

УДК 581.526.53+912.43:581.9(571.513)

Изучение пространственной структуры степных растительных сообществ Хакасии с использованием космических снимков различного разрешения

Полякова М. А.¹, Ермаков Н. Б.²

¹Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук
Новосибирск, Россия
galatella@mail.ru

²Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук
Ялта, Никита, Россия
brunnera@mail.ru

В статье представлены результаты по изучению пространственной организации горно-степной растительности в типичных ландшафтах Минусинской межгорной котловины, расположенной на севере Алтае-Саянской горной области. С использованием градиентного анализа, выявлены ведущие экологические факторы, определяющие разнообразие степных сообществ и обуславливающие пространственное распределение степей – влажность субстрата, косвенно связанный с ним фактор положения сообществ в рельефе, а также тип подстилающих горных пород. С использованием космических снимков высокого разрешения Landsat-7 и World View-2 выявлены фитоценохоры в ранге микрокомбинаций, представляющие сочетания растительных сообществ, обусловленные особенностями рельефа и почвенного покрова. Также определены контуры представляющие целостные типы степных сообществ (фитоценомеры) ранга ассоциаций. Создана крупномасштабная картографическая модель степной растительности исследованной территории. Легенда картографической модели основана на пространственно-типологических категориях и отражает два масштабных уровня экологических и топографических закономерностей формирования растительного покрова. Высший иерархический уровень легенды демонстрирует закономерности распределения сообществ по склонам различных экспозиций и межсклоновым пространствам. На более низком иерархическом уровне легенды отражены особенности распределения сообществ в связи с влажностью-петрофитностью субстрата. Картографическая модель, созданная на основе снимка высокого разрешения WorldView-2 (разрешение 2 метра) отражает структуру микро-комбинаций и микропоясных рядов на уровне отдельных фитоценомеров, представленных ассоциациями. Разработанная и отраженная в картографических моделях система пространственных единиц представляет высокую степень актуальности для проведения мониторинга за современным состоянием и динамикой горно-степной растительности и в особенности за состоянием растительных сообществ, имеющих высокий природоохранный статус.

Ключевые слова: фиторазнообразие, степная растительность, ординация, фитоценохоры, крупномасштабное картографирование, Хакасия.

ВВЕДЕНИЕ

Горные степи Минусинской котловины характеризуются высокой степенью фиторазнообразия, гетерогенности и мозаичности распределения, что обусловлено неоднородным рельефом, обеспечивающим многообразие эдафических и водно-тепловых режимов местообитаний. Кроме того, они относятся к двум географическим типам – евросибирскому и центрально-азиатскому. Евросибирские степи располагаются по бортам котловины, но также локально встречаются и в центральной ее части, где сочетаются с господствующими центрально-азиатскими степями. Здесь же отмечаются уникальные реликтовые степные сообщества с участием сниженных альпийцев, а также большое количество эндемичных растений и видов, занесенных в Красные Книги регионального и национального уровня. В то же время большая часть степных территорий (70 %) Хакасии распахана, недоступные для возделывания участки используются как пастбища и сенокосы. Изучение пространственной структуры степей Хакасии, как отдельного объекта исследования, выступает одной из актуальных задач, а использование снимков высокого и среднего разрешения позволит создать картографические модели актуальной растительности,

позволяющие разрабатывать меры по эффективному использованию и сохранению растительных ресурсов степей.

Изучение пространственной организации растительного покрова и его картографирование выступает одним из фундаментальных направлений классической геоботаники, представляющее синтез наших знаний и фактических данных о разнообразии, организации, экологических особенностях и распространении растительности.

Наиболее масштабное картирование территории Хакасии было проведено в 1972 году А. В. Куминовой и в результате работы была составлена подробная, на тот момент, среднемасштабная (1:300000) «Карта растительности Хакасской автономной области», а также серия крупномасштабных карт растительности 1:25000, выполненных на топографической основе и в настоящее время хранящихся в фондах Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Крупномасштабное картографирование стадий восстановления степных фитоценозов на ключевом полигоне в южной части Минусинской котловины выполнено В. Г. Волковой (1983).

В настоящее время благодаря развитию ГИС-технологий и методов дешифрирования данных дистанционного зондирования появились принципиально новые возможности точного и детального отражения категорий растительного покрова на геоботанических картах разного масштаба, что было реализовано в различных работах (Данилова и др., 2010; Нешатаев, Нешатаев, 2012; Каширина, Бондарева, 2013). Н. Б. Ермаковым с соавторами (2013) проведено исследование пространственных закономерностей формирования криостепной растительности с использованием ГИС-технологий.

Цель настоящего исследования – изучение закономерностей и картографирование на разных масштабных уровнях пространственной организации естественной растительности горно-степного пояса Северо-Минусинской межгорной котловины на топографически эталонном ключевом полигоне, расположенном на территории Хакасского государственного заповедника (участок «озеро Иткуль») с использованием данных дистанционного зондирования.

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Природные условия. Климат района исследований резко континентальный, засушливый, с холодной зимой и жарким летом. Это обусловлено тем, что территория расположена на низких для горной страны абсолютных высотах 540–650 м н. у. м. в условиях «дождевой тени», вызванной высокими хребтами Кузнецкого Алатау, расположенными на пути перемещения западного атлантического переноса влажных воздушных масс (Никольская, 1968). Средняя температура самого холодного месяца (января) составляет –17 °С, максимально может достигать –50 °С, а самого теплого месяца (июля) +21 °С (максимально +36–+40 °С). Среднегодовое количество осадков 350 мм, при этом до 80 % осадков выпадает в виде дождя в течении вегетационного периода (апрель-сентябрь), остальная часть осадков в виде снега приходится на зимний период (Гавлина, 1954; Поликарпов и др., 1986; Научно-прикладной справочник..., 1990). Малое количество осадков в зимний период приводит к неустойчивому снежному покрову и как следствие глубокому промерзанию почв, что вызывает локальные явления солифлюкции (Куминова, 1976). Геоморфологически ключевой полигон расположен в типичном для межгорной котловины низкогорно-увалистом рельефе, характеризующемся сочетанием пологосклонных денудированных гряд, увалов, широких межгорных понижений и приозерных равнин (Щербакова, 1954, Мистрюков, 1991).

