

Экологические группы видов по отношению к увлажнению в дифференциации степей Западно-Сибирской равнины и Южного Урала

А. Ю. КОРОЛЮК¹, С. М. ЯМАЛОВ²

¹ *Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: akorolyuk@rambler.ru*

² *Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН
450080, Уфа, ул. Менделеева, 195, корп. 3
E-mail: yamalovsm@mail.ru*

Статья поступила 04.07.2014

Принята к печати 10.07.2014

АННОТАЦИЯ

На основании анализа геоботанических описаний, представляющих остепненные луга и степи Западно-Сибирской равнины и Южного Урала, выделены экологические группы растений по отношению к фактору увлажнения. Анализ активности видов на градиенте увлажнения позволил определить виды растений, диагностирующие широтно-зональные подтипы степей: луговые и настоящие степи, в системе эколого-флористической классификации соответствующие порядкам *Festucetalia valesiacaе* и *Helictotricho-Stipetalia* класса *Festuco-Brometea*. Для двух регионов показано значительное сходство групп видов, дифференцирующих различные типы сообществ. Наблюдаемые региональные различия объясняются географическими особенностями флоры, а также разницей в наборе эдафических вариантов степей: петрофитных на Урале, галофитных и псаммофитных в Западной Сибири.

Ключевые слова: степи, остепненные луга, экологические группы, кластерный анализ, Южный Урал, Западно-Сибирская равнина.

Степи являются одним из наиболее разнообразных типов экосистем в Евразии. На территории России и в сопредельных регионах они выделяются как флористическим богатством, так и широким спектром сообществ. Высокое фитоценотическое разнообразие степного типа растительности связано с тем, что его дифференциацию определяют многие экологические факторы, важнейшим из которых является увлажнение. Гидротермические характеристики климата отвечают за

широтнo-зональное и высотнo-поясное разделение растительного покрова степной и лесостепной зон на равнинах и соответствующих поясов в горах. В большинстве ландшафтов основные закономерности пространственно-структурной организации растительности связаны с увлажнением почв, определяемым особенностями рельефа. Данный фактор влияет на видовое богатство фитоценозов, их продуктивность, вертикальную структуру травостоя и другие показатели. Во мно-

гом от него зависит набор видов растений и соотношение экологических групп во флористическом составе сообществ.

Градиент увлажнения как ведущий фактор дифференциации флористического состава синтаксонов используется во многих системах классификации растительности, часто на высших уровнях иерархии. В эколого-фитоценотической классификации он отвечает за дифференциацию степного типа растительности как на подтипы (луговые, настоящие, опустыненные степи), так и на зональные категории [Лавренко и др., 1991]. В эколого-флористической системе союзы и порядки степного класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. & Tx. ex Klika & Nadač 1944 закономерно выстраиваются на градиенте увлажнения, а своеобразие их диагностических комбинаций в первую очередь отражается в соотношении экологических групп видов по отношению к этому фактору.

Для большей части регионов Евразии существуют детально проработанные системы экологических групп и экологические шкалы растений [Раменский и др., 1956; Методические указания..., 1974; Ellenberg et al., 1991; Didukh, 2011; и др.]. Многими исследователями постулируется возможность изменения экологических предпочтений растений в зависимости от географического положения [Thompson et al., 1993; Diekmann, 1995, 2003; Ersten et al., 1998; и др.]. С этой точки зрения интересной научной задачей является сравнение состава экологических групп для крупных регионов. Такой анализ позволит понять, имеют ли виды единое экологическое и фитоценотическое поведение, или же оно меняется от региона к региону. Изучение позиций растений в эколого-ценотическом пространстве может иметь принципиальное значение в ответе на следующие вопросы: 1) для какой размерности регионов возможна разработка единой системы экологических групп растений? 2) каким образом для классификации растительности могут использоваться группы видов, сходным образом ведущих себя на экологических градиентах? 3) на каких уровнях классификационных систем возможно использовать географические различия во флористическом составе сообществ, а на каких экологические?

Цель настоящей работы – сравнение поведения на градиенте увлажнения видов растений, участвующих в сложении сообществ класса *Festuco-Brometea* на территории Западно-Сибирской равнины и Южного Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положен анализ двух выборок геоботанических описаний: 847 с территории Западно-Сибирской равнины и 545 с Южного Урала. Описания выполнялись на площади 100 м². Для хранения и анализа материалов применялся пакет IBIS 6.2 [Зверев, 2007]. Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова [1995] и “Конспекту флоры Сибири” [2005].

Исследования проводились на юге Западно-Сибирской равнины (Алтайский край, Новосибирская, Омская, Тюменская, Курганская области) и Южном Урале (Республика Башкортостан, западная часть Челябинской и северная часть Оренбургской областей).

С позиций геоморфологического районирования южная часть Западно-Сибирской равнины разделяется на серию районов [Рельеф..., 1988]. По основным характеристикам рельефа и растительности сходны Барабинская, Карасукская, Тобол-Ишимская и Ишим-Иртышская равнины. При общей равнинности в этих районах широко развиты гривы и межгривные понижения, чье чередование в пространстве определяет облик гривных равнин. Также для этих территорий характерны ландшафты колючей лесостепи и большое количество озер. Гидротермические показатели климата закономерно изменяются при движении с севера на юг. Среднегодовое количество осадков от северной к южной лесостепи уменьшается от 450 до 350 мм, гидротермический коэффициент – от 1,1 до 0,9, сумма температур более 10 градусов – увеличивается от 1800 до 2000 °С [Новосибирская область..., 1978]. Наблюдаемое повышение сухости при движении на юг приводит к изменению почвенного и растительного покрова. В ландшафтах северной лесостепи зональные позиции занимают остепненные луга, а в южной лесостепи луга разделяют доминирующие позиции с луговыми степями. Кулундинская и Бель-Агачская равнины рас-

