой частоты нарушений не ограничиваются возможности формирования субклимаксных сообществ, с одной стороны, и сохраняются стадии их демулационного восстановления, с другой. Исключение составляют те ПВР, в которых не создаются заметные микроклиматические эффекты (аллювиогенные ПВР континентальных дельт, псаммогенные ПВР, аллювиогенные ПВР пересыхающих засоленных озер). В этом случае срединные позиции занимают комбинированные, переходные сообщества (петрофитные, псаммофитные, солонцеватые степи) с присутствием незначительных как в видовом, так и в ценотическом отношении характерных видов. Таким образом, для характерных позиций свойственны не столько экзогенетические дигрессии, инициируемые экзогенными силами рельефообразования, сколько сингенетические и эндоэкогенетические изменения растительности, продиктованные внутренней логикой развития сообществ. Особенно это справедливо для аллювиогенных ПВР рек с постоянным водотоком, где характерные позиции представлены долинными лесами, и, естественно, эдификаторная роль древесного яруса во многом предопределяет развитие остальных растений, что подтверждается контрастными отличиями в видовом составе и спектрах групп по сравнению с граничащими сообществами.

Экотонные ценозы. По направлению к терминальным позициям наблюдается постепенное выравнивание условий, увеличение площади экотопов, которые по своим характеристикам все более напоминают зональные. Поэтому сообщества, формирующиеся в этих условиях, более однородны по составу, в них уверенно завоевывают свои позиции виды терминального комплекса. Тем не менее, в этих экотонных фитоценозах еще остаются виды, присущие для предшествующих серийных сообществ. Таким образом, возникает своеобразный эффект фитоценотического "бутылочного горла" за счет сдерживающего воздействия зональных факторов, с одной стороны, и влияния характерных ценозов, с другой. Поэтому перед терминальными сообществами почти всегда регистрируется "скачок" видового богатства. При чем, чем в большей степени выражен микроклиматические инверсии в пределах мезокатены и получают большее развитие экстразональные сообщества, тем в большей степени заметен такой эффект.

Терминальные ценозы, заканчивающие мезокатены, имеют кинетическую завершенность как концевое звено ценоклина, что доказывается

однородным спектром с практически одним, терминальным БК, специфическим набором жизненных типов, низким видовым богатством и стабильными интегральными параметрами фитоценозов.

Представленные тенденции справедливы для всех выделенных вариантов ПВР и их контрастных типов (рис.78). Однако следует отметить тот факт, что в разных рядах доминирующие сукцессии имеют свои особенности, причем эти отличия наиболее контрастны на стартовых позициях. Инициальные биотопы в силу своей специфики определяют доминирование экзогенетических первичных сукцессий, поскольку доминирующая движущая сила изменений в сообществах - геоморфологические процессы, постоянно обнажающие субстрат. Но в поймах рек и на элевых участках горных склонов имеет место эндоэкогенез, предполагающий качественные изменения экотопа самими растениями, как правило, пойменными кустарниками, и влекущие за собой вселение других видов (рис.79). В центре ценоклина изменения в фитоценозах в большей степени определяются логикой эндоэкогенеза, поскольку частота нарушений позволяет сформировать реальные сообщества, качественно меняющие среду (закрепление субстрата, аккумуляция влаги, формирование почв и т.п.). Особенно это характерно для тех экоклинов, где ярко выражен микроклиматический эффект. Кроме этих типов сукцессионного развития, могут встречаться участки, претерпевающие и экзогенетические изменения. На плакорных участках, как наиболее спокойных, изменения в растительном покрове определяются в большей степени биотическими взаимодействиями, что приводит к доминированию сингенетических сукцессий, предполагающих однонаправленное, векторное развитие зональных степей (рис.79). Таким образом, по мере продвижения к терминальным позициям наблюдается нарастающее влияние самой биоты на организацию фитоценозов и их сукцессионное развитие.

Учитывая полученные результаты, можно определить временную и пространственную взаимосвязь между серийными сообществами как для всего фитоландшафта макрокатены, так и для отдельных ПВР мезокатен (рис.80)

