

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 581.526.427(571.52)

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И ЦЕНОГЕНЕЗА РЕЛИКТОВЫХ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ ГОРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ ЮЖНОЙ СИБИРИ

Б.-Ц. Б. Намзалов^{1, 2}, А. М. Самдан³, Л. В. Будажапов², М. Б.-Ц. Намзалов¹

¹ Бурятский государственный университет им. Доржи Банзарова
670000, Республика Бурятия, Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а

² Бурятский научно-исследовательский институт сельского хозяйства
670045, Республика Бурятия, Улан-Удэ, ул. Третьякова, 25з

³ Тувинский государственный университет
667000, Республика Тыва, Кызыл, ул. Ленина, 36

E-mail: namzalov@rambler.ru, andrejsamdan@yandex.ru, nitrolu@mail.ru, namzmax@gmail.com

Поступила в редакцию 02.05.2023 г.

Приведены оригинальные сведения о реликтовых явлениях в структуре лесного компонента горной лесостепи Южной Сибири (ЮС). Лиственничные (лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.)) кустарниково-травяные леса – характерный элемент растительности лесостепи ЮС, из них древнейшими считаются плиоценовые, наиболее термофильные, аналоги современной лесостепи, отмеченные в предгорьях хр. Западный Танну-Ола (урочище Хорлеты) – лиственничник мелколистножимолостно-гмелинопопынный с участием в составе сообщества нагорно-азиатских элементов Древнего Средиземья. Важно отметить, что в видовом составе реликтового лиственничника роль характерных бореальных видов, таких как спирея средняя (*Spiraea media* Schmidt), шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl.), незначительна в сравнении с типичными элементами семиаридных флороценофитов Древнего Средиземья. Среди них особенно значимо в филогенетическом отношении участие в составе кустарникового яруса сообщества жимолости мелколистной – элемента алтае-джунгаро-тянь-шанского реликтового флороценофита нагорно-азиатских кустарников. В условиях Западного Забайкалья, в отрогах хр. Малый Хамар-Дабан (урочище Инзагатуй), описан реликтовый лиственничник стоповидноосоково-сибирскокочиевый с участием характерных видов перигляциального комплекса плейстоцена. В четвертичном периоде, особенно в ксеротермические фазы голоцена, по мере дегляциации горных ледников и становления относительно теплого и умеренного климата создаются условия для формирования современной горной лесостепи в условиях семигумидного климатического режима ЮС. Эталонным является лиственничник разнотравно-ирисово-осоковый, отличающийся богатством видового состава травянистых растений наряду с хорошо развитым подлеском. Это выражается в процессах мезоксерофитизации растительности с развитием флористических комплексов луговых степей и гемибореальных лесов в структуре фитоценокомплексов горной экспозиционной лесостепи от Алтая до Забайкалья.

Ключевые слова: виды растений, фитоценокомплексы, гемибореальные леса, горная лесостепь, Алтай, Забайкалье

DOI: 10.15372/SJFS20240101

ВВЕДЕНИЕ

В соответствии с современной концепцией биоразнообразия понятие «реликт» необходимо рассматривать широко, выделяя реликтовые

фитосистемы не только видового, но и цено-тического и ландшафтного уровня (Камелин, 2005; Эбель, 2011; Намзалов, 2012). При этом особое внимания заслуживают последние два, поскольку реликтовых сообществ и тем более

ландшафтов геоботаниками выявлено немного. Классическими являются сообщества неморальных липняков, или «липовый остров» Алтая (Кумина, 1957), и реликтовый ландшафт тундростепи на сухих высокогорьях Тувы и Юго-Восточного Алтая (Красноборов, 1986).

Необходимо отметить, что понятие реликтов на уровне сообществ имеет свои особенности. В методическом плане важнейшим становится выявление тех структурных элементов растительного сообщества или тех компонентов во внутриценотической архитектонике сообществ, которые определяют их реликтовую природу. В качестве таковых выступает не только реликтовый вид – доминант или эдификатор сообщества, но и сочетания реликтовых видов и их ценопопуляций внутри отдельных ярусов, синузидных растительного сообщества.

Лиственничные (лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.)) кустарниково-травяные леса являются характерным элементом пояса горной лесостепи Южной Сибири (ЮС). Как известно, одним из новейших центров формирования рода лиственницы (*Larix* Miller) является Северо-Восточная Азия; в ее пределах на начальных этапах кайнозоя в палеоген-неогене, позднее – в эпохе плейстоценовых оледенений сформировалась лиственница сибирская (Бобров, 1972; Маскаев, 1984). В структуре горной лесостепи сообщества травяных лиственничников имеют ряд особенностей, подтверждающих их реликтовость. Рассмотрению именно этого феномена в структуре реликтового лесостепного ландшафта ЮС в исторической ретроспективе посвящена данная работа.

