

Тундровые и степные участки высокогорных котловин Алтая: особенности растительного и почвенного покрова, их термический режим

К. В. ЧИСТЯКОВ¹, М. И. АМОСОВ¹, Ю. Н. КУРОЧКИН¹, С. Н. ЛЕСОВАЯ¹, И. И. СТРЕЛКОВ¹, Г. А. ТЮСОВ^{1, 2}

¹Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7-9
E-mail: k.chistyakov@spbu.ru

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2
E-mail: tyusov@binran.ru

Статья поступила 09.10.2020

После доработки 08.12.2020

Принята к печати 10.12.2020

АННОТАЦИЯ

Сочетания степных и тундровых участков в высокогорных котловинах Алтая – Бертекской и Хиндиктигхольской – рассмотрены с точки зрения верификации гипотезы о существовании тундростепей на севере Евразии во время максимума последнего оледенения и их современных ландшафтов-аналогов. Представлены данные о разнообразии почвенно-растительного покрова высокогорных котловин Алтая и выявлены причинно-следственные связи, обуславливающие пространственную дифференциацию природных комплексов. Исследован термический режим на участках с преобладанием степной и ерниковой растительности. Доказана взаимосвязь между дифференциацией почвенно-растительного покрова и различиями в микроклимате и глубине залегания многолетней мерзлоты.

Ключевые слова: высокогорья, Алтай, тундра, степь, микроклимат, мерзлота.

К характерным особенностям Алтайской горной страны относится наличие внутригорных котловин, расположенных на разных высотных уровнях, в том числе выше верхней границы леса. К таким котловинам относятся Бертекская, Джулукульская и Хиндиктигхольская, приуроченные к высотному интервалу от 2200 до 2500 м над уровнем моря (ур. м.) В них представлена как степная, так и тундровая растительность [Самойлова и др., 2003; Чистяков и др., 2019], распространены многолетнемерзлые грунты. Наличие тун-

дровых сообществ отличает эти территории от ближайших к ним среднегорных котловин, покрытых степной растительностью. К последним относятся Курайская и Чуйская котловины (высоты 1500–1600 и 1750–1850 м соответственно). Пояс горной лесостепи лежит в интервале высот между средне- и высокогорными котловинами.

Наши исследования, направленные на выявление закономерностей пространственной дифференциации степных и тундровых участков, проведены в Бертекской и Хиндиктиг-

хольской котловинах, отстоящих друг от друга примерно на 200 км.

Бертекская котловина расположена в южной – пониженной – части плоскогорья Укок, близ границ России с Казахстаном, Китаем и Монголией (рис. 1). С юга котловину ограничивают восточные отроги хр. Южный Алтай (массив Канас), горный массив Табын-Богдо-Ола. Западные склоны хр. Сайлюгем формируют южную и восточную границы котловины. На севере и западе борта котловины образуют невысокие склоны возвышенной части плоскогорья Укок. Общая протяженность территории с запада на восток 50 км, а с севера на юг – около 20 км.

В современном облике данной территории доминируют ледниковые и водно-ледниковые формы рельефа. В центральной части и на западе котловины моренные отложения позднеплейстоценового оледенения создали холмисто-волнистый, местами западинный рельеф. Западины представлены воронкообразными понижениями до 15–25 м, вероятно, термокарстового происхождения [Раковская, 1962]. На востоке котловины ее днище

относительно ровное, сформировано под воздействием водно-ледниковых процессов [Михайлов, 1998]. Котловина оз. Хиндиктиг-Холь находится на западе Тувы, близ горного массива Монгун-Тайга. Днище котловины почти полностью занято одноименным водоемом (урез 2305 м над ур. м.). Общий размер котловины 20 × 13 км. Для территории характерны значительные уклоны, разнообразие экспозиционных и литологических условий.

Высокогорья Алтая характеризуются резко-континентальным климатом с суровой зимой и холодным летом. В зимний период преобладают антициклонические условия.

Наиболее полные данные известны для Бертекской котловины, поскольку в пос. Бертек с 1959 по 1982 г. располагалась метеостанция (см. рис. 1; данные по Бертекской метеостанции приводятся согласно фондовым материалам Западно-Сибирского управления Гидрометслужбы России). Среднегодовая температура воздуха в Бертеке –7,1 °С, температура самого теплого месяца (июль) +9,4 °С. Среднегодовое количество осадков – 200 мм, их большая часть приходится на летние месяцы – 120 мм.

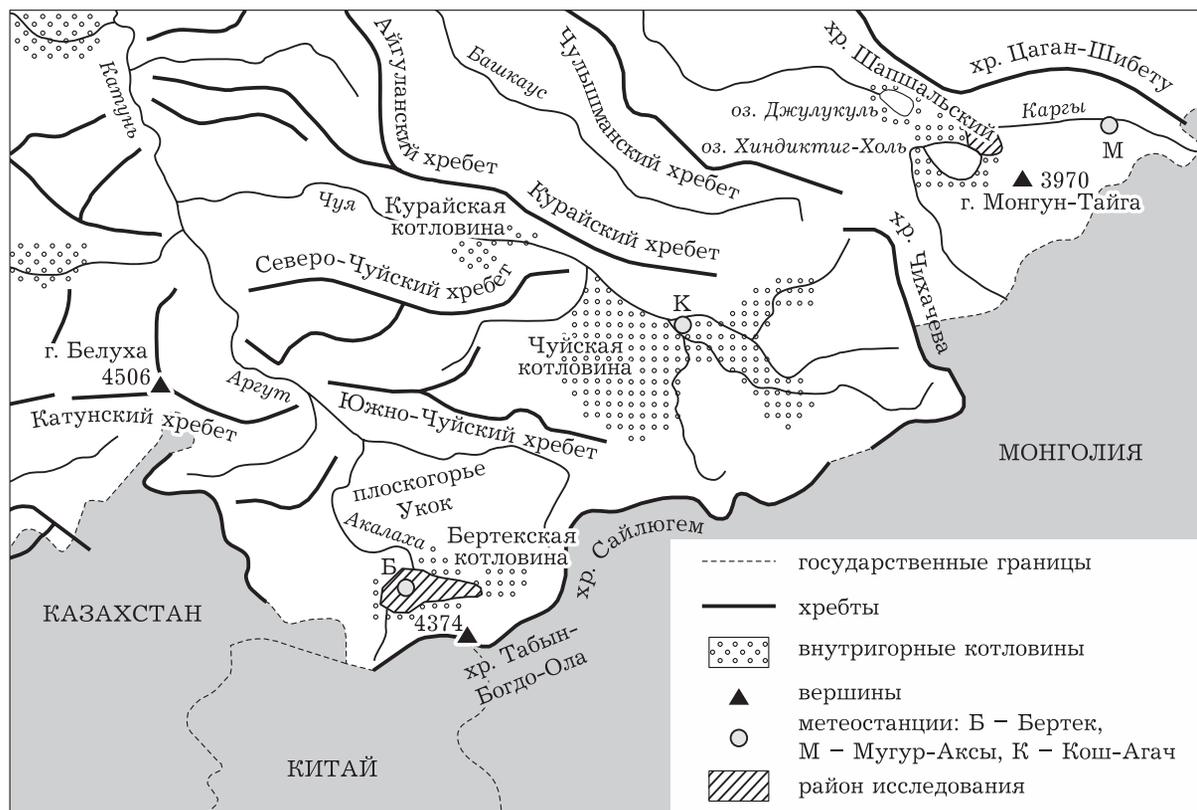


Рис. 1. Карта-схема расположения районов исследования

В Бертекской котловине среднеголетние значения высоты снежного покрова составляют 15 см. Число дней с устойчивым снежным покровом – 176, его разрушение происходит в середине апреля, однако временный снежный покров в 2–3 см может образовываться даже в мае, а снегопады возможны и в летние месяцы [Харламова, 2004].

