

Значение термических условий почв в дифференциации растительности экспозиционной лесостепи Забайкалья

О. А. АНЕНХОНОВ¹, Д. В. САНДАНОВ¹, Н. LIU², А. Ю. КОРОЛЮК³, С. XU², W. GUO^{2, 4},
А. А. ЗВЕРЕВ^{3, 5}, Б. Б. НАЙДАНОВ¹, Д. Г. ЧИМИТОВ¹

¹Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
E-mail: anen@yandex.ru; denis.sandanov@gmail.com; orongou930@yandex.ru, dabac@mail.ru

²Пекинский университет, Колледж науки об окружающей среде и урбанистики
Китай, 100871, Пекин, ул. Ихэюань, район Хайдиан, 5
E-mail: lhy@urban.pku.edu.cn; 838528172@qq.com; guoweich@foxmail.com

³Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: akorolyuk@rambler.ru

⁴Калифорнийский университет
США, 5200, Мерсед, ул. Нозерн Лэйк, СА 95343

⁵Томский государственный университет
634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: ibiss@rambler.ru

Статья поступила 26.02.2020

После доработки 07.04.2020

Принята к печати 10.04.2020

АННОТАЦИЯ

Представлен анализ показателей температуры почв по данным долговременного мониторинга (с 2008 по 2018 г.) для оценки экотопологической дифференциации растительности в экспозиционной лесостепи Забайкалья. Выявлены статистически значимые различия между термическими условиями на северных и южных склонах, а также различия в температуре почв в различных вариантах лесостепи, существующих на градиенте аридности и континентальности. Установлено, что на южных склонах температурные условия определяют существование степной растительности, относящейся к одному классу – *Cleistogenetea squarrosae*, тогда как северные склоны более гетерогенны в термическом отношении, что предопределяет формирование сообществ, относящихся к разным классам – от *Cleistogenetea squarrosae* до лесных: гемибореального *Rhytidio-Laricetea* и бореального *Vaccinio-Piceetea*. Дополнительный вклад в различие показателей температуры почв вносят размеры лесных участков в лесостепи.

Ключевые слова: экология растительных сообществ, температура почв, увлажненность местообитаний, экологические шкалы, экспозиция склонов, лесостепь, Забайкалье.

В составе растительного покрова Южного Забайкалья лесные и степные сообщества имеют ландшафтообразующее значение, формируя лесостепной пояс, который является базисным в высотно-поясной структуре растительности этой преимущественно гористой территории. Общим фактором, определяющим существование биогеоценозов в зоне контакта леса и степи, являются годовые соотношения тепла и влаги, на фоне которых дополнительное значение имеет также и количество зимних осадков [Бессолицына и др., 1991]. Общеизвестным условием для существования лесостепи является переходный характер климата – от семигумидного к семиаридному, при котором формируется “нейтральный баланс увлажнения” [Erdős et al., 2018]. В таких условиях наибольшего контраста достигают экологические условия на южных и северных склонах. В умеренных широтах ориентация и крутизна склона являются своеобразным “перераспределителем” инсоляции [Береснева, 1983]. Так, исследованиями в экспозиционной горной лесостепи Восточного Хангая, где сообщества хвойных лесов приурочены к северным склонам, а степная растительность – к южным, выявлено, что во время вегетационного периода северные склоны получают гораздо меньше тепла – около 410–450 Вт/м² в сравнении с южными – 600–700 Вт/м² [Береснева, 1983], а альbedo в хвойных лесах составляет только 55 % в сравнении со степями [Береснева, 1980]. На южных инсолируемых склонах происходит испарение большего количества воды, чем на северных теневых, и это различие усиливается с повышением крутизны склонов, которая наряду с экспозицией контролирует испарение [Liu et al., 2012]. Соответственно, растительные сообщества здесь испытывают дефицит влаги, в то время как теневой склон может иметь достаточное увлажнение [Королук, 2012]. В результате, для изучения взаимоотношений экспозиционно дифференцированной лесной и степной растительности в зоне их контакта является важной оценка гидротермических условий почв [Аненхонов и др., 2014].

Важную роль в развитии степной и лесной растительности на различных элементах горного рельефа играют также наличие или отсутствие многолетней мерзлоты и сезонность

климата [Худяков, 2009]. В силу резкой внутригодовой и межгодовой изменчивости условий среды в семиаридных ландшафтах Забайкалья для познания пространственно-типологической организации и закономерностей функционирования экосистем анализ долговременных рядов данных – весьма ценный “инструмент”. При этом если в ранних исследованиях в основном приводились характеристики летнего периода, то применение в современной практике автоматизированных датчиков-регистраторов температуры и влажности позволяет оценить весь годовой цикл гидротермического режима почв [Бажа и др., 2012; Аненхонов и др., 2014]. Параметры условий местообитаний могут быть оценены и косвенным путем, например, на основе средне-взвешенных экологических статусов растений [Diekmann, 2003], причем такая оценка увлажненности местообитаний, например в лесостепных ландшафтах, предпочтительнее, чем результаты однократных приборных измерений [Anenkhonov et al., 2015].

Цель настоящей работы – оценка роли термических условий в почвах для пространственной и типологической дифференциации растительности лесостепи Забайкалья. В ходе анализа долговременных рядов температурных данных проанализированы различные аспекты динамики, такие как: 1) общие тренды температуры почв за периоды наблюдений; 2) вариабельность и тренды температуры в лесных и степных сообществах (на теневых и инсолируемых склонах); 3) сходство/различия трендов температуры в разных пунктах исследований; 4) температурные различия в разноразмерных участках лесов в лесостепном ландшафте.

С учетом того, что термические показатели оказывают существенное влияние на степень и режим увлажненности местообитаний, который, в свою очередь, весьма существенно влияет на дифференциацию растительности, анализ температурных данных в ряде случаев проведен в сочетании с анализом данных о влажности почв.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение гидротермических показателей почв проводилось на серии модельных полигонов на территории Западного Забайкалья

(рис. 1). Наблюдения осуществляли с использованием автоматических датчиков (HOBO Pro v2, Onset Computer Corp., MA, USA и Thermochron DS-1922L, Dallas Semiconductor/Maxim Integrated Products Inc., USA), установленных на глубину 10 см и запрограммированных на регистрацию показателей температуры и влажности воздуха в почвах с интервалом один час. Первые датчики HOBO установлены в 2008 г. на территории Бурятии на трех полигонах к северо-востоку от г. Улан-Удэ в различных вариантах лесостепи (в лесном и степном сообществах): гмелинолиственнично-степная – полигон Исинга, березово-степная – полигон Можайка и сосново-степная – полигон Первомаевка; в 2013 г. установлены датчики HOBO на полигонах Армак (сибирсколиственнично-степная), Дырестуй (сосново-степная) и Хошун-Узур (сосново-степная) (см. рис. 1). На полигонах Армак и Дырестуй установлено по 5 датчиков в разных местоположениях: вершина сопки, северные крутые и пологие склоны, южные крутые и пологие склоны. На полигоне Хошун-Узур датчики расположены по следующей схеме: 3 датчика на северных склонах сопки с лесными участками, образующими размерный ряд – большой, средний и малый; 3 датчика на противоположных к ним южных степных склонах; один датчик на северном степном склоне. Такая схема помогает охватывать основные эко-

топологические ситуации данной территории. В 2015 г. имеющуюся сеть дополнили датчиками Thermochron: полигон Цайдам, разнотравно-дерновинно-злаковая настоящая степь на северном и южном склонах холма. Этот полигон может рассматриваться в качестве объекта сравнения показателей гидротермических условий, поскольку находится на территории, где развита только степная растительность, а лесные участки отсутствуют. На степных склонах всех модельных полигонов развиты маломощные каштановые и темно-каштановые почвы, характерные для степей горной лесостепи Западного Забайкалья [Ногина, 1964; Цыбжитов и др., 1999], которые в силу расположения полигонов в гористом рельефе обладают повышенной хрящеватостью или щебнистостью профиля. На лесных склонах холмов и сопки в лесостепи типичны дерновые серые лесные почвы [Цыбжитов, Цыбжитов, 2000]. Средние показатели температуры почв рассчитывались на основе данных за 2015–2017 гг., в период, когда набор имеющихся данных был наиболее репрезентативным для всех изученных полигонов.