Цель исследования – выявление, раскрытие и описание реликтовых сообществ в структуре растительности горной лесостепи ЮС

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе реализован вероятностный сценарий формирования реликтовой лесостепи Южной Сибири. Это показано на эталонах филоценогенеза, включающих эцезис реликтовых кустарниковых группировок в сочетании с процессами инкубации и декубации древесных (саванноидно-лесных) сообществ до аналогов древней лесостепи в современной архитектуре лесостепных ландшафтов Сибири. Особенно четко данный феномен удалось проследить в последовательной реконструкции пралесостепных комплексов от тувинского шибляка – реликтовых кустарниковых (спирейно-мелколистножи-

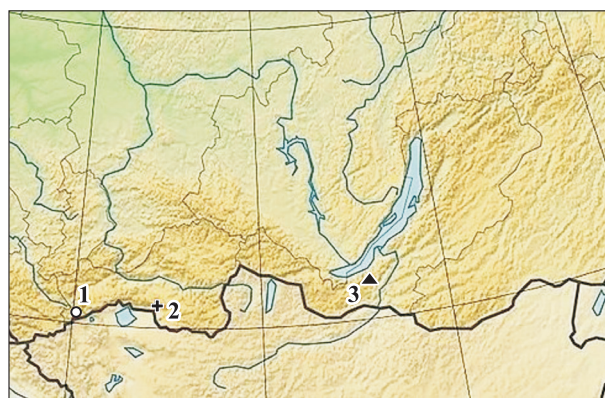


Рис. 1. Местонахождения реликтовых травяных, травяно-кустарниковых лиственничников горной лесостепи Южной Сибири.

Лиственничник: 1 – разнотравно-ирисово-осоковый, 2 – мелколистножимолостно-гмелинополынный, 3 – стоповидно-осоково-сибирскочиевый.

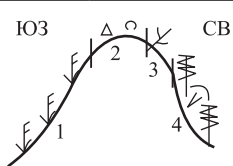
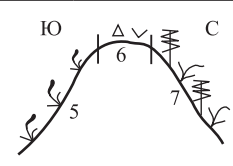
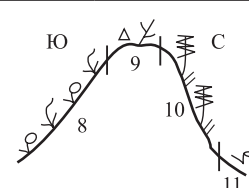
молостных) зарослей до редкостойных лесостепных комплексов хр. Танну-Ола. Реликтовые комплексы горной экспозиционной лиственничной лесостепи были исследованы в предгорьях хребтов Северо-Чуйский на Алтае, Восточный Танну-Ола в Туве и Малый Хамар-Дабан в Забайкалье (рис. 1).

Исследования растительности лесостепных ландшафтов основывались на общепринятых методах (Полевая геоботаника, 1964). Описания растительных сообществ степей, лугов и кустарниковых группировок проводились на пробных площадях размером 10 × 10 м; если площади фитоценозов были менее 100 м², то они описывались в границах своих контуров. При характеристике лесных фитоценозов использовались площадки размером 20 × 20 м, в некоторых случаях при протяженных контурах на трансектах – 20 × 10 м. Обилие видов дано по шкале Друде. Латинские названия растений приводятся по «Флоре Сибири» (1987–1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе многолетних исследований растительности лесостепного пояса в горах ЮС, от Алтая до Селенгинской Даурии в Забайкалье (Намзалов и др., 2012; Namzalov et al., 2012; Намзалов, 2015; Namzalov, Dubrovsky, 2020) описаны оригинальные сообщества лиственничников в составе горной лесостепи, которые, по нашим представлениям, указывают на разновременное проявление реликтовости в структуре лесостепного ландшафта (Сукачев, 1972). Рассмотрим

Таблица 1. Сложение сообществ реликтовых лиственничников в ландшафтах горной лесостепи Южной Сибири на различных временных стадиях кайнозоя

Плиоцен, 3.5–0.8 млн лет Тува, хр. Западный Танну-Ола		Плейстоцен, 250–120 до 50 тыс. лет Забайкалье, хр. Хамар-Дабан		Голоцен (ксеротермические фазы), 7–5 тыс. лет и до современности Алтай, хр. Северо-Чуйский	
Условия теплообеспеченности					
термофильные		криофильные		микротермные	
Схема горной экспозиционной лесостепи					
					
Ассоциация	Индикаторные виды	Ассоциация	Индикаторные виды	Ассоциация	Индикаторные виды
Листвен- ничник мелколистно- жимолостно- гмелино- полюнный	Жимолость мелколистная, кизильник крупноплодный, спирея зверобое- листная, полынь Гмелина (<i>Artemisia gmelinii</i> Weber ex Stechm.)	Листвен- ничник разнотравно- стоповидно- осоково- сибирско- чиевый	Чий сибирский (<i>Achnatherum sibiricum</i> (L.) Keng ex Tzvelev), осока стоповидная (<i>Carex pediformis</i> C. A. Mey.), овсяница сибирская (<i>Festuca sibirica</i> Hack. ex Boiss.), полынь замещающая (<i>A. commutata</i> Besser), овсец алтайский (<i>Helictotrichon altaicum</i> Tzvelev)	Листвен- ничник разнотравно- ирисово- большехвосто- осоковый	Спирея средняя (<i>Spiraea media</i> Schmidt), кизильник черноплодный (<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blytt), ирис русский (<i>Iris ruthenica</i> Ker Gawl.), осока большехвостая (<i>C. macroura</i> Meinsh.), истод гибридный (<i>Polygala hybrida</i> DC.)

Примечание. Фитоценозы в схемах экспозиционной лесостепи: 1 – полынно-типчаковые степи; 2 – петрофитные разнотравные степи; 3 – заросли кустарников; 4 – лиственничник жимолостно-гмелинополюнный; 5 – тонконогово-мятликовые степи; 6 – каменистые низкотравные степи; 7 – лиственничник стоповидноосоково-сибирско-чиевый с овсецом алтайским; 8 – разнотравно-дерновиннозлаковые степи; 9 – петрофитные кустарники приопушечные; 10 – лиственничник ирисово-большехвостосококовый; 11 – богаторазнотравные луговые степи.