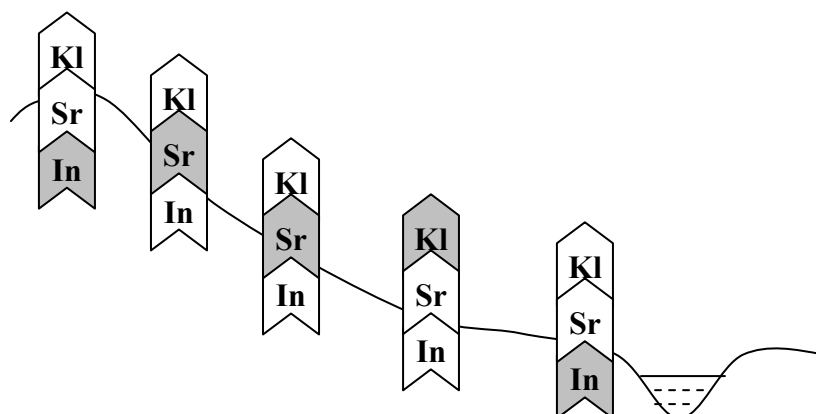


Рис.80 Схема сукцессионных (временных) рядов *in situ* и экологических (пространственных) рядов растительности идеализированной макрокатены. **In** – начальные, инициальные стадии развития фитоценозов (пионерные группировки); **Sr** – промежуточные, серийные фитоценозы; **Kl** – терминальные (субклимаксные) стадии развития фитоценозов. Штриховкой показаны господствующие стадии.

- 11 В пределах идеализированной макрокатены можно выделить отдельные мезокатены. Каждая мезокатена является системой и характеризуется режимом геохимического стока. Геохимический сток может быть разложен на отдельные составляющие: глубинный, приповерхностный, поверхностный твердый и жидкий стоки и биосток. Движущая сила поверхностного стока в пределах мезокатены - доминирующий экзогенный процесс рельефообразования и определяющий фактор сукцессионного процесса.
- 12 Каждая позиция мезокатены характеризуется определенным режимом действия экологических факторов и своим режимом естественных нарушений. Следовательно, каждый биогеоценоз характеризуется специфическим структурно-кинетическим планом (Бяллович, 1973)
- 13 Верхние, элювиальные позиции характеризуются наиболее высокой частотой нарушений, и, следовательно, растительные сообщества периодически формирующиеся в этих условиях, имеют минимальный относительный возраст. Используя терминологию Г.Д. Дыминой (1987), СЦ здесь представлен 1-2 начальными стадиями, поскольку условия данных элювиальных ландшафтов являются экстремальными.
- 14 Средние, транзитные позиции характеризуются средней частотой нарушений и, следовательно, фитоценозы, формирующиеся здесь, имеют средний относительный возраст. СЦ представлен большим количеством стадий.
- 15 Трансэляки (юммы) и пенеплен характеризуются минимальной частотой нарушений и максимальным относительным возрастом фитоценозов. СЦ наиболее сложен.
- 16 Аккумулятивные позиции вследствие эрозионной работы прибрежных вод являются экстремальными экотопами с высокой частотой нарушений. Ценозы здесь обладают малым относительным возрастом, поскольку находятся в условиях хронического восстановления по гидроморфному типу.
- 17 Таким образом, РП мезокатены неоднороден как по своим эколого-фитоценотическим (структурным) параметрам, связанным с градиентом императивных факторов, так и по сукцессионным (временным)

параметрам. Сообщество каждой мезокатенной позиции имеет свою «экологическую историю», связанную локальным режимом естественных нарушений.

- 18 Для растительных ассоциаций, занимающих аналогичные мезокатенные позиции можно выделить аналогичные сукцессионные циклы, и, соответственно, терминальные стадии. Между сукцессионными циклами одной мезокатены можно выделить генетические связи, носителями которых являются пространственно-временные отношения ценопопуляций одного вида, совокупность которых и определяет «биологический» континуум.
- 19 Для плакорных позиций макрокатен Тувинских котловин можно выделить наиболее распространенное, зональное растительное сообщество – климакс. Для «паттерна» (Шмитхюзен, 1966) ландшафта, соответственно, можно выделить климакс-комплекс. Совокупность коренных ассоциаций климакса, а также все коренные и вторичные ассоциации, служащие стадиями ее становления и восстановления являются сукцессионной системой (Разумовский, 1981), вне зависимости от вида сукцессии. Вид сукцессии определяется общим режимом действия экологических факторов.
- 20 Субстратом сукцессионной системы является совокупность пространственно-временных сочетаний фитоценозов, которая, является диссипативной структурой, возникающей как отклик на характерный для данного ботанико-географического региона режим естественных нарушений (или внешние энергетические возмущения). Пространственно-временные ряды отражают поле путей развития надорганизменных систем, или поле аттракторов.

ВЫВОДЫ

V Диапазон изменений императивных факторов (влажность, засоление, субстрат, частота нарушений) в экоклинах 9-ти типов мезокатен предопределяет разнообразие растительных сообществ и их функционально-динамическую роль в соответствующих 9 вариантах ПВР.