Датчики закладывались с учетом изменений климатических условий с запада на восток. Для оценки этих условий нами рассчитаны биоклиматические переменные BIOCLIM [Hijmans et al., 2005] и индексы ENVIREM [Title, Bemmels, 2018] с использованием точ-



Рис. 1. Расположение автоматических датчиков на территории Западного Забайкалья.

Кругами обозначены близлежащие города и районные центры, черными треугольниками – места, где установлены автоматические датчики

Местонахождения и биоклиматические показатели участков расположения автоматических датчиков

| Полигон | Экспозиция склона | Координаты датчика: с. ш., в. д. | Высота над ур. м., м | Годовая ПЭТ | Индекс аридности Торнвайта | Теплообеспеченность | Индекс континентальности |
|-------------|-------------------|----------------------------------|----------------------|-------------|----------------------------|---------------------|--------------------------|
| Армак | Север | 50.58071, 104.63258 | 990 | 704,61 | 34,91 | 9728,34 | 38,46 |
| | Юг | 50.58028, 104.63458 | 989 | 705,96 | 34,76 | 9760,09 | 38,48 |
| Дырестуй | Север | 50.56037, 105.96710 | 725 | 714,22 | 48,39 | 10527,96 | 40,41 |
| | Юг | 50.55546, 105.96863 | 798 | 711,87 | 47,86 | 10467,07 | 40,37 |
| Цайдам | Север | 51.10081, 106.38100 | 586 | 709,16 | 49,77 | 10621,37 | 40,47 |
| | Юг | 51.10042, 106.38110 | 587 | 709,16 | 49,77 | 10621,37 | 40,47 |
| Хошун-Узур | Север | 51.23797, 107.50135 | 903 | 671,15 | 54,09 | 9655,87 | 41,99 |
| | Юг | 51.23684, 107.50177 | 895 | 677,11 | 55,36 | 9805,81 | 42,09 |
| Первомаевка | Север | 52.07265, 108.34097 | 701 | 619,12 | 48,68 | 8039,80 | 40,66 |
| | Юг | 52.71233, 108.33891 | 729 | 617,77 | 48,22 | 7984,26 | 40,70 |
| Можайка | Север | 52.41993, 110.83895 | 852 | 644,87 | 48,39 | 8642,78 | 42,04 |
| | Юг | 52.41661, 110.83797 | 855 | 654,62 | 50,01 | 8892,03 | 42,12 |
| Исинга | Север | 52.88628, 112.97100 | 995 | 647,06 | 47,54 | 8430,78 | 42,15 |
| | Юг | 52.88462, 112.95083 | 992 | 647,47 | 47,62 | 8448,58 | 42,16 |

Примечание. ПЭТ – годовая потенциальная эвапотранспирация, мм/год; индекс аридности Торнвайта – индекс степени водного дефицита; теплообеспеченность – сумма среднемесячных температур для месяцев со средней температурой выше 5 °С, умноженное на число дней; индекс континентальности – разность средних температур самого теплого и самого холодного месяцев года, °С.

ных географических координат, где были установлены датчики. С запада на восток отмечается снижение теплообеспеченности, в результате, лесостепные полигоны на западе и юге характеризуются более теплыми местообитаниями (таблица). Большая часть парных датчиков находится в непосредственной близости друг от друга на смежных склонах северной и южной экспозиций на расстоянии от 150 до 700 м. Несмотря на это усредненные растровые биоклиматические данные показывают (хоть и небольшие) различия между склонами разных экспозиций, что позволяет в дальнейшем использовать данные тако-

го рода при оценке вклада особенностей рельефа в крупном картографическом масштабе в гидротермическую дифференциацию местообитаний.

На территории каждого из модельных полигонов в местах установки датчиков и в сходных фитоценозах (от 4 до 8) выполнена серия стандартных геоботанических описаний растительных сообществ [Полевая геоботаника, 1964] для последующего расчета средних по синтаксону показателей увлажнения. Построены флористические классификации (подход Браун-Бланке) для степного [Королюк, 2017] и лесного [Аненхонов, 2015] типов рас-

тельности и в их пределах определен “синтаксономический адрес” – положение в системе классификации для каждого из сообществ, в которых установлены датчики. Для оценки термической дифференциации местообитаний сообществ в настоящей статье использован их синтаксономический адрес на уровне класса. При этом все степные сообщества относятся к классу *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. ex Korotkov et al. 1991, лесное сообщество на северном склоне полигона Исинга – к классу *Vaccinio-Piceetea*, а лесные сообщества всех остальных полигонов – к классу *Rhytidio-Laricetea* [Аненхонов и др., 2019]. Экологические статусы по увлажнению для каждого синтаксона рассчитывали в информационной системе IBIS 7.2 [Зверев, 2007] с помощью экологических шкал [Королюк, 2006] методом взвешенного встречаемостью таксонов усреднения. Для оценки термического статуса использовались средние значения температуры почв, полученные с датчиков. В дальнейшем проводился сопряженный анализ результатов косвенной (по экологическим шкалам) и прямой (данные приборного мониторинга) экологической оценки растительных сообществ.

Статистическая обработка данных выполнялась в программе StatSoft Statistica v. 10.0 [Statistica: data..., 2011]. Проведенная проверка распределения выборок температурных значений на соответствие нормальному распределению (использованы критерии Колмогорова – Смирнова, Лиллиефорса и Шапиро – Уилка) дала статистически значимый отрицательный результат для всех полигонов. Поэтому были использованы непараметрические методы статистической обработки: для определения статистической значимости принадлежности выборок с разных участков к одной генеральной совокупности применены критерий Фридмана [Friedman, 1937] и парный критерий Уилкоксона [Wilcoxon, 1945], для выявления степени согласованности хода температур на участках – коэффициент ранговой корреляции Спирмена [Spearman, 1904].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ полученных данных по температуре и влажности воздуха в почвах показал, что последний показатель является очень ва-

риабельным. Почвы лесостепи Забайкалья характеризуются легким гранулометрическим составом и малой мощностью гумусового горизонта [Цыбжитов и др., 1999; Убугунова и др., 2009; Чимитдоржиева, 2016]. Вследствие этого даже эпизодическое ливневое выпадение жидких осадков в теплый период обеспечивает промывной режим в почвах, в результате которого параметры влажности в почвах сильно варьируют [Аненхонов и др., 2014]. После продолжительных осадков или обильных летних гроз влажность воздуха в почвах может достигать 100 %, и этот показатель сохраняется в течение нескольких дней. Данные по температуре почв являются менее волатильными и показывают ясные динамические тенденции в течение года, а также отчетливые различия между как склонами различной экспозиции, так и полигонами исследований. С температурой почв связана испаряемость влаги из них, что позволяет учитывать температурные данные для общей оценки гидротермических условий различных вариантов лесостепи.