полагаются в степной зоне. Они характеризуются многочисленными котловинами конечных и бессточных озер, а также развитием западного рельефа. Значительная протяженность с севера на юг определяет формирование серии климатических подзональных полос. В этом направлении возрастают суммы активных температур с 2000 до 2450 °С, количество годовых осадков изменяется от 350 мм на севере до 230 мм на крайнем юго-западе [Сляднев, 1973]. Своеобразие ландшафтов и растительного покрова определяется существованием древних ложбин стока, заполненных песками, на которых в условиях сухого степного климата развивается самобытный комплекс псаммофитных лесных и травяных сообществ. Приобское плато представляет хорошо дренированную равнину, на территории которой появляются овражно-балочные системы. Развитие ландшафтов балочной лесостепи, а также слабая представленность засоленных почв отличает Приобское плато от расположенных западнее районов. Климатические показатели изменяются от южно-лесостепных на севере до типично-степных на юге.

На Южном Урале территория исследования по строению поверхности неоднородна, она включает восточную окраину Русской равнины (Башкирское Предуралье), значительный участок горной полосы Южного Урала и часть Зауральского пенеплена (Башкирское Зауралье). Основной геоморфологический фон рельефа определяется двумя типами мегарельефа: равнинным и горным [Башкортостан..., 1996]. Климат Предуралья довольно теплый (среднегодовое количество осадков 600–410 мм, среднегодовая температура +2...+2,4 °С). Климат горной части Южного Урала умеренно холодный (среднегодовое количество осадков 750–400 мм, среднегодовая температура +0,6...+1,6 °С) и характеризуется высотной поясностью. В Башкирском Зауралье климат континентальный. В северных районах Башкирского Зауралья климат умеренно холодный, незначительно засушливый, в южных – теплый засушливый (среднегодовое количество осадков 430–300 мм, среднегодовая температура +0,9...+1,9 °С). На территории исследования прослеживаются две зоны растительности: лесостепная и степ-

ная, а также соответствующие им горные пояса [Определитель..., 1988].

Для экологического анализа растительных сообществ использовались экологические оптимумы растений, разработанные нами ранее для территории Южной Сибири [Королук, 2006]. Для всех описаний определено положение (статус) на градиенте увлажнения следующим образом:

$$Stat = \frac{\sum_{i=1}^N opt(i)}{N},$$

где *Stat* – статус описания, *opt(i)* – оптимум *i*-го вида на оси фактора, *N* – число видов в описании.

В соответствии со статусами увлажнения все описания разделены на группы, представляющие отрезки градиента увлажнения в две ступени: 44–46, 46–48, 48–50, 50–52, 52–54, 54–56, 56–58, 58–60. Выделено восемь групп для Западной Сибири и семь групп для Южного Урала (во второй выборке не представлены наиболее ксерофитные варианты). Для каждой группы создано сводное (синоптическое) описание, включающее виды растений с показателем активности, которая высчитывалась как квадратный корень из произведения встречаемости на среднее проективное покрытие [Мальшев, 1973]. Данный показатель отражает степень преуспеваемости вида в типе сообществ и отражает его потенциал как доминанта. Так как анализируемые растения значительно различаются по потенциалу доминирования, мы нормировали активности. Это позволило сравнить поведение видов с разным уровнем активности.

Для дальнейшего количественного анализа отобраны виды со средней активностью по всему массиву более 0,75. С использованием программного пакета PAST 2.14 [Hammer et al., 2001] для 101 и 179 видов, представляющих выборки западносибирских и южноуральских описаний, проведен кластерный анализ с вычислением евклидова расстояния.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для западносибирской выборки кластерный анализ позволил разделить виды на пять групп (рис. 1). Центральная часть дендрограм-

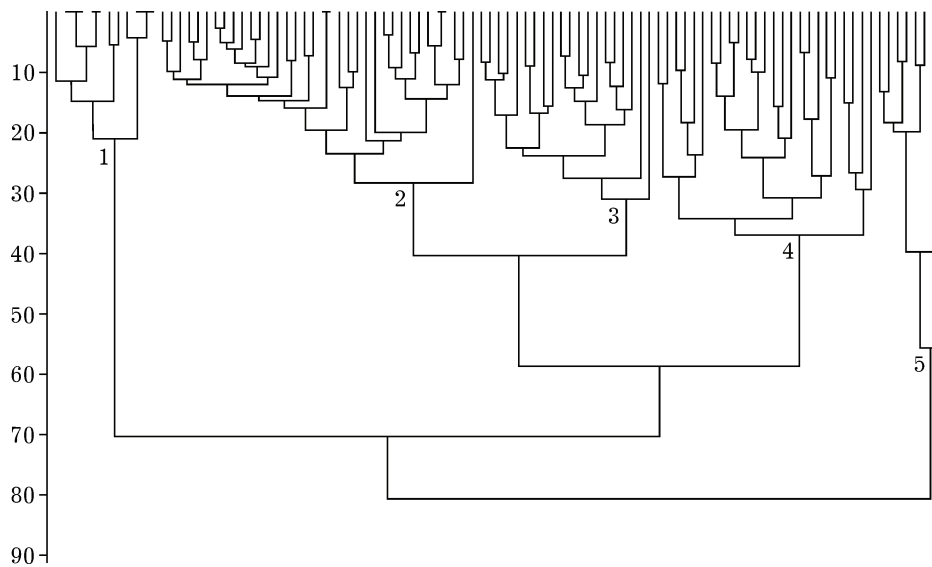


Рис. 1. Кластерный анализ активной части степной ценофлоры для территории Западно-Сибирской равнины

мы содержит три кластера (характеризуются в порядке уменьшения их объема).

