

УДК 581.526.54(571.151)

Эколого-ценотическое разнообразие петрофитных сообществ долины реки Чулышман

М. А. Полякова¹, М. Валахович²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск, 630090, Россия.
E-mail: galatella@mail.ru

²Институт ботаники, Словацкая академия наук, ул. Дубравский путь, 14, г. Братислава, SK–845 2, Словакия.
E-mail: milan.valachovic@savba.sk

Ключевые слова: Алтай, ординация, осыпи, петрофитные сообщества, степи.

Аннотация. Приведен обзор ценотического разнообразия доминирующей на территории среднего и нижнего течения реки Чулышман петрофитной растительности, представленной двумя классами, двумя порядками, тремя союзами и пятью ассоциациями. Описано новое сообщество *Grossulario acicularis–Spiraeetum trilobatae asplenietosum ruta-muraria* subass. nov. Класс *Artemisio santolinifoliae–Berberidetea sibiricae* Ermakov, Chytry et Valachovic 2006 образован сообществами скал и осыпей, класс *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1986 представлен степными сообществами. Приведено подробное описание эколого-топографических особенностей условий произрастания выявленных сообществ, проанализирован их видовой состав и описаны особенности комплексов видов, отличающих сообщества петрофитных степей от осыпей. Результаты ординационного моделирования (Detrended correspondent analysis) подтвердили целостность выделенных единиц и продемонстрировали экологические особенности распределения петрофитной растительности. Ведущими экологическими факторами распределения сообществ вдоль осей ординации выступают особенности структуры каменистого субстрата, влажность и богатство почвенного покрова. Ряды замещения на уровне ассоциаций выстраиваются от условно подвижных каменистых осыпей (*Grossulario–Spiraeetum*) к подвижным осыпям (*Artemisio–Elytrigetum*) и сообществам, переходным между осыпями и степями (*Elytrigio–Artemisetum*), заканчивается ряд сообществами каменистых степей (*Galio–Dendrathermetum*, *Saussureo–Spiraeetum*). По отношению к влажности и богатству субстрата сообщества замещаются на уровне союзов от петрофитных степей к сообществам подвижных осыпей. Постепенное замещение сообществ вдоль осей ординации обуславливает группа облигатных и факультативных петрофитов (*Orostachys spinosa*, *Sedum hybridum*, *Artemisia santolinifolia*, *Youngia tenuifolia*, *Elytrigia geniculata*, *Gypsophila paniculata* и др.), присутствующих в обоих классах.

Ecology and diversity of petrophytic plant communities in the Chulyshman river valley

M. A. Polyakova¹, M. Valachovič²

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Zolotodolinskaya str., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

²Institute of Botany, Slovak Academy of Sciences, Du'bravska' cesta 14, Bratislava, SK–845 23, Slovakia

Keywords: Altai, ordination, petrophytic communities, screes, steppes.

Summary. Overview of cenotic diversity of petrophytic communities within middle and lower course of the Chulyshman river is presented in the article. All petrophytic communities were included in two classes, two orders, three alliances and five associations and one new subassociation. Class *Artemisio santolinifoliae–Berberidetea sibiricae*

Ermakov, Chytry et Valachovic, 2006 is represented by communities of screes and rock outcrops. Class *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1986. includes Central Asian steppes. Environmental and topographical features of conditions and features of the floristic composition of communities were described in detail. Floristic composition was analysed and, moreover, groups of specific species for each classes were identified. The DCA ordination demonstrated ecological peculiarities of petrophytic vegetation and confirmed reasonableness of units. Axis 1 was explained as factor of features of rocky substrate structure. All communities were divided into several groups at the associations level from rock outcrops *Grossulario-Spiraeetum* to screes of *Elytrigio-Artemisetum* and steppes communities (*Galio-Dendrathermetum*, *Saussureo-Spiraeetum*). Axis 2 was explained as factors of moisture and richness of the badrocks at the alliances level with gradual transition from petrophytic steppes on rock outcrops to mobile screes. Gradual transition between communities of screes, rock outcrops and petrophytic steppes is observed due to presence of the group of obligate petrophytic species (*Orostachys spinosa*, *Sedum hybridum*, *Artemisia santolinifolia*, *Youngia tenuifolia*, *Elytrigia geniculata*, *Gypsophila paniculata*, etc.) which exist in the each classes.

Введение

Петрофитные сообщества выступают важным элементом степных ландшафтов Алтае-Саянской горной области. Характерной чертой местообитаний таких сообществ выступают слаборазвитые почвы, обнажения коренных горных пород, защебенность и/или подвижность субстрата. Это способствует формированию своеобразной растительности, способной выживать в экстремальных экотопах, таких как скалы, уступы и карнизы, трещины, подвижные/условно-подвижные осыпи. Основу таких сообществ составляют облигатные и факультативные петрофиты кустарниковых, полукустарниковых, подушковидных или длинностержнекорневых жизненных форм, адаптированные к особенностям субстрата, тепло- и влагообеспеченности местообитаний. Исследования петрофитной растительности очень широко отражены в зарубежных работах. При этом большое внимание уделено вопросам их классификации в системе Браун-Бланке (Mota Poveda et al., 1991; Valachovic et al., 1997; Blasi et al., 2003; Świerkosz, 2004; Terzi M., D'Amico, 2008; Lakušić, Karadžić, 2010; Nowak et al., 2015). Ряд статей посвящен анализу флористического состава (Świerkosz et al., 2011), влиянию климатических факторов на флоро-фитоценотическое разнообразие петрофитной растительности (Kuntz, Larson, 2006; Kristensen, Frangi, 2015), а также влиянию антропогенных факторов на каменистые сообщества, связанных с широко развитым горным туризмом и скалолазанием (Mc Millan, Larson, 2002).

В отечественной литературе исследованиям петрофитной растительности отводилась меньшая роль, и в более ранних исследованиях чаще всего такие сообщества упоминались как пионерные группировки (Kuminova, 1960). На протяжении последних 10–15 лет в российской ли-

тературе все чаще приводятся данные о фитоценотическом разнообразии и классификации петрофитных сообществ (Onipchenko, 2002; Ermakov et al., 2006, 2009; Ermolaeva, 2007; Polyakova, 2010; Belonovskaya, 2012; Belonovskaya et al., 2014). Н. А. Гречушкиной (Grechushkina, 2011) была опубликована сводная статья о современном состоянии изученности петрофитной растительности и дан обзор высших синтаксонов в рамках эколого-флористической классификации.

На территории долины реки Чулышман одни из первых исследований датируются 1833–1835 гг., когда под руководством Ф. В. Геблера была проведена экспедиция от западных предгорий и высокогорий Тигирекского хребта до юго-восточных окраин бассейна рек Чуи, Чулышмана и Башкауса. Позднее П. А. Чихачев (Chikhachev, 1842), В. В. Радлов (Radlov, 1860), Н. М. Ядринцев (Yadrintsev, 1860), П. Н. Крылов (Krylov, 1901), В. И. Верещагин (Vereshchagin, 1905) и другие проводили здесь флористические исследования, по результатам которых были составлены очерки о растительном покрове. В работе, посвященной изучению кормовой базы на территории реки Чулышман Г. Г. Павловой (Pavlova, 1956), отмечено, что по крутым склонам широко распространены каменистые степи, и приведен видовой состав доминирующих и субдоминирующих видов.

