

ГЕОГРАФИЯ ЭКОСИСТЕМНОГО И БИОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ГОРНЫХ СТЕПЕЙ СИБИРИ

Г.Н. Огуреева

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, Москва

e-mail: ogur02@yandex.ru

В биогеографии разнообразие горных экосистем и их биоты в силу трехмерной структуры и высокой степени дифференциации экотопов рассматривается на основе экосистемной концепции и эколого-географического подхода к интерпретации данных. Горный биом (оробиом) является интегральным показателем исторически сложившейся высотно-поясной структуры растительного покрова и адаптации биоты к конкретной комбинации экосистем в пределах высотных поясов. Приведена характеристика горных степей девяти оробиомов Сибири, которая дает сравнительную информацию о географии видов и сообществ. Исторически сложившиеся географо-генетические комплексы степных формаций занимают разные высотные ступени в горных биомах Сибири.

Ключевые слова: экосистема, степи, горный биом, география биоразнообразия, климатипы.

Введение

В биогеографии разнообразие горных экосистем и их биоты в силу трехмерной структуры и высокой степени дифференциации экотопов рассматривается на основе экосистемной концепции и эколого-географического подхода к интерпретации данных [1, 2]. Экосистемное разнообразие относится к территориальным сочетаниям живых организмов на разных уровнях организации биосферы. Выявлению биохорологического разнообразия отвечает биомная концепция, в которой эколого-географическая структура биома выступает как единая классификация наземных экосистем [3], опираясь на общие представления об организации экосистем глобального, регионального и топологического уровней, позволяет анализировать биоразнообразие горных биомах (оробиомов) сопряженно с абиотическими условиями среды в единой системе понятий. Биохоры регионального уровня, в пределах которых формируется и развивается разнообразие видов и экосистем, являются оптимальными для сохранения природного экологического потенциала горных территорий [1, 4]. Они дают необходимую информацию для сравнительного анализа географии видов и биоценозов различных рангов с выявлением фоновых, редких и уникальных биологических объектов в их пределах. Биом представляет собой сочетание конкретных экосистем разного уровня, биота которых наиболее эффективно использует абиотические компоненты среды вследствие определенной, исторически обусловленной адаптации к ним. Преимущество биомного подхода к оценке биоразнообразия заключается в комплексной характеристике растительности и животного населения на современном этапе состояния окружающей среды, давая возможность отслеживать тенденции в изменении количественных и качественных показателей состояния экосистем и их биоты при изменении природных факторов и антропогенного влияния.

Оробиомы. Особую роль биомная концепция играет в понимании структуры и разнообразия горных экосистем в процессе их развития, которое происходит в связи с зональной и секторной дифференциацией, под непосредственным влиянием высотного градиента. География биоразнообразия горных экосистем формируется в пределах определенных высотно-поясных спектров в соответствии со структурой растительного покрова как базового компонента экосистем. На основе представлений о высотных поясах

растительности, типах высотной поясности и иерархии их подразделений выявляются закономерности формирования современной структуры биоразнообразия гор [2].

На глобальном уровне дифференциация растительного покрова выступает как разнообразие зообиомов и оробиомов 1-го порядка [3]. На региональном уровне для биомов характерны различные варианты сочетаний сообществ, из которых создается индивидуальный набор экосистем (ценофонд), определяющий особый, специфический уровень экосистемного разнообразия каждого биома [5]. Биомное разнообразие является интегральным, а его оценка проводится по физиономическим признакам живых организмов, по спектрам их жизненных форм, по числу видов, сообществ и биомных уровней, по характеру их видовой насыщенности и связей между ними. Географическая изменчивость в видовом разнообразии экосистем отражает распределение видов в пространстве высотно-поясного спектра биома. В этом плане биомы можно рассматривать как хорологические единицы биоразнообразия на региональном уровне, а региональные биомы, включающие полный высотный спектр растительных поясов – в качестве опорных единиц выявления и анализа биоразнообразия.

Климатипы. Региональный биом состоит из большого числа разных по размеру экосистем, в составе которых принимают участие флористические и фаунистические комплексы видов, формирование которых шло в течение длительного времени. Ботаническая характеристика биомов исходит из пространственного разнообразия растительного покрова, которая определяет структуру регионального биома (по соотношению площадей, занимаемых основными компонентами экосистем). В структуре регионального биома, прежде всего, важно выделение климатипов, определяющих высотно-поясной характер горного биома, климаксовых сообществ в природных условиях пояса и сопутствующих им эдафических (на выходах известняков, гранитов, вулканогенных отложений, на песках, петрофитные серии и др.) или экологических вариантов (пойменные, болотные, галофитные) экосистем.

Климатические типы горных экосистем (климатипы) подчинены законам изменения тепла и влаги с высотой, что выражается в структуре высотно-поясных спектров. Весь высотно-поясной ряд (тип поясности) зависит от общего баланса тепла, поступающего на горные склоны, и степени континентальности климата горного массива. Результаты многочисленных исследований биоценотического разнообразия убедительно показывают, что основную роль в горных массивах Северной Евразии, играет тепловой баланс. Эти данные хорошо согласуются с гипотезой Б. Хокинса с соавторами, что биоразнообразие в высоких широтах Евразии, в первую очередь, зависит от тепловой энергии. Видовое богатство биоты определяется внешними факторами на 80–90 % и зависит от различий режимов тепла и влаги на склонах разных экспозиций в пределах высотных поясов, а исторические условия ответственны главным образом, за конкретный видовой состав. Гидротермические ареалы горных формаций и их состав легли в основу определения климатипов растительности поясов. Тесная эколого-географическая связь климатических факторов с ценоценотическим и биотическим разнообразием высотно-поясного спектра горного массива обеспечивается определенными биоклиматическими параметрами. В качестве основных биоклиматических показателей мы приняли: обеспеченность вегетационного периода теплом, выраженная через средние показатели годовой температуры воздуха, суммы активных температур выше 10°C и среднее годовое количество осадков, которое сильно колеблется и значительно отклоняется от средних величин в отдельные годы. Эти биоклиматические показатели определяют совокупность экосистем каждого высотного пояса и его биотическое разнообразие.