особенности их видового состава и внутриценотической организации (табл. 1, 2). Древнейшим фитоценозом в структуре растительного покрова горной лесостепи ЮОС является лиственничник кустарниково-травяной с оригинальной синузией мезотермных кустарников – жимолости мелколистной (*Lonicera microphylla* Willd. ex Schult.), кизильника крупноплодного (*Cotoneaster megalocarpus* Popov), спиреи зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia* L.). Именно участие этих самобытных реликтовых видов флоры нагорных ксерофитов Средней Азии (Памира, Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау) дает нам основание относить данное сообщество к реликтам плиоценового этапа формирования пралесостепи в горах ЮОС (рис. 2, табл. 1).

В конце третичного периода, в термофильных условиях плиоцена формируются прале-

состепные комплексы – древнейшие аналоги современной лесостепи. Они сформировались в условиях термически благоприятных и достаточного увлажнения, имели саванноидный облик (Синицин, 1962). Внутриландшафтная дифференциация растительности шла по пути развития полидоминантных кустарниковых зарослей в мезоложбинах и на более увлажненных экспозициях склонов. Причем, в этих комплексах, сложенных различными кустарниками и травянистыми растениями, участие древесных форм было фрагментарным. Эту компоненту слагали светлохвойные и лиственные породы (виды из родов сосна (*Pinus* L.), лиственница, вяз (*Ulmus* L.), береза (*Betula* L.). Однако в структуре ценозов роль бореальных видов была незначительной в сравнении с теплолюбивыми нагорно-азиатскими элементами (Соболевская,

Таблица 2. Фитоценотическая характеристика реликтовых лиственничников Тувы, Алтая и Забайкалья

Вид растений	Лиственничник		
	мелколистно- жимолостно- гмелинопопынный	стоповидноосоково- сибирскоchieвый	разнотравно- ирисово-осоковый
	Хр. Восточный Танну-Ола, предгорья южного макросклона, долина Хорлеты. Склон северо- восточ- ной экспозиции (1500.0 м н. у. м.), 50°24'37" с. ш., 94°42'19" в. д.	Хр. Малый Хамар- Дабан, выступ краевой гряды по правобережью долины р. Инзагатуй. Склон северной экспозиции гряды (1036.0 м н. у. м.), 50°88'12" с. ш., 105°70'13" в. д.	Хр. Северо-Чуйский. Склон северо- западной экспозиции, предгорья Курайской котловины, долина Тюте (1570.0 м н. у. м.), 50°12'40" с. ш., 87°54'18" в. д.
	Сомкнутость		
	0.4	0.5	0.6
	Номер описания, дата		
	1, 09.08.2008 г.	20, 15.07.2009 г.	35, 21.07.1982 г.
	1	2	3
Деревья			
Лиственница сибирская	cop2	cop2	cop2–3
Береза повислая (<i>Betula pendula</i> Roth.)	–	–	sp–sol
Кустарники			
Жимолость мелколистная	cop1	–	–
Кизильник крупноплодный	sp–sol	–	–
К. черноплодный	–	sol	sp
Спирея зверобоелистная	sol	–	–
С. средняя	sp	–	sp
Барбарис сибирский (<i>Berberis sibirica</i> Pall.)	sol	–	–
Шиповник иглистый (<i>Rosa acicularis</i> Lindl.)	sp	sol	sp
Полукустарнички			
Полынь Гмелина	sp–cop	sol	–
П. холодная (<i>A. frigida</i> Willd.)	sol	–	–
Злаки и осоки			
Лук торчащий (<i>Allium strictum</i> Schrad.)	–	sol	–
Чий сибирский	–	sp–cop	sp
Овсец Шелля (<i>Avenula hookeri</i> (Scribner) J. Holub)	sp–cop	sp	sp
О. алтайский	–	sp	sp–sol
Мятлик дубравный (<i>Poa nemoralis</i> L.)	sp	sp	sp
М. сибирский (<i>P. sibirica</i> Roshev.)	sol	sp–sol	sp
М. сизый (<i>P. glauca</i> Schkuhr)	–	sp	sol–sp
Тонконог крупноцветковый (<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.)	sp	–	sp
Овсяница сибирская	–	sp–cop	–
О. овечья (<i>F. ovina</i> L.)	–	sp	sp
О. валлисая (<i>F. valesiaca</i> Gaudin)	sol	–	–
Пырейник собачий (<i>Elymus caninus</i> L.)	sol	–	sp
Осока стоповидная	cop1	sp–cop	sol
О. большехвостая	–	–	cop1

