

Эколого-ценотические группы видов степей Башкирского Зауралья по отношению к ведущим экологическим факторам

М. В. ЛЕБЕДЕВА¹, С. М. ЯМАЛОВ¹, А. Ю. КОРОЛЮК²

¹ Ботанический сад-институт УНЦ РАН
450080, Уфа, ул. Менделеева, 195/3
E-mail: lebedevamv@mail.ru

² Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: akorolyuk@rambler.ru

Статья поступила 26.12.2016

Принята к печати 03.03.2017

АННОТАЦИЯ

На основании анализа 428 геоботанических описаний степной растительности Башкирского Зауралья выделены виды растений, являющиеся индикаторами отношения сообществ к факторам увлажнения и каменистости почв. Использована методика выделения индикаторных групп на основании дисперсионного анализа качественных признаков для неравномерных комплексов. Определена их роль в диагностических комбинациях синтаксонов высших рангов, представляющих степную растительность региона.

Ключевые слова: степи, индикаторные виды, экологические факторы, увлажнение, каменистость, синтаксоны, Зауралье, Республика Башкортостан.

Степной тип растительности – один из наиболее трансформированных на территории Евразии [Tögök et al., 2016; Чибилев, 2016]. Длительная хозяйственная деятельность привела к тотальному уничтожению равнинных степей и деградации сохранившихся массивов на большей части степной и лесостепной зон. Не является исключением Башкирское Зауралье, где степные сообщества сохранились преимущественно по склонам хребтов и невысоких гор, реже по равнинным участкам и террасам речных долин.

Степные экосистемы обладают высоким уровнем флористического и фитоценотического разнообразия. Актуальной задачей в изучении растительности является выявление ведущих экологических факторов и оценка их роли в дифференциации сообществ [Bruehlheide, Jandt, 2007; Merunková et al., 2014; Королук, Ямалов, 2015; Ямалов и др., 2015]. В формировании видового состава степей важнейшую роль играет фактор увлажнения [Wesche et al., 2016], традиционно используемый при разработке систем классици-

кации [Растительность..., 1980; Лавренко и др., 1991; Королук, 2007; Ямалов, Миркин, 2010; Ямалов, 2011; Королук, 2014]. Увлажнение местообитаний зависит от количества осадков, уровня испарения, топографических параметров (крутизна, экспозиция, форма склона) и др. Сумма осадков является ключевым показателем, с использованием которого можно анализировать широтно-зональную и высотно-поясную дифференциацию степного типа растительности.

Помимо увлажнения в условиях Башкирского Зауралья одним из важнейших экологических факторов, определяющих разнообразие степных сообществ, является каменистость почв. Это связано с тем, что подавляющая часть степных сообществ сохранилась на склоновых каменистых местообитаниях, неудобных для освоения под пашню.

В данной работе поставлены следующие задачи: оценка возможности использования дисперсионного анализа для выделения индикаторных видов; выявление индикаторных групп видов степных сообществ Башкирского Зауралья для факторов увлажнения и каменистости почв; определение роли индикаторных групп в диагностических комбинациях синтаксонов растительности высших рангов.

Природные условия региона. Зауралье, в пределах Республики Башкортостан, представляет собой достаточно протяженную (380 км) и ориентированную с севера на юг узкую полосу Уральского пенеппена. На переходной территории между Уральской горной областью и Западно-Сибирской равниной представлены увалисто-равнинный или грядово-мелкосопочный типы рельефа. Абсолютные высоты выровненных пространств межрядовых понижений составляют 450–620 на севере и 350–450 м над ур. м. на юге. На равнинных участках почвы изменяются от серых лесных до черноземов (выщелоченных, обыкновенных, южных, реже солонцеватых и солончаковатых) [Хазиев и др., 1995]. В почвенном покрове невысоких хребтов и гряд доминируют маломощные грубоскелетные и эродированные почвы с частыми выходами горных пород.

Среднегодовое количество осадков с севера на юг колеблется от 580 до 340 мм, среднегодовая температура воздуха составляет 0,9–1,8 °С, гидротермический коэффициент

меняется от 1,5 до 0,8 [Физико-географическое районирование..., 1964; Шакиров, 2011].