На примере полигона Исинга выполнен расчет корреляции между средней температурой воздуха (по данным ближайшей метеостанции Сосновоозерское) и показателями температуры почвы (на глубине 10 см), полученными с помощью датчиков НОВО. Расчеты выявили высокую корреляцию (коэффициенты корреляции по Спирмену: для северного склона 0,91, для южного склона 0,97), позволяющую говорить о том, что показатели и динамика зарегистрированных датчиками температур почв могут рассматриваться в качестве характеризующих микроклимат местообитаний соответствующих растительных сообществ.

Данные за весь период наблюдений позволили выявить общие тренды температуры почв (рис. 2). Важным моментом является то, что в пределах наблюдаемого периода линия аппроксимации общего тренда повышается и даже пересекает 0 °С, причем это происходит по данным датчиков не только в относительно более теплом степном сообществе, но и в более холодном лесном (см. рис. 2). С учетом того что полигон Исинга находится в зоне прерывистой многолетней мерзлоты, такой переход может иметь значение критического порога для мерзлотных экосистем. Аппроксимация трендов полиномиалом 6-й степени показывает намечающуюся слабую

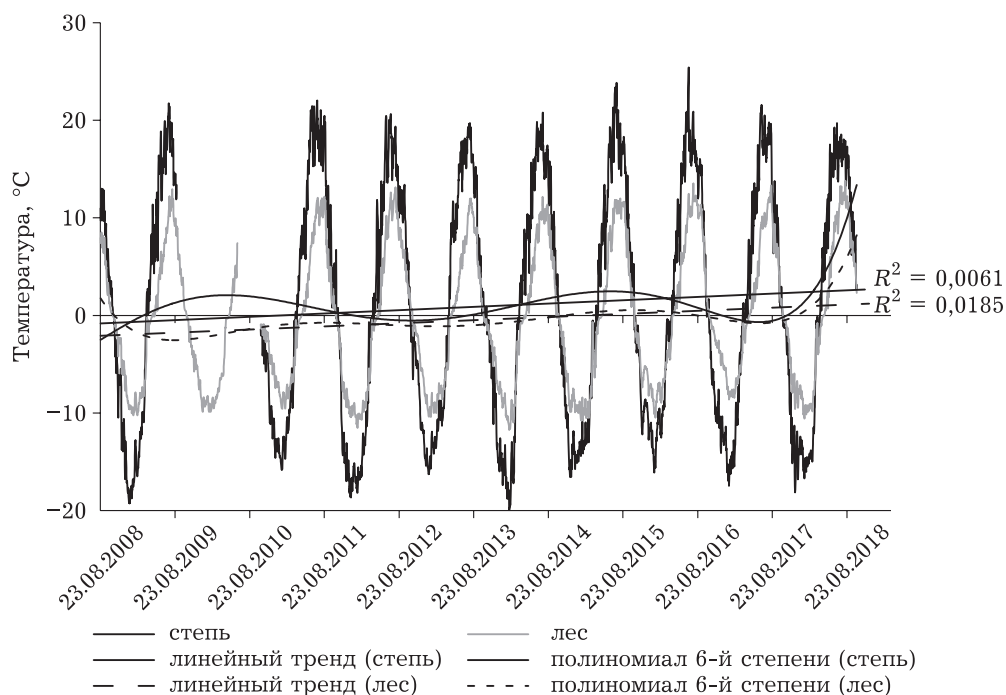


Рис. 2. Динамика температуры почв на полигоне Исинга с 2008 по 2018 г.

По оси абсцисс – временная шкала, обобщенная на основе почасовых ежесуточных данных. Степь – сообщество ассоциации *Vupleuro sibirici-Festucetum lenensis* Naidanov et Anenkhonov ass. nov. prov. (класс *Cleistogenetea squarrosae*), лес – сообщество ассоциации *Pyrolo asarifoliae-Laricetum gmelinii* Anenkhonov ass. nov. prov. (класс *Vaccinio-Piceetea*)

цикличность в многолетнем ходе температур, лучше выраженную в степном сообществе. Однако краткость ряда наблюдений не позволяет сделать однозначные выводы о реальности такой цикличности.

Динамика температурных условий теплого периода на примере 2017 г. отражает, во-первых, относительную синхронность суточных колебаний температуры по данным всех датчиков, что свидетельствует о макроклиматическом единстве всех изучаемых участков (рис. 3). Во-вторых, наблюдаются более существенные различия между северными склонами по сравнению с южными на разных полигонах (см. рис. 3, 4). Значимость этих различий подтверждается коэффициентами корреляции по Спирмену для среднесуточных температур на изученных полигонах, составивших 0,76–0,97 для северных склонов и 0,90–0,97 для южных. Средняя температура за теплый период 2017 г. в почвах лесных сообществ варьировала от +6,1 °С (полигон Исинга) до +11 °С (полигон Армак). Средняя температура в степных сообществах на южных склонах была

выше почти вдвое и составляла +12,6 °С (полигон Исинга), +18,9 °С (полигон Армак), самые высокие значения отмечались для почв полигона Цайдам – +19,4 °С.

Высоким сходством величин температуры характеризуются северные склоны полигонов Армак, Хошун-Узур, Можайка (условно – “средняя группа”). Заметно выделяется северный залесенный склон самого северного полигона Исинга – как значительно менее теплообеспеченный, и северный степной склон полигона Цайдам – как значительно более теплообеспеченный, чем все остальные. Для полигона Исинга (гмелинолиственничная лесостепь), расположенного на юге Витимского плоскогорья, характерны мерзлотные почвы, которые в теплое время года не прогреваются выше 14 °С. Средние показатели температуры почв в течение вегетационных периодов с 2009 по 2018 г. на данном полигоне составляют для северных склонов 5–7 °С, для южных – 12–14 °С. На полигоне Цайдам наблюдаются наибольшие значения температуры почв, что, наряду с высокой засушливостью данной территории, предопределяет отсут-