Материалы и методы

Основой анализа географии горных степей Сибири послужили карта и монография [6, 7], оригинальные материалы автора и многочисленные публикации по характеристике растительного покрова степей различных регионов страны. Биоразнообразие региональных

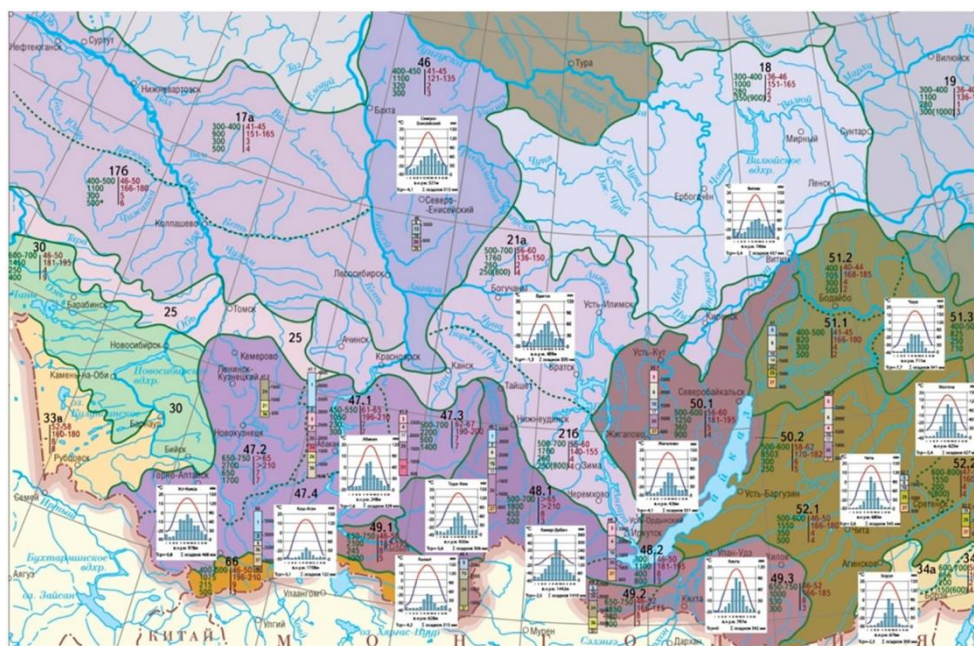
биомов нашло отражение на карте «Биомы России» (1:7 500 000), изданной в серии карт природы для высшей школы и монографии «Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы» [6, 7]. На карте нашли отображение 35 равнинных и 31 горный биом (оробиом). Характеристика региональных биомов приводится с количественными показателями разнообразия флористических и фаунистических комплексов биоты (количество видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников; позвоночных животных).

Климат в силу высотного градиента выступает как ведущий системообразующий фактор высотно-поясной структуры растительного покрова гор. Климатическое обоснование высотно-поясной структуры растительности оробиомов выполнено на основе определения климатополюсов типологических подразделений растительности высотных поясов, которые характеризуются через ключевые биоклиматические показатели, осредненные за многолетний период для отдельных лет, сезонов года и месяцев [8]. Для характеристики высотных поясов использованы средние многолетние показатели тепло- и влагообеспеченности года, самого теплого (июль) и самого холодного (январь) месяцев, на основе которых рассчитаны биоклиматические индексы: индекс континентальности и летний омбротермический индекс. На основе анализа связей растительности поясов и среднего значения биоклиматических показателей выделены климатополюсы как совокупности оптимальных климатических условий, определяющих формирования комплекса растительных сообществ поясов в пределах высотно-поясного спектра.

Биоклиматическая характеристика высотно-поясных подразделений биома приведена по данным расчета глобальной климатической модели Chelsa (период 1979-2013 гг.), проведенного М.В. Бочарниковым [8].

Результаты и обсуждение

Разнообразие степей в горах формируется в составе высотно-поясных спектров разных групп типов поясности растительности в определенных высотных границах и условиях. Их положение в высотно-поясном ряду, пространственно-временная организация сопряжены с климатическими условиями, определяющими основные закономерности распределения степных экосистем по высотным подразделениям ряда. Горные степи в Сибири развиваются в девяти оробиомах, занимая разные высотные уровни, и представлены различными по происхождению флорогенетическими комплексами (рис. 1).