Кластер 2 самый многочисленный, он включает 36 растений, характерных для остепненных лугов и луговых степей (табл. 1). Основу этой группы составляют лугостепные мезоксерофиты, оптимальные условия для произрастания которых находятся около 57 ступени увлажнения (рис. 2). Это преимущественно растения с евросибирским типом ареала, обычные в луговых степях Западной Сибири и европейской части России. Многие из этих видов выступают доминантами и содоминантами в мезоксерофитных травяных сообществах. Растения из данного кластера образуют основу диагностических комбинаций класса *Festuco-Brometea* и его центрального порядка *Festucetalia valesiacaе* Br.-Bl. & Tx. ex Br.-Bl. 1950, а также союзов *Galatellion biflorae* Korolyuk 1993 и *Helictotricho desertori – Stipion rubentis* Toman 1969.

Кластер 3 включает 20 ксерофитных видов, высоко активных в богаторазнотравно-дерновиннозлаковых настоящих степях, а также обычных в составе луговых степей. Оптимальные показатели увлажнения для этих растений лежат около 53–54 ступени. К данной группе относятся многие доминанты и содоминанты степных сообществ. Восемь видов из данного кластера используются в диагнозе порядка *Helictotricho-Stipetalia* То-

ман 1969, представляющего подтип настоящих степей на территории юга Западной Сибири, Северного Казахстана и Южного Урала.

Кластер 4 объединяет широко распространенные степные ксерофиты, оптимальные показатели увлажнения для которых лежат около 49 ступени увлажнения. К данной группе относятся три основных доминанта настоящих степей Западной Сибири: *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Artemisia austriaca*. Данные растения устойчивы к выпасу, и в условиях повсеместного антропогенного пресса именно они определяют облик настоящих степей. В этот кластер входят девять видов из состава ксерофитных частей диагностических комбинаций класса *Festuco-Brometea* и порядка *Helictotricho-Stipetalia* (союз *Artemisio austriacaе – Festucion valesiacaе* Korolyuk 2014). В данную группу также включились растения, индицирующие широко распространенные на юге Западной Сибири эдафические варианты степей – галофитные (*Artemisia nitrosa* Web. ex Stechm., *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze) и псаммофитные (*Artemisia frigida*, *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa borysthena*, *Artemisia marschalliana*). Неожиданным результатом оказалось отнесение к данному кластеру трех видов, более свойственных сухим вариантам степей (*Stipa lessingiana*, *Stipa korshinskyi*, *Krascheninnikovia ceratoides*). Этот факт объясняется тем, что анализиру-

Т а б л и ц а 1

Активности видов на градиенте увлажнения для Западно-Сибирской равнины

Вид	Ступени увлажнения							
	44–46	46–48	48–50	50–52	52–54	54–56	56–58	58–60
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Кластер 1								
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	5	10
<i>Vicia cracca</i> L.	1	5	9
<i>Filipendula stepposa</i> Juz.	4	10
<i>Galium boreale</i> L.	2	8
<i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg.	1	2	6
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	1	2	5
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	2	5
<i>Artemisia macrantha</i> Ledeb.	1	5
<i>Rosa majalis</i> Herrm.	1	5
<i>Thalictrum simplex</i> L.	1	5
Кластер 2								
<i>Poa angustifolia</i> L.	.	.	3	5	8	20	24	25
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	6	19	24	25
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	.	.	3	5	9	16	22	25
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	2	15	22	17
<i>Galatella biflora</i> (L.) Nees	.	2	2	5	9	10	16	13
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	.	1	2	6	8	10	14	14
<i>Carex praecox</i> Schreb.	.	.	1	3	7	11	13	12
<i>Artemisia pontica</i> L.	.	.	.	4	6	10	17	8
<i>Festuca pseudovina</i> Hack. ex Wiesb.	.	.	.	3	8	11	13	9
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	.	.	1	3	6	10	11	10
<i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench	.	.	2	2	6	10	10	9
<i>Peucedanum morisonii</i> Besser ex Spreng.	.	.	1	1	5	8	12	9
<i>Stipa pennata</i> L.	.	.	.	2	2	11	14	7
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	.	.	1	3	6	7	6	11
<i>Achillea asiatica</i> Serg.	.	.	.	1	2	6	9	13
<i>Galium verum</i> L.	.	.	1	2	6	5	7	9
<i>Plantago urvillei</i> Opiz	.	.	.	1	2	8	8	7
<i>Potentilla canescens</i> Besser	.	1	2	2	3	6	8	7
<i>Veronica spicata</i> L.	.	1	1	2	5	7	6	5
<i>Seseli libanotis</i> (L.) W. D. J. Koch	1	6	7	8
<i>Artemisia latifolia</i> Ledeb.	.	.	.	2	4	6	6	5
<i>Iris ruthenica</i> Ker Gawl.	3	6	5
<i>Carex caryophylla</i> Latourr.	1	3	5	2
Кластер 3								
<i>Medicago falcata</i> L.	.	2	4	7	9	10	6	4
<i>Stipa zaleskii</i> Wilensky	.	.	2	7	16	11	4	1
<i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd.	.	3	3	8	10	10	4	1
<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	.	.	2	5	10	11	5	1
<i>Potentilla humifusa</i> Willd. ex Schltdl.	.	.	2	5	9	6	3	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski	.	.	.	3	8	8	1	.
<i>Seseli ledebourii</i> G. Don	.	.	2	5	7	3	.	.
<i>Salvia stepposa</i> Des.-Shost.	.	.	.	2	4	6	2	.
Кластер 4								
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	42	45	36	37	26	15	3	.
<i>Stipa capillata</i> L.	16	18	26	25	27	15	1	.
<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	22	18	13	14	10	5	.	.
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	9	13	14	16	14	9	1	1
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	11	19	21	11	3	.	.	.
<i>Carex supina</i> Willd. ex Wahlenb.	1	10	12	13	12	8	2	.
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	2	4	7	6	3	1	.	.
<i>Stipa borysthena</i> Klok. ex Prokud.	.	.	9	6	4	1	.	.
<i>Stipa lessingiana</i> Trin. & Rupr.	6	6	2	5	1	.	.	.
<i>Veronica incana</i> L.	1	1	3	5	4	1	.	.
<i>Artemisia marschalliana</i> Spreng.	.	1	5	5	2	.	.	.
<i>Artemisia scoparia</i> Waldst. & Kit.	2	3	5	2
<i>Potentilla acaulis</i> L.	.	2	5	3
Кластер 5								
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	13	8	4	1
<i>Psathyrostachys juncea</i> (Fisch.) Nevski	15	3	3	1	1	.	.	.
<i>Artemisia schrenkiana</i> Ledeb.	10	4	4	2
<i>Artemisia gracilescens</i> Krasch. & Iljin	13
<i>Leymus ramosus</i> (Trin.) Tzvel.	8	2	1	1