Материал. Первичным фактическим материалом выступили 80 полных геоботанических описаний степной растительности, выполненные в соответствии со стандартной методикой (Полевая геоботаника, 1964, 1971) на площадках размером 100 м². Из всего ряда геоботанических описаний была сформирована база данных на основе европейского пакета TURBO(VEG) (Hennekens, 1996).

Методы. Классификация растительности проведена с использованием метода Ж. Браун-Бланке (Westhoff, van der Maarel, 1973). Табличное представление и количественная обработка описаний выполнена с использованием кластерного анализа, реализованного в программе JUICE 7.0. (Tichy, 2002). Номенклатура синтаксономических единиц выполнена в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Weber, Moravec, Theurillat, 2000). Названия синтаксонов – Н. Б. Ермаков (2012).

Определение ведущих экологических факторов (градиентный анализ), обуславливающих разнообразие и пространственную организацию степной растительности, выполнено на основе DCA (Detrended Correspondence Analysis) ординации, реализованной в программе DECORANA (Hill, 1979). Экологическая интерпретация ведущих осей ординации выполнена на основании эмпирической оценки эколого-географических свойств видов растений. Изучение пространственной организации степной растительности ключевого полигона осуществлено с использованием многоспектральных снимков, полученных со спутников Landsat-7 (камера ETM+, пространственное разрешение 30 м) и WorldView-2 (разрешение 2 м). Для анализа снимков среднего разрешения нами использовались программы Erdas – 9.1 и ArcGis – 9.3. Анализ мультиспектральных изображений высокого пространственного разрешения, полученных со спутника WorldView-2, производился с помощью методов и алгоритмов, представленных в работах И. А. Пестунова работам И. А. Пестунова с соавторами (2011) и И. А. Пестунова и С. А. Рылова (2012). Таксономия растений приведена в соответствии с С. К. Черепановым (1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты классификации. В результате классификации степных сообществ выявлено, что разнообразие степной растительности представлено двумя высшими географическими категориями, соответствующими классам *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. ex Korotkov 1991 (центральноазиатские степи) и *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soo 1947 (степи европейско-сибирского типа). На более низких иерархических уровнях классификации все сообщества отнесены к 6 ассоциациям и 5 субассоциациям, ранее описанных в различных работах (Королюк, Макунина, 1998; Макунина, 2006, 2011; Ермаков и др., 2012; Ermakov et al., 2014; Ларионов и др., 2016).

Продромус растительности:

Класс *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. ex Korotkov 1991
Порядок *Festucetalia lenensis* Mirkin in Gogoleva et al. 1987
Подпорядок *Festuco valesiacae* – *Caricenalia pediformis* Ermakov, Polyakova et Larionov 2012
Союз *Eritrichio pectinati* – *Selaginellion sanguinolentae* Ermakov, Chytry et Valachovič 2006
Ассоциация *Androsaco dasyphyllae* – *Caricetum pediformis* Korolyuk et Makunina 1998
Субассоциация *A.d.* – *C.p. caricetosum humilis* Korolyuk et Makunina 1998
Субассоциация *A.d.* – *C.p. helictotrichetosum desertorum* Korolyuk et Makunina 1998
Ассоциация *Youngio tenuifoliae* – *Agropyrietum cristati* Makunina 2006
Союз *Festuco valesiacae* – *Caricion pediformis* Ermakov, Larionov et Polyakova 2012
Ассоциация *Achnathero sibirici* – *Stipetum krylovii* Ermakov, Polyakova et Larionov 2012
Ассоциация *Thalictro foetidi* – *Festucetum valesiacae* Makunina 2006
Класс *Festuco* – *Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soo 1947
Порядок *Stipetalia Sibiricae* Arbuzova et Zhitlukhina ex Korolyuk et Makunina 2001
Союз *Aconito barbati* – *Poion transbaicalicae* Korolyuk et Makunina 2001
Ассоциация *Vupleuro multinervi* – *Helictotrichetum desertorum* Makunina 2001
Субассоциация *B.m.* – *H.d. typicum* Makunina in Korolyuk et Makunina 2001
Союз *Veronici incanae* – *Helictotrichion desertorum* Korolyuk 2010
Ассоциация *Artemisio glaucae* – *Caricetum pediformis* Makunina 2006
Субассоциация *A.g* – *C.p. typicum* Makunina 2006
Субассоциация *A.g* – *C.p. iridetosum ruthenicae* Makunina 2006

Результаты ординации. Результаты проведенной ординации всего ряда геоботанических описаний выявили ведущие эколого-топографические факторы, обуславливающие разнообразие и объясняющие пространственную организацию степных сообществ ключевого полигона.

Вдоль первых двух главных осей ординации (рис. 1) наблюдается объединение описаний в определенно ориентированные группы, интерпретированные в ранге ассоциаций и субассоциаций, которые выстраиваются в экологические ряды.