В соответствии с ботанико-географическим районированием степи Зауралья относятся к Западносибирской лесостепной провинции и Западноказахстанской степной подпровинции Заволжско-Казахстанской степной провинции [Лавренко и др., 1991]. И. М. Крашенинников выделял в регионе луговые, ковыльно-разнотравные и сухие ковыльные степи, сменяющие друг друга на широтном градиенте [Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941]. Согласно ботанико-географическому районированию степная растительность Зауралья представлена несколькими типами [Жудова, 1966]. В южной части лесостепной зоны господствуют обыкновенноковыльные и узколиственноковыльные степи на выщелоченных черноземах. В пределах степной зоны выделяются три подзоны: обыкновенноковыльных и красноватоковыльных степей на типичных черноземах, красноватоковыльных степей на обыкновенных черноземах, лессингоковыльных степей на южных черноземах. Смена типов степных сообществ с севера на юг находит отражение в разделении территории на три геоботанических района: Учалинский лесостепной, Сибайский степной и Акъярский степной [Определитель..., 1988].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа использовали 428 геопривязанных описаний степных сообществ Зауралья из фитоценотеки травяной растительности Южного Урала [Yamalov et al., 2012]. Для каждого из них на основании географических координат определяли среднегодовое количество осадков по данным всемирной базы данных www.worldclim.org за период 1950–2000 гг. [Hijmans et al., 2005]. Данный показатель, наряду с уровнем испарения, определяет уровень обеспеченности влагой конкретной территории и рассматривается как фактор увлажнения. Значение фактора каменистости субстрата определялось визуально (%) по стандартным методикам [Краткое руководство..., 1952].

Все описания разделили на две группы по уровню среднегодового количества осадков (табл. 1). В качестве разграничивающего

Т а б л и ц а 1
Характеристика градаций экологических факторов
в дисперсионном комплексе

Фактор	Градация	Показатель	Число описаний
Увлажнение	1	Более 400 мм	314
	2	Менее 400 мм	114
Каменистость	1	Менее 10 %	262
	2	Более 10 %	166

значения выбрали показатель в 400 мм, который применяется при разделении физико-географических округов лесостепной и степной зон в пределах Башкирского Зауралья [Шакиров, 2011]. По отношению к фактору каменистости описания разделили на две группы: слабокаменистые (в том числе некаменистые) и сильнокаменистые местообитания (см. табл. 1).

Для анализа выбрали виды, встреченные не менее чем в 5 % описаний, а также исключили таксоны, определенные до уровня рода, для которых по тем или иным причинам нельзя установить видовую принадлежность. В дальнейший анализ включено 186 видов высших сосудистых растений.

Исходные данные по встречаемости каждого вида в отдельных градациях фактора организованы в дисперсионный комплекс. Выявление закономерностей распределения видов проводилось с использованием техники дисперсионного анализа качественных признаков для неравномерных комплексов.

Сила влияния фактора (уровень факторизации) определяли как отношение дисперсии по рассматриваемому фактору к общей дисперсии по всему комплексу [Плохинский, 1970]. Далее, согласно схеме, предложенной А. В. Егоровым и В. Г. Онопченко [2014], в ходе серии тестов для видов, распределение которых оказалось подвержено влиянию (статистически значимо) того или иного фактора, определяли их экологические предпочтения (тяготение к определенной градации фактора).

Данные о положении видов на градиенте увлажнения взяты из работы Л. Г. Раменского и др. [1956], для отсутствующих в данной монографии видов – из работ по Сибири [Методические указания..., 1974; Королюк, 2006]. Для групп видов высчитывался средний оптимум увлажнения по методике, представленной в предыдущей работе [Королюк, 2006]. При характеристике экологического состава ценофлор использовались группы, предложенные Е. П. Прокопьевым [2001].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ количественных показателей распределения видов в выделенных группах описаний позволил оценить их индикаторную значимость (табл. 2). Уровень факторизации по увлажнению составляет более 4 %, по каменистости субстрата – более 2 %. Низкие показатели факторизации связаны с тем, что около половины всех видов попадают в груп-

Т а б л и ц а 2
Индикационная значимость видов степных сообществ

Показатель	Фактор	
	увлажнение	каменистость
Средний уровень факторизации, %	4,1 ± 0,1	2,3 ± 0,2
Максимальный уровень факторизации, %	41	18
Число видов, индифферентных по отношению к фактору (доля от общего числа видов, %)	81 (43,5)	95 (51,1)
Число видов, для которых влияние фактора статистически значимо* (доля от общего числа видов, %)	105 (56,5)	91 (48,9)
В том числе:		
тяготеющих к градации 1 (доля от общего числа видов, %)	78 (42,0)	64 (34,4)
тяготеющих к градации 2 (доля от общего числа видов, %)	27 (14,5)	27 (14,5)

* При уровне значимости $p > 0,05$.