В обобщенной работе по изучению растительности Алтая (Kuminova, 1960) все петрофитные сообщества отнесены к двум различным типам растительности: группа формаций каменистых настоящих степей и сообщества скал и осыпей выделены в скальный тип растительности. В описании типа растительности представлена общая характеристика и приведен список доминирующих видов, но сообщества не встроены в классификационную схему, приведенную в монографии.

В более поздней работе впервые для территории Алтае-Саянской горной области была предложена концепция классификации петрофитных сообществ с использованием эколого-флористического подхода (Ermakov et al., 2006). Авторы описывают новый класс *Artemisio santolinifoliae-Berberidetea sibiricae* Ermakov, Chytry et Valachovic 2006, включающий один порядок и два союза, объединяющие центральноазиатские каменистые сообщества. Помимо предложенной классификации, в статье проанализированы и обсуждены вопросы отличия различных типов каменистых сообществ от петрофитных степей. Позднее в ряде работ приводится характеристика отдельных петрофитных сообществ с территории Алтая (Ermakov et al., 2009; Polyakova, 2010).

Цель работы – выявить разнообразие петрофитных сообществ долины реки Чулышман с использованием эколого-флористического подхода, определить их синтаксономическое положение в системе Браун-Бланке, а также проанализировать эколого-фитоценотические и флористические особенности выделенных сообществ.

Географическое положение и природные условия

Алтай представляет собой обширную горную область, расположенную на юге Западной Сибири между 48–53° с. ш. и 82–92° в. д. Для рельефа Алтая характерно сочетание горных хребтов с обширными слабовсхолмленными пространствами, со всех сторон окруженными горами. Изучаемая территория охватывает среднее и нижнее течение реки Чулышман, по схеме районирования, предложенной А. В. Куминовой (Kuminova, 1960), относится к подпровинции Центральный Алтай, Чулышманско-Башкаусскому горно-лесному и Чулышманскому долинному лесостепному районам (рис. 1).

Континентальный климат долины реки попадает под влияние Телецкого озера и выражается в значительном повышении средней температуры воздуха, уменьшении амплитуды колебания годовых и суточных температур, удлинении вегетационного периода. Зимой осадков выпадает мало, а речная долина совершенно лишена снега, т. к. этому способствуют сильные ветра. Почвенный покров образован преимущественно каштановыми и недоразвитыми щебнистыми почвами по нижним частям склонов и прирусловым террасам (Kuminova, 1960). Фитоценотическое раз-

нообразии и преобладание петрофитной растительности обусловлены особенностями эколого-топографических условий долины реки. Долина Чулышмана имеет отвесные скалистые склоны, местами несет хорошо выраженные террасы, где небольшими фрагментами развиваются мелководновинные степи, также здесь характерно широкое развитие конусов осыпей и скопления обломочного материала преимущественно по южным склонам, иногда в средней и нижней части сменяющихся каменистыми степями. Склоны северных экспозиций в верхней и иногда средней части заняты лесными сообществами. В нижних частях склонов распространены петрофитные степи либо условно подвижные осыпи, значительно отличающиеся от осыпей южных склонов флористическим составом и особенностями подстилающих пород.

Таким образом, в более ранних работах приведена общая характеристика основных типов каменистых степей, скал и осыпей растительности всего Алтая. Детальное изучение петрофитных растительных сообществ долины Чулышмана, специфика их видового состава, фитоценотическое разнообразие, а также изучение особенностей местообитания сообществ ранее не проводилось.

Материалы и методы

Исследование проводилось на территории Республики Алтай (Улаганский р-н). Проанализировано 90 описаний, выполненных по стандартной методике, включенных в базу данных на основе программы TURBOVEG (Hennekens, 1996). Классификация сообществ проведена с применением эколого-флористического подхода (Westhoff, van der Maarel, 1973; Mirkin et al., 1989; Dierschke, 1994) с использованием программного пакета JUICE 7.0. (Tichý, 2002). Номенклатура синтаксономических единиц выполнена в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000). Для определения и описания синтаксонов были использованы диагностические виды, которые включают комбинацию характерных, дифференциальных и константных видов (Westhoff, van der Maarel, 1973). Участие видов оценивалось по шкале Браун-Бланке (r – единичные особи, + – < 1 %, 1 – 1–5 %, 2 – 5–25 %, 3 – 26–50 %, 4 – 51–75 %, 5 – 76–100 %).

Для подтверждения эколого-флористической целостности выделенных единиц растительно-

сти и выявления распределения сообществ по основным осям ординации использован метод главных компонент DCA-ординация (Detrended correspondent analysis) (Hill, 1979), реализованный в программном пакете DECORANA.

Таксономические названия сосудистых растений приведены в соответствии с С. К. Черепановым (Czerепанов, 1995), мхов – М. С. Игнатовым, О. М. Афоной (Ignatov, Afonina, 1992), лишайников – М. П. Андреевым, Ю. В. Котловым и др. (Andreev, Kotlov et al., 1996).

Результаты

Класс *Artemisia santolinifoliae–Berberidetea sibiricae* объединяет центральноазиатские сообщества обнажений горных пород, подвижных и стабильных осыпей. Класс представлен порядком *Artemisia santolinifoliae–Berberidetalia sibiricae* (диагностические виды – *Stipa orientalis*, *Vicia costata*, *Artemisia rutifolia*) и двумя союзами.