Самые северные места нахождения степей связаны с гипоарктическими горами Северо-Востока Азии. В **Верхояно-Колымском** оробиоме (**43-номер на карте**) выражен пояс горной экспозиционной лиственничной (*Larix cajanderi*) лесостепи. Он прослеживается изолированными массивами в верховьях р. Яны, в долине Индигирки на высотах 400-1200 м, и во многом определяется выраженным засушливым вегетационным периодом в пределах межгорных плоскогорий. Лиственничные редколесья с лугово-степным травостоем развиты по склонам северных экспозиций, по депрессиям и террасам рек. Склоны южных экспозиций заняты различными вариантами криоксерофитных степей, обнаруживающих связи со степными комплексами равнин Центральной Якутии. Преобладают дерновиннозлаковые (*Stipa krylovii*, *Festuca kolymensis*, *Helictotrichon krylovii*, *Agropyron jacutorum*, *Carex duriuscula*, *C. pediformis*, *Pulsatilla flavescens*, *Potentilla tollii*) и разнотравно-мелкодерновиннозлаковые (*Koeleria cristata*, *Agropyron cristatum*, *Festuca lenensis*) степи, сочетающиеся с лугово-степными сообществами более увлажненных участков склонов (*Carex pediformis*, *C. supina*, *Poa stepposa*, *P. botryoides*) с многочисленными видами разнотравья. Среди степного компонента экспозиционной лесостепи выделяются также петрофитные варианты степей (*Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Orostachys spinosa*, *Alyssum obovatum*, *Pulsatilla multifida*) [9].

В пределах **Североохотского оробиома (44)** фрагменты криофитных степей (*Koeleria asiatica*, *Sedum aizoon*, *Orostachys spinosa*, *Phlojodicarpus sibiricus*, *Artemisia tanacetifolia*, *Saussurea schanginiana*) с участием редкого реликтового вида *Caragana jubata*, приурочены к скалистым южным склонам приморской полосы. Отдельные группировки степных видов (*Potentilla gelida*, *Saxifraga dahurica*) проникают по щебнистым южным склонам в долинах рек вглубь горных хребтов [10]. Самые северные изолированные фрагменты криофитных степей известны в **Чукотском биоме (39)** [9].

Далее к югу орбореальная экспозиционная лесостепь хорошо выражена в континентальных районах Прибайкалья и Забайкалья, где представлена комплексом восточносибирских (ангаридских) формаций [1].

В **Южнозбайкальском оробиоме (52)** лесостепной пояс занимает низкогорья хребтов Улан-Бургасы, Яблоновый, Икатский, межгорные котловины (Баргузинская) и долины крупных рек (Уда, Ингода и др.) на высотах 500-700 до 1000 м. Основу растительного покрова пояса составляют экспозиционные сочетания фитокатен лесных и степных сообществ, которые развиваются на теневых и световых склонах соответственно. Преобладают гемибореальные лиственничные (*Larix gmelinii*), сосновые (*Pinus sylvestris*) леса рододендроновой, ольховой и брусничной групп. Степной компонент лесостепи представлен дерновиннозлаковыми сообществами дауро-монгольского комплекса. На более легких почвах преобладают ковыльные (*Stipa krylovii*, *S. grandis*), житняковые (*Agropyron cristatum*), тонконоговые (*Koeleria cristata*), мятликовые (*Poa botryoides*) и змеевковые (*Cleistogenes squarrosa*) степи. На тяжелых почвах распространены сообщества типчаковой (*Festuca lenensis*) и осоковой (*Carex pediformis*) формаций. Лесостепь характерна для Баргузинской котловины, где лиственничные и сосновые остепненные леса сочетаются с луговыми, разнотравными и сухими дерновиннозлаковыми степями тонконоговой (*Koeleria cristata*) и житняковой (*Agropyron cristatum*) формаций [11]. Степные котловины характерны и для южной части Селенгинского среднегорья, где остепненные лиственничные и сосновые леса сочетаются с березовыми (*Betula platyphylla*) лесами, пижмовыми (*Filifolium sibiricum*) степями с участием крупноплодного вяза и сибирского абрикоса (*Ulmus macrocarpa*, *Armeniaca sibirica*) и остепненными (*Pulsatilla multifida*) лугами. Для верховий Амура характерны лиственничные, лиственнично-сосновые рододендроновые леса в сочетании с сообществами пижмовых степей, остепненных лугов и рощами даурской березы (*Betula dahurica*) [12].

Для Алтае-Саяно-Тувинской группы оробиомов характерен южносибирский комплекс формаций [1].

В **Алтае-Саянском оробиоме (47)** пояс горной лесостепи занимает разные позиции в высотно-поясном спектре гор. В северной части Алтая он распространен на высотах 400-1000 м (в восточной части биома поднимается до 1500 м), где развит в условиях среднегорного денудационно-эрозионного рельефа, по склонам долин крупных рек, характерен для мелкосопочников, отрогов горных хребтов, обрамляющих межгорные котловины. В северных предгорьях распространены западносибирские формации луговых степей и остепненных лугов в сочетании с березовыми (*Betula pendula*, *B. pubescens*), березово-осиновыми, березово-лиственничными (*Larix sibirica*) лесами и многовидовыми сообществами кустарников (*Caragana arborescens*, *Lonicera tatarica*, *Spiraea hypericifolia*, *Rosa ssp.*). В составе луговых степей участвуют злаки (*Stipa pennata*, *Phleum phleoides*), разнотравье (*Filipendula vulgaris*, *Adenophora liliifolia*, *Gypsophila altissima* и др.). По периферии Минусинской котловины березовые, сосновые, лиственничные леса сочетаются с луговыми степями и остепненными лугами (400-500 м). Для Кузнецкой котловины характерен пояс березовой лесостепи на высотах 250-300 м. В менее увлажненных частях Центрального Алтая преобладает лиственничная (*Larix sibirica*) лесостепь, где на склонах южных экспозиций развиты степные сообщества разнотравно-типчаково-ковыльных (*Stipa pennata*, *S. capillata*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria macrantha*, *Ziziphora clinopodioides*, *Gypsophila patrinii*, *Schizonepeta multifida*) степей и петрофитных серий (*Orostachys spinosa*, *Silene turgida*, *Thymus ssp.*, *Coluria geoides*) [13].