Индикаторные группы видов по отношению к фактору увлажнения

Вид	Аффинность*	Сила влияния фактора	Встречаемость вида**, %	
			A1	A2
1	2	3	4	5
Виды, тяготеющие к более влажным (северным) степям				
<i>Veronica spicata</i>	<i>F.v.</i>	0,24	75	21
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>		0,20	60	9
<i>Cerastium arvense</i>		0,18	55	9
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>		0,18	53	8
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>		0,17	57	11
<i>Aster alpinus</i>		0,17	58	12
<i>Artemisia armeniaca</i>		0,16	57	13
<i>Phleum phleoides</i>	<i>F.v.</i>	0,14	65	25
<i>Adonis vernalis</i>	<i>F.v.</i>	0,14	37	1
<i>Thalictrum foetidum</i>		0,13	36	4
<i>Carex pediformis</i>		0,12	57	19
<i>Fragaria viridis</i>	<i>F.v.</i>	0,12	55	18
<i>Galium boreale</i>		0,12	47	11
<i>Artemisia sericea</i>		0,10	54	19
<i>Dianthus acicularis</i>		0,10	39	14
<i>Orostachys spinosa</i>		0,10	40	18
<i>Allium rubens</i>		0,10	38	14
<i>Helictotrichon schellianum</i>		0,10	42	11
<i>Stipa pennata</i>	<i>F.v.</i>	0,09	54	21
<i>Galium tinctorium</i>		0,09	41	11
<i>Artemisia frigida</i>		0,09	38	17
<i>Inula hirta</i>	<i>F.v.</i>	0,08	48	18
<i>Filipendula vulgaris</i>	<i>F.v.</i>	0,08	57	25
<i>Aconogonon alpinum</i>		0,08	36	7
<i>Amoria montana</i>	<i>F.v.</i>	0,08	38	10
<i>Campanula sibirica</i>	<i>F.v.</i>	0,08	32	5
<i>Poa angustifolia</i>	<i>F.v.</i>	0,07	26	4
<i>Sanguisorba officinalis</i>		0,06	32	9
<i>Elytrigia repens</i>		0,06	43	17
<i>Stipa dasyphylla</i>		0,06	23	3
<i>Seseli libanotis</i>	<i>F.v.</i>	0,06	54	27
<i>Pulsatilla patens</i>		0,06	48	21
<i>Alyssum tortuosum</i>		0,06	37	18
<i>Helictotrichon desertorum</i>	<i>H.-S.</i>	0,04	61	36
<i>Onosma simplicissima</i>	<i>H.-S.</i>	0,04	45	24
<i>Galium verum</i>	<i>F.v.</i>	0,03	71	53
<i>Trommsdorffia maculata</i>	<i>F.v.</i>	0,03	29	13
<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>F.v.</i>	0,02	27	12
<i>Thalictrum minus</i>	<i>F.v.</i>	0,02	41	25
<i>Euphorbia subcordata</i>	<i>H.-S.</i>	0,02	50	38
<i>Polygala comosa</i>	<i>F.v.</i>	0,02	28	15

1	2	3	4	5
Виды, тяготеющие к более сухим (южным) степям				
<i>Veronica incana</i>	H.-S.	0,41	6	66
<i>Artemisia austriaca</i>	H.-S.	0,22	12	58
<i>Astragalus testiculatus</i>		0,18	1	28
<i>Potentilla arenaria</i>		0,16	1	25
<i>Galatella villosa</i>		0,14	4	31
<i>Sisymbrium polymorphum</i>		0,13	3	27
<i>Eremogone koriniana</i>		0,13	12	44
<i>Asparagus officinalis</i>		0,08	2	19
<i>Seseli ledebourii</i>	H.-S.	0,08	14	40
<i>Artemisia dracunculus</i>		0,08	3	20
<i>Stipa lessingiana</i>	H.-S.	0,06	1	15
<i>Falcaria vulgaris</i>		0,06	4	20
<i>Alyssum turkestanicum</i>		0,06	2	14
<i>Verbascum phoeniceum</i>	H.-S.	0,06	22	44
<i>Scorzonera austriaca</i>	H.-S.	0,03	29	48
<i>Koeleria cristata</i>	F.v.	0,03	36	52
<i>Achillea nobilis</i>	H.-S.	0,02	29	43
<i>Artemisia latifolia</i>	F.v.	0,02	16	26

П р и м е ч а н и е. Названия видов приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова [1995].

* F.v. – *Festucion valesiaca*; H.-S. – *Helictotricho-Stipion*.

** A1 – влажная градация; A2 – сухая градация.

пу индифферентных. Максимальный уровень факторизации составляет 41 % для увлажнения и только 18 % – для каменистости.

Большая часть видов, для которых выявлено статистически значимое влияние факторов, обладает выраженными экологическими предпочтениями: 56,5 % видов – для фактора увлажнения и 48,9 % – для фактора каменистости.