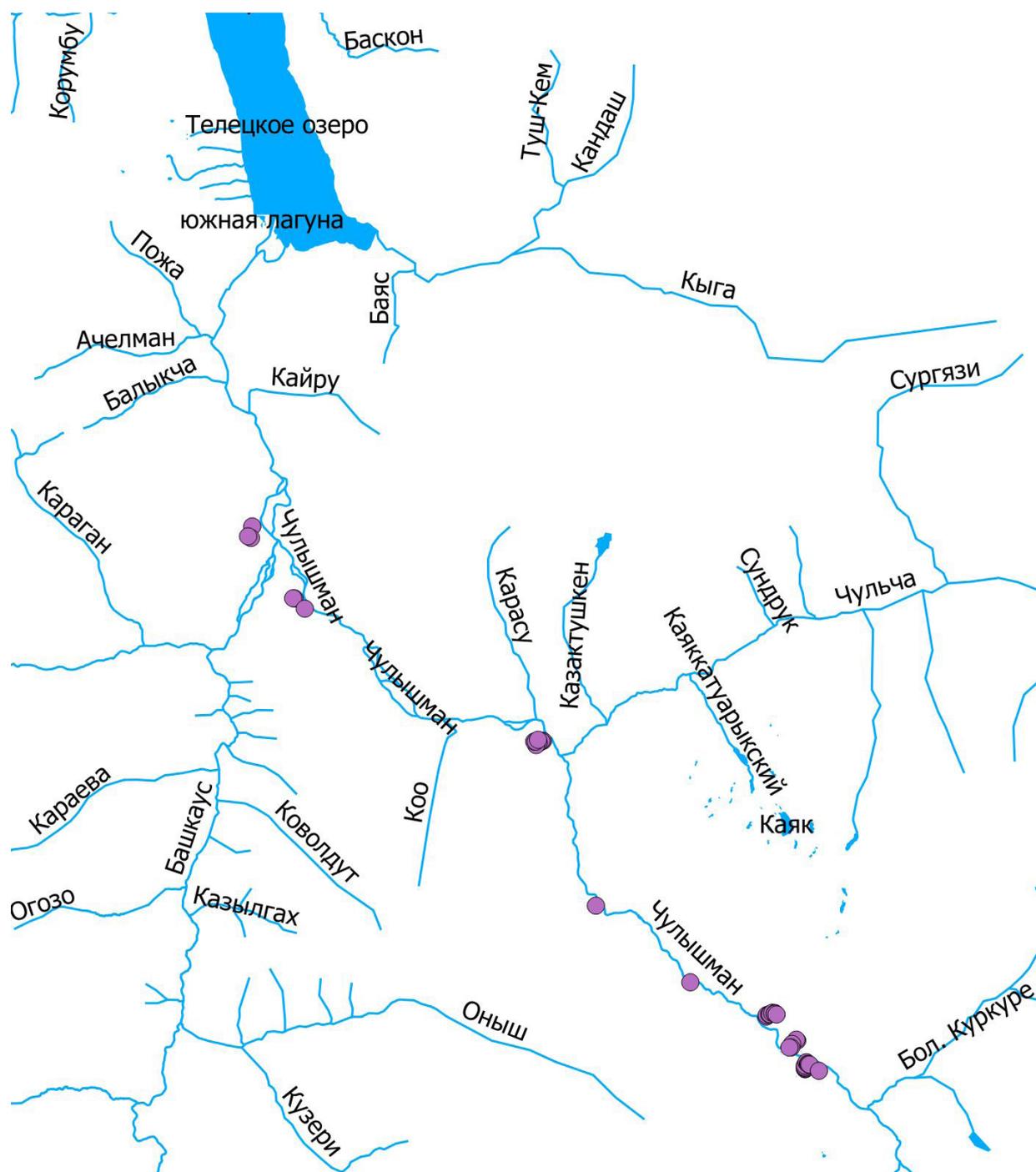


Рис. 1. Карта-схема района исследования.

Союз *Artemision rutifoliae* включает в себя растительные сообщества каменистых подвижных осыпей (д. в. союза = д. в. порядка) (Ermakov et al., 2006).

Союз представлен ассоциацией *Artemisia argyrophyllae–Elytrigetum geniculatae*, объединяющей растительные сообщества подвижных осыпей (диагностические виды – *Artemisia argyrophylla*, *Gypsophila paniculata*, *Dracocephalum peregrinum*, *Chelidonium majus*, *Patrinia intermedia*). (Polyakova, 2010).

Союз *Grossulario acicularis–Berberidion sibiricae* объединяет сообщества умеренно сухих и сухих подвижных каменистых осыпей, распространенных на территории Алтая и Западного Саяна. Диагностическую группу образуют *Berberis sibirica*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Grossularia acicularis*, *Spiraea media*, *Galium verum*, *Artemisia gmelinii* (Ermakov et al., 2006).

Ассоциация *Grossulario acicularis–Spiraeetum trilobatae* (табл. 1 (1–11)) объединяет сообщества крупнообломочных осыпей лесостепного пояса Алтая (диагностические виды – *Cara-gana arborescens*, *Galium paniculatum*, *Thalictrum foetidum*, *Polygonatum odoratum*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Grossularia acicularis*, *Lonicera microphylla*, *Spiraea trilobata*).

Сообщества были описаны в месте впадения р. Чульчи в р. Чулышман. В отличие от ранее описанных типичных сообществ, расположенных по южным склонам с щебнистым, подвижным субстратом в долине рек Катунь и Чуя (Ermakov et al., 2006), описываемые нами сообщества занимают склоны северных и восточных экспозиций крутизной до 40°, подстилающий субстрат образован крупными обломками породы с покрытием от 65 до 100 %, также часто присутствуют выходы материнских пород, представляющие собой плиты, выходящие на поверхность «ребром» (покрытие в среднем 40 %). Растения закрепляются в расщелинах, где скапливается мелкозем.

Характерной отличительной чертой видовой состава некоторых описанных в данной ассоциации сообществ выступает комплекс облигатных петрофитных папоротников *Asplenium ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *A. septentrionale* и травяных облигатных петрофитов *Silene turgida*, *Hylotelephium populifolium*, *Dendranthema sinuatum*.

Большинство этих видов являются диагностическими для класса *Asplenetia trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977, объединяющего сообществ скал, расщелин и выхо-

дов коренных пород Евразии, Северной Африки и Гренландии. В более ранней работе (Ermakov et al., 2006) авторами были предложены два сообщества, относящиеся к этому классу: *Woodsia ilvensis–Selaginella sanguinolenta* и *Hylotelephium populifolium–Selaginella sanguinolenta*, описанные на территории Западного Саяна преимущественно в лесостепном и лесном поясах, местобитания которых характеризовались как трещины, пустоты и полки затененных частей крутых склонов. Несмотря на внешнее сходство условий обитания и присутствия общего комплекса характерных видов мы предлагаем отнести наши сообщества к классу *Artemisio–Berberidetea* и рассматривать их в ранге субассоциации вышеописанной ассоциации *G. a–S. t. asplenetosum ruta-muraria* subass. nov. (д. в. *Asplenium ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *A. septentrionale*, *Woodsia ilvensis*, *Silene turgida*, *Hylotelephium populifolium*, *Dendranthema sinuatum*), представляющей переходные сообщества между классами *Artemisio–Berberidetea* и *Asplenetia* (табл. 1 (12–30)). Причинами такого синтаксономического решения выступают: 1. В исследуемых сообществах, помимо комплекса видов класса *Asplenetia*, хорошо выражена группа видов, диагностирующих союз *Grossulario–Berberidion* и ассоциацию *Grossulario–Spiraeetum*, принадлежащих к классу *Artemisio–Berberidetea*, в то время как в ранее описанных сообществах с Западного Саяна эти виды отмечены единично и с небольшим покрытием; 2. Сравнительный анализ флористического состава сообществ Чулышмана с ранее описанными единицами отличает друг от друга ряд ключевых, постоянно присутствующих видов, характеризующих более мезофитные экологические условия Западного Саяна (*Cruciata krylovii*, *Carex macroura*, *Galium boreale*, *Rubus matsumuranus*). 3. Кроме того, от сообществ класса *Asplenetia trichomanis* с Западного Саяна описываемые нами сообщества отличаются наличием комплекса доминирующих и субдоминирующих степных и лугово-степных видов (*Phlomis tuberosa*, *Carex pediformis*, *Kitagawia baicalensis*, *Iris ruthenica*). 4. Недостаточное количество фактического материала и неразработанная на текущий момент схема класса *Asplenetia* для Алтае-Саянского региона не дает возможность провести качественный сравнительный анализ и соотнести данные сообщества с единицами любого уровня.

Ассоциация *Elytrigio geniculatae–Artemisium santolinifoliae* (табл. 1 (31–35)) ранее описа-

на на территории центральной части Западного Саяна по склонам южных экспозиций. Она объединяет каменистые сообщества, окруженные степями на хорошо развитых почвах (Ермаков et al., 2006). В связи с таким положением сообществ их видовой состав характеризуется набором видов, характерных как для сообществ класса *Artemisio–Berberidetea* (*Spiraea trilobata*, *Gypsophila paniculata*, *Artemisia santolinifolia*, *Silene turgida*), так и видов, играющих важную роль в сложении степей: *Cleistogenetea squarrosae*, *Erysimum flavum*, *Elytrigia geniculata*, *Galium paniculatum*. Диагностическую группу ассоциации образуют *Achnatherum sibiricum*, *Artemisia frigida*, *A. santolinifolia*, *Chamaerhodos erecta*, *Erysimum flavum*, *Helictotrichon altaicum*, *Potentilla acaulis*.