Примечание. Приведены виды с активностью более 5, хотя бы в одном из сводных описаний.

емая выборка описаний, в силу своего географического охвата, включила только наиболее мезофитные варианты степей с участием этих растений. Корректное определение

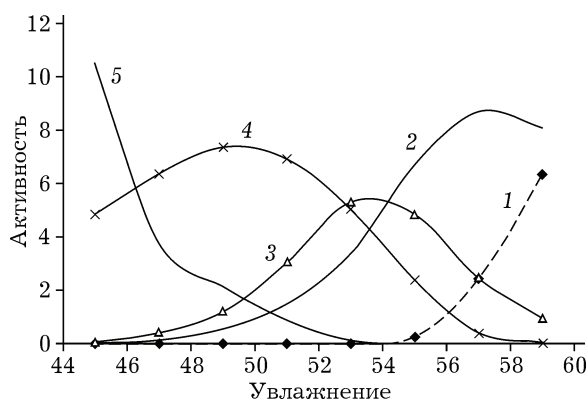


Рис. 2. Распределение экологических групп видов на градиенте увлажнения для территории Западно-Сибирской равнины. 1-5 — номера кластеров на рис. 1

их положения на градиенте увлажнения возможно при вовлечении сопоставимых по объему данных с территории Казахстана.

От трех центральных кластеров хорошо отделились две группы видов.

Кластер 1 объединил 12 лугово-лесных растений, оптимальное значение увлажнения для которых лежит выше 59-60 степени. Шесть видов из состава данной группы используются в диагнозе лугового класса Molinio-Arrhenatheretea R. Tx. 1937.

Кластер 5 представляет виды сухих степей, которые на российской части Западно-Сибирской равнины представлены преимущественно эдафическими вариантами на солонцеватых почвах.

Таким образом, для территории Западно-Сибирской равнины кластерный анализ позволил выделить группы видов, индицирующие зональные типы травяных сообществ лесостепной и степной зон. Данные группы

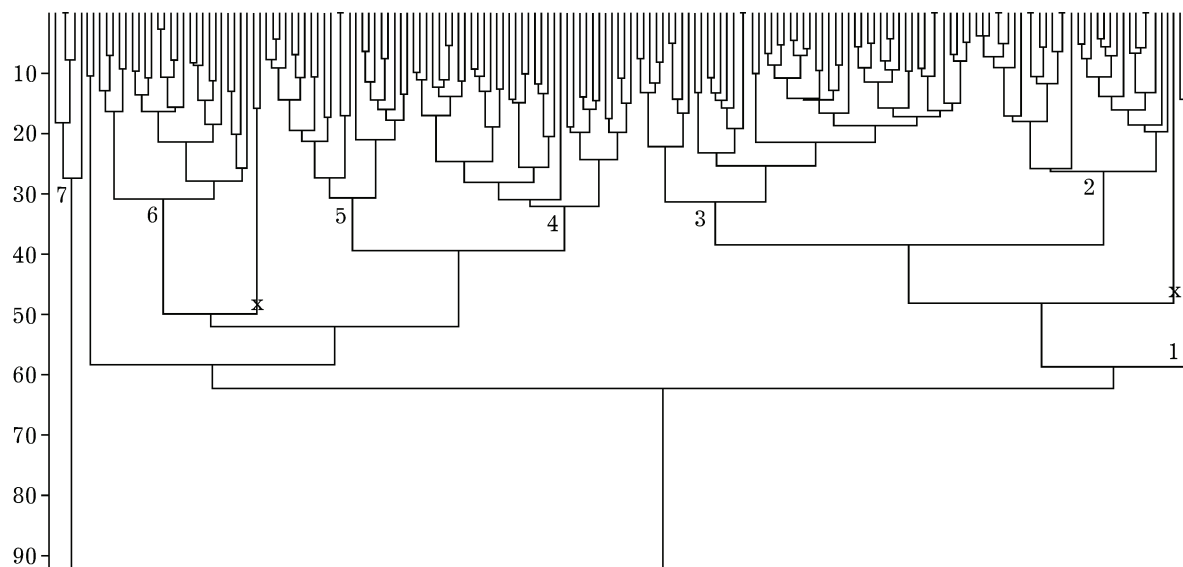


Рис. 3. Кластерный анализ активной части степной ценофлоры для территории Южного Урала

хорошо соответствуют диагностическим комбинациям синтаксонов высшего ранга: классов Festuco-Brometea и Molinio-Arrhenatheretea, а также всходящих в их состав порядков.