VI В результате анализа количественных показателей отдельных видов были созданы частные экологические классификации, позволившие раскрыть особенности сложения серийных фитоценозов в ПВР.

a Созданные 10 Биотопических Комплексов (4 инициальных комплекса, 3 характерных, терминальный и вагативный БК) объединили виды со схожей биотопической приуроченностью в исследованном регионе, которые формируют весь спектр серийных сообществ ПВР.

b Разработанная система жизненных типов растений позволяет оценить способ реализации видов в экологическом пространстве исследованных фитоценозов. Выделенные на основании эколого-морфологического анализа 15-ть "жизненных типов" (ЖТ) отличаются друг от друга особой стратегией сохранения площади обитания и являются косвенной характеристикой экологических ниш растений в сообществе.

VII При изучении спектров БК и ЖТ фитоценозов в ПВР были обнаружены следующие особенности их сложения:

a Инициальные группировки формируются видами, принадлежащими разным биотопическим комплексам, с обязательным присутствием инициальных видов, при чем доля инициальных БК увеличивается с возрастающим действием экотопического отбора. Для сформированных сообществ характерны простые спектры с господством характерных, терминальных БК.

b Инициальные группировки формируются, как правило, немногочисленными узкоспециализированными жизненными типами, чем более зрелым, оструктуренным является сообщество, тем более разнообразен по числу ЖТ спектр видов, их формирующих

VIII Использование метода натурного моделирования в качестве основы позволило определить особенности сложения системы ПВР как сукцессионной системы растительности изученных тувинских котловин. Инициальные экотопы обуславливают развитие растительности в хроническом режиме аллогенных дигрессий / демутаций, сохраняя за счет разнородного спектра видов потенциальную способность к различным вариантам сингенетического развития. Разнообразные экстразональные сообщества центра мезокатен складываются под влиянием экологически комфортных условий. Реализация всевозможных вариантов развития разнообразных растительных сообществ и их комбинаций

происходит за счет более низкой частоты нарушений, позволяющих сохранять стадии их демутационного восстановления. В результате для характерных позиций свойственны не только экзогенетические дигрессии, инициируемые экзогенными силами рельефообразования, но и реализация внутреннего потенциала фитоценозов к автогенному, эндозоогенетическому развитию. В случае снижения микроклиматических эффектов срединные позиции занимают комбинированные, переходные сообщества, напоминающие эктонные-2 с эффектом фитоценотического "бутылочного горла". Выполняя функцию буфера между характерными сообществами и зональными степями, эктонные-2 ценозы подвержены как эндозоогенетическим сукцессиям, связанным с процессами сжигания растений, разных по экологии, так и экзогенетическим сукцессиям, вызванным привычными миграциями диаспор из пограничных фитоценозов. Терминальные позиции, заканчивающие ПБР, имеют кинетическую сингенетическую завершенность, как концевое звено ценоклина. Таким образом, разные варианты ПБР сохраняют механизмы сукцессионного восстановления и развития растительности изученных котловин Тувы, как функцию отклика на весь спектр изменений императивных факторов среды в соответствии с законом необходимого разнообразия Эшби.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Александрова** В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М., Л.: Наука, 1964. С. 315 - 321.
2. **Александрова** В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. - 275 с.
3. **Алехин** В.В. Методика полевого изучения растительности и флоры. М.: Наркомпрос, 1938. - 207 с.
4. **Алтае-Саянская** горная область. М.: Наука, 1969. - 414 с.
5. **Ананьев** Г.С., Катастрофические процессы рельефообразования (понятия, методология), Экологические аспекты теоретической и прикладной геоморфологии, материалы международной конференции «III Щукинские чтения», Москва, 16-17 мая 1995. М.: 1995. - С. 89-96.
6. **Баженова** О.И., Любимова Е.М., Рыжов Ю.В., Макаров С.А. Пространственно-временной анализ динамики эрозионных процессов на юге Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб.отд-ние, 1997. - 208 с.
7. **Базилевич** Н.И. Малый биологический круговорот зольных веществ и азота при лугово-степном и степном почвообразовании // Почвоведение, 1958, № 12. - С. 9 - 28.
8. **Базилевич** Н.И. Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземах, каштановых почвах и солонцах // Проблемы почвоведения. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 148 - 207
9. **Бигон** М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. - Т.1. - 666 с.; Т.2 - 472 с.
10. **Борцов** И.Г. Материалы для ботанической географии Аралокаспийского края. Спб.: 1865. - № 1. - 190 с. (Приложение к 7-му Т. зап. императ. Акад. наук).
11. **Ботт** Э., Использование Microsoft Office 97, К., Диалектика, 1997. - 416 с.
12. **Бяллович** Ю.П. Системы биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. - С. 37 - 47.
13. **Вальтер** Г. Общая геоботаника: пер. с нем. М.: Мир, 1982. - 264 с.
14. **Василевич** В.И. Доминанты в растительном покрове // Ботан. журн., Т.76, № 12, 1991. - С. 1674 - 1681.
15. **Василевич** В.И. Некоторые направления в изучении динамики растительности // Ботан. журн., 1993, Т. 78, № 10. - С.1 –15.