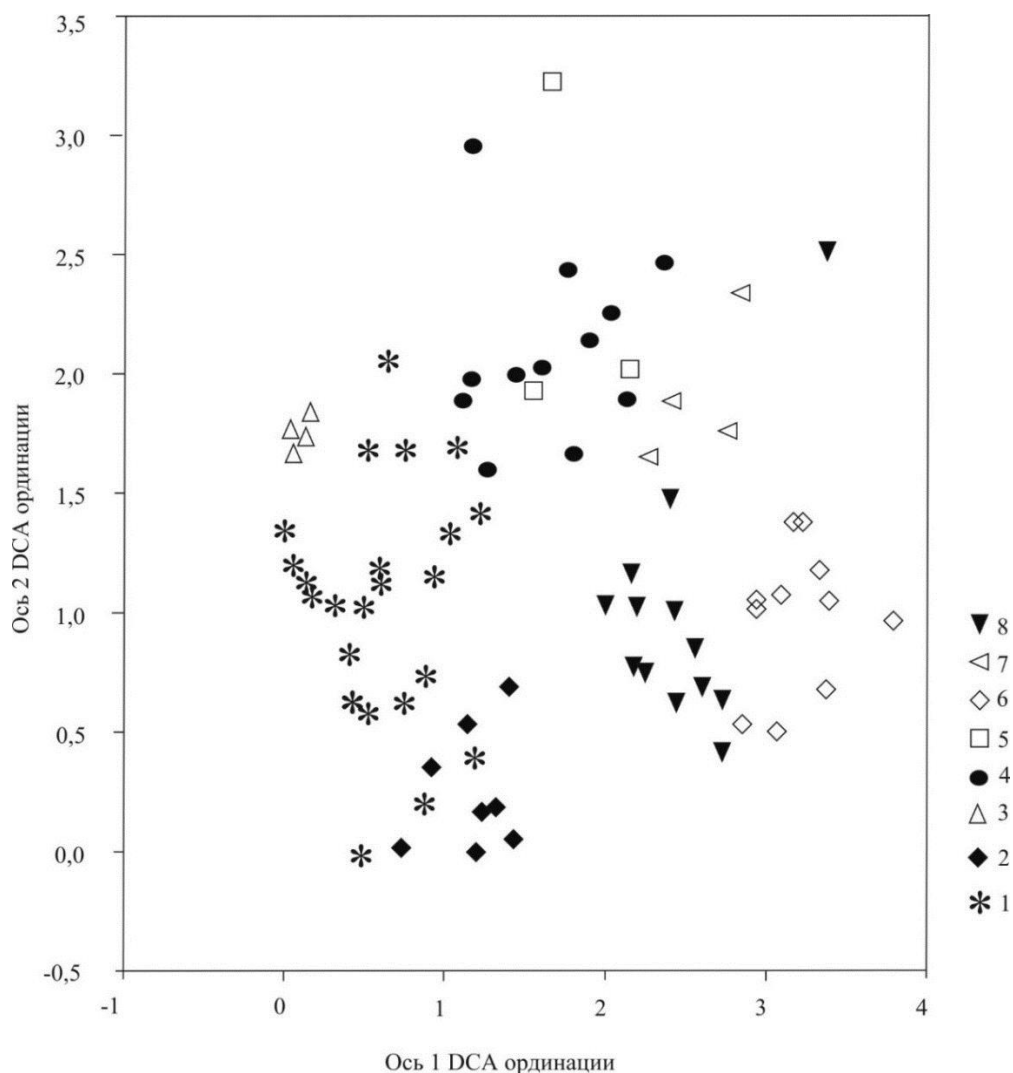


Рис. 1. Распределение степных сообществ ключевого участка «Озеро Иткуль»

1. *Androsaco dasyphyllae* – *Caricetum pediformis caricetosum humilis*; 2. *A. d.* – *C. p. helictotrichetosum desertorum*; 3. *Youngio tenuifoliae* – *Agropyrietum cristati*; 4. *Achnathero sibirici* – *Stipetum krylovii*; 5. *Thalictro foetidi* – *Festucetum valesiacaе*; 6. *Vupleuro multinervi* – *Helictotrichetum desertorum typicum*; 7. *Artemisio glaucae* – *Caricetum pediformis typicum*; 8. *A. g.* – *C. p. iridetosum ruthenicae*.

На основании анализа соотношения экологических групп видов выявленных синтаксонов вдоль оси 1 четко выражен экологический ряд замещения сообществ от петрофитных степей ассоциаций *Androsaco* – *Caricetum caricetosum humilis* и *Youngio* – *Agropyrietum*, занимающих крайне левое положение на оси 1 (значения 0,0–1,1), до непетрофитных луговых степей ассоциации *Vupleuro* – *Helictotrichetum*, занимающих крайне правое положение (значения 3,0–4,0). Центральное положение на оси 1 (значения 1,2–2,9) занимают последовательно сменяющие друг друга степные сообщества ассоциаций *Androsaco* – *Caricetum*

helictotrichetosum desertorum, *Achnathero – Stipetum*, *Thalictro – Festucetum* и *Artemisio – Caricetum* по мере снижения в них активности облигатных и факультативных петрофитов.

Наблюдаемый экологический ряд замещения степных сообществ вдоль оси 1, интерпретированной как фактор каменистости субстрата, также разделился на две крупные эколого-географические категории центральноазиатских степей класса *Cleistogenetea squarrosae* (диапазон значений 0,0–2,0) и западно-палеарктических луговых степей класса *Festuco – Brometea* (значения 2,0–4,0). Наличие в одном ландшафте ассоциаций степной растительности разных географических типов связано с переходным положением Минусинской межгорной котловины между Северной и Центральной Азией. При этом наблюдаемая видимая корреляция этих крупных категорий с фактором петрофитности объясняется историческим формированием центральноазиатских степей исключительно в горных регионах с субстратами разной степени каменистости, в то время как евросибирские степи формировались преимущественно в равнинных условиях на хорошо развитых почвах.

По оси 2 ординации наблюдается экологический ряд замещения степных сообществ в соответствии с ведущим фактором влажности субстрата и косвенно связанным с ним топографическим фактором – определенным положением сообществ в рельефе. Ряд замещения начинают наиболее влаголюбивые сообщества субассоциации *Androsaco – Caricetum helictotrichetosum desertorum* (значения 0,0–0,4), занимающие преимущественно вогнутые части склонов северных ориентаций. Далее в диапазоне значений (0,6–1,7) сгруппированы умеренно влаголюбивые луговые степи *Vupleuro – Helictotrichetum typicum*, *Artemisio – Caricetum typicum*, *A.g – C.p. iridetosum ruthenicae* и *Androsaco – Caricetum caricetosum humilis*, приуроченные в рельефе к привершинным и средним частям склонов юго-западных, западных и северных ориентаций. Экологический ряд завершают ксерофитные степи *Youngio – Agropyrietum*, *Achnathero – Stipetum* и *Thalictro – Festucetum* (значения 1,8–3,2), связанные с наиболее сухими средними частями склонов южных экспозиций (*Youngio – Agropyrietum*) или с сухими южными шлейфами склонов гор и выровненными межсклоновыми пространствами (*Achnathero – Stipetum*, *Thalictro – Festucetum*).