Группу более увлажненных степных сообществ индицирует 41 вид (табл. 3). Средний оптимум данной группы приходится на 51 ступень, что соответствует влажностепному и лугово-степному увлажнению [Раменский и др., 1956]. Ее основу формируют две экологические группы примерно в равном соотношении. Так, гемиксерофиты представлены 16 видами, обычными в богаторазнотравных настоящих и луговых степях: *Artemisia armeniaca*, *Centaurea scabiosa*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Helictotrichon desertorum*, *Inula hirta*, *Phleum phleoides*, *Pulsatilla patens*, *Seseli libanotis*, *Stipa dasphylla*, *Veronica spicata* и др. Среди 13 ксеромезофитов преобладают растения, имеющие широкую эколого-ценотическую амплитуду – от луговых степей до

остепненных, и даже до настоящих лугов: *Amoria montana*, *Aster alpinus*, *Carex pediformis*, *Galium tinctorium*, *G. verum*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Poa angustifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Trommsdorffia maculata* и др. Группа гипоксерофитов представлена широко распространенными степными растениями: *Artemisia frigida*, *A. sericea*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Helictotrichon schellianum*, *Orostachys spinosa*, *Polygala comosa*, *Stipa pennata*, часть из которых в лесостепных ландшафтах встречается преимущественно по каменистым, соответственно более сухим местообитаниями. Три вида относятся к эумезофитам (*Aconogonon alpinum*, *Elytrigia repens*, *Galium boreale*) и два – к эуксерофитам (*Adonis vernalis*, *Onosma simplicissima*). В целом экологический спектр анализируемой группы видов соответствует подтипу луговых степей и наиболее мезофитным вариантам настоящих степей – богаторазнотравно-дерновиннозлаковым сообществам.

Число видов, тяготеющих к более ксерофитным степным сообществам, значительно меньше (18 видов). Средний оптимум увлажнения данной группы приходится на 40 ступень, что соответствует границе между сред-

Индикаторные группы видов по отношению к фактору каменности

Вид	Аффинность*	Сила влияния фактора	Встречаемость вида**, %	
			B1	B2
Виды, не тяготеющие к каменным местообитаниям				
<i>Fragaria viridis</i>	<i>F.v.</i>	0,1	60	22
<i>Phlomooides tuberosa</i>	<i>F.v.</i>	0,09	57	27
<i>Vicia cracca</i>		0,08	26	4
<i>Thymus marschallianus</i>		0,08	54	24
<i>Erysimum marschallianum</i>		0,07	10	0
<i>Amoria montana</i>	<i>F.v.</i>	0,06	42	12
<i>Stipa lessingiana</i>	<i>H.-S.</i>	0,06	7	1
<i>Fili pendula vulgaris</i>	<i>F.v.</i>	0,06	61	28
<i>Adonis vernalis</i>	<i>F.v.</i>	0,06	40	8
<i>Thalictrum minus</i>	<i>F.v.</i>	0,05	47	21
<i>Helictotrichon schellianum</i>		0,05	45	16
<i>Inula hirta</i>	<i>F.v.</i>	0,05	52	22
<i>Elytrigia repens</i>		0,05	47	19
<i>Rosa majalis</i>	<i>F.v.</i>	0,05	25	6
<i>Trommsdorffia maculata</i>	<i>F.v.</i>	0,04	33	13
<i>Poa angustifolia</i>	<i>F.v.</i>	0,04	29	7
<i>Plantago urvillei</i>	<i>F.v.</i>	0,04	43	17
<i>Stipa pennata</i>	<i>F.v.</i>	0,04	56	29
<i>Polygala comosa</i>	<i>F.v.</i>	0,04	32	12
<i>Salvia stepposa</i>	<i>H.-S.</i>	0,04	48	25
<i>Phleum phleoides</i>	<i>F.v.</i>	0,03	65	37
<i>Galium verum</i>	<i>F.v.</i>	0,03	74	54
<i>Helictotrichon desertorum</i>	<i>H.-S.</i>	0,02	59	47
<i>Koeleria cristata</i>	<i>F.v.</i>	0,02	46	31
<i>Verbascum phoeniceum</i>	<i>H.-S.</i>	0,02	33	20
<i>Dianthus versicolor</i>	<i>F.v.</i>	0,02	40	20
<i>Seseli libanotis</i>	<i>F.v.</i>	0,02	54	34
<i>Medicago romanica</i>	<i>F.v.</i>	0,02	51	32
Виды, тяготеющие к каменным местообитаниям (петрофиты)				
<i>Orostachys spinosa</i>	<i>H.-S.*</i>	0,18	17	62
<i>Koeleria sclerophylla</i>	<i>H.-S.*</i>	0,12	19	54
<i>Dianthus acicularis</i>	<i>H.-S.*</i>	0,1	19	53
<i>Tanacetum millefolium</i>	<i>H.-S.*</i>	0,08	15	39
<i>Asperula petraea</i>		0,08	4	22
<i>Scorzonera austriaca</i>	<i>H.-S.</i>	0,07	23	51
<i>Allium rubens</i>	<i>H.-S.*</i>	0,07	20	50
<i>Androsace maxima</i>	<i>H.-S.</i>	0,06	5	20
<i>Echinops ritrodes</i>	<i>H.-S.*</i>	0,06	34	58