16. **Василевич В.И.**, Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. - 232 с.
17. **Вернадский В.И.**, Живое вещество, М.: Наука, 1978. - 357с.
18. **Волкова В.Г.**, Кочуров Б.И., Хакимзянова Ф.И. Современное состояние степей Минусинской котловины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1979. - 92 с.
19. **Волковинцер В.И.**, Степные криоаридные почвы, Новосибирск: Изд-во Наука, Сиб.отд., 1978. - 208 с.
20. **Воронов А.Г.**, Геоботаника, М.: Наука, 1973. - 374 с.
21. **Выркин В.Б.** Классификация экзогенных процессов рельефообразования // География и природные ресурсы, 1986, № 4, С. 20-24.
22. **Высоцкий Г.Н.** Избранные сочинения: в 2-х т. М.: Изд-во АН СССР, 1962. - Т.1 499 с.; Т.2. - 399 с.
23. **Гильманов Т.Г.** Математическое моделирование экосистем сухих и опустыненных степей Убсунурской котловины // Информационные проблемы изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. Пущино: Научный центр биол. исследований, 1990. С. 106 - 137
24. **Глазовская М.А.** Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. - 230 с.
25. **Глазовская М.А.** Геохимия природных и техногенных ландшафтов СССР, М., Наука, 1988. 115 с.
26. **Горшкова А.А.**, Зверева Г.К. Экология степных растений Тувы. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1988. - 116 с.
27. **Грейг-Смит П.**, Количественная экология растений / Пер. с англ. М.: Мир, 1967. - 360 с.
28. **Грибова С.А.**, Исаченко Т.И., Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Т. IV. Л.: 1972. С. 137 - 309.
29. **Гуричева Н.Н.**, Карамышева З.В., Рачковская Е.И. Опыт составления легенды к крупномасштабной карте растительности в пустынно-степной полосе Казахстана // Геоботаническое картографирование 1967. Л.: Изд-во Наука, Ленингр.отд-е, 1967. С. 57 - 67.
30. **Дедков А.П.**, Мозжерин В.И., Рафина Г.Р., Об интенсивности эрозии в пустыне и ее антропогенных модификациях. Экологические аспекты теоретической и прикладной геоморфологии, материалы международной конференции «III Щукинские чтения», Москва, 16-17 мая 1995, М., 1995, С. 119-120.

31. **Джиллер** П. Структура сообществ и экологическая ниша: Пер. с англ. М.: Мир, 1988. 184 с.
32. **Димо** Н.А., Келлер Б.А В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии. Саратов, 1907. - 254 с.
33. **Дохман** Г.И. Материалы к истории фитоценологии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 54, 2. 1949. - С.
34. **Дохман** Г.И. Растительность Мугоджар. М.: Географиз, 1954. 235 с.
35. **Дылис** Н.В. Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 71 - 79.
36. **Дымина** Г.Д. Онто- и филоценогенез. Объем основной эволюционирующей единицы фитоценоза. АН СССР, Сиб.отд-е, ЦСБС. Препр. - Новосибирск, 1987. - 53 с.
37. **Дымина** Г.Д. Сорная растительность Центральной Тувинской котловины // Изв. СО АН СССР Сер. биол. наук. - Вып. 1. Новосибирск: Наука, Сиб.отд-е, 1983. С. 41 - 48.
38. **Дэвис** В. М., Геоморфологические очерки, М., Изд-во иностр.лит., 1962, 455 .
39. **Ершова** Э.А. Антропогенная динамика растительности юга Средней Сибири. Препринт Новосибирск: 1995. - 53 с.
40. **Ершова** Э.А. Изменение степной растительности межгорных котловин под влиянием антропогенного фактора // Географические проблемы использования межгорных котловин Алтае-Саянской области: Тез. докл. конференции. - Барнаул, 1986. - С. 61-63.
41. **Заугольнова** Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии), М., Наука, 1988. 184 с.
42. **Зеленая** Книга Сибири: Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН, 1996. - 396 с.
43. **Зозулин** Г.М., Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений // Ботан.журн. - 1968. - Т.53. № 2. - С. 223-233.
44. **Зонн** С.В., Владимир Николаевич Сукачев: 1880 - 1967. М.: Наука, 1987. - 252 с.
45. **Ильина** И.С. Отражение пространственно-временных категорий растительности на крупномасштабных геоботанических картах //