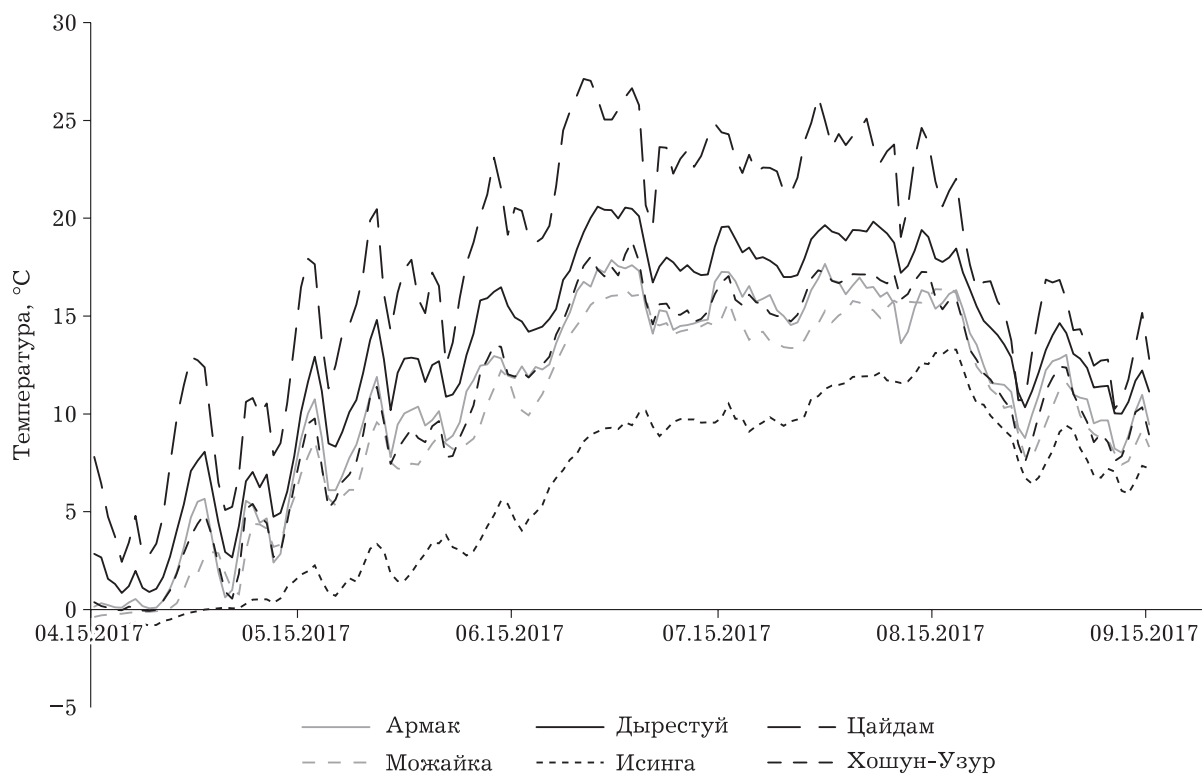


Рис. 3. Динамика температуры почв на северных склонах в различных вариантах лесостепи в течение теплого периода 2017 г.

ствие условий для формирования лесных сообществ на северных склонах в данной местности. Большую теплообеспеченность имеет также и северный склон на полигоне Дыре-

стуй, но отклонение ее показателей от “средней группы” существенно менее выражено, чем в Цайдаме. Следует отметить и то, что размах различий нарастает к летним месяцам

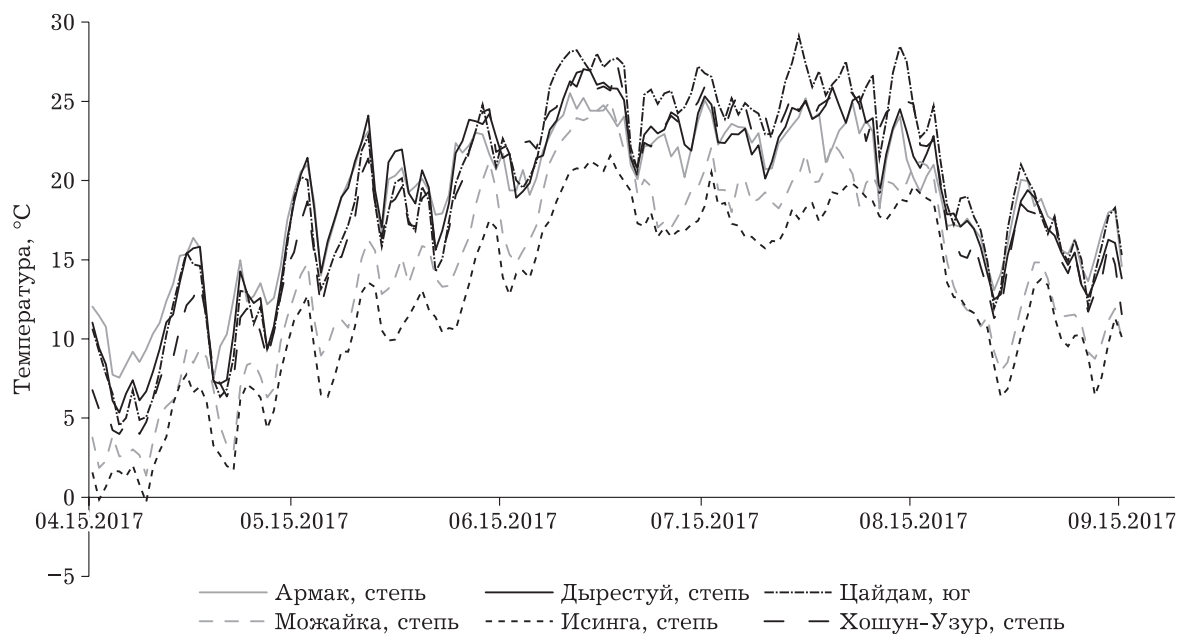


Рис. 4. Динамика температуры почв на южных степных склонах в различных вариантах лесостепи в течение теплого периода 2017 г.

(июнь, июль, август), а в холодное время года (по крайней мере, в межсезонье) линии хода температур на всех участках сближаются.

Динамика температурных условий теплового периода на южных степных склонах (см. рис. 4) в общих чертах повторяет таковую на северных склонах, но имеются и свои особенности. В первую очередь, различия в средних температурах между разными участками имеют меньший размах, чем на северных склонах. По величинам температур южные склоны полигонов Армак, Дырестуй, Цайдам, Хошун-Узур различаются слабо, и лишь самые северные полигоны (Можайка и, особенно, Исинга) занимают несколько обособленное положение, характеризуясь сравнительно пониженным температурным фоном.

Согласно критерию Фридмана все выборки и на северных, и на южных склонах одновременно не принадлежали к одной генеральной совокупности ($p < 0,00001$ в обоих случаях). Оценка индивидуальных различий между парами полигонов на северных склонах согласно непараметрическому критерию

Уилкоксона выявила статистически значимые ($p < 0,00001$) различия (рис. 5). Для южных склонов различия в температурах почв были небольшими, при этом наименьшая синхронность данных выявлена между самым западным (Армак) и самым восточным (Исинга) полигонами. Несмотря на то что различия были очень невелики, все же все пары полигонов статистически значимо ($p = 0,00000 \div 0,01257$) отличались друг от друга, кроме самых западных полигонов (пара Армак – Дырестуй, $p = 0,79158$).

Температурный режим почв на полигоне Хошун-Узур был различным и для лесных участков разного размера (рис. 6). Показатели температуры почв в лесном участке большого и среднего размера значимо ниже, чем в лесном участке малого размера. Сходные отличия наблюдаются в температуре степных склонов, примыкающих к данным участкам. Следовательно, на всем полигоне отмечен градиент изменения термических условий последовательно от лесных участков больших размеров к малым, включая и соседние степ-