На исследуемой территории сообщества локализируются по нижним частям северных, восточных и западных склонов и их шлейфам, представляющим собой условно-стабильные осыпи, образованные крупными обломками породы (до 85 %). Кустарниковый ярус образован *Spiraea trilobata* и *Berberis sibirica* (покрытие до 65 %). В травяном ярусе (покрытие 12–60 %) доминируют *Helictotrichon altaicum*, *Elytrigia geniculata*, *Achnatherum sibiricum*, *Artemisia frigida*, *A. gmelinii*, *Potentilla acaulis*, *Orostachys spinosa*, *Gypsophila paniculata*, *Carex pediformis*. Мохово-лишайниковый ярус представлен *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum* (покрытие от 3 до 60 %).

Класс *Cleistogenetea squarrosae* представлен порядком луговых степей Южной Сибири *Festucetalia lenensis*, подпорядком *Festuco valesiacae–Caricentalia pediformis*, союзом *Eritrichion pectinati–Selaginellion sanguinolentae* и региональным подсоюзом *Seselo buchtormensis–Spiraeenion trilobatae* (Ермаков, Polyakova, 2009).

Ассоциация *Galio paniculati–Dendratemetum sinuatae* (табл. 2 (1–17)) объединяет сообщества скалистых обнажений, занимающих выходы метамофизированных материнских пород (диагностические виды – *Androsace maxima*, *A. septentrionalis*, *Artemisia santolinifolia*, *Carex korshinskyi*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Iris ruthenica*, *Patrinia intermedia*, *Poa urssulensis*, *Rhytidium rugosum*, *Sedum hybridum*) (Ермаков, Polyakova, 2009).

Ассоциация *Saussureo salicifoliae–Spiraeetum trilobatae* (табл. 2 (18–26)) ранее была описана из среднего течения реки Каракол по крутым (25°) южным сильно эродированным склонам (Ермаков, Polyakova, 2009). Диагности-

ческая группа представлена *Polygala tenuifolia*, *Saussurea salicifolia*, *Dracocephalum peregrinum*. Сообщества ассоциации в долине Чулышмана занимают крутые (25–35°) склоны северных экспозиций, реже встречаются по юго-западным, западным и восточным склонам. Местообитания связаны преимущественно с отрицательными формами мезорельефа. Выходы пород составляют от 3 до 8 %, максимально до 40 %, защебненность субстрата варьирует от 25 до 80 %.

В кустарниковом ярусе доминируют *Spiraea trilobata*, *Caragana pygmaea*, *Lonicera microphylla* (покрытие 15–25 %, высота яруса 0,5–0,7 м). Травяной ярус (покрытие 10–75 %) образован двумя подъярусами. Первый подъярус (высота до 75–80 см, покрытие 3–12 %) образован *Astragalus melilotoides*, *Kitagawia baicalensis*, *Artemisia santolinifolia* и генеративными побегами *Elytrigia geniculata*, во втором подъярусе (покрытие 8–50 %, высота 12–17 см) доминируют степные петрофиты *Artemisia commutata*, *A. frigida*, *Orostachys spinosa*, *Gypsophila paniculata*, *Hedysarum gmelinii*, постоянно присутствуют *Dianthus versicolor*, *Saussurea pricei*, *Iris humilis*. Мохово-лишайниковый ярус не развит, единично отмечены *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*, *Cladonia pyxidata*.

На следующем этапе исследования для выявления эколого-флористической целостности выявленных единиц, а также ведущих экологических факторов распределения сообществ была проведена непрямая ординация.

Результаты ДСА-ординации объединили все описания в 6 групп ранга «ассоциация/субассоциация», ориентированные на ведущих осях. Анализ экологических групп флористического состава сообществ вдоль оси 1 дает возможность интерпретировать ее как градиент фактора особенностей структуры и как следствие стабильности субстрата. Крайнее левое положение на оси (значения 0,0–2,0) занимают сообщества условно подвижных каменистых осыпей (*Grossulario–Spiraeetum*), местообитания которых образованы выходами материнских пород, а также условно стабильными скоплениями крупных обломков породы по вогнутым частям склонов или их шлейфам. Центральное место на оси 1 (значения 2,0–3,5) занимают сообщества подвижных осыпей (*Artemisio–Elytrigetum*) и переходные между степями и осыпями сообщества (*Elytrigio–Artemisetum*), распространенные по крутым южным склонам на подвижных каменистых субстратах. Замыкают ось 1 ординации (значения

3,5–5,0) каменистые степные сообщества класса *Cleistogenetea squarrosae*, распространенные в местообитаниях с защепенным, но наиболее развитым по сравнению с сообществами осыпей почвенным покровом.

Вдоль второй оси ординации наблюдается последовательное замещение сообществ на уровне союзов, которые можно интерпретировать как экологические типы петрофитных сообществ по отношению к богатству и влажности субстрата. Нижнее значение на оси 2 (0,5–1,5) занимают сообщества союза *Eritrichion–Selaginellion* (ассоциации *Saussureo–Spiraeetum* и *Galio–Dendrathermetum*), локализующиеся по местообитаниям с защепенными, умеренно развитыми почвами, позволяющими формировать гумусовый горизонт и накапливать влагу. Далее их замещают сообщества условно подвижных осыпей союза *Grossulario–Berberidion* (значения 1,5–3,3), в местообитаниях которых плодородный почвенный слой выражен спорадически, и его аккумуляция приурочена к неглубоким расщелинам, трещинам и карнизам. Наименее богатые и наиболее аридные сообщества мобильных осыпей союза

Artemision rutifoliae (значения 3,3–5,0) завершают ряд замещения на оси 2 ординации. Местообитания этих сообществ в силу высоких дренажных свойств мелкощебнистого субстрата характеризуются наиболее ксерофитными условиями и отсутствием гумусового горизонта.

Обсуждение

Проведенная классификация, выполненная на основе флористического анализа сообществ, показала, что петрофитные степи отделяются от сообществ осыпей, что подтверждается данными ординационного анализа. Кроме того, ординационный анализ продемонстрировал объединение сообществ в целостные группы на всех уровнях классификационной (Рис. 2).

Наблюдаемое на осях ординации постепенное замещение сообществ вдоль экологических градиентов и их частичное перекрытие (что наиболее четко видно на оси 1) обуславливает группа облигатных и факультативных петрофитов, постоянно присутствующая в обоих классах (*Orostachys spinosa*, *Sedum hybridum*, *Artemisia*