* *F.v.* – *Festucion valesiaca*; *H.-S.* – *Helictotricho-Stipion*; *H.-S.** – *Helictotricho-Stipenion*.

** B1 – слабокаменная градация; B2 – сильнокаменная (петрофитная) градация.

нестепным и сухостепным увлажнением [Раменский и др., 1956]. Основу группы составляют эуксерофиты (8 видов): *Achillea nobilis*, *Alyssum turkestanicum*, *Falcaria vulgaris*, *Galatella villosa*, *Koeleria cristata*, *Scorzonera austriaca*, *Sisymbrium polymorphum*, *Verbascum phoeniceum*. Небольшим числом видов пред-

ставлены гипоксерофиты (*Artemisia austriaca*, *A. latifolia*, *Eremogone koriniana*, *Seseli ledebouirii*), гемиксерофиты (*Asparagus officinalis*, *Potentilla arenaria*, *Veronica incana*) и ортоксерофиты (*Astragalus testiculatus*, *Stipa lessingiana*). Только одно растение – *Artemisia dracuncululus* – относится к ксеромезофитам. В целом

экологический спектр анализируемой группы видов соответствует подтипу настоящих степей.

Группа, индицирующая каменистые местообитания, содержит девять видов (табл. 4). В нее вошли как облигатные петрофиты (*Allium rubens*, *Asperula petraea*, *Dianthus acicularis*, *Koeleria sclerophylla*, *Orostachys spinosa*), так и растения, обычные на более развитых почвах (*Androsace maxima*, *Echinops ritrodes*, *Scorzonera austriaca*, *Tanacetum millefolium*). Присутствие последних может указывать на их факультативную петрофитность и/или низкую конкурентоспособность. Последняя особенность приводит к тому, что данные растения предпочитают более разреженные сообщества на каменистых местообитаниях со сниженной конкурентностью.

ОБСУЖДЕНИЕ

Относительно высокое разнообразие группы растений, индицирующих луговые и богаторазнотравно-дерновиннозлаковые степи, может объясняться богатством флоры лесостепных ландшафтов в сравнении со степными. Северные районы исследованной территории характеризуются и большим числом видов степной флоры, и более высокими показателями средней видовой насыщенности степных фитоценозов. Это, в первую очередь, относится к богатым луговым степям, представляющим фоновый (зональный) тип растительных сообществ лесостепных ландшафтов. В их составе представлен многовидовой блок луговостепных мезоксерофитов, а также широко распространенные растения суходольных лугов. С другой стороны, более сухие степные сообщества, представленные в проанализированной выборке описаний, на территории Башкирского Зауралья находятся на северном пределе своего распространения. Это обуславливает обеднение блока ксерофитных растений, который более полно представлен южнее – в Оренбургской обл. и районах северо-западного Казахстана.

Немногочисленность петрофитно-степной группы может объясняться экстремальностью условий каменистых местообитаний, что в целом определяет бедность пула петрофитных видов в степной флоре Южного Урала.

Многие из растений, тесно связанных в своем произрастании с каменистыми экотопами, являются редкими. В силу этого они или не представлены в анализируемой выборке описаний, или встречены в малом числе описаний.

Отношение растительных сообществ к фактору увлажнения традиционно используется при разработке систем классификации степной растительности. Видовой состав сообществ, рассматриваемый с экологических позиций, является основой для выделения синтаксонов в рамках флористической классификации. На территории Башкирского Зауралья все степные сообщества относятся к евразийскому степному классу *Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947*, представленному в регионе двумя порядками. Более мезофитный порядок *Festucetalia valesiacaе Soó 1947* объединяет преимущественно европейские и западносибирские луговые степи. Более ксерофитный порядок *Helictotricho-Stipetalia Toman 1969* представляет настоящие заволжско-казахстанские степи [Ямалов, 2011; Королук, 2014]. Он широко распространен в степной и лесостепной зонах Башкирского Зауралья. В зависимости от широтного положения, сообщества порядка могут приурочиваться к различным элементам рельефа (на севере к световым склонам, южнее – к плакорным участкам и северным склонам). В каждом из двух порядков выделены центральные союзы – *Festucion valesiacaе Klika 1931* и *Helictotricho-Stipion Toman 1969*, диагностические комбинации которых совпадают с комбинациями порядков [Ямалов и др., 2012].