Полученные результаты градиентного анализа демонстрируют закономерности формирования разнообразия степных сообществ в связи с ведущими экологическими факторами, специфически проявляющими себя в определенных элементах рельефа. Выявленные на ведущих осях экологические ряды степной растительности раскрывают важные эколого-топографические закономерности распределения растительных сообществ и тем самым выступают основой изучения пространственной организации растительного покрова.

Результаты картографирования пространственной структуры растительности. В результате проведенного дешифрирования спектрозональных космических снимков среднего разрешения Landsat-7 и анализа распространения синтаксонов в связи с формами рельефа создана картографическая модель пространственной организации разнообразия горно-степной растительности ключевого полигона. В её основу положены выявленные методом ординации экологические ряды сообществ (полночленные и неполночленные), связанные с конкретными экологическими условиями – влажностью и каменистостью субстрата, и формирующие характерные комбинации на склонах гор разных экспозиций и по межсклоновым пространствам. В соответствии с этим принципом были выявлены фитоценохоры в ранге микрокомбинаций, каждая из которых отражает ориентированные и неориентированные в пространстве сочетания растительных сообществ в связи с динамикой рельефа, а также были определены контуры, представляющие отдельные типы степных сообществ (фитоценомеры) ранга ассоциаций (рис. 2).

Первый микропоясный ряд характерен для наиболее крутых (25–40°) склонов южной экспозиции. Начинают ряд ксерофитные петрофитные степи с участием криофитов (*Androsaco dasyphyllae – Caricetum pediformis caricetosum humilis*), приуроченные к выпуклым формам микрорельефа с выходами материнских горных пород, а также участками со слаборазвитой и защепенной почвой (глубина 3–7 см, покрытие щебня до 95%). Проективное покрытие травяного яруса фитоценозов колеблется от 25 до 65%. Помимо

альпийских криофильных видов (*Kobresia filifolia*, *Minuartia verna*) в травяном ярусе доминируют низкорослые (высотой 2–7 см), облигатные степные петрофиты (*Dendranthema zawadski*, *Alyssum obovatum*, *Thymus serpyllum*).

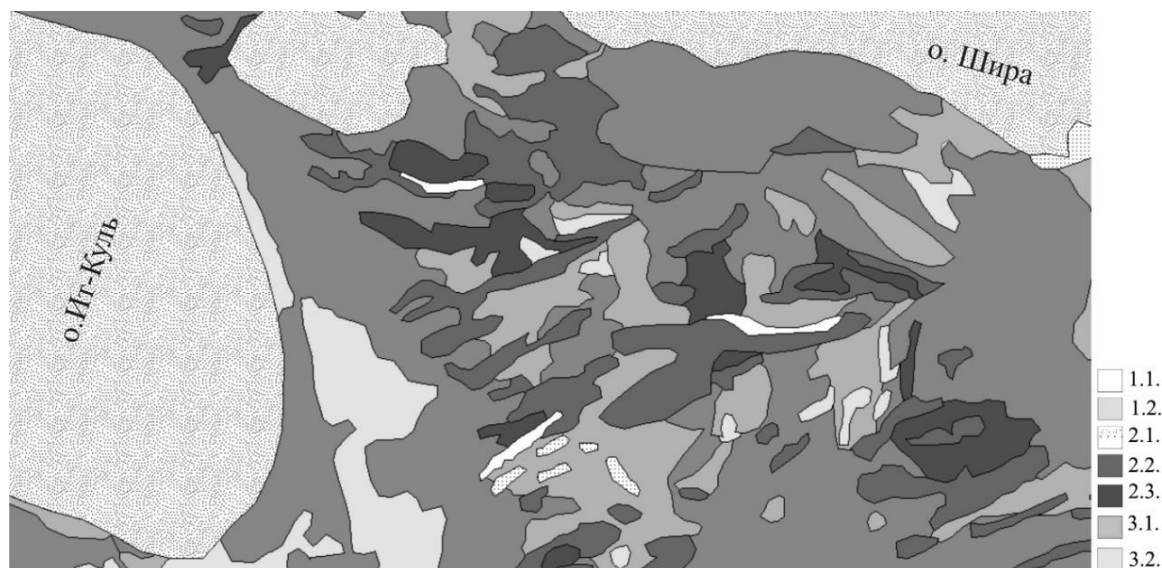


Рис. 2. Картографическая модель дешифрированного снимка Landsat-7 ключевого участка «озеро Иткуль»

Злаково-разнотравные петрофитные степи *Youngio tenuifoliae* – *Agropyrietum cristati* замещают сообщества предыдущего типа на южных склонах гор от привершинных частей до шлейфов. За счет интенсивного разрушения породы и выветривания микрорельеф склонов приобретает ступенчатые формы с выходами материнских пород и крупнообломочным материалом (диаметром 12–15 см), покрытие которого составляет до 10–12 %, и мелкого щебня покрывающего до 70 % территории. Проективное покрытие травяного яруса сообществ от 40 до 60 %, в травном ярусе господствуют петрофиты *Alyssum obovatum*, *Thymus serpyllum*, *Elytrigia geniculata*, *Adenophora rupestris*. В отличие от предыдущей ассоциации здесь наблюдаются более высокие показатели проективного покрытия у дерновинных осок – *Carex pediformis* и *C. humilis* за счет небольшого увеличения почвенного покрова, а также преобладание термофильных дерновинных и корневищных видов – *Achnatherum sibiricum*, *Veronica pinnata*, *Saussurea salicifolia*, *Dracocephalum peregrinum*, *Iris biglumis* за счет увеличения теплообеспеченности крутых южных склонов. Сообщества степей с участием криофитов на снимках среднего разрешения редко выделяются отдельными полигонами (1.1., табл. 1). Это связано с формами контуров большинства сообществ данного типа, которые, как правило, вытянуты в виде узких полос (в среднем 2–4 м шириной) вдоль выпуклых привершинных частей склонов. Поэтому чаще всего на снимках среднего разрешения они выделяются в виде сочетаний с господствующими по южным склонам злаково-разнотравными степями *Youngi* – *Agropyrietum* (1.2.).

