

УДК 581.9 (571.150)

С.М. Ямалов, М.В. Лебедева, Р.Т. Муллагулов, А.Ф. Аминев

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ СООБЩЕСТВ СТЕПНЫХ КУСТАРНИКОВ ЗАУРАЛЬЯ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН\***

В работе представлен анализ разнообразия сообществ степных кустарников Зауралья. На исследованной территории монодоминантные сообщества образуют вишня кустарниковая (*Cerasus fruticosa*), таволга городчатая (*Spiraea crenata*), т. зверобоелистная (*S. hypericifolia*), дереза кустарниковая (*Caragana frutex*), можжевельник казацкий (*Juniperus sabina*), бобовник или степной миндаль (*Amygdalus nana*), кизилек темноплодный (*Cotoneaster melanocarpus*). Сообщества степных кустарников Южного Урала, их разнообразие, особенности флористического состава, факторы организации ранее не были предметом специального исследования. Авторы поставили цель представить разнообразие кустарниковых степей Зауралья в системе единиц эколого-флористической классификации степной растительности Евразии и оценить положение сообществ в пространстве основных экологических факторов, влияющих на дифференциацию их флористического состава. Классификация растительности проведена по методу Браун-Бланке с помощью пакетов программ TURBOVEG и JUICE. Оценка связей растительности с факторами среды проведена с применением экологических шкал растений. Ординация сообществ на градиентах увлажнения и богатства-засоленности почв выполнялась по методике А.Ю. Королюка. В результате синтаксономического анализа выделены 3 ассоциации и 3 безранговых сообщества, которые отнесены к союзу *Amygdalion nanae* Golub 2011, порядка *Helictotricho-stipetalia* Toman 1969 класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947. Синтаксоны хорошо диагностируются доминированием того или иного вида кустарника. Результаты прямого ординационного анализа показали, что выделенные синтаксоны хорошо дифференцируются по факторам увлажнения и богатству-засоленению почвы. Крайние положения на осях этих факторов заняли, с одной стороны, сообщество *Juniperus sabina* и ассоциация *Poa transbaicalicae* – *Cotoneastretum melanocarpi*, приуроченные к наиболее бедным сухим почвам, с другой – сообщества *Phlomoides tuberosa* – *Spiraea crenata* и *Spiraea hypericifolia* с более богатыми и увлажненными местообитаниями. Между ними на осях факторов расположены сообщества ассоциаций *Helictotricho desertori* – *Cerasetum fruticosae* и *Fragario viridis* – *Caraganetum fruticis* Yamalov et Sultangareeva 2010.

*Ключевые слова:* сообщества степных кустарников, синтаксономия, экологические шкалы, ординация, класс *Festuco-Brometea*, Зауралье.

Степные кустарники в степных и лесостепных ландшафтах иногда выступают доминантами сообществ и образуют так называемые «кустарниковые степи» [1]. Особенно часто они встречаются в повышенных формах рельефа, реже – на равнинных участках. На Южном Урале заросли образуют такие виды, как вишня кустарниковая (*Cerasus fruticosa*), таволга городчатая (*Spiraea crenata*), т. зверобоелистная (*S. hypericifolia*), Дереза кустарниковая (*Caragana frutex*), Можжевельник казацкий (*Juniperus sabina*), бобовник или степной миндаль (*Amygdalus nana*), кизилек темноплодный (*Cotoneaster melanocarpus*). Кустарниковые степи в регионе в последнее время расширяют свой ареал и встречаемость. Этому способствует снижение пастбищных нагрузок на степные экосистемы вследствие резкого сокращения поголовья скота в 1990-х.

Сообщества степных кустарников Южного Урала, их разнообразие, особенности флористического состава, факторы организации не были предметом специального исследования. Вопросы синтаксономии кустарниковой растительности рассматривались как составляющая часть анализа растительности конкретных территорий – Национального парка «Башкирия» [2], Стерлитамакских шиханов [3], Дубравной лесостепи на хребте Шайтан-Тау [4], северной части Башкирского Зауралья [5].

Зауралье, в пределах Республики Башкортостан (РБ), представляет собой достаточно протяженную (380 км), ориентированную с севера на юг узкую полосу уральского пенепплена. Территория делится на три геоботанических района, различающихся по климатическим характеристикам (табл. 1). Степи Зауралья, согласно И.М. Крашенинникову, [6] разделяются на луговые, ковыльно-разнотравные и сухие ковыльные.