Для южно-уральской выборки кластерный анализ позволил разделить виды на семь групп (рис. 3). Центральная часть дендрограммы объединяет виды луговых (кластеры 2 и 3) и настоящих степей (кластеры 4 и 5).

Кластер 3 наиболее многочисленный (53 вида), он включает луговостепные мезоксерофиты с широким ареалом, характерные для остепненных лугов и луговых степей (табл. 2). Оптимальные условия для произрастания виды этого кластера находят при увлажнении около 57 ступени (рис. 4). Растения этой группы образуют основу диагностических комбинаций класса Festuco-Brometea и порядка Festucetalia valesiacaе.

Кластер 4 объединил ксерофитные растения (35 видов), обычные в богаторазно- травно-дерновиннозлаковых настоящих степях, а также в их петрофитных вариантах. Оптимальные показатели увлажнения для них лежат в пределах 50–52 ступени. Многие виды из этой группы на территории Южного Урала индицируют каменистые местообитания: *Carex pediformis*, *Gypsophila altissima*, *Tanacetum millefolium*, *Euphorbia subcordata*, *Onosma simplicissima*, *Koeleria sclerophylla*, *Allium rubens*, *Artemisia frigida*, *Euphorbia seguieriana* и др. Значительная часть класте-

ра составляет основу диагноза порядка Helictotricho-Stipetalia. Четыре растения выступают в качестве основных доминантов богаторазно- травно-дерновиннозлаковых степей: *Helictotrichon desertorum*, *Festuca pseudovina*, *Stipa capillata*, *Stipa zalesskii*.

Кластеры 1 и 2 представляют мезофитное крыло ценофлоры степей Южного Урала.

Кластер 2 объединил 32 растения, встречающиеся в сообществах ксерофитных опушек и остепненных лугов Южного Урала. Оптимум этих видов на градиенте увлажнения лежит выше 59 ступени. В синтаксономии значительная часть этой группы используется для диагноза класса Trifolio-Geranietea Th. Müller 1962 и порядка Galietalia veri Mirk. et Naumova 1986 класса Molinio-Arrhenatheretea.

Малочисленный кластер 1 включил три луговых мезофита: *Stellaria graminea*, *Leucanthemum vulgare*, *Festuca pratensis*, оптимум которых находится выше 59 ступени. Все эти виды являются диагностическими для настоящих лугов порядка Arrhenatheretalia R. Th. 1931 класса Molinio-Arrhenatheretea.

В левой части дендрограммы сосредоточились наиболее ксерофитные растения.

Кластер 5 объединил 23 вида петрофитных и кустарниковых степей. Пять растений из состава этой группы – *Poa transbaicalica*, *Carex supina*, *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., *Hieracium virosum* Pall., *Oxytropis pilosa* (L.) DC. – связывают ее с богатораз-

Активности видов на градиенте увлажнения для Южного Урала

Вид	Ступени увлажнения						
	46-48	48-50	50-52	52-54	54-56	56-58	58-60
1	2	3	4	5	6	7	8
Кластер 1							
<i>Stellaria graminea</i> L.	1	1	7
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	1	7
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	1	5
Кластер 2							
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	.	.	.	6	12	17	24
<i>Achillea millefolium</i> L.	.	.	.	2	5	13	12
<i>Poa angustifolia</i> L.	.	.	.	3	4	8	15
<i>Galium boreale</i> L.	1	.	.	2	4	7	12
<i>Amoria montana</i> (L.) Sojak	.	.	.	2	4	7	12
<i>Origanum vulgare</i> L.	.	.	.	2	4	8	8
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	2	6	9
<i>Lupinaster pentaphyllus</i> Moench	.	.	1	1	3	5	7
<i>Astragalus danicus</i> Retz.	.	.	.	1	2	5	7
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	.	.	.	1	3	6	5
<i>Myosotis popovii</i> Dobroc.	.	.	.	1	3	6	5
<i>Potentilla argentea</i> L.	.	.	.	1	3	5	6
<i>Primula macrocalyx</i> Bunge	1	3	8
<i>Veronica teucrium</i> L.	1	3	8
<i>Vicia cracca</i> L.	.	.	.	1	1	5	5
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	1	4	6
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	.	.	.	2	1	3	5
<i>Gentiana cruciata</i> L.	.	.	.	1	1	2	6
<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Willd.	1	3	6
<i>Potentilla goldbachii</i> Rupr.	1	3	5
<i>Filipendula stepposa</i> Juz.	2	6
<i>Solidago virgaurea</i> L.	3	5
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	2	5
Кластер 3							
<i>Caragana frutex</i> (L.) K. Koch	6	8	8	13	21	22	33
<i>Stipa pennata</i> L.	.	2	4	18	20	19	28
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	.	2	7	12	20	15	15
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	.	.	1	9	16	19	22
<i>Veronica spicata</i> L.	.	3	10	12	17	18	5
<i>Galium verum</i> L.	.	2	6	10	14	14	12
<i>Potentilla humifusa</i> Willd. ex Schldl.	.	4	8	10	9	8	4
<i>Aster alpinus</i> L.	.	1	7	7	6	12	5
<i>Phlomoidea tuberosa</i> (L.) Moench	3	1	1	3	6	8	12
<i>Seseli libanotis</i> (L.) W. D. J. Koch	.	.	2	6	8	10	8
<i>Artemisia sericea</i> Weber ex Stechm.	.	1	1	6	11	9	5
<i>Thalictrum minus</i> L.	.	1	1	6	6	8	11