- Геоботаническое картографирование 1991. Спб.: Наука, Спб. отд-е, 1992. С. 13 - 21
46. **Ипатов** В.С., Кирикова Л.А., Фитоценология, Спб.: Изд-во Спб. ун-та, 1997. - 316 с.
47. **Исаков** Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А. Зональные закономерности динамики экосистем, М., Наука, 1986. - 150 с.
48. **Исаченко** Т.И. О картографировании серийных и микропоясных рядов в долинах и озерных котловинах // Геоботаническое картографирование 1967. Л.: Изд-во Наука, Ленингр.отд-е, 1967. С. 42 - 56.
49. **Ишанкулов** М.Ш. Ландшафты конусов выноса аридных территорий: Автореф. ... канд. геогр. наук. М., 1986. 37 с.
50. **Казанская** Н.С., Утехин В.Д. Опыт применения экологических шкал Л.Г. Раменского при количественном изучении динамики растительности // Ботан.журн., Т.56. - № 8. - 1971. С. 1135 - 1140.
51. **Калинина** А.В. Растительный покров и естественные кормовые ресурсы // Природные условия Тувинской автономной области. М.: Изд-во АН СССР, 1957. - С.162-190.
52. **Камелин** Р.В. Кухистанский округ гор Средней Азии // Комаровские чтения. Л.: Наука, Ленигр.отд-е, 1979. - Т.31. - 117 с.
53. **Касимов** Н.С., Геохимия степных и пустынных ландшафтов, М., Изд-во МГУ, 1988. - 254 с.
54. **Коломыц** Э.Г. Ландшафтные исследования в переходных зонах. М.: Наука, 1987. 120 с.
55. **Красноборов** И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, Сиб.отд-е, 1976. - 378 с.
56. **Крауклис** А.А Структурно-динамический фациальный анализ южно-таежного ландшафта Нижнего Приангарья // Южная тайга Приангарья. Л.: Наука, 1969. - с.32 - 119.
57. **Крашенинников** И.М. Цикл развития растительности долин степных зон Евразии (опыт анализа ландшафта методами ботанико-географического исследования) // Изв. Географического института, вып.3, 1922. С. 581 - 597.
58. **Крылов** П.Н. Путевые заметки об Урянхайской земле // Зап. русск. географ. общ-ва по общей географии. Спб., 1903. - Т.34. - № 2. - 167 с.

59. **Куминова** А.В. Основные ботанико-географические закономерности на карте растительности Тувы // Геоботаническое картографирование 1983. Л.: Наука, Ленингр.отд-е, 1983. - С. 40 - 46.
60. **Куминова** А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: РИО АН СССР, 1960. - 450 с.
61. **Куминова** А.В. Характерные черты Алтае-Саянской геоботанической области // Изв. Том. отд. ВБО, 1973. - Т.6. - С.23 - 34.
62. **Лавренко** Е.М. О фитогеосфере // Вопросы географии, 1949, вып. 15. - С. 34 - 44.
63. **Ломоносова** М.Н. Растительность Уюкского хребта (Зап. Саян) // Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1977. С.41-106.
64. **Лукичева** А.Н., Сабуров Д.Н., Методы обработки геоботанических описаний для выделения растительных ассоциаций с учетом структуры ландшафта // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние. С. 52-79.
65. **Ляпунов** А.А., Яблонский С.В. теоретические проблемы кибернетики // Проблемы кибернетики М., 1963, вып. 9 № 8, С. 5 - 23.
66. **Мазинг** В.В. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Тарту, 1969. - 96 с.
67. **Макмагон** Дж. А., Сукцессии экосистем: предварительный сравнительный анализ // Биосферные заповедники, Труды советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеиздат, 1982, с. 21-34.
68. **Маргалев** Р. Облик биосферы, М., Наука, 1992. - 214 с.
69. **Медведев** Ю.О. Опыт построения крупномасштабной карты сочетаний растительных сообществ (на примере нижнеилимской тайги). // Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока, 1971, вып. 31, С. 47-57.
70. **Миляева** Л.С. Рельеф Тувинских котловин, Закономерности развития рельефа Северной Азии, Новосибирск, Наука, 1982. - С. 106-115.
71. **Миляева** Л.С., Геоморфологическая формация и природно-территориальный комплекс, Системный анализ рельефа Сибири, Новосибирск, Наука. - С. 87-101.
72. **Миркин** Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 172 с.