Данная работа представляет обобщение геоботанического материала по кустарниковым степям Зауралья Республики Башкортостан, накопленного в базе данных по травяной растительности Южного Урала [7]. Авторы поставили цель представить биоразнообразие кустарниковых степей Зауралья в системе единиц эколого-флористической классификации степной растительности Евразии и с помощью кластерного анализа выявить особенности дифференциации их флористического состава.

\* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-97021 p\_поволжье\_a.

Таблица 1

**Основные климатические показатели района исследования**

Геоботанические районы	Среднегодовое количество осадков, мм	Средне-годовая температура воздуха, С°	Сумма активных температур, С°	ГТК*	Высота снежного покрова на 10 марта, см
Учалинский лесостепной	500–350	1,4–1,8	1900–2000	1,60	30–40
Сибайский степной	350–270	1,8	2000–2200	0,85	30
Акъярский степной	270–300	1,8	2300	0,70	30

\* Гидротермический коэффициент.

**Материалы и методы исследований**

В основу работы было положено 143 геоботанических описания кустарниковых сообществ Зауралья (в пределах Республики Башкортостан, западной части Челябинской и севера Оренбургской областей) из базы данных травяной растительности Южного Урала [7]. Авторы описаний – С.М. Ямалов, А.Ф. Аминев, А.А. Мулдашев. Геоботанические описания выполнены по стандартным методикам на площадках 100 м<sup>2</sup>.

Классификация растительности проведена по методу Браун-Бланке [8] с помощью пакетов программ TURBOVEG [9] и JUICE [10]. Выделение и наименование новых ассоциаций проводилось в соответствии с «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Вебер и др., 2005). Постоянство видов в таблице оценено по следующей шкале: *r* – 0,1–5 %; + – 6–10 %; I – 11–20 %; II – 21–40 %; III – 41–60 %; IV – 61–80 %; V – 81–100 %. Кластерный анализ проведен с применением пакета программ PC-ORD 5.0, в качестве меры расстояния между объектами выбрана евклидова дистанция, группировка объектов выполнена по методу «гибкой бетты» ( $\beta > 0,25$ ) [11]. Оценка связей растительности с факторами среды проведена с применением экологических шкал в пакете программ IBIS [12]. Ординация сообществ на градиентах увлажнения и богатства-засоленности почв выполнялась по методике А.Ю. Королюка [13].

**Результаты и их обсуждение**

В результате синтаксономического анализа материала были выделены 3 ассоциации и 3 безранговых сообщества, положение которых в системе высших единиц степной растительности приведено в продромусе.

Класс FESTUCO-BROMETEA Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947

Порядок HELICTOTRICHOS-STIPETALIA Toman 1969

Союз *Amygdalion nanae* Golub 2011

Асс. *Helictotricho desertori-Cerasetum fruticosae* nova prov.

Асс. *Fragario viridis-Caraganetum fruticis* Yamalov et Sultangareeva 2010

Асс. *Poo transbaicalicae-Cotoneastretum melanocarpi* nova prov.

Сооб. *Phlomoidea tuberosa-Spiraea crenata*

Сооб. *Spiraea hypericifolia*

Сооб. *Juniperus sabina*

Диагностические виды и флористический состав выделенных единиц приведены в табл. 2. Ценофлора сообществ разных синтаксонов достаточно сходная. Синтаксоны диагностируются доминированием того или иного вида кустарника. Флористический состав сообществ *Phlomoidea tuberosa-Spiraea crenata*, *Spiraea hypericifolia* и ассоциации *Poo transbaicalicae-Cotoneastretum melanocarpi* отличается присутствием группы петрофитов – *Artemisia frigida*, *Onosma simplicissima*, *Thalictrum foetidum*, *Centaurea marschalliana*, *Orostachys spinosa*. Наиболее каменистые субстраты (выше 30 %) занимают сообщества ассоциации *Poo transbaicalicae-Cotoneastretum melanocarpi*, флористическое ядро которых составляют петрофиты, вошедшие в ее диагностическую группу, – *Dianthus acicularis*, *Allium rubens*,

*Koeleria sclerophylla*. Сообщества вишарников (ассоциация *Helictotricho desertori* – *Cerasetum fruticosae*) и караганников (ассоциации *Fragario viridis*-*Caraganetum fruticis*) предпочитают развитые или слабокаменистые почвы. Их ценофлоры сравнительно богаче за счет видов настоящих и луговых степей порядков *Helictotricho-Stipetalia* и *Festucetalia valesiacaе*. В сообществах всех синтаксонов встречаются и другие виды кустарников: *Rosa majalis*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Amygdalus nana*, однако они не имеют высокого постоянства и обилия. Обращает на себя внимание тот факт, что в Зауралье отсутствуют миндальники – сообщества с преобладанием *Amygdalus nana*. Наиболее бедным видовым составом отличается сообщество *Juniperus sabina*, где отсутствуют многие степные виды.