Согласно ранее опубликованным вычислениям [Чистяков и др., 2019], выполненным для котловины оз. Хиндиктиг-Холь и опирающимся на данные метеостанции Мугур-Аксы (расположена в 37 км от озера на высоте 1850 м над ур. м.), среднегодовая температура вблизи озера –5,6 °С, температура июля +9,6 °С. Годовое количество осадков 179 мм.

Величины коэффициента увлажнения Высоцкого – Иванова (в Бертекской котловине – 0,61, в Хиндиктигхольской – 0,74) свидетельствуют о недостатке атмосферного увлажнения [Чистяков и др., 2019].

При ботанико-географическом и ландшафтном районировании высокогорные котловины Алтая относят к тундростепям [Огуреева, 1980; Куминова и др., 1985; Исаченко, Шляпников, 1989; Самойлова и др., 2003; Макунина, 2018].

Несмотря на то что термин “тундростепь” широко используется в научной литературе, единый понятийный аппарат до сих пор не выработан. В литературе понятие тундростепь трактуется неоднозначно. Тундростепи рассматривают как реликтовые сообщества, сохранившиеся в наиболее подходящих экологических нишах со времен плейстоцена [Куминова, 1960; Юрцев, 1981]. С другой стороны, под горной “тундростепью” понимают различные комплексы и отдельные сообщества, в которых в разной степени сочетаются формации высокогорной тундровой, степной, а также кобрезиевой растительности [Огуреева, 1980; Красноборов, 1986; Намзалов, 2015; Макунина, 2018; Chytry et al., 2018]. Эти участки выделяют также как экотоны – зоны перехода между степью и тундрой [Зибзеев, Седельников, 2010]. Ряд исследователей считают такие территориальные комплексы современными аналогами плейстоценовых перигляциальных экосистем – тундростепей [Chytry et al., 2018].

В последние годы проведены исследования по изучению средообразующих факто-

ров мозаики растительного покрова в районах распространения многолетней мерзлоты. Изучены территории, расположенные как в условиях резко-континентального климата с недостатком атмосферного увлажнения – Якутия [Wang et al., 2016], так и в гумидных регионах – Аляска [Iversen et al., 2015] и север Швеции [Keuper et al., 2017]. Сопоставлены данные о преобладающих в ассоциациях корневых систем кустарниковых или травяных растений с глубиной залегания многолетней мерзлоты. Выявлено, что мощность сезонно-талого слоя мерзлоты под кустарниковой (виды родов *Salix*, *Vaccinium*, *Empetrum*, *Betula* и др.) и травяной, преимущественно злаковой и осоковой, растительностью (виды родов *Calamagrostis*, *Festuca*, *Deschampsia*, *Carex*, *Eriophorum*, *Dupontia*) существенно отличается: от 5–30 до 50–70 см соответственно. Эти исследования показали, что распространения многолетнемерзлых грунтов (различная глубина залегания, пятнистое распространение) и структура растительного покрова взаимосвязаны между собой.

Нами сделано предположение о том, что важную роль в формировании мозаики тундровых и степных участков должны играть микроклиматические различия, в особенности термический режим. Поскольку этот вопрос до настоящего времени не был детально изучен, цель нашего исследования состояла в выявлении особенностей термического режима тундровых и степных участков высокогорных котловин Алтая и в определении системных связей между рельефом, микроклиматом, растительностью, почвами и глубиной залегания многолетнемерзлых грунтов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы легли комплексные исследования растительности, почв и микроклимата, выполненные авторами во время экспедиций 2018 и 2019 гг. Полевые исследования проводились в летний период, когда погодные условия относительно благоприятны для развития растительности, а мощность сезонно-талого слоя грунтов достигает максимума.

Котловины обследованы в ходе полевых пеших маршрутов и детальных описаний растительности и почв, охвативших несколько полигонов. Два полигона располагались рядом

друг с другом к северо-востоку от оз. Хиндиктиг-Холь. В Бертекской котловине полигоны отстояли друг от друга на расстоянии в несколько километров и занимали часть ее днища – в центральной части котловины (район р. Музды-Булак), на востоке (район р. Аргамджи) и на западе (район озер Кальджин-Коль, Укок). Общая площадь исследованной территории составила 20 км² в Хиндиктигхольской котловине и 40 км² – в Бертекской.

На каждом из полигонов закладывалось несколько десятков пробных участков размером 10 × 10 м, где собирались сведения о рельефе и горных породах, проводились детальные описания растительности и почв; в некоторых случаях мы ограничивались описанием растительности (заболоченные участки и др.).

Всего сделано 160 описаний растительности: 50 – в районе оз. Хиндиктиг-Холь и 110 – в Бертекской котловине, собрано более 1500 гербарных образцов растений. Названия видов растений приведены по С. К. Черепанову [1995].

Заложено и описано 130 почвенных разрезов. Для идентификации почвенных горизонтов и определения классификационной принадлежности почв использованы подходы национальной классификации почв [Полевой определитель почв, 2008]. Помимо описания морфогенетических признаков почвенных горизонтов фиксировались глубины массового проникновения корней растений и залегания многолетнемерзлых грунтов.

Вблизи оз. Хиндиктиг-Холь на склоне делювиальной аккумуляции на высоте 34 м над урезом воды нами заложена почвенная траншея длиной 3 м, что позволило исследовать почвы при переходе от тундрового сообщества (ерник с доминированием *Betula rotundifolia* Spach) к степному (*Poa attenuata* Trin., *Helictotrichon altaicum* Tzvelev, *Festuca lenensis* Drobow). В месте расположения траншеи склон имел крутизну 7–9°, экспозиция склона – западно-северо-западная. Траншея была вытянута вдоль простирания рельефа так, что ее верхняя кромка располагалась примерно на одной высоте.