Второй микропоясный ряд расположен по более пологим (8–15°) и вытянутым склонам северных экспозиций низких гор и увалов. Небольшие по площади вогнутые привершинные щебнистые участки (защебненность в среднем 3–5 %, максимально до 45 %) занимают мезофильные варианты петрофитных степей *Androsaco dasyphyllae* – *Caricetum pediformis helictotrichetosum desertorum* (2.1.). В видовом составе этих сообществ, в отличие от аналогичных степей южных склонов, значительную роль играют лугово-степные ксеромезофиты *Iris ruthenica*, *Saussurea controversa*, *Veratrum nigrum*, *Thalictrum petaloideum*, при этом наблюдается существенная роль облигатных петрофитов.

Ниже, по средним частям северных склонов, крутизной в среднем 8° и по небольшим террасам (крутизной 2–3°) с более развитым почвенным покровом располагаются умеренно-петрофитные ковыльно-овсецово-разнотравные степи (*Artemisio glaucae* – *Caricetum pediformis*) и их кустарниковые варианты с *Caragana pygmaea*, имеющие покрытие травяного яруса 85–90 %. На космических снимках среднего разрешения типичные и кустарниковые варианты сообщества *Artemisio* – *Caricetum* представлены в виде четко различаемых крупных контуров (2.2.). Также по средним частям склонов и по пологим делювиальным шлейфам (крутизна 1–2°) северных склонов увалов господствует сочетание сообществ крупнодерновинно-злаковых луговых степей *Artemisio glaucae* – *Caricetum pediformis iridetosum ruthenicae* и более влаголюбивых разнотравных луговых степей *Bupleuro multinervi* – *Helictotrichetum desertorum*, локально приуроченных к неглубоким понижениям в микрорельефе (2.3.). В сообществах обеих ассоциаций преобладают ксеромезофитные и мезофитные лугово-степные и луговые виды – *Sanguisorba officinalis*, *Onobrychis arenaria*, *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Geranium pratense*, *Galium boreale*.

По выровненным или слабовогнутым широким межсклоновым пространствам с хорошо развитыми почвами распространены непетрофитные разнотравно-типчаковые (*Thalictro foetidi* – *Festucetum valesiacaе*) и разнотравно-ковыльные (*Achnathero sibirici* – *Stipetum krylovii*) луговые степи (3.1. и 3.2., соответственно). Они занимают большие пространства и на снимках среднего разрешения представлены в виде отдельных контуров. В этих ассоциациях основу травяного яруса составляют виды, характерные для зональных луговых степей: *Stipa krylovii*, *S. cappilata*, *Helictotrichon altaicum*, *Calamagrostis epigeios*, *Achnatherum sibiricum*, *Schizonepeta multifida*, *Dianthus versicolor*, *Scutellaria scordiifolia*, *Potentilla bifurca*, *P. longifolia*, *Thermopsis lanceolata*. При этом ассоциация *Thalictro* – *Festucetum* распространена по выровненным плакорным местообитаниям, в то время как для ковыльных степей *Achnathero* – *Stipetum* характерны более сухие местообитания со слабоволнистыми или немного выпуклыми формами рельефа. Отличительной чертой фитоценотической структуры, дающей возможность различать сообщества этих ассоциаций, выступает разница проективного покрытия травяного яруса. У сообществ разнотравно-ковыльных степей она выше (80–85 %), чем у разнотравно-типчаковых степей (от 60 до 75 %), благодаря чему на космических снимках контуры этих двух сообществ обладают разными спектральными характеристиками.

На основе выполненной классификации растительных сообществ и разработанной системы пространственных единиц составлена легенда к крупномасштабной картографической модели исследованного полигона (табл. 1).

Использование снимков WorldView–2 с разрешением 2 метра дало возможность создать картографическую модель более крупного масштабного уровня, отражающую более детальную структуру растительного покрова (рис. 3). На этой модели, выявленные ранее на снимках среднего разрешения Landsat–7 целостные пространственные категории растительности – микро-комбинации и микропоясные ряды разделены на отдельные контуры слагающих их сообществ – фитоценомеров. Такая детальность картографического представления фитоценотического разнообразия актуальна при картографировании уникальных растительных сообществ, имеющих важное природоохранное значение, как местообитание редких и исчезающих видов растений. На исследованном ключевом полигоне достигнутая высокая степень детализации структуры растительного покрова позволила четко отразить ландшафтные позиции и площадные размеры уникальных степных сообществ с участием реликтовых представителей альпийской флоры («сниженных альпийцев») – *Kobresia filifolia*, *Minuartia verna*, *Patrinia sibirica*, а также сообществ петрофитных степей, содержащих ряд узкоэндемичных видов из Красной книги Хакасии (2012): *Astragalus ionae*, *Oxytropis includens*, *Adenofora rupestris*. На снимках высокого разрешения эти сообщества выделяются в отдельные объекты, по идентифицирующим их спектральными характеристиками, а также по косвенным признакам – очертанию контуров и положению в ландшафте.