Таблица 2

Сокращенная таблица флористической дифференциации сообществ разных синтаксонов зарослей степных кустарников Башкирского Зауралья

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6
Число описаний	19	29	14	32	30	19
Диагностические виды асс. <i>Helictotricho desertori</i> – <i>Cerasetum fruticosae</i>						
<i>Cerasus fruticosa</i>	V <sup>3-4</sup>	II	.	IV	.	I
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	IV	.	.	.	.	II
<i>Sanguisorba officinalis</i>	IV	.	.	I	.	II
Диагностические виды сообщества <i>Phlomoides tuberosa</i> – <i>Spiraea crenata</i>						
<i>Spiraea crenata</i>	IV	V <sup>3-5</sup>	II	V	IV	III
Диагностические виды сообщества <i>Spiraea hypericifolia</i>						
<i>Spiraea hypericifolia</i>	I	.	V <sup>3-5</sup>	II	II	.
Диагностические виды асс. <i>Fragario viridis</i> – <i>Caraganetum fruticis</i>						
<i>Caragana frutex</i>	III	III	IV	V <sup>3-4</sup>	IV	II
Диагностические виды сообщества <i>Juniperus sabina</i>						
<i>Juniperus sabina</i>	.	.	II	.	V <sup>4-5</sup>	.
<i>Veronica incana</i>	II	I	.	.	V	I
Диагностические виды асс. <i>Poo transbaicalicae</i> – <i>Cotoneastretum melanocarpi</i>						
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	II	IV	III	II	.	V <sup>3-5</sup>
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	II	I	.	.	.	V
<i>Dianthus acicularis</i>	I	I	II	.	.	IV
<i>Allium rubens</i>	I	II	.	.	.	IV
<i>Koeleria sclerophylla</i>	I	II	II	.	II	IV
Диагностические виды союза <i>Amygdalion nanae</i>						
<i>Rosa majalis</i>	IV	II	II	III	.	I
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	III	II	II	.	.	IV
<i>Amygdalus nana</i>	I	I	.	II	II	.
Группа петрофитов						
<i>Clausia aprica</i>	I	II	III	.	II	II
<i>Seseli ledebourii</i>	I	I	II	.	.	II
<i>Carex pediformis</i>	I	III	III	I	.	IV
<i>Artemisia frigida</i>	I	II	III	.	.	IV
<i>Onosma simplicissima</i>	III	III	.	.	IV	II
<i>Thalictrum foetidum</i>	.	II	III	.	II	IV
<i>Centaurea marschalliana</i>	.	II	II	.	.	III
<i>Orostachys spinosa</i>	I	I	III	.	II	IV

Диагностические виды порядка *Helictotricho-Stipetalia*

<i>Stipa zalesskii</i>	II	IV	IV	.	.	IV
<i>Helictotrichon desertorum</i>	III	II	IV	.	II	IV
Окончание табл. 2						
<i>Stipa capillata</i>	II	III	III	I	.	II
<i>Poa transbaicalica</i>	I	II	IV	III	.	IV
<i>Carex supina</i>	III	IV	IV	.	.	IV
<i>Salvia stepposa</i>	III	II	II	II	.	II
<i>Euphorbia subcordata</i>	I	I	III	.	.	II
<i>Festuca valesiaca</i>	I	II	.	.	.	II
<i>Hieracium virosum</i>	III	.	.	.	.	II
<i>Androsace maxima</i>	.	II	III	.	.	III

Диагностические виды порядка *Festucetalia valesiacaе* и класса *Festuco-Brometea*

<i>Phlomoïdes tuberosa</i>	V	V	V	V	II	I
<i>Stipa pennata</i>	IV	IV	III	III	II	III
<i>Festuca pseudovina</i>	III	IV	IV	III	IV	V
<i>Filipendula vulgaris</i>	IV	III	II	II	IV	III
<i>Poa angustifolia</i>	II	III	IV	I	.	I
<i>Galium verum</i>	V	IV	IV	V	.	IV
<i>Seseli libanotis</i>	IV	II	II	III	.	IV
<i>Artemisia sericea</i>	IV	II	IV	III	.	IV
<i>Thymus marschallianus</i>	IV	II	II	I	.	II
<i>Phleum phleoides</i>	III	II	IV	I	.	III
<i>Thalictrum minus</i>	IV	III	.	IV	.	II
<i>Artemisia armeniaca</i>	IV	.	III	III	.	IV