Выполненный анализ показал, что восемь из 27 диагностических видов класса *Festuco-Brometea*, представленных в проанализированной выборке описаний, являются индифферентными к фактору увлажнения. Такие виды, как *Anemone sylvestris*, *Dianthus versicolor*, *Festuca valesiaca*, *Medicago romanica*, *Phlomoïdes tuberosa*, *Plantago urvillei*, *Potentilla argentea*, *Stipa capillata*, в исследованном регионе обычны во всех типах степных сообществ. Данные растения имеют близкие показатели встречаемости в луговых и настоящих богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степях. Однако южнее эти виды последовательно снижают свою активность в следую-

щем зональном ряду сообществ: разнотравно-дерновиннозлаковые, дерновиннозлаковые (бедноразнотравные), опустыненные дерновиннозлаковые и полукустарничково-дерновиннозлаковые степи.

Более половины диагностических видов класса (16 из 27) тяготеют к более увлажненным сообществам (см. табл. 3). В их числе *Phleum phleoides*, *Adonis vernalis*, *Amoria montana*, *Campanula sibirica*, *Poa angustifolia* и др. Данные растения демонстрируют наибольшую активность в сообществах лесостепных ландшафтов: луговых степях и остепненных лугах, относящихся к порядку Festucetalia valesiacaе. В то же время они демонстрируют высокую встречаемость в степной зоне – в пределах ареала богаторазнотравно-дерновиннозлаковых настоящих и луговых степей союза Helictotricho-Stipion, представляющего более мезофитное крыло порядка Helictotricho-Stipetalia [Королук, 2014]. Лишь два вида (*Artemisia latifolia* и *Koeleria cristata*) из 27 диагностических видов класса приурочены к более сухим степным сообществам.

Диагностические виды порядка Helictotricho-Stipetalia широко представлены в группе индифферентных видов (10 из 20): *Androsace maxima*, *Carex supina*, *Galatella angustissima*, *Hieracium echiodes*, *H. viosum*, *Poa transbaicalica*, *Potentilla humifusa*, *Salvia stepposa*, *Spiraea crenata*, *Stipa zalesskii*. Это может объясняться широким распространением настоящих степей в Башкирском Зауралье, в первую очередь богаторазнотравно-дерновиннозлаковых, как в его степной, так и в лесостепной зонах. В условиях пересеченного горного рельефа более ксерофитные варианты степей могут проникать далеко на север по южным инсолируемым склонам. Во многом это явилось причиной того, что три вида из диагностической комбинации порядка продемонстрировали связь с более мезофитными вариантами степей: *Helictotrichon desertorum*, *Onosma simplicissima* и *Euphorbia subcordata*. Все эти растения в своем распространении связаны со склоновыми, в той или иной мере каменистыми местообитаниями. В то же время третья часть диагностической комбинации порядка Helictotricho-Stipetalia (7 из 20 видов), в том числе *Stipa lessingiana*, *Achillea nobilis*, *Artemisia austriaca*, проявляет тяготение к южным районам, что отра-

жает закономерную ксерофитизацию степей при движении с севера на юг. В синтаксономическом плане это отражается в существовании более ксерофитных союзов в составе порядка Helictotricho-Stipetalia: Carici supinae-Stipion zalesskii all. prov [Королук, 2017] и Stipion korshinskyi Toman 1969.