Легенда к картографической модели пространственной организации горно-степной растительности ключевого полигона «Озеро Иткуль» (1:100000)

Растительность степного пояса останцово-грядового рельефа Северо-Минусинской межгорной котловины	
1. Ксерофитные и мезоксерофитные каменистые мелкодерновинные степи по инсолированным крутым склонам гор и увалов с интенсивными процессами эрозии.	
1.1.	Ксеро-мезофитные петрофитные злаково-осоково-разнотравные степи <i>Androsaco dasyphyllae</i> – <i>Caricetum pediformis caricetosum humilis</i> (<i>Orostachys spinosa</i> , <i>Elytrigia geniculata</i> , <i>Arctogeron gramineum</i> , <i>Festuca sibirica</i>) с участием альпийско-степных криофитов (<i>Kobresia filifolia</i> , <i>Minuartia verna</i>) по эродированным выпуклым вершинам увалов
1.2.	Микропоясный ряд ксерофитных злаково-разнотравных петрофитных степей <i>Youngio tenuifoliae</i> – <i>Helictotrichetum desertorum</i> (<i>Stevenia cheiranthoides</i> , <i>Potentilla sericea</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Onosma simplicissima</i> , <i>Thymus serpyllum</i>) и ксеро-мезофитных злаково-осоково-разнотравных степей <i>Androsaco dasyphyllae</i> - <i>Caricetum pediformis caricetosum humilis</i> с участием криофитов по крутым склонам гор южных экспозиций
2. Ксеромезофитные петрофитные и слабо-петрофитные разнотравно-злаковые луговые степи по пологим склонам гор и увалов северной экспозиции	
2.1.	Мезо-ксерофитные петрофитные злаково-осоково-разнотравные степи <i>Androsaco dasyphyllae</i> – <i>Caricetum pediformis helictotrichetosum desertorum</i> (<i>Orostachys spinosa</i> , <i>Arctogeron gramineum</i> , <i>Festuca sibirica</i> , <i>Iris ruthenica</i> , <i>Saussurea controversa</i> , <i>Veratrum nigrum</i>) с участием криофитов (<i>Kobresia filifolia</i> , <i>Minuartia verna</i> ,) по привершинным частям северных склонов
2.2.	Ксеро-мезофитные крупнодерновинные овсецово-разнотравные луговые степи <i>Artemisio glaucae</i> – <i>Caricetum pediformis typicum</i> (<i>Artemisia glauca</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Achillea asiatica</i> , <i>Iris ruthenica</i>) и их кустарниковые (<i>Caragana pygmaea</i>) варианты по пологим склонам северной экспозиции
2.3.	Микрокомбинация ксеромезофитных слабо-петрофитных крупнодерновинных овсецово-ирисово-разнотравных луговых степей <i>Artemisio glaucae</i> – <i>Caricetum pediformis iridetosum ruthenicae</i> и ксеро-мезофитных непетрофитных ковыльно-разнотравных луговых степей <i>Bupleuro multinervi</i> - <i>Helictotrichetum desertorum typicum</i> (<i>Helictotrichon schellianum</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Seseli libanotis</i> , <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Carex korshinskyi</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Galium boreale</i>) по пологим склонам гор и увалов северной экспозиции
3. Мезо-ксерофитные непетрофитные луговые степи выровненных межсклоновых пространств с хорошо развитыми почвами	
3.1.	Мезо-ксерофитные мелкодерновинные степи <i>Thalictro foetidi</i> – <i>Festucetum valesiacaе</i> (<i>Stipa krylovii</i> , <i>Helictotrichon altaicum</i> , <i>Dianthus versicolor</i> , <i>Scutellaria scordiifolia</i> , <i>Potentilla bifurca</i> , <i>Thermopsis lanceolata</i> , <i>Thalictrum foetidum</i>)
3.2.	Мезо-ксерофитные злаково-разнотравные луговые степи <i>Achnathero sibirici</i> – <i>Stipetum krylovii</i> (<i>Stipa krylovii</i> , <i>S. capillata</i> , <i>Helictotrichon altaicum</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Achnatherum sibiricum</i> , <i>Schizonepeta multifida</i> , <i>Potentilla bifurca</i> , <i>P. longifolia</i> , <i>Thermopsis lanceolata</i>)