Диагностические виды класса *Molinio-Arrhenatheretea*

<i>Galium boreale</i>	IV	II	II	II	.	II
<i>Achillea millefolium</i>	II	.	.	IV	.	I
<i>Carex praecox</i>	III	II	.	II	.	I
<i>Stellaria graminea</i>	I	I	.	III	.	.

Диагностические виды класса *Trifol-Geranietea*

<i>Fragaria viridis</i>	V	III	IV	V	.	III
<i>Origanum vulgare</i>	II	.	II	I	.	.
<i>Nepeta pannonica</i>	II	I	.	I	.	.
<i>Primula macrocalyx</i>	II	II	.	II	.	I

## Прочие виды

<i>Calamagrostis epigeios</i>	IV	IV	II	III	.	I
<i>Aconogonon alpinum</i>	II	II	IV	III	.	IV
<i>Polygonatum odoratum</i>	I	.	II	I	.	III
<i>Veronica spuria</i>	III	II	II	II	.	II

Кластерный анализ (рис. 1) подтвердил результаты синтаксономического анализа. В результате выделено 6 кластеров, которые соответствуют 6 синтаксонам. Из рисунка видно, что наиболее сильно по флористическому составу отличаются от основного массива петрофитные сообщества ассоциации *Poo transbaicalicae* – *Cotoneastretum melanocarpi* (кластер 6). Наибольшим сходством характеризуются кластеры 1 и 2, в которых объединились сообщества вишарников (ассоциация *Helictotricho desertori* – *Cerasetum fruticosae*) и спирейников (сообщество *Phlomoïdes tuberosa* – *Spiraea crenata*).

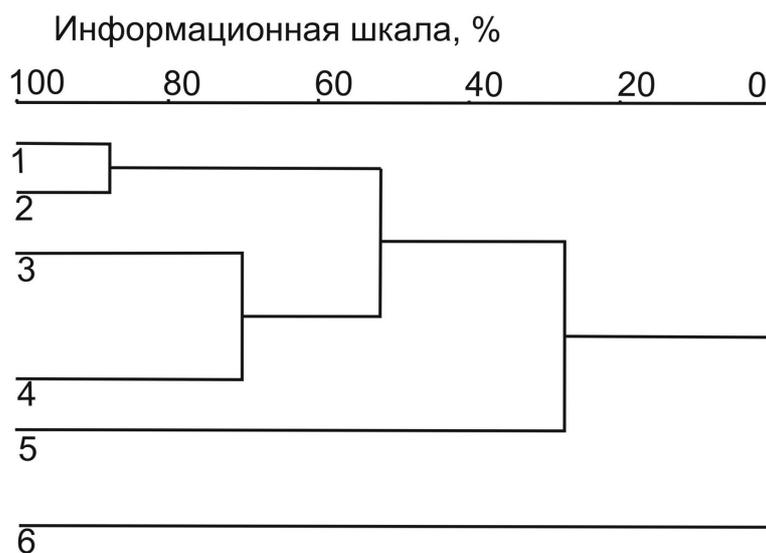


Рис. 1. Дендрограмма кластерного анализа сообществ зарослей степных кустарников Башкирского Зауралья; номер кластера соответствует номеру синтаксона в табл. 2

Результаты прямого ординационного анализа (рис. 2) показали, что выделенные синтаксоны хорошо дифференцируются по факторам увлажнения и богатству-засолению почвы. Крайние положения на осях этих факторов заняли, с одной стороны, можжевеловые заросли (сообщество *Juniperus sabina*) и заросли кизилька (асс. *Poo transbaicalicae* – *Cotoneastretum melanocarpi*), приуроченные к наиболее бедным сухим почвам, с другой – спирейники (сообщества *Phlomodites tuberosa* – *Spiraea crenata* и *Spiraea hypericifolia*) с более богатыми и увлажненными местообитаниями. Между ними на осях факторов расположились заросли вишни (ассоциация *Helictotricho desertori* – *Cerasetum fruticosae*) и караганы (ассоциация *Fragario viridis* – *Caraganetum fruticis*).