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	.	1	1	3	7	10	8
<i>Aconogonon alpinum</i> (All.) Schur	.	.	1	3	6	12	6
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Vorosch.) Klrsk.	.	.	4	5	7	6	5
<i>Inula hirta</i> L.	.	1	2	5	6	7	6
<i>Festuca rupicola</i> Heuff.	.	.	.	1	7	12	4
<i>Galium tinctorium</i> (L.) Scop.	.	1	1	4	5	6	7
<i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link	.	.	1	5	7	7	2
<i>Silene amoena</i> L.	.	.	1	5	7	7	2
<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.	.	1	1	4	4	6	6
<i>Spiraea crenata</i> L.	.	2	1	5	6	2	6
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	.	1	.	1	6	7	5
<i>Artemisia armeniaca</i> Lam.	.	1	1	2	6	6	4
<i>Adonis vernalis</i> L.	.	1	.	4	4	6	4
<i>Helictotrichon schellianum</i> (Hack.) Kitag.	.	1	.	2	5	6	5
<i>Plantago urvillei</i> Opiz	.	.	1	3	5	6	3
<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh.	.	.	.	3	4	4	6
<i>Carex caryophyllea</i> Latourr.	.	.	.	2	4	8	2
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	.	.	1	2	4	5	4
<i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	2	8	5
<i>Genista tinctoria</i> L.	.	.	.	1	3	5	3
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	1	5	2
Кластер 4							
<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski	.	18	19	27	20	5	8
<i>Festuca pseudovina</i> Hack. ex Wiesb.	15	17	10	10	10	8	11
<i>Stipa capillata</i> L.	13	16	10	16	7	6	1
<i>Stipa zaleskii</i> Wilensky	1	13	11	12	9	1	.
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	9	8	16	5	2	1	2
<i>Echinops crispus</i> S. Majorov	2	6	14	11	6	.	.
<i>Alyssum tortuosum</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	5	3	16	8	3	1	2
<i>Salvia stepposa</i> Des.-Shost.	2	5	3	6	6	6	5
<i>Stipa pulcherrima</i> K. Koch	1	9	7	8	3	1	1
<i>Carex pediformis</i> C. A. Mey.	2	5	7	8	4	1	3
<i>Gypsophila altissima</i> L.	.	5	6	7	6	2	1
<i>Tanacetum millefolium</i> (L.) Tzvel.	6	4	6	6	5	.	.
<i>Euphorbia subcordata</i> C. A. Mey.	2	5	6	5	3	3	2
<i>Onosma simplicissima</i> L.	.	6	7	7	3	2	.
<i>Medicago romanica</i> Prodrn	2	6	4	4	4	4	1
<i>Koeleria sclerophylla</i> P. A. Smirn.	2	6	10	4	1	1	.
<i>Campanula sibirica</i> L.	.	3	5	6	4	2	3
<i>Allium rubens</i> Schrad. ex Willd.	1	3	8	5	2	1	1
<i>Silene baschkirorum</i> Janisch.	5	2	5	4	2	1	.
<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	.	5	2	3	4	4	.
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	.	4	8	4	1	.	.
<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.	3	5	6	2	.	.	.
<i>Nonea rossica</i> Steven	1	5	1	2	2	2	3
<i>Scorzonera stricta</i> Hornem.	2	5	2	2	2	1	.
<i>Verbascum phoeniceum</i> L.	2	5	1	2	2	.	1

1	2	3	4	5	6	7	8
Кластер 5							
<i>Centaurea sibirica</i> L.	.	2	13	14	12	5	.
<i>Poa transbaicalica</i> Roshev.	2	3	9	12	13	4	1
<i>Carex supina</i> Willd. ex Wahlenb.	.	5	6	8	10	4	2
<i>Cerastium arvense</i> L.	.	1	9	7	8	3	1
<i>Artemisia commutata</i> Besser	.	2	7	7	6	1	1
<i>Thymus punctulosus</i> Klokov	.	1	6	5	5	2	1
<i>Vincetoxicum albowianum</i> (Kusn.) Pobed.	.	2	4	6	6	2	.
<i>Sedum hybridum</i> L.	.	.	1	5	7	2	.
<i>Amygdalus nana</i> L.	.	.	1	3	5	3	.
Кластер 6							
<i>Stipa lessingiana</i> Trin. & Rupr.	19	21	5
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	13	15	7	5	3	1	.
<i>Potentilla arenaria</i> Borkh.	12	13	4	4	.	.	.
<i>Stipa korshinskyi</i> Roshev.	15	12	3	1	.	.	.
<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	7	12	4	2	1	.	.
<i>Scorzonera austriaca</i> Willd.	11	6	4	2	.	.	.
<i>Galium octonarium</i> (Klokov) Soa	5	9	4	4	1	.	.
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	8	5	4	2	1	.	.
<i>Astragalus austriacus</i> Jacq.	4	6	3	4	2	.	.
<i>Thymus uralensis</i> Klokov	9	1	3	3	1	.	.
<i>Galatella villosa</i> (L.) Rchb. f.	6	6	2	2	.	.	.
<i>Eremogone koriniana</i> (Fisch. ex Fenzl) Ikonn.	1	8	4	1	.	.	.
<i>Astragalus testiculatus</i> Pall.	7	5	1
<i>Ephedra distachya</i> L.	5	3	3
<i>Veronica incana</i> L.	.	6	2	1	1	.	.
<i>Salvia nutans</i> L.	5	3	1	1	.	.	.
<i>Astragalus macropus</i> Bunge	5	4
<i>Androsace maxima</i> L.	5	3
Кластер 7							
<i>Astragalus helmii</i> Fisch.	12	5
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	9	2
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst.	9	2
<i>Meniocus linifolius</i> (Stephan) DC.	7	1
<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	6
Виды, не вошедшие в кластеры							
<i>Dianthus acicularis</i> Fisch. ex Ledeb.	1	2	13	3	1	.	.
<i>Stipa tirsia</i> Steven	.	.	.	1	5	5	.