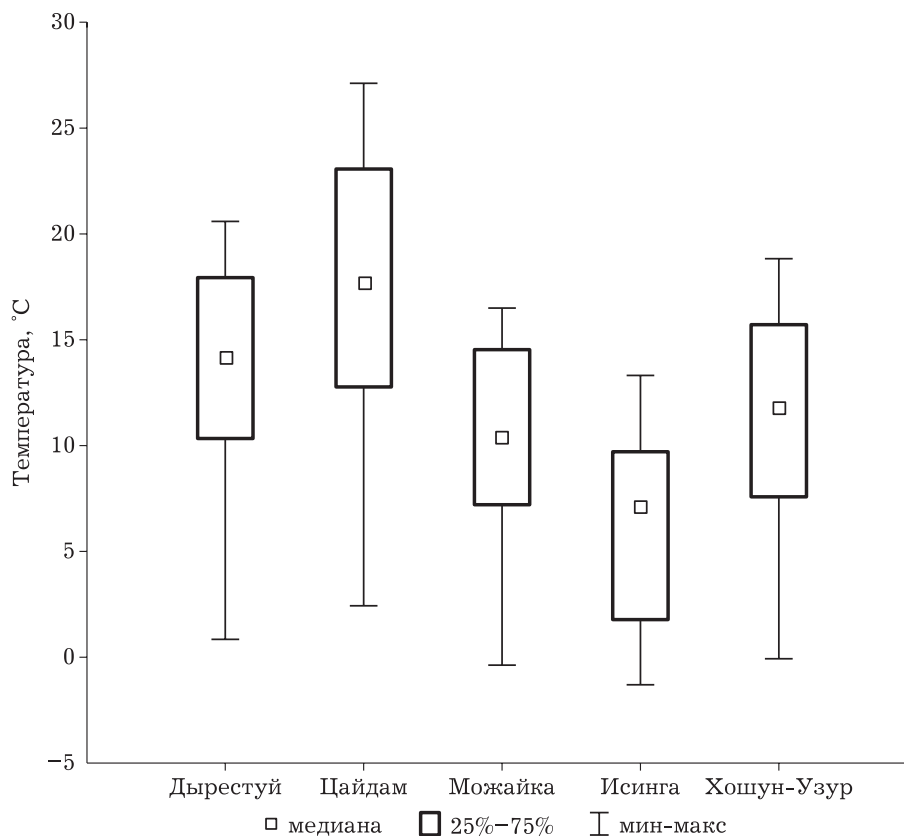


Рис. 5. Распределение температурных показателей почв на северных склонах (данные за теплый период 2017 г.)

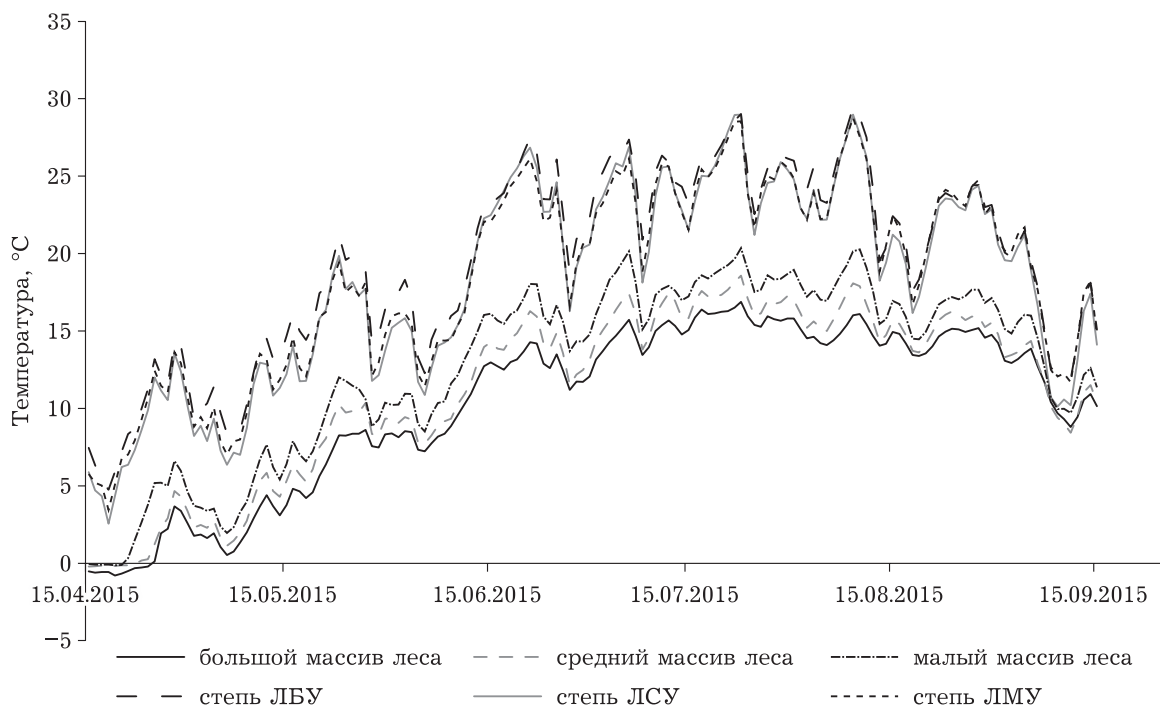


Рис. 6. Температурный режим почв лесостепи полигона Хошун-Узур (данные за теплый период 2015 г.)
 Степь ЛБУ – степной массив на южном склоне, противоположном лесному участку большого размера; степь ЛСУ – степной массив возле лесного участка среднего размера; степь ЛМУ – степной массив возле лесного участка малого размера.

ные южные склоны. Оценка увлажненности местообитаний лесных и степных растительных сообществ лесостепи на основе косвенных показателей (экологические шкалы растений) и данных прямой регистрации влажности воздуха почв, полученных с помощью датчи-

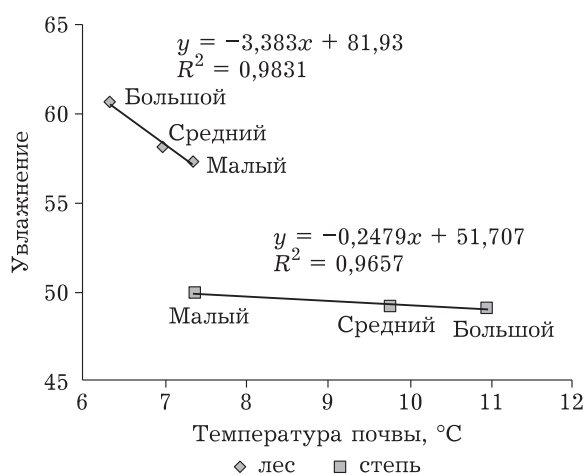


Рис. 7. Распределение усредненных статусов увлажнения растительных сообществ (по экологическим шкалам) и средних температур почв (согласно данным датчиков) в лесостепи полигона Хошун-Узур

ков, выявила аналогичное снижение влажности почв в ряду от большего лесного участка к меньшему (рис. 7). В результате проецирования полученных данных на двумерную шкалу точно определены экологические ареалы для каждого из лесных сообществ, образующих большой, средний и малый залесенные участки, а также для каждого из степных сообществ, противолежащих соответствующему залесенному участку (см. рис. 7). Полученные данные демонстрируют наличие отчетливого тренда повышения увлажненности почв по мере увеличения размера лесного участка в лесостепи. Результаты косвенной (увлажнение по экологическим шкалам) и прямой (температура почв) экологической оценки растительных сообществ хорошо коррелируют друг с другом и характеризуются высокой достоверностью аппроксимации R^2 .

ОБСУЖДЕНИЕ

Линии тренда демонстрируют отчетливое и существенное повышение температуры на протяжении 10-летнего периода наблюдений, что согласуется с данными о значитель-

ном росте среднегодовых температур в Забайкалье на фоне глобального потепления климата [Мохов и др., 2006; Ипполитов и др., 2007; Куликов и др., 2014]. В целом и на региональном уровне подтверждается факт того, что потепление климата по-прежнему продолжается [Trenberth, Fasullo, 2013; Allen et al., 2018], и можно предполагать, что даже будет ускоряться [Xu et al., 2018].