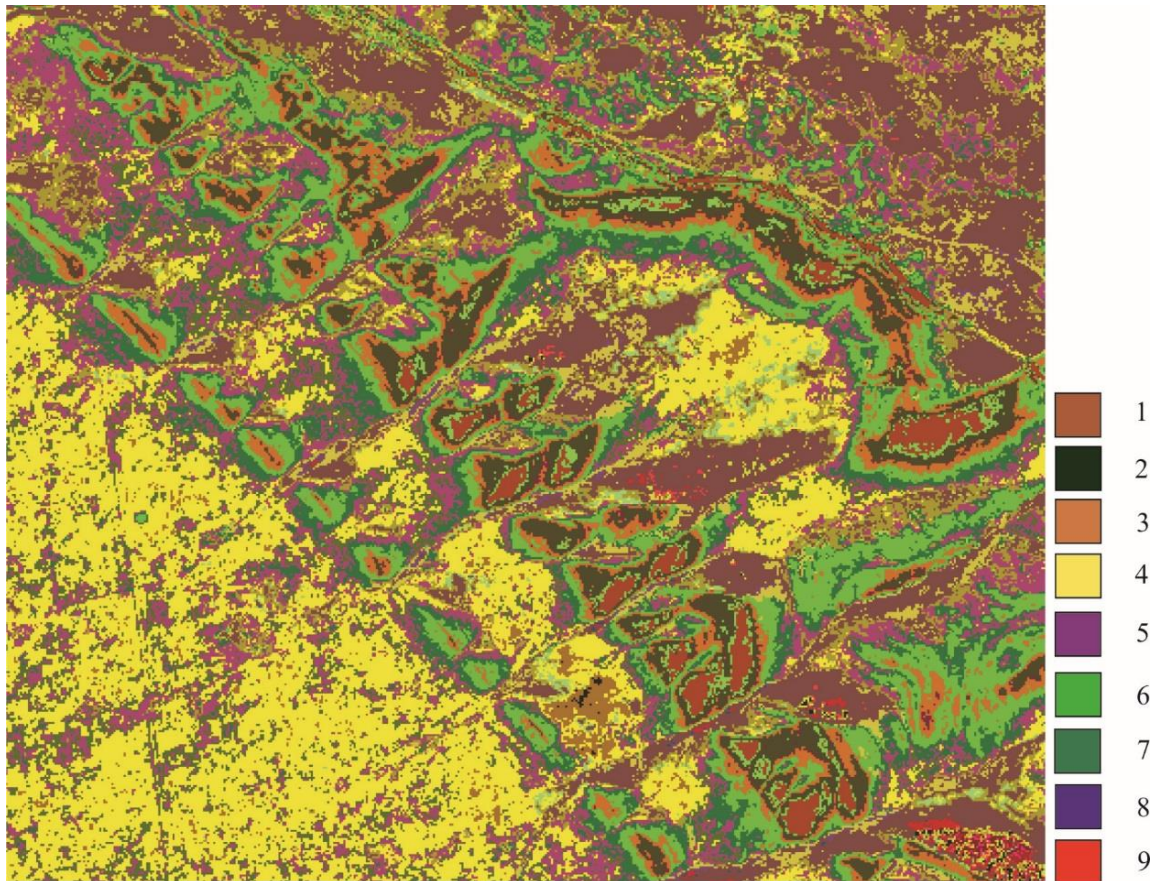


Рис. 3. Фрагмент картографической модели ключевого полигона «озеро Иткуль» по результатам дешифрирования снимка WorldView-2

1. *Androsaco dasyphyllae* – *Caricetum pediformis caricetosum humilis*; 2. *A.d.* – *C.p. helictotrichetosum desertorum*; 3. *Youngio tenuifoliae* – *Agropyrietum cristati*; 4. *Thalictro foetidi* – *Festucetum valesiacae*; 5. *Achnathero sibirici* – *Stipetum krylovii*; 6. *Artemisio glaucae* – *Caricetum pediformis typicum*; 7. *A.g.* – *C.p. iridetosum ruthenicae*; 8. *Bupleuro multinervi* – *Helictotrichetum desertorum typicum*; 9. Участки разреженной лесной растительности с участием *Larix sibirica* и *Betula pendula*. Масштаб 1:5000.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное средне- и крупно-масштабное геоботаническое картографирование ключевого полигона «озеро Иткуль» позволило раскрыть закономерности пространственной организации растительности горно-степного пояса Минусинской межгорной котловины на разных масштабных уровнях. В основу легенды картографической модели положены выделенные при классификации единицы растительности ранга ассоциации и субассоциации. Проведенный ординационный анализ растительности выявил закономерности экологической дифференциации степных сообществ по градиентам ведущих факторов каменистости субстрата и влагообеспеченности, определил их связи с элементами микрорельефа. Последнее выступило основой разработки пространственных единиц – сочетаний, микропоясных рядов, выступивших объектами дешифрирования изображений космических снимков, а также разделами созданной легенды карты растительности.

Дешифрирование космических снимков среднего разрешения Landsat-7 позволило создать картографическую модель, демонстрирующую пространственную организацию горно-степного пояса на уровне сочетаний сообществ и показать пространственные закономерности распределения выявленных при ординации экологических рядов. Использование снимков высокого разрешения World View-2 дало возможность в крупном

масштабе отразить сложную гетерогенную структуру горно-степного пояса ключевого полигона на уровне фитоценозов и максимально раскрыть ландшафтные позиции каждого из них.

Реализованный подход к картографическому моделированию позволяет в обобщенном крупном масштабе отражать пространственную структуру растительного покрова на уровне территориальных единиц топологической размерности, которые представляют региональные эколого-топографические закономерности формирования разнообразия горно-степной растительности. Созданные картографические модели в детальном крупном масштабе выступают достоверной основой мониторинга состояния редких растительных сообществ, а также динамических трендов в растительном покрове с высоким фитоценологическим разнообразием и сложноорганизованной комплексной структурой.

Работа выполнена в рамках тем государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (№ гос. регистрации АААА-А17-117012610052-2), ФГБУН «НБС-ННЦ» (№ 0829-2019-0023), а также при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 18-04-00633, 18-44-190007 p_a, 19-54-40005).

Список литературы

Волкова В. Г. Крупномасштабное картографирование стадий восстановления степных фитоценозов Хакасии // Геоботаническое картографирование. – Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1983. – С. 51–60.

Гавлина Г. Б. Климат Хакасии // Природные условия и сельское хозяйство Хакасской автономной области / [Отв. ред. К.П. Горшенин]. – М.: Изд-во Акад. Наук СССР, 1954. – С. 21–29.

Данилова И. В., Рыжкова В. А., Корец М. А. Алгоритм автоматизированного картографирования современного состояния и динамики лесов на основе ГИС // Вестник НГУ. Серия: Информационные технологии. – 2010. – Т. 8, вып. 4. – С. 15–24.

Данилова И. В., Рыжкова В. А., Онучин А. А., Использование спутниковых данных, цифровой модели рельефа и наземной информации для картографирования восстановительной динамики лесов // Геодезия и картография. – 2013. – № 9. – С. 25–32.

Ермаков Н. Б., Ларионов А. В., Полякова М. А. Синтаксоны луговых степей *Helictotrichetalia schelliani* из Алтая и Хакасии // Вестник НГУ, Серия медико-биологическая. – 2012. – Т. 10, Вып. 2. – С. 16–23.

Ермаков Н. Б. Продромус растительности России // Современное состояние основных концепций науки о растительности / [Отв. ред. Петрова Л. Д.]. – Уфа: Гилем, 2012. – С. 377–483.

Ермаков Н. Б., Пестунов И. А., Дидух Я. П., Полякова М. А. Структура криофитно-степной фитоценохоры на снимках высокого разрешения в горно-степном поясе северной Хакасии // Вестник НГУ, Серия медико-биологическая. – 2013. – Т. 11, Вып. 1. – С. 54–60.

Каширина Е. С., Бондарев Л. В. Картографирование растительности ландшафтного заказника общегосударственного значения «Мыс Фиолент» и общезоологического заказника общегосударственного значения «Бухта Казачья» (Большой Севастополь, Крым) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2013. – Вып. 8. – С. 130–140.