Степной пояс распространен в широком диапазоне высот (400-1200 м) и занимает относительно широкую полосу в северной предгорной и низкогорной части биома, узкой полосой протягивается по горным склонам вдоль долин рек и в виде разрозненных участков приурочен к межгорным котловинам, где развитие степей происходит на контакте западносибирских и южносибирских формаций. Степная растительность представлена заволжско-казахстанским комплексом формаций. С увеличением степени континентальности климата и уменьшением осадков в центральноалтайских котловинах (Канская, Улаганская, Урскульская) представлены горные дерновиннозлаковые (*Festuca valesiaca*, *Koeleria macrantha*, *Poa attenuata*, *Agropyron cristatum*, *Stipa capillata*) и ксерофильноразнотравные (*Artemisia frigida*, *Veronica multifida*, *Potentilla bifurca*, *Vupleurum pusillum*) степи южносибирского комплекса формаций. Дерновиннозлаковые степи занимают и центральную часть Минусинской котловины.

Для группы Восточносаянско-Южнозбайкальских оробиомов характерно сочетание южносибирского и дауро-монгольского комплекса степей, при этом степные элементы последнего проникают достаточно глубоко по долинам рек в южносибирские степные сообщества.

В **Восточносаянско-Прибайкальском оробиоме (48)** в подтаежно-лесостепном комплексе господствуют лиственничные (*Larix sibirica*), березовые леса в сочетании с сообществами дерновиннозлаковых степей. Леса формируют экспозиционные сочетания с разнотравно (*Iris ruthenica*, *Oxytropis strobilacea*, *Pulsatilla ambigua*)–мятликовыми (*Poa attenuata*), типчаковыми (*Festuca lenensis*, *F. altaica*), ковыльными (*Stipa krylovii*, *S. capillata*), осоковыми (*Carex pediformis*, *Iris ruthenica*, *Koeleria cristata*) и луговыми (*Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*) степями, которые занимают световые склоны бортов котловин; по южным склонам типичны петрофитные варианты степей (*Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Thymus asiaticus*, *Scutellaria supina*). В степном поясе хребта Обручева (700-900 до 1300 м) преобладают мелкодерновиннозлаковые (типчаковые, мятликовые, тонконоговые) степи. Кривофитные степи, представленные сообществами формации *Festuca kryloviana* с участием кривофитностепного разнотравья (*Potentilla nivea*, *Draba lanceolata*, *Aster alpinus*, *Patrinia sibirica*, *Pulsatilla ambigua*), получили развитие на склонах хребтов, обрамляющих Тоджинскую, Тункинскую котловины [14, 15].

В Прибайкальско-Момском оробиоме (50) подтаежно-лесостепной пояс (400-700 м) занимает предгорья хребтов на западном побережье Байкала на высотах 400-700 м. Его основу составляют сосновые (*Pinus sylvestris*) и лиственничные (*Larix sibirica*) леса рододендроновой, кустарниковой, разнотравной, папоротниковой групп леса. По крутым участкам южных склонов распространены разреженные сосновые и березово-сосновые остепненные боры (*Carex pediformis* *Artemisia santolinifolia*). Степной компонент представлен комплексом формаций дауро-монгольских степей: ковыльными (*Stipa krylovii*, *S. baicalensis*, *S. sibirica*), мелкодерновиннозлаковыми – мятликовыми (*Poa attenuata*), типчаковыми (*Festuca lenensis*), житняковыми (*Agropyron cristatum*), змеевковыми (*Cleistogenes squarrosa*), вострцовыми (*Leymus chinensis*) и полынными (*Artemisia sericea*, *A. commutata*, *A. frigida*) сообществами. Галофитные (*Puccinellia tenuiflora*, *P. macranthera*) комплексы занимают днища ложбин, прибрежные места у соленых озер на западном побережье Байкала [16].

В Тувинской части **Саяно-Южнобайкальского оробиома (49)** лесостепной пояс с типичными лиственничными (*Larix sibirica*) лесами и луговыми степями выражен фрагментарно на низкогорных останцах, грядах и мелкосопочниках, по периферии степных котловин (900-1400 м). В степном компоненте горной лесостепи преобладают сообщества дауро-монгольского комплекса формаций разнотравно-дерновиннозлаковых степей: тонконогово (*Koeleria cristata*)-типчаковые (*Festuca valesiaca*), полынно-ковыльные (*Stipa krylovii*), карагановые (*Caragana bungei*). В полосе среднегорий по южным склонам преобладают овсецовые (*Helictotrichon altaicum*) и стоповидноосоковые (*Carex pediformis*) луговые степи [15].

В поясе оробореальной лесостепи Джидинского нагорья (500-800 м) для горных степей характерны дерновиннозлаковые (*Koeleria cristata*, *Agropyron cristatum*, *Helictotrichon schellianum*, *Achnatherum sibiricum*) сообщества с участием видов дауро-монгольских степей (*Andropogon sibirica*, *Stellera hamaejasme*, *Melica virgata*). В составе экспозиционных сочетаний лесостепи значительную роль играют сообщества мезоксерофильных и ксерофильных кустарников: *Cotoneaster melanocarpus*, *Caragana pygmaea*, *Ribes diacantha*, *Spiraea aquilegifolia*. На южных степных склонах развиты петрофитноразнотравные серии на элювиально-делювиальных отложениях. Особо следует отметить сообщества засухоустойчивых и листопадных кустарников (даурских шибляков) – абрикосников (*Armeniaca sibirica*), миндальников (*Amygdalus pedunculata*) с жостером (*Rhamnus erythroxylon*), которые имеют генетические связи с прашибляковой растительностью Внутренней Азии [17].