Микроклиматические наблюдения проводились на двух полигонах, один из которых располагался в западной части Бертекской котловины (на высоте 2425 м над ур. м.),

другой – вблизи оз. Хиндиктиг-Холь (2325 м). На каждом из полигонов работали две полевые метеостанции, удаленные друг от друга примерно на 300 м. На каждом полигоне одна метеостанция устанавливалась в травяно-злаковом фитоценозе, вторая – в ернике с доминированием *Betula rotundifolia*. В Хиндиктигхольской котловине обе полевые метеостанции были приурочены к отметке 2325 м над ур. м.; метеостанции в Бертекской котловине располагались в холмисто-моренном районе, поэтому для них были выбраны разные высотные положения: для степного участка – 2427, а для ерникового – 2437 м.

Для определения температур использовались ручные метеоприборы (психрометр Ассмана, коленчатые термометры Саввинова) и автоматические датчики (термовлажностные датчики НОВО, логгеры AZ-88162 и AZ-88182).

Комплекс наблюдений включал градиентные измерения температуры воздуха и почв, а также некоторых иных показателей, не используемых в настоящей статье. Дополнительно на участке с кустарниками регистрировалась температура воздуха под пологом карликовых берез (на высоте 5 см над земной поверхностью) и температура воздуха в опаде березы.

На примыкающих к полевым метеостанциям участках с травяно-злаковой и тундровой растительностью проведена альбедосъемка.

Измерения проводились непрерывно в течение 14 дней по стандартным методикам метеонаблюдений и в стандартные метеорологические сроки, за исключением трех ночных. Автоматические датчики фиксировали показания круглосуточно каждые 15 мин.

Время работы полевых метеостанций: с 15 по 28 июня 2018 г. в Хиндиктигхольской котловине, с 15 по 29 июля 2019 г. – в Бертекской.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика растительных сообществ и почв. В Бертекской котловине значительные пространства занимают выровненные, хорошо дренированные равнинные участки – вершины моренных холмов, древние зандры и др. На них формируются дерново-злаковые сообщества (общее проективное покрытие (ОПП) 70–75 %) с доминиро-

ванием *Poa attenuata* и *P. stepposa* (Krylov) Roshev., характерны *Ptilagrostis mongolica* (Turcz. ex Trin.) Griseb., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Helictotrichon altaicum*, *Artemisia phaeolepis* Krasch., *A. macrantha* Ledeb., *Potentilla evestita* Th. Wolf. В напочвенном покрове встречаются *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale, *Neofuscelia ryssolea* (Ach.) Essl., *Evernia mesomorpha* Nyl. Для супесчаных морен характерны криоаридные почвы, в то время как на суглинистых зандрах преобладают каштановые. На одной из пробных площадок в центре котловины (район р. Музды-Булак) описан солончак; на поверхности выражены трещины усыхания.

Пониженные участки с большим увлажнением заняты разнотравно-кобрезиевыми сообществами (ОПП 90 %) с преобладанием *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori и *K. smirnovii* N. A. Ivanova, типичны *Bistorta major* Gray, *Potentilla exuta* Soják, *P. nivea* L., *Rumex acetosa* L., *Saxifraga hirculus* L., местами с ивой (*Salix caesia* Vill.).

Все склоны мезо- и макроуровня независимо от крутизны и генезиса (склоны термокарстовых понижений, моренных гряд, глубоко врезанных долин рек, бортов котловины в целом) имеют ярко выраженную экспозиционную дифференциацию растительного покрова. Южные склоны покрыты растительностью, схожей с описанными выше дерновинно-злаковыми степями выровненных участков котловины. Склоны северных экспозиций повсеместно заняты ерниками на криоземах. Абсолютным доминантом таких сообществ является *Betula rotundifolia* (до 90 % ПП), характерны *Festuca altaica* Trin., *Kobresia myosuroides*, *Lagotis integrifolia* (Willd.) Schischk., *Hedysarum neglectum* Ledeb., *Pedicularis compacta* Stephan, *Bistorta vivipara* (L.) Gray, местами с *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Spiraea media* Schmidt.

В разных частях Бертекской котловины соотношение степной и ерниковой растительности различно. В центре и на востоке преобладает степная растительность, тогда как ерники занимают небольшие затененные участки склонов. В западной части котловины возрастает доля участков с ерниковой растительностью и формируется тундростепная "мозаика" (мелкоконтурные сочетания) степных и ерниковых участков.

На западе котловины степные участки занимают контрастные холмисто-моренные формы рельефа. Здесь под степной растительностью описаны криоаридные почвы, занимающие крутые склоны долины р. Ак-Алаха. Кроме того, на равнинно-западных участках также под степной растительностью (часто с участием кобрезии) распространены дерново-подбуры.

В Хиндиктигхольской котловине почти нет выровненных участков, поскольку ее нижние уровни заполнены водоемом. Склоны котловины, несмотря на свои литологические и экспозиционные различия, имеют схожий профиль рельефа. Вершины представлены выположенными и слабонаклонными (<5°) поверхностями, покрытыми маломощным элювием. Далее вниз следуют склоны средней крутизны (15–25°) с редкими скальными выходами, перекрытые делювиальным чехлом. Следующий гипсометрический уровень представлен пологими склонами (крутизна 5–12°, редко – менее 3°), перекрытыми мощным чехлом делювия.

В Хиндиктигхольской котловине аналогично, хотя не столь четко, как в Бертекской, просматриваются экспозиционные особенности в структуре растительного покрова. Так, хорошо дренированные южные склоны средней крутизны заняты разнотравно-злаковыми степями на дерново-подбурах (виды родов *Festuca*, *Oxytropis*, *Poa attenuata*, *Helictotrichon altaicum*, *Erigeron krylovii* Serg., *Eritrichium altaicum* Popov). В ряде случаев профили криотурбиррованы. Фрагментарно распространены альпийские (альпинотипные) разнотравные луга, также на дерново-подбурах. Эти участки в основном приурочены к хорошо увлажненным (нивальным) склонам южной экспозиции. Преобладают *Trollius asiaticus* L., *Dracocephalum grandiflorum* L., *Draba sibirica* (Pall.) Thell., *Pulsatilla ambigua* (Turcz. ex Hayek) Juz., *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch.

Склоны северной ориентации заняты ерниковой растительностью на криоземах. Видовой состав таких сообществ очень беден. Абсолютным доминантом является *Betula rotundifolia*, проективное покрытие которой колеблется от 80 до 95 %, а других видов не более 5–10 %. Встречаются *Poa altaica* Trin., *Pyrola rotundifolia* L., напочвенный покров состоит из опада березки, местами растут зеленые мхи с лишайниками (*Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *Cetraria islandica* (L.) Ach.).

В ряде случаев пологие склоны и слабонаклонные равнины Хиндиктигхольской котловины покрыты мелкоконтурными сочетаниями (“мозаикой”) ерниковых, кобрезиевых и разнотравно-злаковых элементов. При этом нередко ерники с монодоминантным видом *Betula rotundifolia* представлены куртинами размерами от 2 до 20 м², хотя они могут занимать и более обширные пространства.