Анализ распределения изученных видов по отношению к фактору каменистости субстрата показал, что часть видов диагностической комбинации класса Festuco-Brometea и порядка Festucetalia valesiacaе индифферентны к данному фактору (8 из 27). Это такие виды, как *Anemone sylvestris*, *Artemisia latifolia*, *Campanula sibirica*, *Centaurea scabiosa*, *Festuca valesiaca*, *Potentilla argentea*, *Stipa capillata*, *Veronica spicata*. Таким образом, сообщества каменистых местообитаний, несомненно, относятся к данному классу. При этом большая часть видов данного блока проявляет тяготение к слабокаменистым почвам (19 из 27): *Fragaria viridis*, *Phlomis tuberosa*, *Amoria montana*, *Filipendula vulgaris*, *Adonis vernalis* и др. Это связано с тем, что флористически богатые луговые степи приурочены преимущественно к равнинным участкам и пологим склонам с развитыми почвами, исключая каменистые местообитания. Больше половины диагностических видов порядка Helictotricho-Stipetalia относятся к индифферентным (14 из 20): *Achillea nobilis*, *Artemisia austriaca*, *Carex supina*, *Euphorbia subcordata*, *Galatella angustissima*, *Hieracium echiodes*, *H. viosum*, *Onosma simplicissima*, *Poa transbaicalica*, *Potentilla humifusa*, *Seseli ledebourii*, *Spiraea crenata*, *Stipa zalesskii*, *Veronica incana*. Это свидетельствует о том, что петрофитные варианты степей, независимо от географической приуроченности, имеют значительное сходство с зональными типами, а существующие отличия флористического состава сообществ могут отражаться на более низких уровнях синтаксономической иерархии. Положение петрофитных степей Зауралья отражено в ранге подсоюза Helictotricho desertorum – Orostachyion spinosae all. prov. [Королук, 2017]. Большинство его диагностических видов демонстрирует тяготение к сильнокаменистым субстратам (17 из 28), что свидетельствует о корректности диагностической комбинации. В то же время ряд диагностических видов, традиционно рассматрива-

емых в регионе как петрофиты (*Onosma simplicissima*, *Clausia aprica*, *Eremogone koriniana*, *Galium octonarium* и *Cotoneaster melanocarpus*), попали в группу индифферентных, что может свидетельствовать об их широкой экологии и, соответственно, низкой диагностической значимости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Индикация экологических условий по видовому составу сообществ – одно из широко применяемых подходов в изучении организации растительного покрова. Исследование количественных показателей распределения видов на грациях экологических факторов позволяет оценить их индикационное значение.

Анализ распределения 186 видов, встречающихся в степных сообществах Башкирского Зауралья, показал, что более чем половина из них может индизировать положение фитоценозов на градиенте увлажнения. С более мезофитной группой описаний из исследованной выборки связаны растения, составляющие ядро ценофлоры луговых степей, но также обычные в остепненных лугах и богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степях. Средний оптимум увлажнения данной группы приходится на 51 ступень, что соответствует влажностепному и лугово-степному увлажнению. Более ксерофитные настоящие степи индизируются относительно немногочисленной группой растений, средний оптимум увлажнения которых приходится на 40 ступень. Этот показатель соответствует границе между среднестепным и сухостепным увлажнением и подтипу настоящих степей.

Влияние фактора каменистости является статистически значимым почти для половины видов, однако группа, индизирующая каменистые местообитания немногочисленна. В ее состав входят как облигатные петрофиты, так и степные растения с широкой экологической амплитудой. Для более точного выделения группы петрофитов необходим сбор данных, направленный на описание редких типов сообществ и ценозов с участием редких петрофитов.

Оценка индикаторной роли видов позволила рассмотреть с экологических позиций состав диагностических блоков центральных

союзов двух порядков класса Festuco-Brometea, представленных на территории Башкирского Зауралья: более мезофитного союза Festucion valesiacae (порядок Festucetalia valesiacae) и более ксерофитного Helictotricho-Stipion (порядок Helictotricho-Stipetalia). Значительное число видов диагностических блоков входит в состав индифферентных групп. При этом виды, индизирующие различные грации фактора увлажнения, входят в состав диагностических блоков соответствующих союзов. Петрофитные варианты степей независимо от географической приуроченности имеют значительное сходство с зональными типами, а существующие отличия флористического состава сообществ закономерно отражаются на более низких уровнях синтаксономической иерархии.

Проведенное исследование позволяет говорить о перспективности использования данного метода выделения индикаторных видов. Для дальнейшей разработки системы эколого-ценотических групп степной флоры необходимо привлечение данных, представляющих все широтно-зональные типы степной растительности.

Исследования проводятся при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 16-05-00908).

ЛИТЕРАТУРА

- Егоров А. В., Онипченко В. Г. Распределение видов высокогорных растений Тебердинского заповедника вдоль градиентов трех орографических факторов // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2014. Т. 119, вып. 4. С. 49–64.
- Жудова П. П. Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа, 1966. 123 с.
- Королюк А. Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–38.
- Королюк А. Ю. Степная растительность (Festuco-Brometea) предгорий Западного Алтая // Растительность России. 2007. № 10. С. 38–60.
- Королюк А. Ю. Сообщества класса Festuco-Brometea на территории Западно-Сибирской равнины // Там же. 2014. № 25. С. 45–70.
- Королюк А. Ю. Степи Северного Казахстана – синтаксономическая ревизия // Там же. 2017. № 30 (в печати).
- Королюк А. Ю., Ямалов С. М. Экологические группы видов по отношению к увлажнению в дифференциации степей Западно-Сибирской равнины и Южного Урала // Сиб. экол. журнал. 2015. № 2. С. 202–214 [Korolyuk A. Yu., Yamalov S. M., Differentiation of ecological groups of species according to their reaction to moisture in differentiation of steppes of the West Siberian plain and Southern Urals // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 20. P. 162–172].