Степной пояс (500-900 м). В Тувинской Улуг-Хемской и Хемчикской котловинах преобладают мелкодерновиннозлаковые степи дауро-монгольского комплекса формаций: мятликовые (*Poa attenuata*), типчаковые (*Festuca valesiaca*), тонконоговые (*Koeleria cristata*), ковыльные (*Stipa krylovii*), житняковые (*Agropyron cristatum*), змеевковые (*Cleistogenes squarrosa*). Характерны полидоминантные сообщества степей часто с участием караган (*Caragana pygmaea*, *C. bungei*). В степях сочетаются южносибирские степные элементы (*Hedysarum gmelinii*, *Carum buriaticum*, *Seseli buchtormense*, *Onosma gmelinii*) с видами дауро-монгольских степей (*Euphorbia mongolica*, *E. tshuiensis*, *Artemisia obtusiloba*, *Allium mongolicum*, *Dontostemon perennis*) [14]. В Тувинской котловине для вершин останцовых гор, крутых южных склонов характерны петрофитные варианты дерновиннозлаковых степей (*Elytrigia gmelinii*, *E. geniculata*, *Arctogeron gramineum*, *Chamaerhodos altaica*), северные склоны увалов покрыты своеобразными плаунковыми (*Selaginella sanguinolenta*) мезопетрофитными сообществами и обширными зарослями караганы колючей (*Caragana spinosa*). Здесь проходит западная граница ареала этих редких плаунковых степей центральноазиатского типа. К периферическим окраинам котловин, к условиям низкогорий приурочены крупнодерновиннозлаковые степи: овсецовые (*Helictotrichon desertorum*, *H. altaicum*), ковыльные (*Stipa capillata*, *S. sibirica*, *S. pennata*), осоковые (*Carex pediformis*) [14, 15].

В центральной части котловин, по пологим подгорным равнинам распространены опустыненные степи, основу разреженного покрова которых составляет *Stipa glareosa* с участием: *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*, *Stipa krylovii*, *Bassia prostrata*, *Artemisia frigida* и др. Встречаются змеевково-житняковые, полынно-дерновиннозлаковые, тырсовые участки степей. По каменисто-щебнистым шлейфам горных гряд отмечаются опустыненные степи (*Nanophyton erinaceum*, *Astragalus monophyllus*, *Microstigma deflexum*) с дерновинными злаками (*Stipa glareosa*, *S. krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*) с участием центральноазиатских видов (*Allium mongolicum*, *Artemisia obtusiloba*). На южном макросклоне нагорья Сенгилен степной пояс начинается с дерновиннозлаковых степей с участием пустынно-степных видов (*Stipa glareosa*, *Bassia dasyphylla*, *Atraphaxis pungens*), выше идет полоса карагановых (*Caragana pugnata*, *C. spinosa*, *C. bungei*) степей, переходящая в горную лесостепь выше 1500 м [15].

Единственный в своем роде степной высотно-поясной спектр свойственен **Юго-Восточноалтайско-Тувинскому оробиому (66)**. Фрагменты реликтовой экспозиционной лесостепи встречаются в западной части массива Монгун-Тайга и локально по хребтам Юго-Восточного Алтая. Лиственничные (*Larix sibirica*) леса ритидиево-зеленомошной группы встречаются на северном макросклоне массива в диапазоне высот 2000-2400 м. Парковые остепненные лиственничники (*Millium effusum*, *Galium verum*, *Vupleurum multinerve*, *Saussurea alpina*) занимают делювиальные шлейфы склонов. Обширные пространства на высотах от 1800 до 2600 м покрыты степями с преимущественным преобладанием степей типчаковой формации [13, 17].

Для биома характерен степной пояс с хорошо выраженными подпоясами сухих настоящих и опустыненных степей дауро-монгольского комплекса формаций. В подпоясе настоящих степей (1800-2200 м) преобладают степи крыловоковыльной (*Stipa krylovii*), типчаковой (*Festuca valesiaca*, *Festuca lenensis*), тонконоговой (*Koeleria cristata*), мелкодерновиннозлаковой (*Festuca lenensis*, *Poa attenuata*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata*) формаций. Характерна высокая встречаемость степных кустарников (*Caragana bungei*, *C. pugnata*). Овсецовые степи (*Helictotrichon altaicum*) характерны для западной части биома.

Своеобразие опустыненных степей биома состоит в совместном участии разных по происхождению и распространению типов сообществ на контакте монгольских и центральноазиатских аридных ботанико-географических областей. В подпоясе опустыненных степей (1300-1800 м) в нижней полосе преобладают карагановые (*Caragana bungei*) полынно-мелкодерновиннозлаковые степи, переходящие выше в полынно-ковыльковые в разной степени закустаренные сообщества на южных склонах и осоково (*Carex pediformis*)-злаковые на склонах северных экспозиций. На высотах 1300-1600 м встречаются плаунковые (*Selaginella sanguinolenta*) сообщества [14, 15]. Помимо змеевковых (*Cleistogenes squarrosa*), холоднополынных (*Artemisia frigida*) сухих степей в растительном покрове важную роль играют сообщества с эдификаторами из числа пустынно-степных видов – бассии (*Bassia prostrata*), терескена (*Krascheninnikovia ceratoides*), ковылька (*Stipa glareosa*); содоминантами которых выступают центральноазиатские виды (*Gueldenstaedtia monophylla*, *Allium mongolicum*, *Artemisia obtusiloba*, *Potentilla astragalifolia*, *Anabasis brevifolia*); широкое распространение имеют производные сообщества осоковой степи (*Carex duriuscula*).