Окончание табл. 2

1	2	3	4
Разнотравье			
Ветреница лесная (<i>Anemone sylvestris</i> L.)	—	sol	sp
Прострел восточно-сибирский (<i>Pulsatilla flavescens</i> (Zucc.) Juz.)	—	sol	sp
П. Турчанинова (<i>P. turczaninowii</i> Krylov & Serg.)	—	un	—
Княжик сибирский (<i>Atragene sibirica</i> L.)	sp	—	sp
Лилия саранка (<i>Lilium pilosiusculum</i> (Freyn) Misch.)	sol	—	sp
Ирис русский	—	sol	sp-cop
Борец бородатый (<i>Aconitum barbatum</i> Pers.)	—	—	sp
Земляника восточная (<i>Fragaria orientalis</i> Losinsk.)	—	sol	—
З. зеленая (<i>F. viridis</i> Weston)	—	—	sp
Горошек многостебельный (<i>Vicia multicaulis</i> Ledeb.)	—	sp	sp
Остролодочник шишковидный (<i>Oxytropis strobilacea</i> Bunge)	sol	—	—
Астрагал приподнимающийся (<i>Astragalus adsurgens</i> Pall.)	sp	sp	sp
Василисник малый (<i>Thalictrum minus</i> L.)	sol	—	sp
В. вонючий (<i>T. foetidum</i> L.)	—	sol	—
Володушка многожилковая (<i>Bupleurum multinerve</i> DC.)	sp-sol	—	sp
Ясколка полевая (<i>Cerastium arvense</i> L.)	sol	sp	sp
Схизонепета многонадрезанная (<i>Schizonepeta multifida</i> (L.) Briq.)	—	sol	sp
Сныть альпийская (<i>Aegopodium alpestre</i> Ledeb.)	sol	—	sp
Молочай острый (<i>Euphorbia discolor</i> Ledeb.)	sol	sp	sp
Подмаренник настоящий (<i>Galium verum</i> L.)	—	sol	sp
П. северный (<i>G. boreale</i> L.)	sp	sp	sp
Лапчатка шелковая (<i>Potentilla sericea</i> L.)	sol	—	sol
Полынь шелковистая (<i>Artemisia sericea</i> Weber ex Stechm.)	sp	—	sp
П. широколистная (<i>A. latifolia</i> Ledeb.)	sol	sol	sp
П. рассеченная (<i>A. laciniata</i> Willd.)	—	sol	sp
П. замещающая	—	sp	sp
Хризантема Завадского (<i>Chrysanthemum zawadskii</i> Herbach)	—	sol	—
Патриния сибирская (<i>Patrinia sibirica</i> (L.) Juss.)	—	sol	—
Эдельвейс бледно-желтый (<i>Leontopodium ochroleucum</i> Beauverd)	sol	sol	—
Астра альпийская (<i>Aster alpinus</i> L.)	sp	sol	sp

1958). Особенно была значима их роль в составе кустарникового яруса лесных сообществ (Зари-пов, 2006). В целом становление лесов древней лесостепи, очевидно, происходило в результате инвазии (или преобладания противоположно-го процесса – внедрения кустарников в лесные

ценозы) древесных растений в петролитогенные группировки древних средиземноморских семи-аридных типов – кустарниковых, кустарниково-травяных (Камелин, 1995).

В результате процессов инкубации – де-кубации древесного яруса в кустарниковых

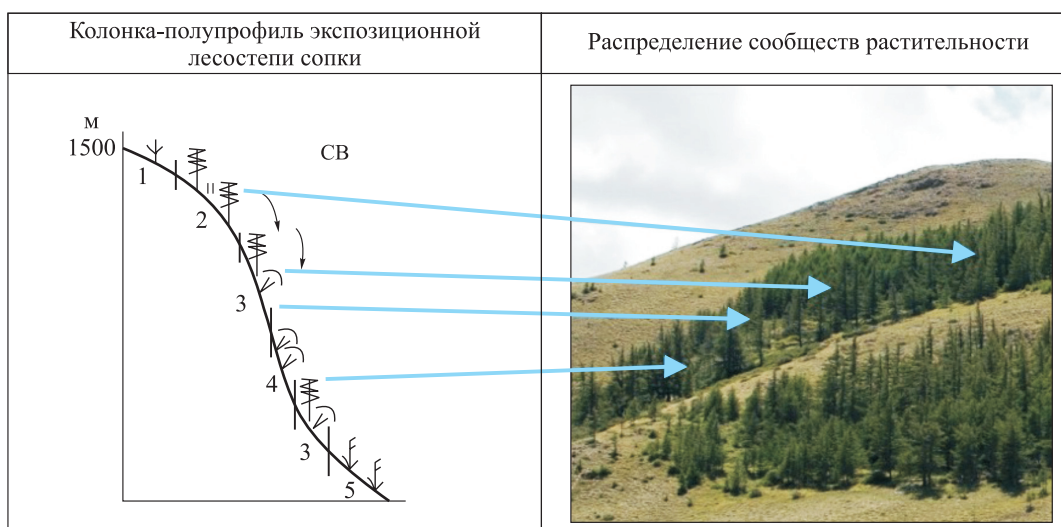


Рис. 2. Формирование реликтового лиственничника жимолостно-гмелинопопынного в горной лесостепи хр. Восточный Танну-Ола. Инвазия (эцезис, по F. Clements) лиственницы сибирской в сообщество зарослей ксероморфных листопадных кустарников – шибляка тувинского.

Фитоценозы: 1 – кустарниково-разнотравная опушечная степь, 2 – лиственничник разнотравно-злаковый, 3 – лиственничник жимолостно-гмелинопопынный, 4 – заросли петрофитного шибляка тувинского в понижениях мезорельефа с выходами коренных пород, 5 – разнотравно-мятликовая дерновинно-злаковая степь.