П р и м е ч а н и е. Приведены виды с активностью более 5, хотя бы в одном из сводных описаний.

нотравно-дерновиннозлаковыми настоящими степями порядка *Helictotricho-Stipetalia*. Средний оптимум этих видов на градиенте увлажнения приходится на 54 ступень.

Кластер 6 включил 26 видов, характерных для сообществ южной части степной зоны

Южного Урала, а также для ценозов на карбонатных выходах. Оптимальные показатели увлажнения для этих растений лежат около 48 ступени.

Кластер 7 объединил ксерофитные виды, встречающиеся преимущественно на камени-

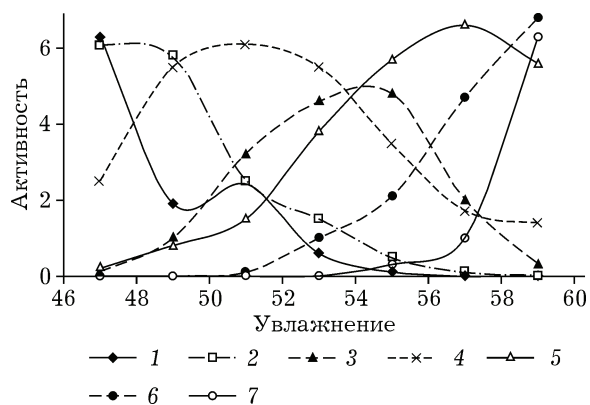


Рис. 4. Распределение экологических групп видов на градиенте увлажнения для территории Южного Урала. 1–7 – номера кластеров на рис. 3

стых местообитаниях, а также адвентивный доминант сбитых пастбищ – *Ceratocarpus arenarius*. Оптимальные показатели увлажнения для этих растений лежат ниже 47 степени. Распределение данной группы на анализируемом градиенте оригинально в сравнении с другими группами, как уральскими, так и западносибирскими. Ее своеобразие связано с двухвершинным распределением, в то время как все другие группы имеют ожидаемое колоколообразное распределение, которое в выборке степных описаний зачастую представлено только своей частью. Этот факт можно объяснить небольшим числом видов, слагающих данный кластер. Более интересным представляется объяснение двухвершинного распределения контрастностью экологических условий в каменистых местообитаниях. В условиях выходов на поверхность коренных пород или крупнообломочных материалов, в пределах одного ценоза мы зачастую имеем дело с мозаикой сухих каменистых участков и контуров мелкоземистых почв с относительно высоким увлажнением, которое определяется физическими особенностями почв и конденсационными процессами на границе “камень – мелкозем”.

Сравнение результатов, полученных в ходе анализа геоботанических описаний с территории Западно-Сибирской равнины и Южного Урала, показывает, что для многих видов растений поведение на градиенте увлажнения имеет сходный характер. Зональное положение исследованных регионов определяет многочисленность видов, индициру-

ющих луговые и настоящие степи. В богато-разнотравно-дерновиннозлаковых степях Западной Сибири и Урала высокой активностью или встречаемостью характеризуются: *Achillea nobilis* L., *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *Artemisia austriaca*, *A. marschalliana*, *Astragalus testiculatus*, *Carex supina*, *Festuca valesiaca*, *Galatella angustissima*, *Helictotrichon desertorum*, *Koeleria cristata*, *Medicago falcata*, *Nonea rossica*, *Poa transbaicalica*, *Salvia stepposa*, *Stipa capillata*, *S. korshinskyi*, *S. lessingiana*, *S. zaleskii*, *Taraxacum erythrospermum* Andr., *Thymus marschallianus*, *Veronica incana*. Общими для луговостепной группы являются *Anemone sylvestris* L., *Artemisia latifolia*, *Astragalus danicus*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex caryophylla*, *Centaurea scabiosa*, *Dianthus versicolor*, *Elytrigia repens*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, *Plantago urvillei*, *Poa angustifolia*, *Seseli libanotis*, *Stipa pennata*, *Tromsdorffia maculata*, *Veronica spicata*, *V. spuria* L.

Выделенные две группы включают в себя основные доминирующие растения, обилие которых может быть хорошим критерием для отнесения сообщества к соответствующему широтно-зональному или высотно-поясному типу. Также данные группы могут рассматриваться как основа для определения диагностических комбинаций синтаксонов высокого ранга в системе эколого-флористической классификации растительности. Луговостепные растения служат основой для выделения порядка *Festucetalia valesiaca*, представляющего луговые степи и остепненные луга лесостепных ландшафтов причерноморско-казахстанской подобласти евразийской степной области в понимании Е. М. Лавренко с соавт. [1991]. Другая группа видов формирует диагностический блок порядка *Helictotricho-Stipetalia*, объединяющего преимущественно настоящие степи Западной Сибири, Северного Казахстана и Южного Урала.

В силу того, что на исследованной территории слабо представлены сухие степи, мы можем только наметить группу сухостепных растений, в которую включаются *Kochia prostrata*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Stipa lessingiana*, *S. korshinskyi*, *Psathyrostachys juncea*, *Leymus ramosus* и др. Данные виды диагнос-

тируют степи из состава союза *Stipion korschinskiyi Toman* 1969, который описан с территории Северного Казахстана [Исаченко, Рачковская, 1961; Toman, 1969]. Корректный анализ экологического и фитоценотического поведения наиболее ксерофитной части степной ценофлоры возможен только после привлечения репрезентативных данных из районов Казахстана и Оренбургской области.