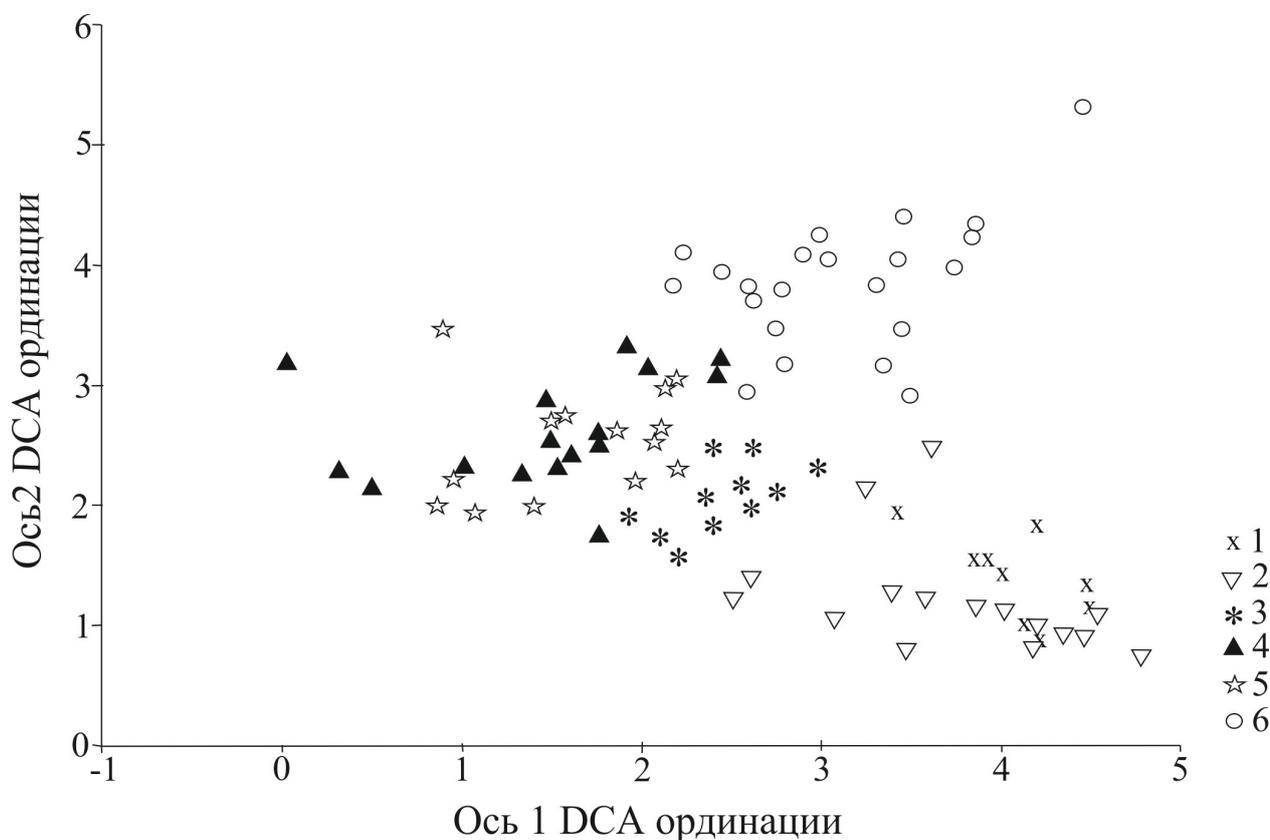


Рис. 2. Распределение петрофитных сообществ долины р. Чулышмана на осях 1 и 2 DCA-ординации: 1 – *Saussureo salicifoliae–Spiraeetum trilobatae*; 2 – *Galio paniculati–Dendrathermetum sinuatae*; 3 – *Elytrigio geniculatae–Artemisetum santolinifoliae*; 4 – *Grossulario acicularis–Spiraeetum trilobatae*; 5 – *G. a.–S. t. asplenietosum ruta – muraria*; 6 – *Artemisio argrophyllae–Elytrigetum geniculatae*.

santolinifolia, *Youngia tenuifolia*, *Elytrigia geniculata*, *Gypsophila paniculata*, *Dracocephalum peregrinum*, *Galium paniculatum*, *Coluria geoides*, *Spiraea trilobata*, *Berberis sibirica*).

Так, например, на оси 1 ординации сообщества подвижных осыпей ассоциации *Artemisia–Elytrigetum* частично перекрывается со степными сообществами ассоциаций *Elytrigio–Artemisetum* и *Galio paniculati–Dendrathermetum*, обитающими на защепенных субстратах с метаморфизированными выходами пород, что обусловлено схожестью состава субстрата и присутствием в синтаксонах общей группы петрофитов. В то же время они четко отделяются друг от друга по оси 2, где степи (союз *Eritrichion–Selaginellion*) выступают как наиболее богатые и влажные сообщества, что объясняется наибольшей развитостью почвенного покрова их местообитаний. Несмотря на высокую защепенность субстрата в степных сообществах, плодородный почвенный слой здесь всегда развит, что, в свою очередь, способствует увеличению способности этих почв удерживать влагу и накапливать гумус.

Сообщества осыпей союза *Grossulario–Berberidion* занимают промежуточное положение на оси 2 как по отношению к дренажным свойствам субстрата, так и увлажнению. Эти условно подвижные осыпи формируются у подножий северных склонов на скоплениях крупных обломков породы. Относительная стабильность этих местообитаний дает возможность накапливать субстрат в трещинах и расщелинах между камней и способствует развитию травяного и доминирующего здесь кустарникового яруса (до 80 %). Комплекс экологических условий, особенностей местообитания сообществ и развитый кустарниковый ярус способствует закреплению субстрата, а также накоплению, сохранению и наиболее полному использованию растениями влаги за счет уменьшения ее испарения с поверхности.

Крайнее положение сообществ союза *Artemision rutifoliae* на оси 2 обуславливает несформированный и подвижный субстрат местообитаний сообществ, обладающий высокими дренажными свойствами и минимальным развитием слабо закрепленного почвенного слоя. Кроме того, подвижность субстрата отражается на его низкой способности, как к накоплению гумусового почвенного горизонта, так и удержанию влаги. Несмотря на то, что в таких сообществах покры-

тие кустарникового яруса, как и в сообществах союза *Grossulario–Berberidion*, может достигать 80 %, видовой состав их значительно различается. В отличие от сообществ стабильных осыпей, где доминантами выступают мезофитные (*Rhododendron dauricum*) и мезоксерофитные (*Berberis sibirica*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Caragana arborescens*) кустарники, кустарниковый ярус сообществ подвижных осыпей образуют полны различных жизненных форм – полукустарниковой (*Artemisia rutifolia*, *A. gmelinii*, *A. santolinifolia*) и полукустарничковой (*Artemisia argyrophylla*), адаптированные не только к закреплению на подвижном субстрате, но и к выживанию в условиях минимального водообеспечения.

Тем не менее, при плавном переходе между выделенными синтаксонами на осях ординации и видимой схожести экологических условий местообитаний сообщества относятся к принципиально разным типам растительности – степям и осыпям. Подтверждением этому служат существенные различия важных диагностических видов во флористическом составе выявленных единиц растительности. Хорошо развитый комплекс злаков и степных видов (*Koeleria cristata*, *Stipa krylovii*, *Poa botryoides*, *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *Goniolimon speciosum*, *Kochia prostrata*, *Veronica pinnata*), характерный для степных сообществ, присутствует в них с высоким постоянством, в то время как в сообществах осыпей эти виды отсутствуют или играют незначительную фитоценологическую роль, встречаясь единично и с небольшим покрытием. В то же время сообщества осыпей характеризуются доминированием или постоянным присутствием набора специфических видов (*Artemisia rutifolia*, *A. argyrophylla*, *Asplenium ruta-muraria*, *A. septentrionale*, *Silene turgida*, *Woodsia ilvensis*, *Hylotelephium populifolium*), отсутствующих или единично встречающихся в каменистых степях.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (№ гос. регистрации АААА-А17-117012610052-2), а также при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 18-44-190007 p_a, № 18-04-00633).