Красная книга Республики Хакасия: редкие и исчезающие виды растений и грибов / [Отв. ред. Никитина Т. А.]. – Новосибирск: Наука, 2012. – 288 с.

Куминова А. В. Материалы к сравнительному анализу каменистых степей Хакасии и Алтая // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири / [Отв. ред. Куминова А. В.]. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1971. – С. 125–131.

Куминова А. В. Степи // Растительный покров Хакасии / [Отв. ред. Куминова А. В.]. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, Новосибирск: Наука, 1976. – С. 95–153.

Куминова А. В. Структура растительного покрова Хакасии и некоторые приемы ее изучения // Ботанический журнал. – 1977. – Т. 62, № 4. – С. 465–480.

Королюк А. Ю., Макунина Н. И. Низкотравные каменистые степи Северо-Минусинской котловины: ассоциации *Androsaco dasyphyllae*-*Caricetum pediformis* // Ботанический журнал. – 1998. – Т. 83, № 7. – С. 119–127.

Макунина Н. И. Степи Минусинских котловин // *Turczaninowia*. – 2006. – Т. 9, вып. 4. – С. 112–144.

Мистрюков А. А. Геоморфологическое районирование Назаровско-Минусинской межгорной впадины. – Новосибирск: ОИГГМ, 1991. – 130 с.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1–6. Выпуск 21 / Красноярский край, Тувинская АССР. Книга 1 / [Ред. Н. С. Смирнова]. – 1990. – 625 с.

Нешатаев М. В., Нешатаев В. Ю. Картографирование растительности для кадастровой оценки земель особо охраняемых природных территорий (на примере Лапландского заповедника) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1 (6). – С. 1630–1633.

Никольская Л. А. Хакасия. – Красноярск: Красноярское книжное изд-во., 1968. – 243 с.

- Пестунов И. А., Бериков В. Б., Куликова Е. А., Рылов С. А. Ансамблевый алгоритм кластеризации больших массивов данных // Автометрия. – 2011. – Т. 47, № 3. – С. 49–58.
- Пестунов И. А., Рылов С. А. Сегментация спутниковых изображений высокого разрешения по спектральным и текстурным признакам // Сибирский государственный университет геосистем и технологий. Новосибирск. – 2012. – Т. 1. – С. 86–91.
- Полевая геоботаника. Методическое руководство / [Отв. ред. Е. М. Лавренко]. – Новосибирск: Издательство Академии наук СССР, 1964. – Т. 3. – 530 с.
- Полевая геоботаника. Методическое руководство / [Ред. Корчагин А. А., Лавренко Е. М.]. – Новосибирск: Издательство Академии наук СССР, 1972. – Т. 4. – 336 с.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986. – 225 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб., 1995. – 992 с.
- Щербакова Е. М. Рельеф Минусинской впадины // Труды Южно-Енисейской комплексной экспедиции. – 1954, Вып. 3. – С. 113–123.
- Hennekens S. M. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. – Lancaster: IBN-DLO, University of Lancaster, 1996. – 59 p.
- Hill M. O. DECORANA and TWINSpan, for Ordination and Classification of Multivariate Species Data: A New Edition, Together with Supporting Programs, in FORTRAN 77. – Huntington: Inst. Terrestr. Ecol., 1979. – 58 p.
- Ignatov M. S., Afonina O. M. (Eds.) Check-list of mosses of the former USSA // Arctoa. – 1992. – Vol. 1, N 6 (1–2). – P. 1–85.
- Ermakov N., Larionov A., Polyakova M., Pestunov I., Didukh Ya. Diversity and spatial structure of cryophytic steppe of the Minusinskaya basin in Southern Siberia (Russia) // Tuexenia. – 2014. – Vol. 34. – P. 431–446.
- Tichy L. JUICE, software for vegetation classification // Journal of Vegetation Science. – 2002. – Vol. 13. – P. 453.
- Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3 ed. // Journal of Vegetation Science. – 2000. – Vol. 11, N 5. – P. 739–768.
- Westhoff V. & van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Handbook of Vegetation Science. – 1973. – Vol. 5. – P. 617–726.

Polyakova M. A., Ermakov N., B. The study of steppe vegetation spatial structure in Khakassia using satellite images of different resolution // Ekosistemy. 2019. Iss. 18. P. 3–13.

The results of steppe vegetation spatial structure study in Khakassia Republic located in northern part of the Altai-Sayan mountain region are represented in the paper. Leading environmental factors were determined by gradient analysis (DCA-ordination). Axis 1 was interpreted as soil humidity and topographic (location of communities in relief) factors. Axis 2 demonstrated distribution of vegetation associations depending on bedrocks types. The cartographic model of steppe vegetation spatial structure of key area placed in the Minusinskaya intermountain basin was developed using satellite images Landsat-7 (with resolutions – 30 meters). Some typological units of steppe communities of the association and subassociation ranks (*Androsaco dasyphyllae* – *Caricetum pediformis caricetosum humilis*, *Androsaco dasyphyllae* – *Caricetum pediformis helictotrichetosum desertorum*, *Artemisio glaucae* – *Caricetum pediformis typicum*, *Thalictro foetidi* – *Festucetum valesiacae*, *Achnathero sibirici* – *Stipetum krylovii*) were identified in satellite images and represented in vegetation map by separate contours. Besides, polygons with mosaic of small-size steppe communities related to certain ecologically heterogeneous relief elements were identified as spatial units - micro-combinations. All distinguished steppe ecological types united in three higher spatial categories related to the main landforms of studied area (mountain slopes of different aspects and intermountain depressions) were used for the map legend construction. Series of large-scale vegetation maps representing detailed structure of steppe vegetation in spatial units – micro-combinations was developed using the World View – 2 satellite images. They allow to identify the locations of small-size plant communities in complicated mosaic of steppe belt. It is an important basis for monitoring and protection of rare and endangered steppe communities and Red Data Book species.

Key words: steppe, vegetation map, GIS, ordination, Khakassia.

Поступила в редакцию 20.04.19