В тувинской части биома выделяются сообщества пустынного джунгаро-туранского вида нанофитона (*Nanophyton erinaceum*), реликтовый характер которых (плиоценовый возраст) неоднократно отмечался многими ботаниками. По берегам многочисленных озер (чаще бессточных) образуются полосы галофитной растительности: от группировок сочных солянок – волоснецовых (*Leymus paboanus*) и бескильнецевых (*Puccinellia tenuiflora*) лугов – до сообществ чия (*Stipa splendens*) [15].

Таблица 1 – Климатические типы горных степей Сибири: биоклиматические параметры, границы распространения

№ биома	Высотные пояса (высоты в м над ур. м.)	Климатические показатели*			Климатотипы горных степей (количество видов сосудистых растений)
43	Верхояно-Колымский гипоарктическо-таежный оробиом				
	Подпояс лиственничной лесостепи (400-1200 м)	-11,9±1,4	800-1000	251±59	Реликтовые криоксерофитные степи (порядка 100 видов).
44	Североохотский гипоарктическо-таежный оробиом				
	Горнотаежный пояс лиственничных лесов (0-200 м)	-9,6±1,0	600-800	351±43	Фрагменты криоксерофитных степей на скалах и защищенных от ветра склонах.
47	Алтае-Саянский южносибирский таежно-степной оробиом				
	Лесостепной (400-1000 м)	1,4±1,2	1800-2000	665±245	Березовая, лиственничная лесостепь с комплексом западносибирских луговых степей и остепненных лугов (400 видов).
	Лесостепной	1,4±1,2		492±183	Лиственничная лесостепь с комплексом южносибирских формаций.
	Горностепной (400-1500 м)	0,7±2,0	2000-2400	414±113	Комплекс западносибирских луговых и южносибирских дерновиннозлаковых степей (350 видов). В степном, лесостепном и подтаежно-лесостепном поясах более 1200 видов.
48	Восточноаянско-Прибайкальский южносибирский таежно-степной оробиом				
	Лесостепной	-0,3±1,3	1000-1100	442±100	Лиственничная лесостепь с южносибирским комплексом дерновиннозлаковых степей
	Горностепной (700-900 до 1300 м)	1,2±2,3	1400-1800	400±600	Комплекс формаций южносибирских дерновиннозлаковых степей В подтаежно-лесостепном комплексе в целом 1250 видов
49	Саяно-Южнозабайкальский южносибирский таежно-степной оробиом				
	Лесостепной (500-800 до 1400 м)	-0,4±1,1	1500-2000	331±86	Экспозиционное сочетание лиственничных лесов с комплексом дауро-монгольских степей. В лесостепном поясе порядка 700 видов.
	Горностепной (500-900 м)	-0,4±1,6	2000-2100	310±72	Комплекс дауро-монгольских дерновиннозлаковых и опустыненных степей. В лесостепном и степном – 1300 видов.
50	Прибайкальско-Момский южносибирский таежный оробиом				
	Лесостепной (400-700 м)	-2,3±1,3	1500-1700	298±55	Экспозиционные сочетания сосновых, лиственничных лесов и дерновиннозлаковых степей дауро-монгольского комплекса формаций. В подтаежно-лесостепном комплексе 1050 видов
52	Южнозабайкальский таежный оробиом				
	Лесостепной (500-700 до 1000 м)	-1,8±1,2	1400-1700	351±64	Восточносибирская лиственнично-сосновая лесостепь с комплексом дауро-монгольских степей. В лесостепном поясе 700 видов.
66	Восточноалтайско-Тувинский пустынно-степной оробиом				
	Лесостепной (2000-2400 м)	-2,4±1,9	2000	235±36	Фрагменты реликтовой лиственничной лесостепи с дауро-монгольскими степями
	Горностепной (1800-2600 м)	-1,9±2,1	2400	205±60	Комплекс дауро-монгольских дерновиннозлаковых и опустыненных степей с участием центральноазиатских видов. В лесостепном и степном поясах 900-1000 видов.

Примечание: *столбцы 3- ср. год. темп. воздуха в °С, 4- сумма активных температур ($t > 10^{\circ}\text{C}$) для биома и ср. год. темп. июля – для поясов; 5- ср. год. кол-во осадков (мм); 1-номер биома

Концепция экосистемного (биомного) разнообразия позволяет раскрыть закономерности формирования биоразнообразия гор согласно структуре высотно-поясных спектров, сложившихся флороценотических комплексов и их связи с биоклиматическими параметрами на градиентах поступающего на горные склоны тепла и увлажнения (табл. 1). Соотношение в пределах биома климатических сообществ зональных экосистем (климатипов), ценоценозического состава сопутствующих экосистем (эдафических, экологических вариантов, редких и уникальных экосистем) и их биоты дают основание для определения состояния и сохранности экологического потенциала горной территории.