Примечание к таблице 1: (-sl) – кустарниковый ярус, (-hl) – травяной ярус, (-ml) – мохово-лишайниковый ярус
Единичные виды: *Larix sibirica* (-t1) 18 (2); *Pinus sibirica* (-t1) 8 (1); *Caragana pygmaea* (-sl) 19 (1), 28 (2); *Juniperus sabina* (-sl) 23 (1), 27 (+); *Pinus sibirica* (-sl) 22 (+), 26 (r), 27 (r); *Rosa canina* (-sl) 8 (+), 10 (2); *Achillea asiatica* (-hl) 15 (+); *Aconitum anthoroideum* (-hl) 35 (+); *A. septentrionale* (-hl) 8 (+); *Aconogonon alpinum* (-hl) 23 (+), 26 (1); *Agropyron cristatum* (-hl) 34 (1); *Allium nutans* (-hl) 15 (1); *A. ramosum* (-hl) 19 (+); *Alyssum lenense* (-hl) 35 (+); *Al. obovatum* (-hl) 14 (+), 20 (+), 21 (r); *Androsace maxima* (-hl) 3 (r), 5 (+); *Anemone sylvestris* (-hl) 35 (2); *Arabis sp.* (-hl) 22 (+); *Artemisia commutata* (-hl) 34 (+); *A. dracunculus* (-hl) 24 (+); *A. obtusiloba* (-hl) 4 (+); *Astragalus sp.* (-hl) 3 (1); *A. testiculatus* (-hl) 31 (+); *Bergenia crassifolia* (-hl) 6 (+), 26 (2); *Bupleurum scorzoneri-folium* (-hl) 2 (+); *Calamagrostis epigeios* (-hl) 10 (+), 15 (+); *Caragana pygmaea* (-hl) 6 (+), 18 (+); *Carduus nutans* (-hl) 5 (+); *Carex korshinskyi* (-hl) 7 (+), 14 (1); *Chaerophyllum bulbosum* (-hl) 5 (+); *Chenopodium sp.* (-hl) 5 (r); *Cirsium serratuloides* (-hl) 10 (+); *Clausia aprica* (-hl) 2 (+); *Cotoneaster uniflorus* (-hl) 25 (+); *Cuscuta sp.* (-hl) 5 (+), 15 (+), 23 (+); *Cynoglossum sp.* (-hl) 5 (+); *Cystopteris fragilis* (-hl) 24 (+); *Elymus excelsus* (-hl) 14 (+), 16 (+); *E. gmelinii* (-hl) 15 (+); *E. komarovii* (-hl) 15 (+), 23 (r); *E. sibiricus* (-hl) 8 (2), 10 (3); *Ephedra monosperma* (-hl) 21 (+), 26 (+), 33 (+); *Erigeron acris* (-hl) 22 (r); *Euphorbia alpina* (-hl) 15 (+); *E. altaica* (-hl) 5 (+); *Euphorbia sp.* (-hl) 22 (+), 23 (1), 26 (+); *E. rupestris* (-hl) 17 (+); *Euphorbia sp.* (-hl) 8 (r); *Euphrasia pectinata* (-hl) 15 (+), 31 (+); *Fallopia convolvulus* (-hl) 7 (+); 11 (r), 22 (+); *Fragaria viridis* (-hl) 10 (+), 15 (2), 28 (+); *Galatella angustissima* (-hl) 10 (+); *Geranium pseudosibiricum* (-hl) 5 (1); *Goniolimon speciosum* (-hl) 18 (+); *Hedysarum sp.* (-hl) 9 (+); *Helictotrichon desertorum* (-hl) 6 (+); *Humulus lupulus* (-hl) 5 (1), 7 (1), 11 (+); *Isatis sp.* (-hl) 23 (r); *Lactuca sp.* (-hl) 12 (+); *Lappula marginata* (-hl) 15 (+); *Leonurus tataricus* (-hl) 15 (+), 28 (+); *Lilium pilosiusculum* (-hl) 8 (+), 10 (+); *Lupinaster pentaphyllus* (-hl) 15 (+); *Medicago falcata* (-hl) 5 (1), 13 (+), 15 (2); *Melandrium album* (-hl) 5 (r); *Melica transsilvanica* (-hl) 7 (1), 22 (r); *Melilotus albus* (-hl) 5 (1), 23 (+); *Minuartia sp.* (-hl) 20 (+); *M. verna* (-hl) 32 (+); *Moehringia lateriflora* (-hl) 8 (1); *Nepeta sibirica* (-hl) 5 (1), 23 (r); *Origanum vulgare* (-hl) 15 (+), 27 (1); *Orthilia secunda* (-hl) 13 (+), 35 (+); *Oxytropis strobilacea* (-hl) 26 (1); *Oxytropis sp.* (-hl) 32 (1); *O. strobilacea* (-hl) 13 (+), 24 (+); *Phleum phleoides* (-hl) 28 (2); *Polypodium vulgare* (-hl) 7 (+), 24 (r), 28 (+); *P. argentea* (-hl) 32 (+); *P. bifurca* (-hl) 32 (+); *P. sericea* (-hl) 18 (+), 31 (+); *P. tanacetifolia* (-hl) 13 (+), 15 (+); *Primula macrocalyx* (-hl) 8 (r), 10 (+), 22 (r); *Pulsatilla patens* (-hl) 6 (r); *Rubus saxatilis* (-hl) 8 (+); *Saussurea pricei* (-hl) 14 (1), 18 (+), 24 (+); *Scabiosa ochroleuca* (-hl) 5 (+), 15 (1), 35 (+); *Scorzonera austriaca* (-hl) 18 (+); *Seseli sp.* (-hl) 10 (1); *Silene nutans* (-hl) 2 (+); *Spiraea hypericifolia* (-hl) 28 (r); *Stevenia cheiranthoides* (-hl) 32 (r); *Stipa glareosa* (-hl) 31 (2); *Tephrosieris integrifolia* (-hl) 10 (+); *Thalictrum minus* (-hl) 8 (+), 13 (+), 15 (+); *Thymus serpyllum* (-hl) 14 (r), 26 (+); *Valeriana rupestris* (-hl) 23 (+); *Veronica krylovii* (-hl) 10 (r), 13 (+), 24 (r); *V. spicata* (-hl) 18 (+), 28 (r); *Ziziphora clinopodioides* (-hl) 5 (2), 15 (2), 22 (r). *Anomodon sp.* (-ml) 32 (2); *Bryum argenteum* (-ml) 5 (+); *B. sp.* (-ml) 5 (2), 8 (1), 23 (1); *Cladonia amaurocraea* (-ml) 6 (1), 19 (1), 24 (+); *Cl. arbuscula* (-ml) 18 (+), 24 (+), 28 (+); *Cl. chlorophaea* (-ml) 24 (+); *Cl. pyxidata* (-ml) 1 (+), 3 (1), 32 (1); *Cl. sp.* (-ml) 26 (+); *Cl. stellaris* (-ml) 6 (+), 24 (1); *Dicranum polysetum* (-ml) 13 (2), 26 (+); *Distichium sp.* (-ml) 3 (1); *Encalypta sp.* (-ml) 14 (1); *Fissidens sp.* (-ml) 20 (2); *Hylocomium splendens* (-ml) 24 (1); *Hypnum cupressiforme* (-ml) 24 (1); *Parmelia sp.* (-ml) 24 (+); *Phaeophyscia sp.* (-ml) 3 (+), 20 (+); *Plagiomnium sp.* (-ml) 8 (+); *Pleurozium schreberi* (-ml) 28 (1); *Polytrichastrum sp.* (-ml) 32 (+); *Polytrichum commune* (-ml) 28 (1); *P. sp.* (-ml) 16 (+); *Ptilium crista-castrensis* (-ml) 8 (3), 10 (3); *Racomitrium canescens* (-ml) 6 (+), 24 (+); *Rhodobryum roseum* (-ml) 8 (+); *Rhytidiadelphus triquetrus* (-ml) 8 (2); *Xanthopaemelia camschadalis* (-ml) 3 (+).