73. **Миркин** Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. - 136 с.
74. **Мордкович** В.Г. Биоразнообразие как функциональный параметр биосферы //Методики локального, регионального и глобального биосферного мониторинга. Труды III международного симпозиума по результатам международной программы биосферного мониторинга "Эксперимент Убсу-Нур. М.: Интеллект, 1994 - С. 21 - 23.
75. **Мордкович** В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. Степные катены. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1985. - 117 с.
76. **Намзалов** Б.Б. Опыт крупномасштабного картирования растительности гор Юго-Восточного Алтая // Геоботаническое картографирование 1991. Л.: Наука, 1991. - С. 46-63.
77. **Намзалов** Б.Б. Степи Южной Сибири. Новосибирск - Улан-Удэ: 1994. - 309 с.
78. **Намзалов** Б.Б., Королюк А.Ю. Классификация степной растительности Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск: ЦСБС СО АН СССР. - 1991. - 84 с.
79. **Нешатаев** Ю.Н., Методы анализа геоботанических материалов, Л., Изд-во Ленингр.ун-та, 1987, 192 с.
80. **Николис** Г., Пригожин И. Познание сложного: введение. М.: Мир, 1990. - 342 с.
81. **Носс** Р., Проект «Дикие земли». Стратегия сохранения дикой природы - пер. с англ., Новосибирск, 1995. - 52 с.
82. **Овчинников** П.Н. О принципах классификации растительности //Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 1947. - Вып.2. - С. 18 - 23.
83. **Одум** Ю. Экология. М.: Мир, 1986. - Т.1/2. - 704 с.
84. **Определитель** растений Тувинской АССР, Новосибирск, Наука, 1984. - 335 с.
85. **Пачоский** И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Херсон, 1917. Ч. 2: Степи. - 336 с.
86. **Печуркин** Н.С. Энергия и жизнь, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1988. - 105 с.
87. **Пианка** Э. Эволюционная экология: Пер. с англ. М.: Мир, 1981. 400 с.
88. **Пивоварова** Ж.Ф. Функции почвенных водорослей в зонах сгущения жизни степных экосистем Центральной Азии // Методики локального, регионального и глобального биосферного мониторинга. Труды III международного симпозиума по результатам международной программы биосферного мониторинга "Эксперимент Убсу-Нур. М.: Интеллект, 1994 - С. 76 - 79.

89. **Пивоварова** Ж.Ф., **Стебаев** И.В. Принципы натурного моделирования в Убсунурской котловине на примере останцовых гор // Информационные проблемы изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. Пушино: Научный центр биол. исследований, 1990. С.212 – 242.
90. **Плотников** В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. - 275 с.
91. **Полынов** Б.Б. Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1956. - 751 с.
92. **Преображенский** В.С., О вертикальной поясности в межгорных котловинах // М., Изв. АН СССР, сер.география, 1958, 3, 151 – 168.
93. **Пригожин** И., **Стенгерс** И. Время, хаос, квант. Пер. с англ. - М.: Изд-кая группа Прогресс, 1994. - 272 с.
94. **Природные** условия Тувинской автономной области, М., АН СССР, 1957, Труды Тувинской комплексной экспедиции, 3. - 277 с.
95. **Проблемы** теоретической геоморфологии, М., Наука, 1988, 265 с.
96. **Работнов** Т.А., Фитоценология, М., Изд-во МГУ, 1992. - 352 с.
97. **Равнины** и горы Сибири, М., Наука, 1975. - 352 с.
98. **Разумовский** С.М., Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. - 231 с.
99. **Раменский** Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. // Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, Ленингр.отд-е, 1971. С. 165 - 225.
100. **Раменский** Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, Ленингр.отд-е, 1971. С. 142 - 165.
101. **Растительные** сообщества Тувы. Новосибирск: Наука, Сиб.отд-е, 1982. - 208 с.
102. **Растительный** покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1985. - 256 с.
103. **Ревердатто** В.В. Саянская ботаническая экспедиция 1928 г. // Материалы по изучению Сибири. Новосибирск: Томск, 1931. Т.3. - С.1 - 44.
104. **Рельеф** Алтае-Саянской горной области, Новосибирск, Наука, Сиб.отд, 1988, 206.
105. **Родин** С.Н. Идея коэволюции. Новосибирск: Наука, Сиб.отд-е, 1991. - 270 с.
106. **Розенберг** Г. С. Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. - 265 с.