Общий ход температуры почв в различных вариантах лесостепи демонстрирует существенные различия между степным и лесным сообществами. Экоотоп степного сообщества более теплый, чем лесного, что отражается положением линии линейного тренда (см. рис. 2). Вместе с тем микроклиматические условия степного сообщества характеризуются большей контрастностью: как максимумы, так и минимумы температур здесь заметно превышают таковые в лесном сообществе. С учетом того, что эти различия имеют место на очень малом расстоянии (около 250 м), следует признать, что наблюдаемые различия обусловлены экспозицией склонов и характером растительности. Повышенный температурный фон экотопа степного сообщества формируется благодаря южной экспозиции склона, которая предопределяет существенно более высокую инсолируемость поверхности [Bennie et al., 2008; Liu et al., 2012]. Вместе с тем само сообщество имеет одноярусный невысокий (до 20 см) и неплотный травостой (проективное покрытие травостоя – 20 %, ветоши – 5 %), что благоприятствует инсоляционному прогреванию почвы. Лесной экотоп является менее теплообеспеченным вследствие северной экспозиции склона. Это еще более усугубляется тем, что сомкнутый древесный и хорошо развитый кустарниковый ярусы поглощают и отражают значительную часть приходящей солнечной радиации. В частности, известно, что кроны и ветви деревьев могут задерживать часть солнечной радиации [Цельникер, 1969; Алексеев, 1975; Smolander, Stenberg, 2001; Nelson et al., 2016]. В дополнение к этому лесное сообщество формирует подстилку из хвойного и лиственного опада, ветоши травянистых растений. Эта подстилка также играет роль теплоизолятора, замедляя температурные процессы в почве: ее оттаивание и прогревание весной и летом, охлаждение и промерза-

ние осенью и зимой. При этом совместное влияние теневого склона, вкуче с затеняющим и отражающим свет эффектом кроны деревьев, может замедлять разложение подстилки в лесах по сравнению со степными участками [Kochy, Wilson, 1997], пролонгируя ее теплоизолирующее действие. В весеннее время древесный и кустарниковый полог снижает инсоляцию и замедляет стаявание снежного покрова и, в результате, также выступает дополнительным фитоценоотическим фактором, влияющим на формирование микроклиматических отличий лесного экотопа от близлежащего степного. Как показано для территории Якутии [Константинов, 2000; Десяткин и др., 2012], повышение мощности снежного покрова в разных типах лесов оказывает отепляющее влияние на почвы и вместе с тем приводит к смещению периода наибольшего охлаждения почв на более поздний срок.

Эти данные согласуются с исследованиями гидротермических условий лесостепи в различных районах Внутренней Азии и подтверждают наличие “буферного эффекта” [Аненхонов, 2004], создаваемого лесной растительностью, что проявляется в поддержании более низких температур в лесных почвах в течение теплого периода и более высоких – в течение холодного периода года [Hu et al., 2013]. Также показано, что вариабельность в накоплении снежного покрова, определяющаяся различиями в структуре растительности, а не различия в сумме приходящей к поверхности почвы солнечной радиации предопределяют различия сроков весеннего протаивания почв в разных типах лесных сообществ лесостепи [Guo et al., 2018]. Сроки оттаивания почвы варьируют от 14 до 25 дней в различных вариантах лесостепи [Санданов и др., 2018; Guo et al., 2018]. Сходный эффект влияния топографии и растительности склонов на параметры увлажненности местообитаний в связи с их различным термическим режимом наблюдался и в различных семиаридных экспозиционных ландшафтах Северной Америки [Gutiérrez-Jurado et al., 2013]. Исследования на территории Северной Монголии также выявили явное различие температуры почв между краевыми участками леса и степью, что показывает роль древесного яруса в регуляции термических условий почв [Dulamsuren, Nauck, 2008].

Можно отметить, что помимо экспозиции склонов большое влияние на термические условия оказывает и крутизна склонов, что связано с разницей в приходящей солнечной радиации и эвапотранспирации [Liu et al., 2012; Санданов, Королук, 2018]. Временная глубина данных по температуре почв на склонах различной крутизны на полигонах Армак и Дырестуй пока еще невелика. В дальнейшем, при накоплении долговременных рядов данных, будет возможно обобщение и более детальное выявление особенностей термических условий лесостепи в зависимости от крутизны склонов.

Динамика температуры почв в течение теплого периода на склонах разной экспозиции изученных полигонов характеризуется высокой синхронностью суточных колебаний по данным всех датчиков (см. рис. 3 и 4), несмотря на различия в степени аридности и континентальности климата (см. таблицу). Коэффициенты корреляции по Спирмену для северных склонов составили 0,76–0,97, для южных – 0,90–0,97. В целом все это свидетельствует о макроклиматическом единстве всех изучаемых участков, расположенных в одном климатическом районе (IIIзс согласно типологии климатов А. А. Григорьева и М. И. Будыко [1964]). Тем не менее на разных ключевых участках наблюдаются более существенные расхождения между термограммами северных склонов по сравнению с южными (см. рис. 3, 4), что отражает более значительные различия условий местообитаний северных склонов. При этом высоким сходством друг с другом по величинам температуры характеризуются северные склоны участков Армак, Хошун-Узур, Можайка (условно – “средняя группа”). По сравнению с ними заметно выделяются северный залесенный склон самого северного ключевого участка Исинга – как значительно менее теплообеспеченный, и северный степной склон ключевого участка Цайдам – как значительно более теплообеспеченный, чем все остальные. Большую теплообеспеченность имеет и северный склон на участке Дырестуй, но ее отклонение от “средней группы” существенно менее выражено, чем в Цайдаме. Следует отметить и то, что размах различий нарастает к летним месяцам (июнь, июль, август), а в холодное время года (по крайней

мере, в межсезонье) линии хода температур на всех участках сближаются. С эколого-фитоценологической точки зрения вышесказанное означает, что бореальные гмелинолиственничные леса класса *Vaccinio-Piceetea*, контактирующие со степью на северном пределе ее распространения (Исинга), микроклиматически резко отличаются от гемибореальных сибирсколиственничных, сосновых и березовых лесостепных лесов класса *Rhytidio-Laricetea* (Армак, Дырестуй, Хошун-Узур, Можайка); при этом термические показатели сообществ гемибореальных лесов сравнительно близки друг к другу. С другой стороны, гемибореальные леса класса *Rhytidio-Laricetea* имеют выраженные микроклиматические отличия от растительного сообщества на таком же северном склоне (Цайдам), но относящегося к степному классу *Cleistogenetea squarrosae*, в который входят степные сообщества на южных склонах также и всех других изученных полигонов. При этом сравнительно небольшой размах отличий их температурных условий можно рассматривать в качестве свидетельства микроклиматического единства сообществ этого класса в изучаемом регионе. А с учетом того что полигон Исинга – наиболее северный, то низкие величины его температурного фона очерчивают термический предел распространения степной растительности в Забайкалье.

Оценка местообитаний на основе прямых измерений и расчетных данных выявила различия в температуре и увлажненности лесных участков разного размера (см. рис. 6 и 7), а именно: температуры почв на участках большой площади ниже, чем в лесном участке малого размера, что может способствовать его меньшей увлажненности за счет усиления испарения по сравнению с более крупным. Это подтверждается результатами оценки экологических статусов лесных сообществ на разноразмерных участках (см. рис. 7). Соответственно, условия местообитания для деревьев на малом лесном участке являются наиболее засушливыми, что может снижать устойчивость деревьев при наблюдаемых трендах потепления климата [Xu et al., 2017]. Исследования в лиственничной лесостепи Монголии выявили также и более высокую чувствительность деревьев к потеплению климата в малых лесных участках по сравнению

с участками бóльших размеров [Khansaritoreh et al., 2017]. В отличие от лесных, в степных сообществах в соответствующем ряду тренд изменения увлажненности почв имеет обратную направленность, и к тому же проявляется в значительно меньшей степени. Такие различия могут быть объяснены лишь фитocenотическим – эдификаторным эффектом древесного яруса, в ином случае “скорость” изменения (нарастания различий) увлажненности должна быть сопоставимой в лесных и степных сообществах на градиенте уменьшения доли лесной растительности и соответствующего возрастания доли степной растительности в лесостепном ландшафте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показывают существенное значение термических особенностей местообитаний в экспозиционной лесостепи Забайкалья для типологической дифференциации ее растительности. Эти особенности, формируясь под действием различающихся уровней теплообеспеченности северных (теневых) и южных (инсолируемых) склонов, приводят к тому, что наблюдаются отчетливые различия также и степени увлажненности экотопов на разных склонах и, в конечном счете, определяют господство степной растительности на более теплых (южных) склонах и лесной растительности на менее теплообеспеченных (северных) склонах. При этом лесная растительность характеризуется своеобразным “буферным эффектом”, который способствует поддержанию более низких температур в лесных почвах в течение теплого периода, и в более высоких – в течение холодного периода года.