Подобная ситуация наблюдается и в мезофитном крыле степной флоры. По результатам нашего анализа можно наметить экологическую группу, представители которой встречаются преимущественно в сообществах остепненных лугов, а также во влажных вариантах луговых степей: *Filipendula stepposa*, *Galium boreale*, *Melampyrum cristatum*, *Ranunculus polyanthemus*, *Sanguisorba officinalis*, *Vicia cracca* и др. Зачастую ценозы с их участием являются производными на месте сухих травяных лесов. С уверенностью можно утверждать только то, что в данную экологическую группу попадут многие виды, диагностирующие класс *Molinio-Arrhenatheretea* и порядок *Arrhenatheretalia*. Вовлечение сопоставимых по объему материалов по луговому и лесному типам растительности лесостепной зоны позволит корректно выделить луговые и лугово-лесные виды, участвующие в сложении фитоценозов степей и остепненных лугов.

Несмотря на близость результатов, полученных при выделении групп видов, диагностирующих широтно-зональные и высотнопоясные типы сообществ Западно-Сибирской равнины и Южного Урала, мы наблюдаем заметные отличия в составе кластеров. Это объясняется географическими особенностями флоры, а также различиями в наборе эдафических вариантов степей: петрофитных на Урале, галофитных и псаммофитных в Западной Сибири. Если экологические группы видов, выделенные по отношению к фактору увлажнения, могут служить основой для выделения синтаксонов высокого ранга (подтипы эколого-фитоценотической классификации и порядки эколого-флористической), то географически и эдафически обусловленные группы диагностических видов целесообразнее использовать на более низких классификационных уровнях. В системе синтаксоно-

мии травяной растительности это уровни союзов и подсоюзов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенное исследование позволяет говорить о возможности разработки единой системы экологических групп видов для Западно-Сибирской равнины и Южного Урала. На исследованной территории представлены две природные зоны – степная и лесостепная, а также корреспондирующие им высотные пояса. В соответствии с этим основное разнообразие степного типа растительности представлено подтипами луговых и настоящих степей. Анализ активности видов на градиенте увлажнения позволяет выделить группы, диагностирующие данные подтипы, в системе эколого-флористической классификации соответствующие порядкам *Festucetalia valesiacae* и *Helictotricho-Stipetalia* из состава класса *Festuco-Brometea*. Мы можем предполагать, что такая работа возможна и для более обширных территорий в пределах Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразийской степной области. Создание единой системы экологических групп растений может иметь большое значение для разработки целостной системы классификации травяной растительности Евразии.

ЛИТЕРАТУРА

- Башкортостан: краткая энциклопедия. Уфа: Изд-во Башкирская энциклопедия, 1996. 672 с.
- Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 4 с.
- Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1961. С. 133–397.
- Конспект Флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 362 с.
- Королюк А. Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–38.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 146 с.
- Мальшев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1602.
- Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по

- растительному покрову. М: ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса, 1974. 246 с.
- Новосибирская область, природа и ресурсы. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1978. 152 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР. М.: Наука, 1988. 316 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижииков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Рельеф Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 192 с.
- Сляднев А. П. Методы оценки агроклиматических ресурсов на примере Алтайского края // Почвенная климатология Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1973. С. 179–214.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Didukh Ya. P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentr, 2011. 76 p.
- Diekmann M. Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests of the Boreo-nemoral zone in Sweden // *Ecography*. 1995. Vol. 18. P. 178–189.
- Diekmann M. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology A review // *Basic and Applied Ecology*. 2003. N 4. P. 493–506.
- Ellenberg H., Weber H. E., Dull R., et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // *Scripta geobotanica*. 1991. Vol. 18. 248 p.
- Ertsen A. C. D., Alkemade J. R. M., Wassen M. J. Calibrating Ellenberg indicator values for moisture, acidity, nutrient availability and salinity in the Netherlands // *Plant Ecology*. 1998. Vol. 135. P. 113–124.
- Hammer Ø., Harpe D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, N 1. 9 p.
- Thompson K., Hodgson J. G., Grime J. P. et al. Ellenberg numbers revisited // *Phycocoenologia*. 1993. Vol. 23. P. 277–289.
- Toman M. Pokus o syntaxonomicke prehodnoceni nekterych porostu jiznich stepi // *Mostecko-Litvinovsko. Regionalni studie oddil prirodnich ved*. 1969. Vol. 6. P. 73–86.

Differentiation of Ecological Groups of Species According to their Reaction to Moisture in Differentiation of Steppes of the West Siberian Plain and South Urals

A. Yu. KOROLYUK¹, S. M. YAMALOV²

¹ *Central Siberian Botanical Gardens SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: akorolyuk@rambler.ru*

² *Botanical Garden-Institute of Ufa Scientific Centre RAS
450080, Ufa, Mendeleeva str., 195/3
E-mail: yamalovsm@mail.ru*

Upon the study of geobotanical descriptions of steppe meadows and steppes of South Urals, ecological groups of plants were differentiated on the basis of their reaction to moisture factor. The analysis of the species activity index along moisture gradient allowed us to identify the plant species that are diagnostic for zonal types of steppes: meadow steppes (order Festucetalia valesiacaе) and typical bunchgrass steppe (order Helictotricho-Stipetalia). Most plants had similar activity indexes both on West-Siberian plain and in South Ural. The regional differences were caused by geographic peculiarities of the habitats: petrophytic species are common in South Ural mountain landscapes, halophytic and sand species – on West-Siberian plain.

Key words: steppes, steppe meadows, ecological groups, cluster analysis, South Ural, West Siberian Plain.