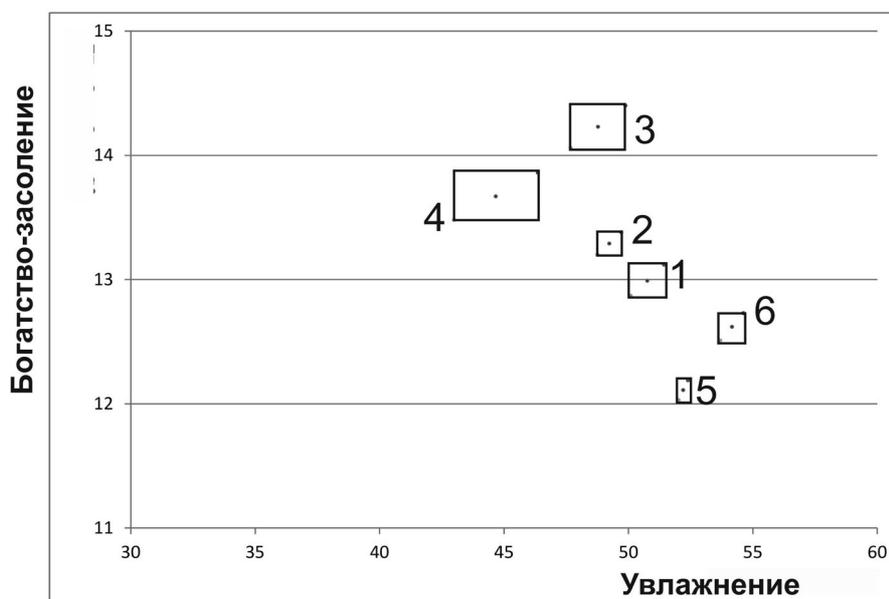


Рис. 2. Ординация сообществ степных кустарников Зауралья РБ

Примечание. Номера соответствуют номерам кластеров, прямоугольники показывают доверительный интервал среднего при 5 %-ном уровне значимости.

**Выводы**

Таким образом, разнообразие кустарниковых степей Зауралья РБ представлено 3 ассоциациями и 3 безранговыми сообществами, которые отнесены к союзу *Amygdalion Nanae* Golub 2011, порядка *Helictotricho-Stipetalia* Toman 1969 класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947. Синтаксоны хорошо диагностируются доминированием того или иного вида кустарника. Результаты прямого ординационного анализа показали, что выделенные синтаксоны хорошо дифференцируются по факторам увлажнения и богатству-засолению почвы. Крайние положения на осях этих факторов заняли, с одной стороны, сообщество *Juniperus sabina* и ассоциация *Poo transbaicalicae* – *Cotoneastretum melanocarpi*, приуроченные к наиболее бедным сухим почвам, с другой – сообщества *Phlomidoides tuberosa* – *Spiraea crenata* и *Spiraea hypericifolia* с более богатыми и увлажненными местообитаниями. Между ними на осях факторов расположены сообщества ассоциаций *Helictotricho desertori* – *Cerasetum fruticosae* и *Fragario viridis* – *Caraganeum fruticis* Yamalov et Sultangareeva 2010.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Лавренко Е.М. Избранные труды. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2000. 672 с.
2. Флора и растительность Национального парка «Башкирия» (синтаксономия, антропогенная динамика, экологическое зонирование) / под ред. Б.М. Миркина. Уфа: Гилем, 2010. 512 с.
3. Уникальные памятники природы - шиханы Тратау и Юрактау / под ред. А.И. Мелентьева, В.Б. Мартыненко. Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2014. 312 с.
4. Дубравная лесостепь на хребте Шайтан-тау и вопросы ее охраны. Уфа, 1994. 188 с.
5. Ямалов С.М., Муллагулов Р.Т., Голованов Я.М., Лебедева М.В., Аминев А.Ф. Синтаксономия степной растительности северной части Башкирского Зауралья : Степи Северной Евразии: материалы VII Междунар. симп. Оренбург, 2015. С. 967-970.
6. Крашенинников И.М., Кучеровская-Рожанец С.Е. Растительность Башкирской АССР. М.; Л., 1941. 155 с.
7. Yamalov S., Muldashev A., Bayanov A., Jirnova T., Solomesch A. Database Meadows and Steppes of South Ural // Biodiversity and Ecology. 2012. N 4. P. 291.
8. Braun-Blanquet J. Pflanzensozioologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien – New York: Springer-Verlag, 1964. 865 s.
9. Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input processing and presentation of phytosociological data USER'S guide // IBN-DLO Wageningen et university of Lancaster, 1995. 70 p.
10. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // J. Veg. Sci. 2002. Vol. 13. P. 451-453.
11. McCune B., Grace J. B., Urban D. L. Analysis of Ecological Communities. Oregon: Glenden Beach, 2002. 304 p.
12. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
13. Королук А.Ю. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // Актуальные проблемы геоботаники. Лекции. Петрозаводск. 2007. С. 177-197.