Важным моментом является то, что южные склоны в пределах изученной территории характеризуются меньшей вариабельностью термических условий, а соответственно, и связанных с ними условий увлажнения, что отражается в синтаксономическом единстве приуроченных к ним степных сообществ – все они относятся к одному классу *Cleistogenetea squarrosae*. В отличие от них, в экотопах северных склонов термические условия и сопряженные с ними условия увлажнения существенно более гетерогенны. В результате, в зависимости от конкрет-

ных микроклиматических условий на северных склонах могут быть развиты сообщества разных классов растительности – от степных из класса *Cleistogenetea squarrosae* до лесных, причем относящихся к разным классам: гемибореальному *Rhytidio-Laricetea* – в более теплообеспеченных районах, и бореальному *Vaccinio-Piceetea* – на северном пределе распространения лесостепной растительности в Забайкалье.

Полученные результаты имеют важное значение для дальнейших прогнозов состояния и направлений динамики растительности лесостепи в условиях климатических изменений и антропогенного воздействия.

Исследования проведены при поддержке гранта РФФИ 18-44-030025 и в рамках государственного задания по темам № АААА-А17-117011810036-3 (ИОЭБ СО РАН) и № АААА-А17-117012610052-2 (ЦСБС СО РАН).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. А. Световой режим леса. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 227 с.
- Аненконов О. А. Фитосозологические аспекты “буферности” растительности при долгосрочных климатогенных сукцессиях // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии: материалы Всерос. науч. конф. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2004. Ч. 2. С. 3–5.
- Аненконов О. А. Лесная растительность Западного Забайкалья и вероятные направления ее климатогенной динамики: дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Удэ, 2015. 475 с.
- Аненконов О. А., Королюк А. Ю., Санданов Д. В., Найданов Б. Б., Зверев А. А., Чимитов Д. Г. Фитоценотическое разнообразие и динамика термических условий местообитаний лесостепи Бурятии // Современные проблемы биологии, экологии и почвоведения: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию высш. биол. образования в Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во ИГУ, 2019. С. 19–21.
- Аненконов О. А., Лю Х., Ху Г., Бадмаева Н. К. Мониторинг гидротермических условий в экспозиционной лесостепи Западного Забайкалья // Вестн. БНЦ СО РАН. 2014. Вып. 3 (15). С. 255–263.
- Бажа С. Н., Гунин П. Д., Концов С. В. Опыт исследования годового гидротермического режима темно-каштановых почв Центральной Монголии // Аридные экосистемы. 2012. Т. 18, № 1 (50). С. 47–59.
- Береснева И. А. Тепловой баланс подстилающей поверхности территории Монгольской Народной Республики // Тр. Гл. геофизич. обсерватории им. А. И. Воейкова. 1980. Вып. 441. С. 117–126.
- Береснева И. А. Климат // Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука, 1983. С. 32–39.
- Бессолицына Е. П., Какарека С. В., Крауклис А. А., Кремер Л. К. Геосистемы контакта тайги и степи: юг Центральной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 217 с.

- Григорьев А. А., Будыко М. И. Климатическое районирование // Физико-географический атлас мира. М.: АН СССР, ГУГК СССР, 1964. С. 203.
- Десяткин Р. В., Десяткин А. Р., Федоров П. П. Температурный режим мерзлотно-таежных почв Центральной Якутии // Криосфера Земли. 2012. Т. XVI, № 2. С. 70–78.
- Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
- Ипполитов И. И., Кабанов М. В., Логинов С. В. Пространственные и временные масштабы наблюдаемого потепления в Сибири // Докл. РАН. 2007. Т. 412, № 6. С. 814–817. [Ippolitov I. I., Kabanov M. V., Loginov S. V. Spatiotemporal scales of warming observes in Siberia // Doklady Earth Sciences. 2007. Vol. 413, N 1. P. 248–251.]
- Константинов П. Я. О влиянии климатических особенностей начала зимнего сезона на динамику промерзания почвогрунтов таежных ландшафтов (Центральная Якутия) // Климат и мерзлота: комплексные исследования. Якутск: ИМЗ СО РАН, 2000. С. 110–113.
- Королюк А. Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–38.
- Королюк А. Ю. Подходы к анализу структуры растительного покрова ландшафтов с пересеченным рельефом // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1–5. С. 1280–1283.
- Королюк А. Ю. Синтаксономия степной растительности Республики Бурятия // Растительность России. 2017. № 31. С. 3–32.
- Куликов А. И., Убугунов Л. Л., Мангатаев А. Ц. О глобальном изменении климата и его экосистемных следствиях // Аридные экосистемы. 2014. Т. 20, № 3 (60). С. 5–13. [Kulikov A. I., Ubugunov L. L., Mangataev A. Ts. Global climate change and its impact on ecosystems // Arid Ecosystems. 2014. Vol. 4, N. 3. P. 135–141.]
- Мохов И. И., Карпенко А. А., Стотт П. А. Наибольшие скорости регионального потепления климата в последние десятилетия с оценкой роли естественных и антропогенных причин // Докл. РАН. 2006. Т. 406, № 4. С. 538–543. [Mokhov I. I., Karpenko A. A., Stott P. A. Highest rates of regional climate warming over the last decades and assessment of the role of natural and anthropogenic factors // Doklady Earth Sciences. 2006. Vol. 406, N 1. P. 158–162.]
- Ногина Н. А. Почвы Забайкалья. М.: Наука, 1964. 314 с.
- Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. 531 с.
- Санданов Д. В., Королюк А. Ю. Оценка гидротермических условий экспозиционной лесостепи Внутренней Азии на основе прямых и расчетных параметров // Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV Междунар. науч. конф. Екатеринбург, 2018. С. 851–855.
- Санданов Д. В., Аненхоннов О. А., Найданов Б. Б., Зверев А. А., Чимитов Д. Г. Сезонные изменения гидротермических условий в лесостепи Западного Забайкалья // Актуальные вопросы биогеографии: материалы Междунар. конф. СПб., 2018. С. 356–358.
- Убугунова В. И., Андреева М. Н., Убугунов В. Л. Почвы основных лесов Западного Забайкалья // Вестн. БГСХА им. В. Р. Филиппова. 2009. № 2 (15). С. 34–41.
- Худяков О. И. Почвы лесостепи Внутренней Азии. М., 2009. 325 с.
- Цельникер Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса. М., 1969. 100 с.
- Цыбжитов Ц. Х., Цыбжитов А. Ц. Почвы бассейна озера Байкал. Т. 2. Генезис, география и классификация степных и лесостепных почв. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2000. 165 с.
- Цыбжитов Ц. Х., Цыбикдоржиев Ц. Ц., Цыбжитов А. Ц. Почвы бассейна озера Байкал. Т. 1. Генезис, география и классификация каштановых почв. Новосибирск: Наука, 1999. 128 с.
- Чимитдоржиева Г. Д. Органическое вещество холодных почв. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2016. 388 с.
- Allen M. R., Dube O. P., Solecki W., Aragón-Durand F., Cramer W., Humphreys S., Kainuma M., Kala J., Mahowald N., Mulgetta Y., Perez R., Wairiu M., Zickfeld K. Framing and Context // Global Warming of 1.5 °C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5 °C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. 2018. [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P. R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J. B. R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M. I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.).]
- Anenkhonov O. A., Korolyuk A. Yu., Sandanov D. V., Liu H., Zverev A. A., Guo D. Soil-moisture conditions indicated by field-layer plants help identify vulnerable forests in the forest-steppe of semi-arid Southern Siberia // Ecol. Indic. 2015. Vol. 57. P. 196–207.
- Bennie J., Huntley B., Wiltshire A., Hill M. O., Baxter R. Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland // Ecol. Model. 2008. Vol. 216. P. 47–59.
- Diekmann M. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review // Basic and Appl. Ecol. 2003. N 4. P. 493–506.
- Dulamsuren Ch., Hauck M. Spatial and seasonal variation of climate on steppe slopes of the northern Mongolian mountain taiga // Grassland Sci. 2008. Vol. 54. P. 217–239.
- Erdős L., Ambarlı D., Anenkhonov O. A., Bátorı Z., Cserhalmi D., Kröel-Dulay G., Liu H., Magnes M., Molnár Z., Naqinezhad A., Semenishchenkov Y. A., Tölgyesi C., Török P. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes // Appl. Veget. Sci. 2018. Vol. 21. P. 345–362.
- Friedman M. The use of ranks to avoid the assumption of normality implicit in the analysis of variance // J. Am. Stat. Associat. 1937. Vol. 32, N 200. P. 675–701.
- Guo W., Liu H., Anenkhonov O. A., Shangguan H., Sandanov D. V., Korolyuk A. Yu., Hu G., Wu X. Vegetation can strongly regulate permafrost degradation at its southern edge through changing surface freeze-thaw processes // Agric. and Forest Meteorol. 2018. Vol. 252. P. 10–17.
- Gutiérrez-Jurado H. A., Vivoni E. R., Cikoski C., Harrison J. B. J., Bras R. L., Istanbuluoglu E. On the observed ecohydrologic dynamics of a semiarid basin with aspect-delimited ecosystems // Water Resources. Res. 2013. Vol. 49. P. 8263–8284.
- Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfac-