Выводы

Горные степи Сибири распространены в широком зональном диапазоне, вместе с тем формирование растительного покрова горных степей происходит в соответствии с высотным градиентом поясного спектра при сопряженном действии других факторов, которые, не находя прямой корреляции с изменением абсолютной высоты, вносят свой вклад в региональную специфику состава горных экосистем.

Самое северное распространение горных степей связано с гипоарктическим поясом Северо-Востока Сибири, где криоксерофитные сообщества степей сочетаются с лесами самой северной формации лиственницы Каяндера в составе лесостепного пояса. Отдельные фрагменты криоксерофитных степей прослеживаются в гипоарктических горных тундрах Чукотки и Колымы. Высотные пределы распространения колеблются от 400-1200 м. В составе криофитных степей участвуют виды плейстоценового флористического комплекса и виды автохтонного криофильно-степного элемента флоры горных тундр Субарктики [9].

Для Восточносибирского сектора гор характерны лесостепные сочетания основных, лиственничных из лиственницы Гмелина лесов со степями монголо-даурского комплекса формаций, которые к югу постепенно выходят на основные позиции горных склонов, образуя самостоятельный пояс степей. Экспозиционная лесостепь распространена на высотах 400-1400 м, степной пояс поднимается до 800-900 м. Это наиболее развитая часть горных степей Сибири. В горах Южной Сибири преобладает комплекс южносибирских формаций. В горной лесостепи Алтай березовые, лиственничные из сибирской лиственницы леса сочетаются на горных склонах со степями южносибирского комплекса формаций на высотах 400-1500 м. Выделяется и особняком стоит пустынно-горностепной оробиом Южной Тувы и Юго-Восточного Алтая, для которого характерно остепнение растительности всех высотных поясов, а в составе степного пояса выделяются подпояса дерновиннозлаковых и опустыненных степей дауро-монгольского комплекса формаций с участием многих центральноазиатских видов и сообществ. Здесь отмечается распространение степей по всему горному профилю (1800-2600 м), самое высокое проникновение степей в горы и непосредственный контакт степных и тундровых сообществ. Экологическую структуру биомов дополняет количественная оценка разнообразия сосудистых растений. Основу видового богатства лесостепного и степного поясов обеспечивают порядка 1000-1300 видов в составе каждого оробиома. Наиболее бедно представлена степная фракция флоры в гипоарктических оробиомах. Состав степной флоры, генетический и географический ее элементы значительно различаются в зависимости от географического положения горных биомов в общей системе биоразнообразия биомов России. Географическая изменчивость в видовом разнообразии степного компонента биомов является следствием распределения отдельных видов и сообществ в пространстве, выявляя его бета-разнообразие по Whittaker (1972). Региональный уровень исследований определяет за климатом важнейшую роль в развитии горных экосистем и их компонентов. Вместе с тем, прослеживается и участие степей в различных географо-генетических комплексах формаций разного возраста и происхождения. Наиболее широкое распространение степного компонента на значительном диапазоне высот связано с поясом экспозиционной лесостепи, развивающейся в горах

Сибири с плейстоцена [18]. Оценка типологического разнообразия и современного состояния горных степей, выявление закономерностей их положения в высотно-поясной структуре, сравнительная характеристика оробиомов являются ключевыми проблемами, решаемыми в рамках фундаментальных биогеографических исследований по географии биоразнообразия, и востребованы практической сферой в природопользовании. Как известно, проблема охраны биологического разнообразия не сводится только к охране отдельных, часто редких таксонов. Генеральная стратегия сохранения биоразнообразия в горах должна быть ориентирована на сохранение набора экосистем и совокупностей видов в их пространственном распределении с учетом уникальной высотно-поясной структуры, свойственной каждому оробиому.

Благодарности

Работа выполнена в рамках Государственного задания по теме НИР: «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды» (ГЗ), подтеме: Биогеографическое картографирование в исследовании разнообразия, географии и динамики экосистем.

Список литературы

1. Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.
2. Огуреева Г.Н. Эколого-географический подход к изучению разнообразия и географии наземных экосистем // Вопросы географии. 2012. Т. 134. С. 58-80.
3. Walter H., Breckle S.-W. Okologische Grundlagen in global sicht. Stuttgart: G. Fischer, 1991. 586 p.
4. Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб: БИН РАН, 1992. С. 7-21.
5. Тишков А.А. Ценофонд: пути формирования и роль сукцессий // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Сб. науч. работ. СПб: ЗИН РАН, 1992. С. 21-34.
6. Карта «Биомы России» в серии карт природы для высшей школы. (М 1:7500000). Науч. ред. проф. Г.Н. Огуреева. Москва: WWF России, 2018.
7. Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы / Под ред. Г.Н. Огуреевой. Москва: ФГБУ «ИГКЭ», 2020. 623 с.
8. Бочарников М.В. Связь фитоценологического разнообразия Северовосточно-Забайкальского оробиома с биоклиматическими показателями // Ботанический журнал. 2022. Т. 107. № 3. С. 211-236.
9. Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука СО, 1981. 198 с.
10. Хохряков А.П. Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука, 1989. 152 с.
11. Намзалов Б.Б. Степи Южной Сибири. Новосибирск-Улан-Удэ, 1994. 309 с.
12. Пешкова Г.А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1985. 145 с.
13. Огуреева Г.Н. Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980. 189 с.
14. Куминова В.А., Седелников В.П., Маскаев Ю.М. [и др.]. Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: СО АН СССР, 1985. 256 с.
15. Намзалов Б.Б. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2015. 294 с.

16. Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири / Отв. ред. Л.И. Малышев. Новосибирск: Наука, 2001. 192 с.
17. Намзалов Б.Б., Холбоева С.А., Королюк А.Ю., Басхаева Т.Г., Цыренова М.Г. Монгуш А.М. Особенности структуры лесостепи в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии // Аридные экосистемы. 2012. Т.18. № 2(51). С. 17-27.
18. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1998. 240 с.

Конфликт интересов: Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Поступила в редакцию 15.02.2023

Принята к публикации 16.03.2023

GEOGRAPHY OF ECOSYSTEM AND BIOTIC DIVERSITY OF THE SIBERIAN MOUNTAIN STEPPES

G.Ogureeva

Lomonosov Moscow State University, Russia, Moscow

e-mail: ogur02@yandex.ru

The biogeography considers the diversity of mountain ecosystems and their biota on the basis of the ecosystem concept and the ecological-geographical approach to data interpretation due to the three-dimensional structure and the high degree of differentiation of ecotopes. The mountain biome (orobiome) is an integral indicator of the historically developed high-altitude zone structure of the vegetation cover and the biota adaptation to a specific combination of ecosystems within high-altitude zones. The characteristics of the mountain steppes of nine orobiomes of Siberia are given, which provides comparative information about the geography of species and communities. Historically formed geographical and genetic complexes of steppe formations occupy different high-altitude levels in the mountain biomes of Siberia.

Key words: ecosystem, steppes, mountain biome, geography of biodiversity, climatypes.

References

1. Sochava V.B. Geograficheskie aspekty sibirskoi taigi. Novosibirsk: Nauka, 1980. 256 s.
2. Ogureeva G. N. Ekologo-geograficheskii podkhod k izucheniyu raznoobraziya i geografii nazemnykh ekosistem. Voprosy geografii. 2012. T. 134. S. 58-80.
3. Walter H., Breckle S.-W. Okologisshe Grundlagen in global sicht. Stuttgart: G. Fischer, 1991. 586 p.
4. Yurtsev B.A. Ekologo-geograficheskaya struktura biologicheskogo raznoobraziya i strategiya ego ucheta i okhrany. Biologicheskoe raznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu. SPb: BIN RAN, 1992. S. 7-21.
5. Tishkov A.A. Tsenofond: puti formirovaniya i rol' suksessii. Biologicheskoe raznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu: Sb. nauch. rabot. SPb: ZIN RAN, 1992. S. 21-34.
6. Karta "Biomy Rossii" v serii kart prirody dlya vysshei shkoly. Nauch. red. prof. G.N. Ogureeva (M 1:7500000). Moskva: WWF Rossii, 2018.
7. Bioraznoobrazie biomov Rossii. Ravninnye biomy. Pod red. G.N. Ogurevoi. Moskva: FGBU "IGKE", 2020. 623 s.

8. Bocharnikov M.V. Svyaz' fitotsenoticheskogo raznoobraziya Severovostochno-Zabaikal'skogo orobioma s bioklimaticheskimi pokazatelyami. *Botanicheskii zhurnal*. 2022. T. 107. N 3. S. 211-236.
9. Yurtsev B.A. Reliktovye stepnye komplekсы Severo-Vostochnoi Azii. Novosibirsk: Nauka SO, 1981. 198 s.
10. Khokhryakov A.P. Analiz flory Kolym'skogo nagor'ya. M.: Nauka, 1989. 152 s.
11. Namzalov B.B. Stepi Yuzhnoi Sibiri. Novosibirsk-Ulan-Ude, 1994. 309 s.
12. Peshkova G.A. Rastitel'nost' Sibiri (Predbaikal'e i Zabaikal'e). Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie, 1985. 145 s.
13. Ogureeva G.N. Botanicheskaya geografiya Altaya. M.: Nauka, 1980. 189 s.
14. Kuminova V.A., Sedel'nikov V.P., Maskaev Yu.M. [i dr.]. Rastitel'nyi pokrov i estestvennye kormovye ugod'ya Tuvinskoi ASSR. Novosibirsk: SO AN SSSR, 1985. 256 s.
15. Namzalov B.B. Stepi Tuvy i Yugo-Vostochnogo Altaya. Novosibirsk: Akademicheskoe izd-vo "Geo", 2015. 294 s.
16. Peshkova G.A. Florogeneticheskii analiz stepnoi flory gor Yuzhnoi Sibiri. Otv. red L.I. Malyshev. Novosibirsk: Nauka, 2001. 192 s.
17. Namzalov B.B., Kholboeva S.A., Korolyuk A.Yu., Baskhaeva T.G, Tsyrenova M.G. Mongush A.M. Osobennosti struktury lesostepi v ekotonnoi zone Yuzhnoi Sibiri i Tsentral'noi Azii. *Aridnye ekosistemy*. 2012. T.18. N 2(51). S. 17-27.
18. Kamelin R.V. Materialy po istorii flory Azii (Altaiskaya gornaya strana). Barnaul: Izd-vo Alt. un-ta, 1998. 240 s.

Сведения об авторах:

Галина Николаевна Огуреева

Д.г.н., профессор, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

ORCID 0000-0002-5407-9792

Galina Ogureeva

Doctor of Geographical Sciences, professor, Lomonosov Moscow State University

Для цитирования: Огуреева Г.Н. География экосистемного и биотического разнообразия горных степей Сибири // Вопросы степеведения. 2023. № 1. С. 4-15. DOI: 10.24412/2712-8628-2023-1-4-15