группировках складывались лесные сообщества древней лесостепи (Сочава, 1930). Подобные филоценогенетические процессы при формирования реликтовых комплексов в растительности отмечал В. Б. Сочава (1964, с. 12): «Сообщества, ярусы и синузии в рамках типа растительности тесно связаны друг с другом. Эта связь проявляется в смене во времени (спонтанно и под влиянием человека) одного типа сообщества другим (лесного – кустарниковым, лугово-болотным и пр.), в явлениях инкубации и декумбации ярусов, смежного развития синузий, в развитии одних и тех же или очень близких по структуре синузий в различных ассоциациях и формациях, в наличии специфичных для типа растительности преобладающих видов и в других подобных проявлениях».

Современный аналог реликтового лиственничника нами отмечен в долине Хорлеты в предгорьях южного макросклона хр. Восточный Танну-Ола (см. табл. 2). Это лиственничник жимолостно-гмелинопопынный, сообщество было описано на склоне северо-восточной экспозиции каменистой гряды (см. табл. 1). Видовой состав лесного фитоценоза характеризуется оригинальным комплексом, сложным из видов кустарников нагорно-азиатского флористического комплекса древнего средиземноморья – жимолость мелколистная, кизильник крупноплодный, спирея зверобоелистная, можжевельник казацкий

(*Juniperus sabina* L.), чий сибирский, полынь Гмелина и др. (Голоскоков, 1984).

В ходе полевых исследований нам удалось выявить этапы ценогенеза реликтового лиственничника, представляющего собой определенные стадии в развитии сообщества в структуре лесостепного комплекса. Формирование реликтового ценокомплекса (от первичных группировок до развитого ценоза) *Lariceta sibirica* начинается с процесса инвазии-эцезиса диаспор лиственницы в сообщество реликтового кустарникового петрофитона – зарослей ксероморфных листопадных кустарников (шибляка тувинского), сложенных сочетанием нагорно-азиатских элементов древнего средиземья с доминированием жимолости мелколистной.

Процессы инвазии имели и противоположные тенденции – внедрение кустарников в лесные ценозы, однако их роль была значительно слабее выражена. Это связано с тем, что плотный травяно-кустарниковый ярус сомкнутых лиственничников давало мало шансов для внедрения кустарников под полог лесного сообщества (см. табл. 1, рис. 2).

В отличие от этого явления инкубации, внедрение видов древесного яруса в кустарниковые группировки складывалось более интенсивно, способствуя формированию самобытных лесных сообществ древней лесостепи. Современный аналог реликтового лиственничника нами

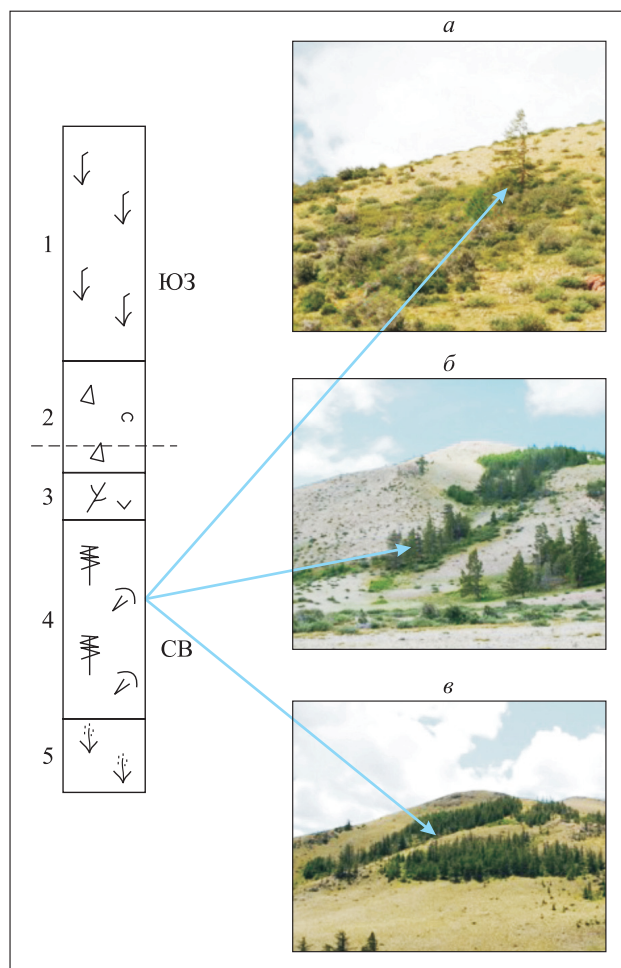


Рис. 3. Пространственная организация горной лесостепи и стадии формирования сообществ реликтового лиственничника (хр. Восточный Танну-Ола, южный макросклон, урочище Хорлеты).

Фитоценозы на трансекте: 1 – полынно-типчаковые степи, 2 – петрофитные разнотравные степи, 3 – заросли кустарников, 4 – лиственничник мелколистножимолостно-гмелинополюнный, 5 – разнотравно-мятликовые степи. Стадии формирования реликтового лиственничника: а – единичные инвазии лиственниц (эцезис, по F. Clements) по периферии зарослей кустарников, б – инкубация древесного яруса из лиственницы сибирской на сообщества шибляка (заросли петрофитных ксероморфных кустарников), в – лиственничник мелколистножимолостно-гмелинополюнный – результат инкубации.

отмечен в долине р. Хорлеты в предгорьях хр. Восточный Танну-Ола (Намзалов и др., 2016). Процесс становления пралесостепных комплексов в результате инкубации (наложения) яруса лиственницы на кустарниковые заросли шибляка тувинского с образованием лиственничника кустарникового показан на рис. 3.