- es for global land areas // *Int. J. Climatol.* 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.
- Hu G., Liu H., Anenkhonov O. A., Korolyuk A. Yu., Sandanov D. V., Guo D. Forest buffers soil temperature and postpones soil thaw as indicated by three-year large-scale soil temperature monitoring in the forest-steppe ecotone in Inner Asia // *Global and Planet. Change.* 2013. Vol. 104. P. 1–6.
- Khansaritoh E., Dulamsuren C., Klinge M., Ariunbaatar T., Bat-Enerel B., Batsaikhan G., Ganbaatar K., Saindovdon D., Yeruult Y., Tsogtbaatar J., Tuya D., Leuschner C., Hauck M. Higher climate warming sensitivity of Siberian larch in small than large forest islands in the fragmented Mongolian forest steppe // *Global Change Biol.* 2017. Vol. 23. P. 3675–3689.
- Kochy M., Wilson S. D. Litter decomposition and nitrogen dynamics in aspen forest and mixed-grass prairie // *Ecology.* 1997. Vol. 78. P. 732–739.
- Liu H., He S., Anenkhonov O. A., Hu G., Sandanov D. V., Badmaeva N. K. Topography-controlled soil water content and the coexistence of forest and steppe in Northern China // *Phys. Geogr.* 2012. Vol. 33, N 6. P. 561–573.
- Nelson A. S., Wagner R. G., Day M. E., Fernandez I. J., Weiskittel A. R., Saunders M. R. Light absorption and light-use efficiency of juvenile white spruce trees in natural stands and plantations // *Forest Ecol. and Management.* 2016. Vol. 376. P. 158–165.
- Smolander S., Stenberg P. A method for estimating light interception by a conifer shoot // *Tree Physiol.* 2001. Vol. 21. P. 797–803.
- Spearman C. The proof and measurement of association between two things // *Am. J. Psychol.* 1904. Vol. 15, N 1. P. 72–101.
- Statistica: data analysis software system, version 10.0. StatSoft Inc., 2011. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.statsoft.com/> (дата обращения: 12.02.2020).
- Title P. O., Bemmels J. B. ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling // *Ecography.* 2018. Vol. 41, Issue 2. P. 291–307.
- Trenberth K. E., Fasullo J. T. An apparent hiatus in global warming? // *Earth's Future.* 2013. Vol. 1, N 1. P. 19–32.
- Wilcoxon F. Individual comparisons by ranking methods // *Biometrics.* 1945. Vol. 1, N 6. P. 80–83.
- Xu Ch., Liu H., Anenkhonov O. A., Korolyuk A. Yu., Sandanov D. V., Balsanova L. D., Naidanov B. B., Wu X. Long-term forest resilience to climate change indicated by mortality, regeneration, and growth in semi-arid southern Siberia // *Global Change Biol.* 2017. Vol. 23, N 6. P. 2370–2382.
- Xu Y., Ramanathan V., Victor D. G. Global warming will happen faster than we think // *Nature.* 2018. Vol. 564. P. 30–32.

Application of data on thermic conditions of soils for differentiation of vegetation in exposure-related forest-steppe of Transbaikalia

O. A. ANENKHONOV¹, D. V. SANDANOV¹, H. LIU², A. Yu. KOROLYUK³, C. XU², W. GUO^{2, 4},
A. A. ZVEREV^{3, 5}, B. B. NAIDANOV¹, D. G. CHIMITOV¹

¹*Institute of General and Experimental Biology of SB RAS
670047, Ulan-Ude, Sakhyanova str., 6
E-mail: anen@yandex.ru; denis.sandanov@gmail.com; orongoy930@yandex.ru, dabac@mail.ru*

²*Peking University, College of Urban and Environmental Science
100871, Beijing, Yiheyuan Road Haidian District, 5
E-mail: lhy@urban.pku.edu.cn; 838528172@qq.com; guoweich@foxmail.com*

³*Central Siberian Botanical Garden
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: akorolyuk@rambler.ru*

⁴*University of California, Merced
5200, Merced, Northern Lake Road, CA 95343*

⁵*Tomsk State University*
634050, Tomsk, Lenin ave., 36
E-mail: ibiss@rambler.ru

Results of long-term monitoring (from 2008 till 2018) of thermic conditions have been applied to assessments of eco- and topological differentiation of vegetation in exposure-related forest-steppe of Transbaikalia. As a result significant differences were revealed between thermic conditions at northern and southern slopes as well as between different kinds of forest-steppe along the aridity and continentality gradients. The temperature conditions at the southern slopes are relatively unified and this is a basis for the vegetation of the only steppe class of *Cleistogenetea squarrosae* occurred there. Despite, the temperature conditions at the northern slopes are more heterogeneous that result in plant communities of different classes are developed, namely steppe of *Cleistogenetea squarrosae*, and forests including the hemiboreal class *Rhytidio-Laricetea* and boreal class *Vaccinio-Piceetea*. Additional contribution to soil temperature differences is inputted by the size of forest patches in forest-steppe.

Key words: ecology of plant communities, soil temperature, habitat humidity, plant indicator values, slope aspect, forest-steppe, Transbaikalia.