Сообщества с преобладанием разнотравья и злаков аналогичны тем, что описаны на склонах южной экспозиции, сплошь покрытых степной растительностью.

Переходы между ерниковыми и степными участками в местах распространения “мозаики” из тундровых и степных участков могут происходить в условиях почти полной однородности местообитаний. Иногда проявляются незначительные различия в рельефе – ерниковые участки занимают еле заметные понижения (глубиной до 30–40 см).

В видовом составе пятен с преобладанием кобрезий значительную долю занимают *Kobresia myosuroides* и *K. smirnovii* (до 30 % ПП), в остальном он схож с расположенными выше по южным склонам разнотравно-злаковыми сообществами, местами с участием кустарников *Spiraea media*, *Dasiphora fruticosa*, обычны виды родов *Carex*, *Pedicularis*, *Gentiana*, *Bistorta vivipara*, *Aster alpinus* L., *Potentilla nivea*, *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer.

В местах мелкоконтурных сочетаний растительных сообществ под разнотравно-злаковыми и кобрезиевыми группировками преобладают дерново-подбуры. Под ерниками описаны почвы, в которых серогумусовый горизонт залегает над криотурбированным. Ранее почвы с такой последовательностью горизонтов были описаны в Джулукульской

котловине. Тип почв с такой формулой профиля отсутствует в национальной классификации [Полевой определитель почв, 2008], но исходя из ее внутренней логики было предложено выделить их на уровне типа как дерново-криоземы [Лесовая, Горячкин, 2007].

Результаты комплексных описаний, выполненных в обеих котловинах, указывают на ведущую роль экспозиции склонов в дифференциации степных и тундровых участков. На склонах северной экспозиции преобладают тундры, для южной экспозиции характерны степи (табл. 1). Существенно, что тундровые (ерниковые) сообщества почти не представлены на равнинных участках, где распространены степи, а в пониженных частях – сообщества с доминированием кобрезий и заболоченные участки (последние не представлены в таблице).

Закономерности распространения многолетнемерзлых грунтов. При проведении почвенных исследований в 18 разрезах обнаружены многолетнемерзлые грунты. В 11 случаях мерзлота найдена под ерниками, в 4 – под кобрезиевыми сообществами (в том числе одно описание с зарослями *Salix caesia*), 1 – под разнотравным лугом, еще 2 – на заболоченных участках.

Однако и под ерниками, и под кобрезиевыми сообществами мерзлота встречается далеко не всегда – она не была обнаружена в 31 случае под ерниками и в 24 – под сообществами с преобладанием кобрезий.

В тех случаях, когда мерзлота была обнаружена под ерниками, глубина ее залегания изменялась от 25 до 61 см. В 7 случаях из 11 этот показатель находился в интервале от 35 до 45 см, его среднее значение – 37 см.

Под участками с кобрезиевой растительностью глубина сезонно-талого слоя от 39

Т а б л и ц а 1

Распределение числа описаний растительных сообществ по склонам разной экспозиции

Растительность	Экспозиция									Σ
	с	св	в	юв	ю	юз	з	сз	ровные участки	
Тундровая (ерник)	17	8	3	5	3	1	3	0	2	42
Степная	5	0	5	5	15	2	6	1	16	55
Кобрезиевая	3	2	1	4	1	2	1	4	10	28

П р и м е ч а н и е. с – северная, св – северо-восточная, в – восточная, юв – юго-восточная, ю – южная, юз – юго-западная, з – западная, сз – северо-западная.

Статистические характеристики глубины проникновения корней, см

Показатель	Растительность	
	тундровая (ерник)	степная
Объем ряда	39	57
Среднее	28,8	44,4
Медиана (Me)	28	41
Мода (Mo)	23	37
СКО (σ)	12,5	16,2
Дисперсия (σ^2)	156,3	262,4
Коэффициент вариации (Cv)	0,43	0,36
Минимум	5	10
Максимум	54	86
Вариационный размах	49	76
Коэффициент асимметрии (A)	0,29	0,21
Коэффициент эксцесса (E)	-0,71	-0,09

до 46 см, а в одном случае, где кобрезиевая растительность сочетается с зарослями ивы, – 78 см.

Ни в одном из 55 почвенных разрезов под степными участками не были обнаружены многолетнемерзлые грунты.

Таким образом, в исследованных котловинах мерзлота распространена на участках с повышенным увлажнением (заболоченные участки, луга, сообщества с доминированием кобрезий, ерники). На степных участках, приуроченных к местообитаниям с лучшей инсоляцией, мерзлота отсутствует.

Различия в глубине массового проникновения корней. Измерения глубины массового проникновения корней в почву, проведенные на участках с ерниковой и степной растительностью, позволили определить статистиче-

скую структуру распределения этого показателя (рис. 2, табл. 2).

Отмечается смещение максимальных повторяемостей глубин проникновения корней у ерника к меньшим значениям, причем с их полным отсутствием на глубинах более 63 см. Корневые системы степной растительности представлены во всех грациях с максимальной повторяемостью в 33 % в пределах 40–51 см, но при этом 30 % распространяются на глубину более 52 см.

Проверка гипотезы о том, что распределение значений глубины проникновения корней у ерниковой растительности близко к нормальному с помощью критерия согласия Пирсона дала положительный результат. Рассчитанное значение данного критерия не попадает в критическую область при уровне значимости

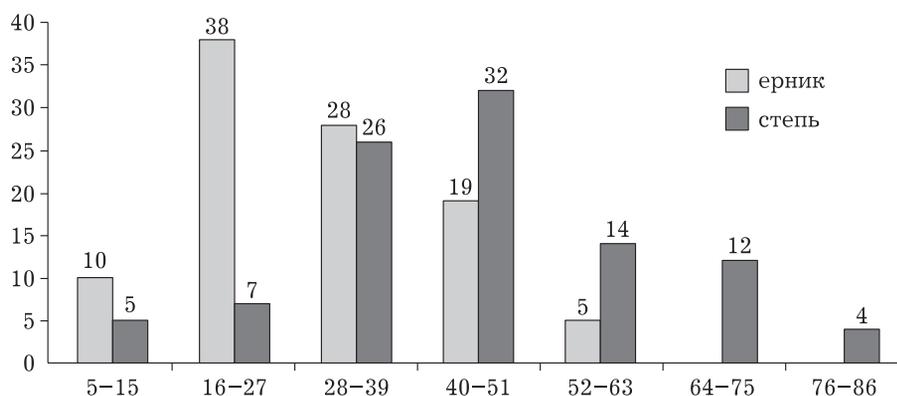


Рис. 2. Сводная гистограмма распределения относительных частот (%) глубины проникновения корней (см)

$\alpha = 0,05$, поэтому это распределение можно считать близким к нормальному. Аналогичная проверка, проведенная для ряда таких же значений у степной растительности, привела к подобному результату. Близость к нормальному распределению обоих рядов позволяет объективно сравнивать их статистические характеристики (см. табл. 1.)