- Краткое руководство для геоботанических исследований / под ред. В. Н. Сукачева, Е. М. Лавренко, И. В. Ларина. М., 1952. 190 с.
- Крашенинников И. М., Кучеровская-Рожанец С. Е. Природные ресурсы Башкирской АССР. М.; Л., 1941. Т. 1: Растительность Башкирской АССР. 155 с.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.
- Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 246 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю. Е. Алексеев, Е. Б. Алексеев, К. К. Габбасов и др. М.: Наука, 1988. 316 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970. 367 с.
- Прокопьев Е. П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): учебник. Томск: Том. гос. ун-т, 2001. 340 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижигов О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
- Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 429 с.
- Физико-географическое районирование Башкирской АССР // Учен. зап. БашГУ / под ред. И. П. Кадильникова. Сер. географическая. Уфа, Башкир. гос. ун-т, 1964. Т. 16. 191 с.
- Хазиев Ф. Х., Мукатанов А. Х., Хабилов И. К., Кольцова Г. А., Габбасова И. М., Рамазанов Р. Я. Почвы Башкортостана. Уфа: Гилем, 1995. Т. 1: Эколого-генетическая и агропроизводственная характеристика. 384 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Чибилев А. А. Степная Евразия: региональный обзор природного разнообразия. Москва; Оренбург: Ин-т степи РАН; РГО, 2016. 324 с.
- Шакиров А. В. Физико-географическое районирование Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 617 с.
- Ямалов С. М., Мартыненко В. Б., Абрамова Л. М., Голуб В. Б., Баишева Э. З., Баянов А. В. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа: Гилем, 2012. 100 с.
- Ямалов С. М., Лебедева М. В., Хасанова Г. Р., Муллагулов Р. Т., Аминев А. Ф., Петрова М. В. Разнообразие степных сообществ Зауралья: вклад ведущих экологических факторов // Изв. Уфим. науч. центра РАН. 2015. № 4 (1). С. 185–187.
- Ямалов С. М. Синтаксономия и динамика травяной растительности Южно-Уральского региона: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2011. 32 с.
- Ямалов С. М., Миркин Б. М. Флористическая и географическая дифференциация настоящих и луговых степей Южного Урала // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 2. С. 58–65
- Bruehlheide H., Jandt U. The relationship between dry grassland vegetation and microclimate along a west-east gradient in Central Germany // Hercynia. 2007. N 40. P. 153–176.
- Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // Int. Journ. Climatol. 2005. N 25. P. 1965–1978.
- Merunková, K., Preislerová Z., Chytrý M. Environmental drivers of species composition and richness in dry grasslands of northern and central Bohemia, Czech Republic // Tuexenia. 2014. N 34. P. 447–466. DOI: 10.14471/2014.34.017
- Török P., Ambarli D., Kamp J., Wesche K., Dengler J. Step(pe) up! Raising the profile of the Palaearctic natural, grasslands // Biodiversity Conservation. 2016. N 25. P. 2187–2195. DOI 10.1007/s10531-016-1187-6.
- Wesche K., Ambarli D., Kamp J., Török P., Treiber J., Dengler J. The Palaearctic steppe biome: a new synthesis // Ibid. P. 2197–2231. DOI 10.1007/s10531-016-1214-7.
- Yamalov S., Muldashev A., Bayanov A., Jirnova T., Solomesch A. Database Meadows and Steppes of South Ural // Biodiversity and Ecol. 2012. N 4. P. 291.

Ecological Groups of Species of Trans-Urals Steppes in Relation to Key Environmental Factors

M. V. LEBEDEVA¹, S. M. YAMALOV¹, A. Yu. KOROLYUK²

¹ Botanical Garden-Institute, USC RAS
450080, Ufa, Mendeleev str., 195/3
E-mail: lebedevamv@mail.ru

² Central Siberian Botanical Garden, SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: akorolyuk@rambler.ru

The analysis of Trans-Urals (the Bashkortostan Republic) steppes has been carried out using 428 relevés. Groups of species indicating position of plant communities on moisture and stoniness gradients were defined. We used ANOVA-based technique of definition of indicator species groups. The role of indicator species in diagnostic combinations of Trans-Urals steppe syntaxa was determined.

Key words: steppes, indicator species, ecological factors, moisture, stoniness, syntaxa, Trans-Urals, the Bashkortostan Republic.