107. **Седельников В.П.** Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1988. - 222 с.
108. **Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений, М.: Гос.изд-во «Высшая школа», 1962. - 378 с.
109. **Серебрякова Т.И.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. - 360 с.
110. **Соболевская К.А.** Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени // Материалы по истории флоры и растительности СССР, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1958, 3. С. 249-315.
111. **Соболевская К.А.** Растительность Тувы. Новосибирск, 1950. - 140 с.
112. **Сочава В.Б.** Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. - 319 с.
113. **Сочава В.Б.** Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1979. - 188 с.
114. **Сочава В.Б.**, Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование 1972. Л.: 1972. - С. 3-18
115. **Стебаев И.В.**, Сагды Ч.Т., Курбатская С.С., Пивоварова Ж.Ф. Останец Ончаалан как натурная модель развития биогеоценозов стоковых серий ландшафтов Убсунурской котловины. Кызыл: Тувинское книжное изд-во, 1992. - 182 с.
116. **Стебаев И.В.** Животное население и биогенная пространственно-функциональная организация биогеоценозов // Зоол.журн. - 1979. - Т.7, вып.1. - С.5-13.
117. **Стебаев И.В.** Сукцессии и пространственная структура биогеоценозов в свете системной аппроксимации (на примере горных биогеоценозов Сибири) // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 167 - 170.
118. **Стебаев И.В.** Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - 1971. - 55 с.
119. **Стебаев И.В.**, Адаптация организмов, структуры популяций и сообществ насекомых в экстраконтинентальных пустынных условиях центральноазиатского типа, Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях, Пушино, ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1986, 118-120 .
120. **Стебаев И.В.**, Пивоварова Ж.Ф. Адаптационно-ценотическая специфика основных элементов биоты Убсунурской котловины, являющейся идеальной

- моделью для биосферного мониторинга в резкоконтинентальных условиях // Советско-монгольский эксперимент «Убсу-Нур», многостороннее совещание стран-членов СЭВ, г. Кызыл, 1-10 августа 1989, Пущино, 1989, С. 7-11.
121. **Стебаев** И.В., Пивоварова Ж.Ф., др., Общая биогеосистемная экология, Новосибирск, Наука, 1993, 288.
122. **Стебаев** И.В., Сагды Ч.Т., Курбатская С.С., Пивоварова Ж.Ф., Становление почв и их зоологических комплексов в ходе денудационного развития рельефа в криоаридных условиях Тувы // Пробл. Почв. Зоологии. Тбилиси: Мецниереба, 1987. С. 283-284.
123. **Структура**, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука, Сиб.отд-е, 1976. Т.1 - 235 с., Т.2 - 495 с.
124. **Сукачев** В.Н. Биогеоценология и фитоценология // Докл. АН СССР. 1945 Т. 47, № 6. С. 447 - 449.
125. **Сукачев** В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. № 1-3. - 1942. - С.5 -17.
126. **Сукачев** В.Н. О принципе генетической классификации в биогеоценологии // Журн. общ. биологии, 1944. -Т.5, № 4. С.213 - 227.
127. **Сукачев** В.Н. Структура биогеоценозов и их динамика // Структура и формы материи, М., 1967 Наука, 560-577.
128. **Тимофеев** Д.А. Морфоструктуры, морфоскульптуры, рельеф и стадии их развития // Исследования взаимодействий факторов рельефообразования. Владивосток: ТИГ ДВНЦ АН СССР, 1977. - С. 7 - 21.
129. **Тимофеев** Д.А. Современные проблемы зональности экзогенного рельефообразования, Климат, рельеф и деятельность человека, Казань, Изд-во Казанского университета, 1978, 9-21.
130. **Тимохина** С.А., Ханминчун В.М. *Allium mongolicum* во флоре Тувинской АССР // Ботан.журн. - 1977. - Т.62. - № 1. - С.82 - 84.
131. **Тимохина** С.А., Ханминчун В.М. *Scorzonera ikonnikovii* Lipsch. et. Krasch. - новый вид во флоре СССР // Ботан.журн. - 1976. - Т.61. - № 5. - С.730 - 732.
132. **Титлянова** А.А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозе. Новосибирск: Наука, Сиб.отд-е, 1971. - 31 с.
133. **Титлянова** А.А., Базилевич Н.И., др., Биологическая продуктивность травяных экосистем, Новосибирск: Наука, Сиб.отд-ние, 1988. - 134 с.
134. **Тишков** А.А. Географические закономерности природных и антропогенных сукцессий. М.: Автореф. ... д-ра геогр. наук, 1994. 81 с.