Поступила в редакцию 03.10.15

**S.M. Yamalov, M.V. Lebedeva, R.T. Mullagulov, A.F. Aminev**

**ECOLOGICAL FACTORS OF DIFFERENTIATION OF SHRUBBY STEPPES COMMUNITIES OF THE BASHKIR TRANS-URALS**

The paper presents the analysis of diversity of the Bashkir Trans-Urals shrubby steppes communities. Monodominant communities on the investigated territory are formed by such species as *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata*, *S.hypericifolia*, *Caragana frutex*, *Juniperus sabina*, *Amygdalus nana*, and *Cotoneaster melanocarpus*. The diversity, floristic composition, factors of the organization of shrubby steppes communities of the South Ural have not previously been the subject of a special study. The authors set the object to introduce the diversity of Trans-Urals shrubby steppes in units of ecological-floristic classification of Eurasian steppe vegetation, to assess the location of communities in the space of the main environmental factors influencing the differentiation of their floristic composition. Classification was conducted by Braun-Blanquet method, using TURBOVEG и JUICE software. Estimation of vegetation and environmental factors interrelation was conducted with the use of plant indicator values. Communities' ordination on moisture and richness-salinity gradients was carried out by the method of A. Yu. Korolyuk. As a result of syntaxonomical analysis, 3 associations and 3 communities without rank were distinguished. They belong to the alliance *AMYGDALION NANAE* Golub 2011, the order *HELICTOTRICHO-STIPETALIA* Toman 1969 the class *FESTUCO-BROMETEA* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947. Syntaxa are well diagnosed by shrub species dominating. According to the results of ordination analysis, described syntaxa are distinctively different by ecological factors gradients (moisture and richness-salinity).

The *Juniperus sabina* community and the association *Poo transbaicalicae-Cotoneastretum melanocarpi* take the extreme position on the axes of these factors and are confined to the most pure dry soils. The *Phlomis tuberosa-Spiraea crenata* community and *Spiraea hypericifolia* community occupy the opposite position on the axes, matched to more wet and rich soils habitat. Associations *Helictotricho desertori-Cerasetum fruticosae* and *Fragario viridis-Caraganelum fruticis* Yamalov et Sultangareeva 2010 occupy an intermediate position.

**Keywords:** shrubby steppes communities, ordination, syntaxonomy, ecological scales, class *Festuco-Brometea*, Trans-Ural.

Ямалов Сергей Маратович,  
доктор биологических наук,  
ведущий научный сотрудник лаборатории дикорастущей  
флоры и интродукции травянистых растений

Лебедева Мария Владимировна,  
кандидат биологических наук, младший научный  
сотрудник лаборатории дикорастущей флоры  
и интродукции травянистых растений  
E-mail: lebedevamv@mail.ru

Муллагулов Радмир Тимербаевич,  
кандидат биологических наук, научный сотрудник  
лаборатории дикорастущей флоры и интродукции  
травянистых растений

Аминев Азат Фаритович, научный сотрудник  
лаборатории дикорастущей флоры и интродукции  
травянистых растений

Ботанический сад-институт УНЦ РАН  
450080, Россия, г. Уфа, ул. Менделеева, 195/3

Yamalov S.M.,  
Doctor of Biology, Leading researcher  
at Laboratory of wild-growing flora  
and herbasceous plants introduction

Lebedeva M.V.,  
Candidate of Biology, Junior researcher,  
at Laboratory of wild-growing flora  
and herbasceous plants introduction  
E-mail: lebedevamv@mail.ru

Mullagulov R.T.,  
Candidate of Biology, Researcher  
at Laboratory of wild-growing flora  
and herbasceous plants introduction

Aminev A.F., Researcher at Laboratory of wild-growing  
flora and herbasceous plants introduction

Botanical garden-institute, Ufa scientific centre,  
Russian Academy of Science  
Mendeleeva st., 195/3, Ufa, Russia, 450080