Среднее значение, медиана, мода и вариационный размах ряда значений глубины проникновения корней у степной растительности в среднем больше на 36–40 %, чем у ерниковой. Учитывая умеренную правостороннюю асимметрию (коэффициенты асимметрии больше 0 и положительны) обоих распределений и смещенную модальность к меньшим значениям глубины залегания (23 см у ерника и 37 см у степной растительности), можно говорить о большей частоте проявления близких к данным значениям глубин проникновения корней. Но следует отметить, что у степной растительности второй и третий по значимости диапазоны относительных частот приходятся на значения больше модального, в отличие от ерника, где вторым по значимости является диапазон с меньшими значениями, чем у модального. Это значит, что нижний край корневых систем степной растительности в значительной доле залегает ниже среднего значения, а у ерника – выше. Коэффициенты вариации у обоих рядов близки по величине

и указывают на умеренную вариабельность их значений относительно среднего, а более высокий у ерника связан, по всей видимости, с меньшим объемом ряда. Аномальные отклонения глубин залегания корней от среднего более 2σ в обе стороны у ерника встречаются два раза: минимум – 5 см и максимум – 54 см, у степной растительности – три раза: минимум – 10 см и два максимума – 78 и 86 см.

Таким образом, можно констатировать следующие факты: глубина проникновения корневых систем у степной растительности в среднем больше на 40 %, чем у ерника; налицо некоторая аналогичность распределения значений этих глубин, но на степных участках прослеживается стремление к более глубокому залеганию, а у ерника, наоборот, – к более мелкому.

Морфогенетическая характеристика почв на контакте ерниковой и степной растительности. Изменения в строении почв и грунтов при переходе от ерника к травяно-злаковому сообществу изучены на одном из участков с выраженным мелкоконтурным (мозаичным) сочетанием сообществ в Хиндиктигхольской котловине. Необходимые описания сделаны вдоль стенки трехметровой траншеи (рис. 3), о которой говорилось выше.

Под ерниковой растительностью описан дерново-криозем криотурбированный, средне-суглинистый по гранулометрическому составу

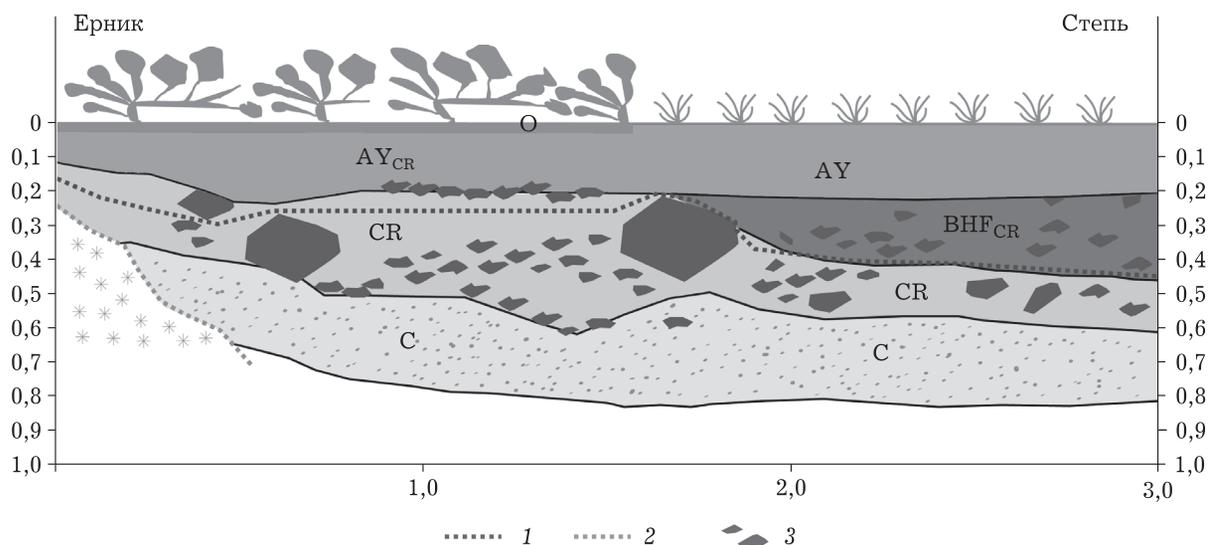


Рис. 3. Строение почв на контакте ерниковой и степной растительности.

Почвенные горизонты: О – подстильно-торфяной, AY_{CR} – серогумусовый, BHF_{CR} – иллювиально-железистый, CR – криогенный, С – почвообразующая порода; 1 – нижняя граница корнеобитаемого слоя; 2 – верхняя граница многолетнемерзлых грунтов; 3 – камни

ву с неглубоким залеганием мерзлоты (30 см). При движении к границе двух ценозов глубина залегания мерзлоты увеличивается до 60 см и более. Глубина массового проникновения корней в ернике 20–25 см (при малой глубине залегания мерзлоты уменьшается до 15 см).

Под злаковым сообществом на более легком супесчаном субстрате описан дерново-подбур. Глубина разреза в этой части траншеи составила примерно 80 см, мощность корнеобитаемого слоя – 45 см, мерзлота не обнаружена. Результаты, полученные при изучении почв траншеи, хорошо согласуются с данными описаний, представленными выше.

Особенности термического режима степных и тундровых участков. Наши измерения на временных метеостанциях показали, что локальный микроклиматический режим приземного слоя воздуха и почвы в Бертекской и Хиндиктигхольской котловинах имеет схожие параметры.

Ерники отличают более ранний и быстрый (по сравнению со степями) прогрев листовой поверхности *Betula rotundifolia* за счет низкого альбедо (в 1,5–1,7 раза) и значительное уменьшение скорости ветра на этом уровне при увеличении параметра шероховатости [Чистяков и др., 2019].

На примере Бертекской котловины показан суточный ход температур, осредненный

за 14 дней наблюдений для степной и ерниковой растительности (рис. 4, 5). Графики представляют термическую динамику на различных уровнях – от 200 см над поверхностью и до 15 см в глубину.

При сравнении данных видно, что на высоте 2 м над поверхностью земли суточные термические режимы одинаковы над обоими сообществами. Серьезные различия начинают проявляться на высоте 0,5 м в утренние и дневные часы, на которой над ерником температура воздуха более чем на 4 °С превышает подобную над разнотравно-злаковым сообществом с максимумом в 10:00 ч и в горизонтальном плане определяется градиентом в $-2,14$ °С/100 м. Максимальный горизонтальный градиент на этом уровне был зарегистрирован в $-3,88$ °С/100 м (см. табл. 2).