Важно отметить, что в видовом составе лиственничника мелколистножимолостно-гмелинополюнного, в особенности его кустарникового яруса, роль типично бореальных видов, таких как спирея средняя, шиповник иглистый,

а также монтанный южно-сибирский барбарис сибирский и др., была незначительной в сравнении с характерными элементами семиаридных флороценофитов (шибляка, фриганоидов) Древнего Средиземья (Хакимов, 1977; Камелин, 1995, 2005; Зарипов, 2006).

Видовой состав лесного фитоценоза характеризуется оригинальным сочетанием элементов, сложенных видами кустарников флористического комплекса горной Средней Азии – жимолостью мелколистной, кизильником крупноплодным, спиреей зверобоелистной, можжевельником казацким, а также чием сибирским, полынью Гмелина и др. (Голоскоков, 1984). Среди них особенно значимо в филогенетическом отношении участие в составе кустарникового яруса сообщества жимолости мелколистной – элемента алтае-джунгаро-тянь-шанского реликтового флороценофита нагорно-азитских кустарников (Камелин, 2005). Жимолость мелколистная относится к особой и наиболее древней подсекции *Purpurascens* Rehd. прямостоячих жимолостей секции *Isaka* Rehd., сформировавшейся в палеогене, к которой также относится самобытный вид жимолость тангутская (*Lonicera tangutica* Maxim.), распространенный в Западном Китае – провинция Ганьсу (Рябова, 1980).

Остальные сопутствующие виды кустарников реликтового лиственничника составляют кизильник крупноплодный, таволга зверобоелистная и можжевельник ложноказацкий, составляющие характерный флороценокомплекс растительности нагорных ксерофитов Памира, а также джунгаро-тянь-шанского шибляка (Агаханянц, 1966; Зарипов, 2006).

В четвертичном периоде события развивались при преобладающем воздействии ледовых покровов как на равнинах, так и в горах, что выразилось в криофилизации природных условий в плейстоцене (Величко, 1973). Плейстоценовая криофилизация внесла существенные коррективы в структуру сообществ лиственничников, выпали многие виды, генетически связанные с термофильной флорой горной Средней Азии. В результате криоаридизации преимущество в экосистемах получают травянистые поликарпики и при этом особенно дерновинные злаки и короткокорневищные розеточные биоморфы. По сути, виды из этих групп составили основу господствующих синузий как в степях, так и в травяных лиственничниках.

В отличие от тувинской, горная лесостепь Забайкалья в составе своей лесной компоненты имеет оригинальные сообщества, диагности-

рующие криоаридные этапы ее становления, в частности в плейстоцене. Это способствовало процессам криоморфогенеза видов растений и сообществ в перигляциальных условиях как горных ледников и фирновых полей, так и в результате воздействия охлаждающего влияния Байкальского ледоема. Адаптивный морфогенез в условиях холодного и умеренно-увлажненного климата начальных этапов плейстоцена на протяжении более 200 тыс. лет способствовал выработке особых типов экобиоморф – короткокорневищных, розеточных и дерновинных травянистых поликарпиков (Борисова, 1961). Именно с этими этапами филогенеза связано формирование холодной перигляциальной лесостепи Забайкалья с преобладанием гемибореальных травянистых лиственничников с чием сибирским, овсецом алтайским, осокой стоповидной – индикаторов криофитной лесостепи плейстоцена (Крашенинников, 1958).

Перигляциальная лесостепь в понимании И. М. Крашенинникова (1937) – это ландшафт с чередованием степей, сосновых и лиственничных лесов. В составе этих степей, а также под пологом лесных сообществ основную роль играли не ковыли, а овсец и «многочисленные выходцы из Восточной Сибири и Северной Монголии». Основным очагом развития холодных континентальных степей и светлохвойных лесов плейстоценовой лесостепи он рассматривал территорию между Вилуем на севере и Хангаем (Северная Монголия) на юге. Именно на юге Восточной Сибири, в области Байкало-Хангайского горного сооружения, до настоящего времени сохранились ландшафтные аналоги плейстоценовой лесостепи.

А. В. Кумина (1963) овсец пустынный (в горах – овсец алтайский) относил к числу наиболее характерных видов лесостепной генетической группы, связанной по происхождению с плейстоценом. Входящий в состав лесного сообщества – лиственничника разнотравно-стоповидноосоково-сибирскоchieвого – в экспозиционной лесостепи Селенгинской Даурии в урочище Инзагатуй в предгорьях хр. Малый Хамар-Дабан овсец алтайский является реликтовым (Намзалов и др., 2009). Таким образом, на данном примере оригинального ценофлористического комплекса травяного лиственничного леса с участием овсеца алтайского, чия сибирского и полыни замещающей подтверждают самобытность растительности Забайкалья в глубине «древнего темени Азии», куда относятся горы и долины Забайкалья как части древней Ангариды (см. табл. 2, рис. 4).



Рис. 4. Холодная лиственничная лесостепь на очаговых мерзлотных ландшафтах в предгорьях хр. Хамар-Дабан.