Таблица 2 (окончание)

Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26		
<i>Viola dissecta</i>	-hl	.	.	+	+	+	
<i>Phlomis tuberosa</i>	-hl	.	+	r	.	.	.	+	.	.	1	2	1	.	1	+	
<i>Dianthus versicolor</i>	-hl	+	+	+	.	1	+	+	1	+	1	1	1	+	+	+	+	r	.	.	+	
<i>Pulsatilla turczaninowii</i>	-hl	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	1	+	
<i>Schizonepeta multifida</i>	-hl	+	1	2	2	
<i>Oxytropis strobilacea</i>	-hl	.	+	2	.	+	1	.	+	
<i>Spiraea trilobata</i>	-hl	2	.	.	1	4	4	+	.	.	2	.	2	.	+	.	.	.	1	1	
<i>Erysimum flavum</i>	-hl	.	.	.	+	+	r	
<i>Achnatherum sibiricum</i>	-hl	1	+	+	+	.	.	.	2	1	2	1	2	.	.	.	+	.	+	
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	-hl	.	.	+	.	+	.	+	+	.	.	.	+	.	+	+	
<i>Astragalus melilotoides</i>	-hl	2	.	+	1	+	.	+	1	.	.	1	.	.	+	.	.	
<i>Allium ramosum</i>	-hl	.	1	+	.	+	.	+	
<i>Stellaria dichotoma</i>	-hl	.	+	+	+	+	.	+	1	.	r	r	
<i>Veronica spicata</i>	-hl	2	.	1	.	.	.	+	+	+	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.	+	
<i>Iris humilis</i>	-hl	+	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	2	.	1	+	+	.	.	1	+	2	+	.	.	1	
<i>Artemisia obtusiloba</i>	-hl	.	.	+
<i>Scorzonera austriaca</i>	-hl	+	1	
<i>Allium senescens</i>	-hl	+	2	+	.	.	.	+	+	.	+	+	
<i>Veronica pinnata</i>	-hl	1	.	.	.	+	1	+	
<i>Xanthoparmelia camschadalis</i>	-ml	4	2	.	.	+	3	.	2	
<i>Allium strictum</i>	-hl	.	.	+	+	+	.	+	
<i>Saussurea pricei</i>	-hl	+	+	+	.	+	1	+	1	.	+	.	.	+	+	.	.	+	
<i>Abietinella abietina</i>	-ml	.	.	.	1	+	.	+	.	.	1	2	2	
<i>Potentilla tamacetifolia</i>	-hl	.	+	1	1	.	.	.	1	2	+	
<i>Coluria geoides</i>	-hl	.	.	+	.	.	.	2	1	.	2	1	2	
<i>Medicago falcata</i>	-hl	.	.	.	+	.	.	+	.	.	1	2	+	.	+	+	
<i>Kochia prostrata</i>	-hl	+	1	.	1	.	1	.	.	.	+	+	+	
<i>Astragalus laguroides</i>	-hl	+	.	+	.	.	.	2	+	.	+	+	.	.	1	r	.	+	
<i>Campanula sibirica</i>	-hl	.	.	.	+	.	.	r	.	.	+	.	+	
<i>Spiraea trilobata</i>	-sl	.	2	.	.	3	2	
<i>Bupleurum scorzoniferifolium</i>	-hl	+	.	+	.	+	1	+	

Примечание к таблице 2: (-sl) – кустарниковый ярус, (-hl) – травяной ярус, (-ml) – мохово-лишайниковый ярус
Единичные виды: *Artemisia santolinifolia* (-sl) 4 (3); *Berberis sibirica* (-sl) 4 (3); *Caragana arborescens* (-sl) 2 (1), 11 (+); *Lonicera microphylla* (-sl) 2 (2), 7 (1), *Spiraea chamaedrifolia* (-sl) 3 (+); *S. hypericifolia* (-sl) 2 (+), 3 (+); *S. media* (-sl) 3 (+); *Aconitum barbatum* (-hl) 11 (1); *Allium eduardii* (-hl) 14 (1); *A. sp.* (-hl) 9 (+); *A. tenuissimum* (-hl) 17 (+); *Amaranthus sp.* (-hl) 9 (+); *Artemisia pycnorhiza* (-hl) 6 (+), 26 (+); *Asplenium septentrionale* (-hl) 2 (+); *Astragalus austrosibiricus* (-hl) 12 (1); *A. davuricus* (-hl) 10 (+); *A. multicaulis* (-hl) 13 (+), 21 (+); *A. puberulus* (-hl) 6 (1), 21 (+); *A. testiculatus* (-hl) 1 (+), 18 (1), 24 (+); *Berberis sibirica* (-hl) 4 (1), 11 (2), 15 (+); *Bromopsis inermis* (-hl) 11 (1); *Caragana arborescens* (-hl) 11 (1), *Cerastium arvense* (-hl) 12 (+); *Chelidonium majus* (-hl) 2 (r); *Cleistogenes kitagawae* (-hl) 16 (2), 18 (+), 23 (2); *Cotoneaster melanocarpus* (-hl) 3 (r), 11 (r); *Cuscuta sp.* (-hl) 4 (+); *Elymus caninus* (-hl) 6 (+); *Elytrigia gmelinii* (-hl) 4 (2), 20 (1); *Fallopia convolvulus* (-hl) 12 (+); *Festuca lenensis* (-hl) 9 (1), 11 (+); *Galium paniculatum* (-hl) 4 (2); *Gentiana squarrosa* (-hl) 10 (+), 11 (+); *Glycyrrhiza uralensis* (-hl) 11 (+); *Hedysarum setigerum* (-hl) 21 (r); *Lappula marginata* (-hl) 10 (+); *Lappula sp.* (-hl) 9 (+), 12 (+); *Leibnitzia anandria* (-hl) 4 (+); *Leymus sp.* (-hl) 12 (+), 13 (1), 21 (1); *Linaria acutiloba* (-hl) 6 (r); *Lonicera microphylla* (-hl) 7 (+); *Orobancha sp.* (-hl) 9 (+), 12 (r); *Oxytropis sp.* (-hl) 20 (r); *O. tragacanthoides* (-hl) 18 (2), 24 (2), 26 (1); *Patrinia intermedia* (-hl) 2 (1), 24 (r); *Potentilla longifolia* (-hl) 6 (+), 12 (2); *P. conferta* (-hl) 13 (1); *Psathyrostachys juncea* (-hl) 3 (2), 8 (+); *Scabiosa ochroleuca* (-hl) 2 (+), 10 (+), 11 (+); *Scorzonera radiata* (-hl) 15 (+); *Silene nutans* (-hl) 10 (+); *S. repens* (-hl) 15 (r); *Sisymbrium loeselii* (-hl) 2 (+); *Spiraea hypericifolia* (-hl) 13 (1); *Stellaria bungeana* (-hl) 6 (+); *Stipa capillata* (-hl) 13 (2), 21 (+); *S. orientalis* (-hl) 23 (2); *Tephrosieris integrifolia* (-hl) 11 (+); *Thesium refractum* (-hl) 11 (+), 13 (1), 21 (r); *Veratrum nigrum* (-hl) 11 (r); *Veronica krylovii* (-hl) 11 (+); *Cladonia chlorophaea* (-ml) 11 (+); *Cl. pyxidata* (-ml) 6 (1), 7 (+); *Bryum sp.* (-ml) 7 (+); *Phaeophyscia sp.* (-ml) 7 (+) 21 (1); *Placidopsis sp.* (-ml) 21 (1); *Pleurozium schreberi* (-ml) 4 (+); *Polytrichum commune* (-ml) 10 (+); *P. sp.* (-ml) 2 (+), 14 (3); *Tortella sp.* (-ml) 11 (+).