Объясняется это явление более ранним и быстрым прогревом листовой поверхности *Betula rotundifolia* за счет низкого альбедо (в 1,5–1,7 раза меньше по сравнению со злаками) и значительного уменьшения скорости ветра на этом уровне при увеличении параметра шероховатости.

При нагреве листовой поверхности крона ерника излучает тепло как в атмосферу, так и в воздушное подкороновое пространство, слабо подверженное внешнему ветровому влиянию, и, таким образом, нагревая это пространство до температур, больших, чем

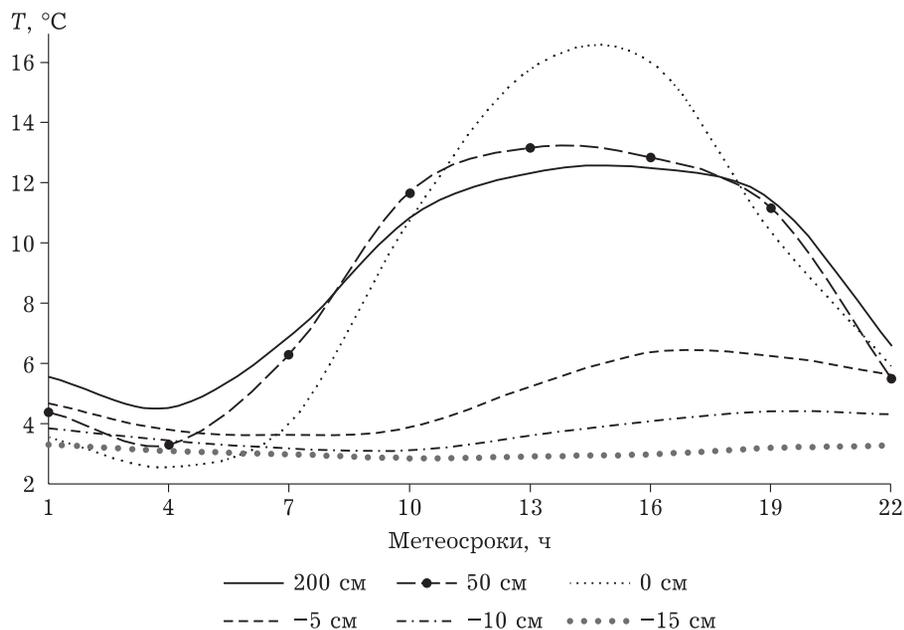


Рис. 4. Суточный ход температуры воздуха и почвы для разнотравно-злакового сообщества в Бертекской котловине

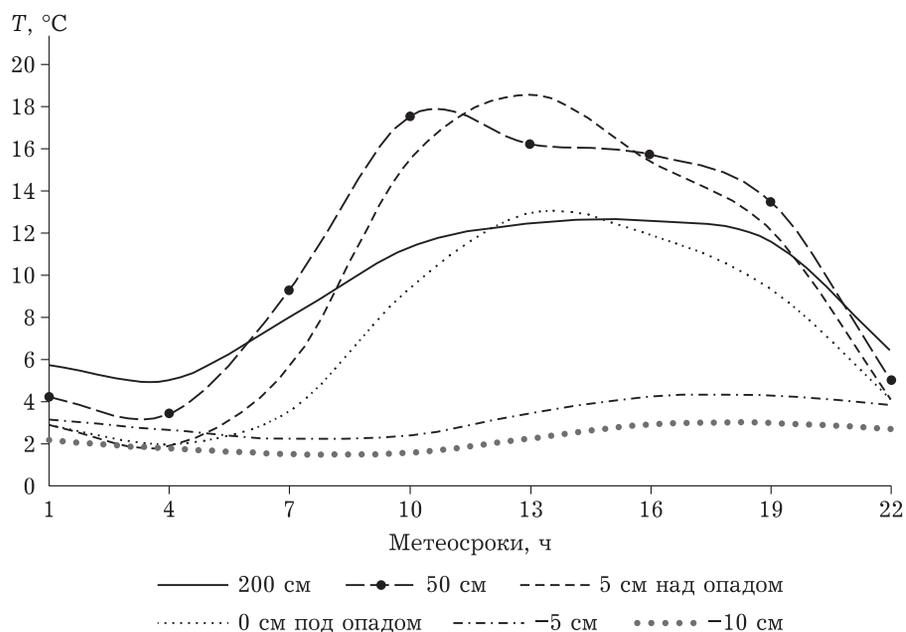


Рис. 5. Суточный ход температуры воздуха и почвы для ерникового сообщества в Бертекской котловине

снаружи, и достигающих в среднем на высоте 5 см над слоем опада 18,6 °C с пиком в 13:00 ч (см. рис. 5). В свою очередь опад (мощностью 2,0–2,5 см) служит хорошим термоизолятором из-за своей крайне низкой теплопроводности, и температура поверхности почвы (0 см под опадом) в среднем днем едва достигает 13 °C и отличается от подобной в травяно-злаковом ценозе более чем на 3 °C (см. рис. 4). Благодаря такому термическому эффекту, температуры почвы на глубинах 5 и 10 см под ерником в среднем на 1,5–1,7 °C ниже, чем под

травяными, а это, естественно, вызывает более высокое залегание нулевой изоплеты.

При таком распределении температур в почвах можно ожидать, что глубина сезонно-талого слоя под ерником будет достигать в среднем 40 см (рис. 6), что и подтвердилось при описании почв. В свою очередь под травами расчетная глубина расположения мерзлоты должна быть в среднем 95–100 см. В реальности, как сказано выше, в почвенных разрезах на степных участках многолетне-мерзлые грунты не обнаружены.

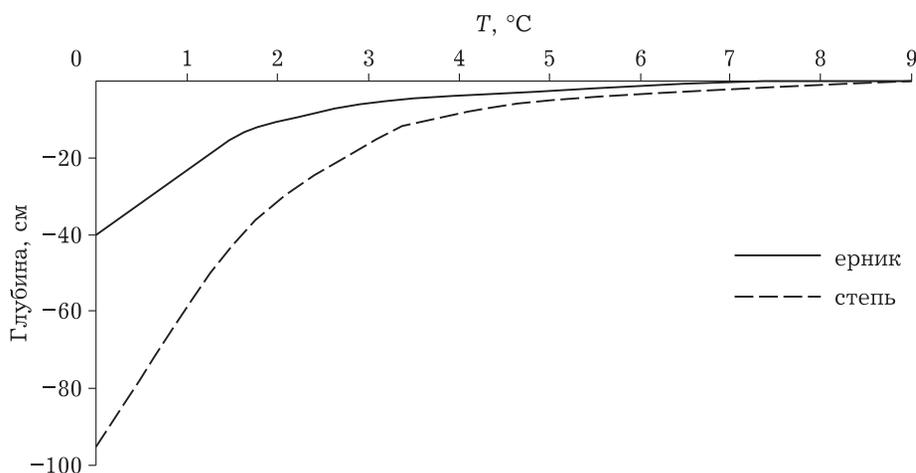


Рис. 6. Средние за период наблюдений температуры почвы под различными растительными сообществами, аппроксимированные полиномом 3-й степени

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Полученные результаты хорошо соотносятся с итогами исследований равнинных экосистем в зоне распространения многолетней мерзлоты [Iversen et al., 2015; Wang et al., 2016; Keuper et al., 2017] и на примере котловин Алтая подтверждают гипотезу о взаимосвязи между глубиной залегания многолетней мерзлоты и характером растительного покрова.