В голоцене, по мере дегляциации горных ледников и становления относительно теплого и умеренного климата голоцена (от ксеротермических эпох до современности) проходит этап исторического становления современной горной лесостепи в условиях полугумидного климатического режима ЮС (Огуреева, 1980; Назимова и др., 1981). В качестве эталона типичной лесостепи взят участок экспозиционной лиственничной лесостепи в Центральном Алтае (см. рис. 1). Модельный фитоценоз – лиственничник разнотравно-ирисово-осоковый – отличается богатством видового состава травянистых растений наряду с хорошо развитым подлеском из характерных кустарников – спиреи средней, кизильника черноплодного, шиповника иглистого, жимолости алтайской (*Lonicera altaica* Pall.), караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.), курильского чая кустарникового (*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz) и др. (Шоба, 1985).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характерная особенность типичной лесостепи – формирование опушки, состоящей как из кустарников лесного сообщества, так и с включением ряда специфических видов-мезоксерофитов и ксерофитов степного флористического комплекса, таких как карагана карликовая (*Caragana pygmaea* (L.) DC.), тонконог крупноцветковый, лук торчащий, вероника седая (*Veronica incana* L.), лапчатка пижмолистная (*Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schltdl.), схизонепета многонадрезанная, козелец лучистый (*Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb.) и др., которые постепенно, через ряд переходных группировок, контактируют со степными сообществами более инсолируемых склонов лесостепи.

Таковы важнейшие этапы формирования лиственничной лесостепи в горах ЮС и особенности лесных сообществ в ее структуре (см. табл. 2).

В целом в лиственничных лесах лесостепного пояса Центрального Алтая очень слабы позиции типично таежных видов (Ермаков, 2003). Их формирование началось в условиях ксеротермического голоцена и продолжается в настоящее время, это процессы крио- и мезоксерофитизации травяных и лесных сообществ, развитие флористических комплексов луговых степей и гемибореальных лесов горной лесостепи от Алтая до Забайкалья.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (№ 15-44-04112p_Сибирь_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаханянц О. Е. Основные проблемы физической географии Памира. Ч. II. Душанбе: Дониш, 1966. 245 с.
- Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 96 с.
- Борисова И. В. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 13. С. 54–132.
- Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 248 с.
- Голоскоков В. П. Флора Джунгарского Алатау: (конспект и анализ). Алма-Ата: Наука, 1984. 224 с.
- Ермаков Н. Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
- Зарипов Р. Г. Саванноидные сообщества редколесий *Grataegus pontica* и *Pistacia vera* на фоне злаков *Hordeum bulbosum* и *Elytrigia trichophora* как уникальный и ценный объект природы гор Западного Тянь-Шаня // Проблемы биологии растений: Материалы Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. В. В. Письякуовой, Санкт-Петербург, 22–24 ноября 2006 г. СПб: ТЕССА, 2006. С. 63–68.
- Камелин Р. В. Восточно-древнесредиземноморские мезоксерофильные и ксерофильные листопадные леса, редколесья и кустарники (шибляк) // Листопадные ксерофильные леса, редколесья и кустарники. СПб., 1995. С. 26–45. – (Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова РАН; Вып. 17).
- Камелин Р. В. Краткий очерк природных условий и растительного покрова Алтайской горной страны // Флора Алтая. Барнаул: АзБука, 2005. Т. 1. С. 22–97.
- Красноборов И. М. О «тундростепях» на юге Сибири // Растительный покров высокогорий. Л. Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 131–137.
- Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. бот. 1937. № 4. С. 16–45.
- Крашенинников И. М. Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразийских групп полыней подрода *Euartemisia* // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 3. С. 62–138.
- Куминова А. В. Телецкий рефугиум третичной растительности // Изв. Вост.-Сиб. филиала АН СССР. Иркутск: Вост.-Сиб. фил. АН СССР, 1957. Т. 2. С. 104–108.
- Куминова А. В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 4. С. 438–464.
- Маскаев Ю. М. Западные лиственницы в кайнозое // История растительного покрова Северной Азии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. С. 56–82.
- Назимова Д. И., Молокова Н. И., Джансеитов К. К. Высотная поясность и климат в горах Южной Сибири // Геогр. и природ. Ресурсы. 1981. № 2. С. 68–78.
- Намзалов Б. Б. Концепция «реликтов» в геоботанике: история вопроса и современные подходы // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (7). С. 1799–1804.
- Намзалов Б. Б. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск: Акад. изд-во «ГЕО», 2015. 294 с.
- 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 // Арид. экосист. 2012. Т. 18. № 2 (51). С. 17–27.
- Намзалов Б. Б., Алымбаева Ж. Б., Чимитов Д. Г., Бальжинова С. Ч., Намзалов М. Б.-Ц. Об исходной лесной ценогенетической природе овсеца алтайского (*Helictotrichon altaicum* Tszvelev): факты и размышления (на примере сообществ Байкальской Сибири) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы VIII Междунар. науч.-практ. конф., Барнаул, 19–22 октября 2009 г. Барнаул: АРТИКА, 2009. С. 227–232.
- Намзалов Б. Б., Банаева С. Ч., Намзалов М. Б.-Ц., Алымбаева Ж. Б. О реликтовых лиственничниках горной лесостепи Южной Сибири // Экосистемы Центральной Азии: исследование, сохранение, рациональное использование: Материалы XIII Убсунурского Междунар. симпозиума, Кызыл, 4–7 июля 2016 г. Кызыл: Тув. гос. ун-т, 2016. С. 51–56.
- Огуреева Г. Н. Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980. 186 с.
- Полевая геоботаника / Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. 530 с.
- Рябова Н. В. Жимолость. Итоги интродукции в Москве. М.: Наука, 1980. 160 с.
- Синицин В. М. Палеогеография Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 267 с.
- 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. Т. 3. С. 249–315.
- Сочава В. Б. К фитоценологии темновойного леса // Журн. Рус. бот. об-ва. 1930. Т. 15. № 1–2. С. 7–41.
- Сочава В. Б. Макет новой карты растительности мира // Геоботаническое картографирование. М.; Л.: Наука, 1964. С. 3–16.