REFERENCES /ЛИТЕРАТУРА

- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I.** 1996. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic. *Bryologist* 99: 137–169.
- Belonovskaya E., Mucina L., Theurillat J. P.** 2014. Syntaxonomic and nomenclatural notes on the scree vegetation of Caucasus. *Hacquetia* 13(2): 279–284. DOI: 10.2478/hacq-2014-0008
- Belonovskaya E. A.** 2012. Classification of the plant communities on screes in the alpine belt of the Northern Caucasus. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]* 14, 1(4): 967–970 [In Russian]. (**Белоновская Е. А.** Классификация растительных группировок на осыпях в альпийском поясе Северного Кавказа // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, 2012. Т. 14, № 1(4). С. 967–970).
- Blasi C., Di Pietro R., Fortini R., Catonica C.** 2003. The main plant community types of the alpine belt of the Apennine chain. *Plant Biosystems* 137(1): 83–110. DOI: 10.1080/11263500312331351361
- Czerepanov S.K.** 1995. *Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum*. “Mir i semya”, St. Petersburg, 992 pp. [In Russian]. (**Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья», 1995. 992 с.).
- Dierschke H.** 1994. *Pflanzensociologie*. Stuttgart, Ulmer, 683 pp.
- Ermakov N., Chytry M., Valachovic M.** 2006. Vegetation of the rock outcrops and screes in the forest-steppe and steppe belts of the Altai and Western Sayan Mts., southern Siberia. *Phytocoenologia* 36(4): 509–545. DOI: 10.1127/0340-269X/2006/0036-0509
- Ermakov N. B., Polyakova M. A.** 2009. Associations of the petrophytic steppes from the Altai-Sayan Mountains. II. Communities from Central and Eastern Altai. *Vestnik Novosibirsk State University* 7, 4: 43–49 [In Russian]. (**Ермаков Н. Б., Полякова М. А.** Ассоциации петрофитных степных сообществ из Алтае-Саянской горной области. 2. Сообщества из Центрального и Восточного Алтая // Вестник НГУ. Серия медико-биологическая, 2009. Т. 7, вып. 4. С. 43–49).
- Ermolaeva O. Yu.** 2007. The petrophyte plant communities of high mountain limestone area, the West Caucasus. *Vegetation of Russia* 10: 23–27 [In Russian]. (**Ермолаева О. Ю.** Петрофитные сообщества высокогорных известковых массивов Западного Кавказа // Растительность России, 2007. № 10. С. 23–37).
- Grechushkina N. A.** 2011. The petrophyte vegetation and its classification. *Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology* 20, 1: 14–31 [In Russian]. (**Гречушкина Н. А.** Петрофитная растительность и ее классификация // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии, 2011. Т. 20, №1. С. 14–31).
- Hennekens S. M.** 1996. *TURBO(VEG)*. Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User’s guide. Lancaster. 59 pp.
- Hill M. O.** 1979. DECORANA and TWINSpan, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with Supporting programs, in FORTRAN. 77. Huntington, 58 pp.
- Ignatov M. S., Afonina O. M.** 1992. Check-list of mosses of the former USSA. *Arctoa* 1(1–2): 1–86 pp.
- Kristensen M. J., Frangi J. L.** 2015. Chasmophytic vegetation and mesoclimates of rock outcrops in Ventania (Buenos Aires, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 50(1): 35–46.
- Kuminova A. V.** 1960. *Rastitelnyy pokrov Altaya [Vegetation cover of Altai]*. Novosibirsk, 450 pp. [In Russian]. (**Куминова А. В.** Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.).
- Kuntz K. L., Larson D. W.** 2006. Influences of microhabitat constraints and rock-climbing disturbance on cliff-face vegetation communities. *Conservation Biology* 20(3): 821–832. DOI:10.1111/j.1523-1739.2006.00367.x
- Lakušić D., Karadžić B.** 2010. New associations of serpentine chasmophytic vegetation (*Asplenietea trichomanis* Br.-Bl. 1934 corr. oberd. 1977) on Kopaonik Mt in Serbia. *Botanica Serbica* 34(1): 67–79.
- Mc Millan M., Larson D.** 2002. Effects of rock climbing on the vegetation of the Niagara escarpment in Southern Ontario, Canada. *Conservation Biology* 16(2): 389–398.
- Mota Poveda J. F., Mercado F. G., Tendero F. V.** 1991. Rupicolous vegetation of the betic ranges (south Spain). *Vegetatio* 94: 101–113.
- Nowak A., Nowak S., Nobis M., Nobis A.** 2015. Vegetation of taluses and screes of the high montane and alpine zone in the Pamir Alai Mountains (Tajikistan, Middle Asia). *Phytocoenologia* 45(4): 299–324. DOI: 10.1127/phyto/2015/0048
- Onipchenko, V. G.** 2002. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. *Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH Stiftung Rubel Zurich* 130: 1–168.
- Pavlova G. G.** 1956. Peculiarities of fodder in the farms of Chulyshman and Bashkaus river basin and ways of improving. In: *Yestestvennaya kormovaya baza Gorno-Altayskoy avtonomnoy oblasti [Natural forage base of Gorno-Altai Autonomous Region]*. Novosibirsk, 305–333 pp. [In Russian]. (**Павлова Г. Г.** Особенности кормовой базы в колхозах долины Чулышмана и бассейна Башкауса и пути ее улучшения // Естественная кормовая база Горно-Алтайской автономной области. Новосибирск, 1956. С. 305–333).

Polyakova M. A. 2010. The association of screes *Artemisio argyrophyllae–Elytrigetum geniculatae* of the Chulyshman river valley (south-eastern Altai). *Vestnik Novosibirsk State University* 8, 3: 160–165 [In Russian] (**Полякова М. А.** Ассоциация каменистых осыпей *Artemisio argyrophyllae–Elytrigetum geniculatae* долины реки Чулышман (Юго-Восточный Алтай) // Вестник НГУ. Серия медико-биологическая, 2010. Т. 8, вып. 3. С. 160–165).

Świerkosz K. 2004. Notes on the syntaxonomy of the *Asplenietea trichomanis* class in Poland. *Polish Botanical Journal* 49(2): 203–213.

Świerkosz K., Reczyńska K., Kulpinski K., Tyc A. 2011. Share of alien plant species in communities of the class *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977 in southern Poland. *Acta Bot. Silesiaca* 6: 97–114.

Terzi M., D’Amico F. S. 2008. Chasmophytic vegetation of the class *Asplenietea trichomanis* in south-eastern Italy. *Acta Bot. Croat.* 67(2): 147–174.

Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *J. Veg. Sci.* 13(3): 451–453.

Valachovic M., Dierssen K., Dimopoulos P., Hadac E., Loidis J., Mucina L., Rossi G., Valle Tederо F., Tomaselli M. 1997. The vegetation on screes – a synopsis of higher suntaxa in Europe. *Folia Geobotanica* 37: 173–92.

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. 2000. International code of phytosociological nomenclature. 3-rd edition. *J. Veg. Sci.* 11(5): 739–768.

Westhoff V., van der Maarel E. 1973. The Braun–Blanquet approach. *Handbook of vegetation sciences* 5: 617–726.