Наши материалы позволяют более точно описать механизмы пространственной дифференциации тундровых и степных участков в высокогорных котловинах Алтая. В большинстве случаев первопричина этой дифференциации – экспозиционные различия. Южные склоны получают больше солнечной энергии и, как следствие, хуже увлажнены. Эти условия более благоприятны для развития сухолюбивой степной растительности. Склоны северной экспозиции, напротив, имеют более низкую инсоляцию, за счет этого меньшее количество влаги может испаряться. Соответственно, уровень увлажнения почв здесь выше. В этих условиях формируется тундровая (ерниковая) растительность. Дополнительный фактор, способствующий росту увлажнения ерниковых участков, – лучшие условия для накопления снега (этому способствует не только большая затененность участков, но и наличие кустарников). Наши визуальные наблюдения за таянием снега в начале лета подтверждают этот тезис.

Исследования термических условий на участках со степной и ерниковой растительностью позволяют сделать вывод о том, что и сами растения играют активную роль в формировании микроклиматических различий, а также оказывают влияние на развитие мерзлотных процессов.

Сказанное относится в первую очередь к ерникам. Из-за низкого альбеда *Betula rotundifolia* поток тепла в летний период задерживается в толще надземной фитомассы ерников. Дополнительным термоизолятором служит опад березы. Такое сочетание факторов способствует сохранению многолетнемерзлых грунтов. Корни растений неглубоко (до 30–35 см) проникают в почву.

В свою очередь фитоценозы с доминированием травяных растений располагаются

на лучше прогреваемых участках. Микроклиматические условия не способствуют развитию мерзлоты. Фиксируется более глубокое массовое проникновение корней (до 60–80 см).

Таким образом, благодаря неодинаковым свойствам растительных сообществ возникают микроклиматические отличия и, как следствие, первоначальные различия, обусловленные различной инсоляцией склонов, становятся еще более контрастными. Вследствие этого распространение многолетнемерзлых грунтов имеет пятнистый (фрагментарный) характер, что согласуется с ранее опубликованными данными по Бертекской котловине [Цехановская, 1971].

Выявленная активная роль растительного покрова в природной дифференциации степных и тундровых участков может быть охарактеризована как эффект “биотического усиления” контрастности экосистем. Этот эффект имеет большое значение в климатических условиях со значениями коэффициента увлажнения Высоцкого – Иванова, “пограничными” между степной и древесной растительностью. Величина этого показателя в исследованных котловинах укладывается в диапазон, характерный для лесостепей. Для этой зоны, где представлены как разнотравно-злаковые сообщества, так и древесная растительность, коэффициент меняется от 0,6 до 1,0 [Исаченко, Шляпников, 1989; Исаченко, 1991]. В условиях высокогорных котловин Алтая с их суровым климатом (среднелетние температуры 7,2–9,4 °C) исключается возможность произрастания деревьев и формирования лесостепных ландшафтов. Поэтому на смену деревьям приходит карликовая березка, возникают не лесостепные, а тундростепные сочетания.

Полученные результаты позволяют по-новому взглянуть на проблему широкого распространения тундростепей во время плейстоценовых оледенений на севере Евразии. Как известно, представление о том, что природные комплексы Северной Евразии во время оледенений не имели аналогов в современных ландшафтах, возникло еще в XIX в., когда палеонтологи установили, что плейстоценовая фауна млекопитающих представляла собой смесь тундровых и степных видов [Nehring, 1890]. В настоящее время эти взгляды получили подтверждение и развитие на новом уровне.

Согласно палеоэкологическим данным во время максимума последнего оледенения тундростепи занимали огромную территорию на севере Евразии, которая протягивалась от краев Скандинавского ледникового покрова до Аляски [Hopkins et al., 1982; Guthrie, 2001; Палеоклиматы..., 2009; Амосов, 2016]. Наличие тундростепей на севере Евразии в период оледенений подтверждено палеоэнтомологическими исследованиями [Кузьмина, 2001; Berman et al., 2011]. Близкое расположение тундровых и степных растений в палеоландшафтах подтверждается также благодаря изучению содержимого желудка плейстоценового мамонта, тело которого было найдено в многолетнемерзлом грунте на севере Якутии. Установлено, что рацион питания мамонта включал как злаки, так и листья карликовых ив [van Geel et al., 2008].

В ботанико-географических работах Б. А. Юрцева [1974, 1981], изучавшего реликты степной растительности на севере Сибири, обосновывался тезис о том, что тундростепь можно охарактеризовать как ландшафтный тип, включающий в себя участки как степи, так и тундры.

Представления о древних тундростепях как о территориях, где сочетались участки со степной и тундровой растительностью, хорошо корреспондируют с теми результатами, которые получены в нашем исследовании современных ландшафтов. Вместе с тем следует иметь в виду, что соотношение площадей тундровых и степных участков в разных частях Северной Евразии во время оледенения могло существенно варьировать, что в наши дни проявляется даже на сравнительно небольших пространствах изученных нами котловин. Так, в центральной части Бертекской котловины господствуют степи и почти не представлены тундровые участки, тогда как на западе котловины широко распространены тундростепные сочетания. Как нам удалось показать, для выровненных участков изученных котловин характерны разнотравно-злаковые, а также кобрезиевые сообщества (последние тяготеют к пониженным участкам).

Данное обстоятельство позволяет сделать вывод о том, что в тундростепной мозаике именно разнотравно-злаковые степные участки следует рассматривать как соответствующие плакорным местоположениям. Следова-

тельно, можно предположить, что и в период плейстоценовых оледенений на равнинах Северной Евразии могли преобладать именно степные участки, а тундровые сообщества занимали затененные склоновые участки. Преобладание участков с разнотравно-злаковой растительностью создавало необходимые условия для распространения крупных травоядных животных.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 18-05-00860 А) и Государственного задания согласно тематическому плану БИН РАН по теме № АААА-А19-119032090096-4.