- Сукачев В. Н. Основы лесной геоботаники. Вид и ареал в их взаимоотношении // Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. Т. 1. С. 146–154.
- Флора Сибири / под. ред. Л. И. Малышева. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987–1997. Т. 1–13.
- Хакимов О. *Physochlaina altaica* Е. Korot. в бассейне рек Шихимардан и Сох // Дикорастущие лекарственные растения Узбекистана и их ресурсы. Ташкент: ФАН, 1977. С. 59–64.
- Шоба В. А. Растительность горной лесостепи Центрального Алтая // Геогр. и природ. ресурсы. 1985. № 1. С. 76–82.
- Эбель А. Л. Флора северо-западной части Алтае-Саянской провинции: состав, структура, происхождение, антропогенная трансформация: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01. Томск: Нац. иссл. Том. гос. ун-т, 2011. 39 с.
- Namzalov B., Dubrovsky N. About relict larches of mountain forest steppe of South Siberia // BIO Web Conf. Int. Conf. "Plant Diversity: Status, Trends, Conservation Concept". 2020. V. 24. Article Number 00060. 6 p.
- Namzalov B. B., Kholboeva S. A., Korolyuk A. Yu., Baskhaeva T. G., Tsyrenova M. G., Mongush A. M. Features of structure in zonal forest-steppe ecotone of South Siberia and Central Asia // Arid ecosyst. 2012. V. 2. Iss. 2. P. 78–85 (Original Rus. text © B. B. Namzalov, S. A. Kholboeva, A. Yu. Korolyuk, T. G. Baskhaeva, M. G. Tsirenova, A. M. Mongush, 2012, publ. in Aridnye ekosistemy. 2012. V. 18. N. 2 (51). P. 18–28).

FEATURES OF SPATIAL STRUCTURE AND CENOGENESIS RELICT LARCH FORESTS OF THE MOUNTAIN FOREST-STEPPE OF SOUTHERN SIBERIA

B.-Ts. B. Namzalov^{1, 2}, A. M. Samdan³, L. V. Budazhapov², M. B.-Ts. Namzalov¹

¹ Banzarov Buryat State University

Smolin str., 24a, Ulan-Ude, Republic of Buryatia, 670045 Russian Federation

² Buryat Scientific Research Institute of Agriculture

Tret'yakov str., 25z, Ulan-Ude, Republic of Buryatia, 670045 Russian Federation

³ Tuva State University

Lenin str., 36, Kyzyl, Republic of Tyva, 667000 Russian Federation

E-mail: namzalov@rambler.ru, andrejsamdan@yandex.ru, nitrolu@mail.ru, namzmax@gmail.com

The article provides original information about relict phenomena in the structure of the forest component of the mountain forest-steppe of Southern Siberia (SS). Larch (Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.)) shrub-grass forests are characteristic element of vegetation in the forest-steppe of the SS. The oldest are the Pliocene, the most thermophilic analogues of the modern forest-steppe, noted in the foothills of the Western Tannu-Ola ridge (Horlety) is a small-leaved larch, dwarf-gmelin wormwood with participation in the community of mountain-Asian elements of ancient Middle-earth. It is important to note that in the species composition of the relict larch forest, the role of characteristic boreal species such as spirea (*Spiraea media* Schmidt), prickly wild rose (*Rosa acicularis* Lindl.) is insignificant in comparison with typical elements of semiarid florocenotypes of the Ancient Middle Earth. Among them, participation in the shrub layer of the small-leaved honeysuckle community, an element of the Altai-Dzhungar-Tien Shan relict florocenotype of highland Asian shrubs, is especially significant in phylogenetic terms. In the conditions of Western Transbaikalia, in the spurs of the ridge Malyi Khamar-Daban (Inzagatuy tract) describes the relict larch forest with the participation of characteristic species of the periglacial Pleistocene complex. In the Quaternary period – especially the xerothermic phases of the Holocene, as mountains deglaciate and a relatively warm and temperate climate develops, conditions are created for the formation of a modern mountain forest-steppe in the conditions of the semi-humid climatic regime of the SS. For example, forb-iris-sedge larch, characterized by a rich species composition of herbaceous plants, along with a well-developed undergrowth. This is expressed in the processes of mesoxerophytization of vegetation with the development of floristic complexes of meadow steppes and hemiboreal forests in the structure of phytocenocomplexes of mountain exposure forest-steppe from Altai to Transbaikalia.

Keywords: plant species, phytocenocomplexes, hemiboreal forests, mountain forest steppe, Altai, Transbaikalia.

How to cite: Namzalov B.-Ts. B., Samdan A. M., Budazhapov L. V., Namzalov M. B.-Ts. Features of spatial structure and cenogenesis relict larch forests of the mountain forest-steppe of Southern Siberia // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 3–12 (in Russian with English abstract and references).