135. **Топология** степных геосистем. Л.: Наука, Ленингр.отд-е, 1970. 174 с.
136. **Трасс** Х.Х Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, Ленингр.отд-е, 1976. - 251 с.
137. **Уиттекер** Р., Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. - 327 с.
138. **Фаглер** П. Основы учения о почвах субтропических и тропических стран. М.: 1935. - 63 с.
139. **Философский** энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1989. - 928 с.
140. **Флора** Сибири Agaceae - Orchidaceae.Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1987. - 247 с.
141. **Флора** Сибири Surraceae.Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1990. - 279 с.
142. **Флора** Сибири Lycopodiaceae - Hydrocharitaceae.Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1988. - 199 с.
143. **Флора** Сибири Poaceae.Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1990. - 361 с.
144. **Флора** Сибири Rosaceae.Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1988. - 199 с.
145. **Хакен** Г., Синергетика. М.: Мир, 1980. - 213 с.
146. **Ханминчун** В.М. Сообщества *Allium altaicum* в Юго-Западной Туве и Юго-Восточном Алтае // Изв. СО АН СССР. - Сер.биол.наук. - Вып. 2. - 1985. - С 29 - 35
147. **Ханминчун** В.М. Сообщества плаунка кроваво-красного в Южной Туве // Ботан.журн. - 1975. - Т. 60. - № 9. - С. 1325 - 1327.
148. **Ханминчун** В.М. Флора Восточного Танну-Ола (Южная Тува). Новосибирск. - Наука, Сиб.отд-е, 1980. - 120 с.
149. **Холод** С.С. Крупномасштабное картирование растительности катен Субарктической тундры // Геоботаническое картографирование 1993. Спб.,1995. С. 3 - 21.
150. **Холод** С.С. Опыт анализа крупномасштабной геоботанической карты // Геоботаническое картографирование 1988. Л., 1988. - С. 28 - 38.
151. **Холод** С.С. Структуры растительного покрова острова Врангеля как отражение ландшафтной обстановки и ее исторических изменений // Ботан.журн. 1993 Т.78 № 5 С. 49 - 60.
152. **Холод** С.С. Фитокатены в растительном покрове горных территорий (на примере тундровой зоны Северо-Востока СССР) // Ботан.журн. 1991 Т.76 № 1 С. 42 - 51.

153. **Черепанов** С.К., Сосудистые растения СССР, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1981, 509.
154. **Черепанов** С.К., Сосудистые растения России и сопредельных государств, Спб., Наука, Спб. отд-е, 1995, 1015.
155. **Шауло** Д.Н. Флора островных степей Западного Саяна // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1982. - С. 117 - 121.
156. **Шеляг-Сосонко** Ю.Р., Крисаченко В.С., Мовчан Я.И. Методология геоботаники. Киев: Наукова думка, 1991. - 272 с.
157. **Шенников** А.П. Теоретическая геоботаника за последние 20 лет // Сов. ботаника, № 5 1937.
158. **Шилькрот** Г.С., Кретьова С.П., Смирнова Е.В. Экосистема озера Убсу-Нур - потенциал и качество воды // Информационные проблемы изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. Пушкино: Научный центр биол. исследований, 1990. С. 286 - 304
159. **Шмитхюзен** И. Общая география растений. М.: Прогресс, 1966. - 309 с.
160. **Шретер** А.И. Состав и анализ флоры Центральной Тувы. - Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Москва. - 1953. - 24 с.
161. **Экосистемы** в критических состояниях, М.: Наука, 1989. - 155 с.
162. **Элтон** Ч. Экология нашествия животных и растений. М.: ИЛ, 1960. 360 с.
163. **Юрцев** Б.А., Основные направления современной науки о растительном покрове // Ботан. журн. - 1988. - Т. 73. - № 10. - С.1380 - 1395.
164. **Clements** F.E. Dynamics of vegetation. Hafner. New York. 1949. 296 pp.
165. **Grime** J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester etc.: Wiley, 1979. 371 p.
166. **Mechanisms** and processes in vegetation dynamics / Special feature. Journal of vegetation science. 1993. Vol. 4/ N 2. P. 145 - 278.
167. **Swanson**, F.J. Geomorphology and Ecosystems // Forests: Fresh perspectives from ecosystem analysis. Proceed. 40th Annual Biol. Colloquium 1979. 1980. P. 159 - 169

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Гижицкая С.А. Использование ландшафтно-биотопических комплексов в стратегии природоохранных работ // Состояние и пути сбережения генофонда диких растений и животных в Алтайском крае, тезисы докладов к конференции, Барнаул, 1992, С. 10.

Гижицкая С.А. Выделение биотопических комплексов растений при описании сукцессионных рядов степных фитоценозов Тувы // Сибирский экологический журнал, 1994, № 5. - С. 483 - 487

Гижицкая С.А. Сукцессионная система степной растительности Тувинских котловин // Oikos, 1997, № 1. - С. 10 - 17

Гижицкая С.А. Использование метода изоквант в описании пространственно-временных рядов фитоценозов Тувы как пример системного подхода к изучению геосистем // Комплексное изучение аридной зоны Центральной Азии. Материалы международного рабочего совещания (12-14 сентября 1994 г., Кызыл). Кызыл, Изд-во ТуВИКОПР СО РАН, 1998. - С. 129 - 133