ЛИТЕРАТУРА

- Амосов М. И. Природные зоны равнин Евразии во время максимума последнего оледенения // Изв. РГО. 2016. Т. 148, № 4. С. 13–27.
- Зибзеев Е. Г., Седельников В. П. Структура экотона между лесным и высокогорным поясами гор Южной Сибири // Раст. мир Азиат. России. 2010. № 2. С. 46–49.
- Исаченко А. Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высш. шк., 1991. 366 с.
- Исаченко А. Г., Шляпников А. А. Ландшафты. Природа мира. М.: Мысль, 1989. 504 с.
- Красноборов И. М. О “тундростепях” на юге Средней Сибири // Раст. покров высокогорий. 1986. С. 131–136.
- Кузьмина С. А. Четвертичные насекомые приморских низменностей Якутии: дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 307 с.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.
- Куминова А. В., Седельников В. П., Маскаев Ю. М. Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985. 256 с.
- Лесовая С. Н., Горячкин С. В. Криогенные почвы высокогорий Алтая: морфология, минералогия, генезис, проблемы классификации и связь с почвами полярных областей // Материалы Междунар. конф. “Криогенные ресурсы полярных регионов”. Салехард, 2007. Т. II. С. 96–99.
- Макунина Н. И. О тундростепи в горах Южной Сибири // Материалы IV Междунар. науч. конф. “Экология и география растений и растительных сообществ”. Екатеринбург, 2018. С. 533–537.
- Михайлов Н. Н. Геоморфологическое строение юга плоскогорья Укок (Горный Алтай) // Изв. РГО. 1998. Т. 130, № 3. С. 65–72.
- Намзалов Б. Б. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск: Гео, 2015. 295 с.
- Огурева Г. Н. Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980. 190 с.
- Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен // Атлас-монография / под ред. А. А. Величко. М., 2009. 120 с.
- Полевой определитель почв. М.: Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. 182 с.
- Раковская Э. М. Природные комплексы плато Укока (Юго-Восточный Алтай) // Вестн. МГУ. 1962. № 4. С. 41–47.

- Самойлова Г. С., Веселовский А. В., Маханова Т. М., Платё А. Н. Ландшафтная карта Алтае-Саянского экорегиона. Масштаб 1: 2 235 000. 2003.
- Харламова Н. Ф. Климатические особенности плоскогорья Укок и прилегающих территорий // Изв. АлтГУ. 2004. № 3. С. 71–77.
- Цехановская Н. А. Морозобойное и диагностическое растрескивание грунтов в межгорных котловинах Юго-Восточного Алтая // Природа и природные ресурсы Горного Алтая. 1971. С. 48–51.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Чистяков К. В., Амосов М. И., Волков И. В., Курочкин Ю. Н., Лесовая С. Н., Манакова М. В., Нехуженко Н. А., Стрелков И. И., Тюсов Г. А., Шастина Г. Н. Климатические условия формирования степей и тундр высокогорных котловин Алтая // Вестн. СПб. ун-та. Науки о Земле. 2019. № 63 (4). С. 641–664. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2019.407>
- Юрцев Б. А. Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая “тундростепь” // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 4. С. 484–501.
- Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. 167 с.
- Berman D., Alfimov A., Kuzmina S. Invertebrates of the relict steppe ecosystems of Beringia and reconstruction of Pleistocene landscapes // *Quat. Sci. Rev.* 2011. Vol. 30, Is. 17–18. P. 2200–2219. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.09.016>
- Chytry M., Horsak M., Danihelka J., Ermakov N., German D. A., Hajek M., Hajkova P., Koci M., Kubsova S., Lustyk P., Nekola J. C., Pavelkova Ricankova V., Preislerova Z., Resl P., Valachovic M. A modern analogue of the Pleistocene steppe-tundra ecosystem in southern Siberia // *Boreas*. 2018. Vol. 4, Is. 1. P. 36–56. <https://doi.org/10.1111/bor.12338>
- Guthrie R. D. Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside and out Beringia // *Quat. Sci. Rev.* 2001. Vol. 20, Is. 1–3. P. 549–574. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(00\)00099-8](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(00)00099-8)
- Hopkins D. M., Matthews J. V. Jr., Schweger C. E., Young, S. B. *Paleoecology of Beringia*. N. Y.: Academic Press, 1982. 489 p.
- Iversen C. M., Sloan V. L., Sullivan P. F., Euskirchen E. S., McGuire A. D., Norby R. J., Walker A. P., Warren J. M., Wullschlegel S. D. Theunseeniceberg: plantrootsin arctic tundra // *New Phytol.* 2015. Vol. 205, Is. 1. P. 34–58. <https://doi.org/10.1111/nph.13003>
- Keuper F., Dorrepaal E., van Bodegom P. M., van Logtestijn R., Venhuizen G., van Hal J., Aerts R. Experimentally increased nutrient availability at the permafrost thaw front selectively enhances biomass production of deep-rooting subarctic peatland species // *Glob. Change Biol.* 2017. N 23. P. 4257–4266. <https://doi.org/10.1111/gcb.13804>
- Nehring A. *Über Tundren und Steppen der Jetzt und Vorzeit, mitbesonderer-Berücksichtigung ihrer Fauna*. Berlin, 1890. 257 p.
- van Geel B., Aptroot A., Baittinger C., Birks H. H., Bull I. D., Cross H. B., Evershed R. P., Gravendeel B., Kompanje E. J. O., Kuperus P., Mol D., Nierop K., Pals J. P., Tikhonov A., van Reenen G., van Tienderen P. The ecological implications of a mammoths last meal // *Quat. Res.* 2008. Vol. 69, Is. 3. P. 361–376. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2008.02.004>
- Wang P., Mommerk L., van Ruijvenk J., Erendse F., Maximov T. C., Heijmans M. Seasonal changes and vertical distribution of root standing biomass of graminoids and shrubs at a Siberian tundra site // *Plant Soil*. 2016. Vol. 407, Is. 1–2. P. 55–65. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2858-5>

Tundra and steppe locations of Altai highland depressions: features of vegetation community and soil cover, their thermal regime

K. V. CHISTYAKOV¹, M. I. AMOSOV¹, Yu. N. KUROCHKIN¹, S. N. LESSOVAIA¹, I. I. STRELKOV¹, G. A. TYUSOV^{1, 2}

¹*St. Petersburg University
199034, St. Petersburg, Universitetskaya nab., 7-9
E-mail: k.chistyakov@spbu.ru*

²*Komarov Botanical Institute of RAS
197376, St. Petersburg, Professor Popov str., 2
E-mail: tyusov@binran.ru*

Combination of steppe and tundra locations at the Altai highland depressions – Bertek and Khindik-tig-Khol' – is considered with regard to the hypothesis verification of steppe-tundra existence in northern Eurasia during the Last Glacial Maximum and its contemporary landscape analogues. Data on soil-vegetation cover diversity at the Altai highland depressions are represented. Cause-and-effect relations explaining spatial differentiation of nature complexes are identified. Thermal regime of locations with the predominance of steppe and dwarf birch vegetation is investigated. Interrelation between soil-vegetation cover differentiation and distinction in microclimate and permafrost boundary are proved.

Key words: highlands, Altai, tundra, steppe, microclimate, permafrost.