

Закономерности изменения состава петрофитной растительности Южного Урала и сопредельных территорий на градиенте увлажнения

А. Ю. КОРОЛЮК¹, С. М. ЯМАЛОВ², М. В. ЛЕБЕДЕВА², Н. В. ЗОЛОТАРЕВА³,
Н. А. ДУЛЕПОВА¹, Я. М. ГОЛОВАНОВ²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
30090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: akorolyuk@rambler.ru

²Южно-Уральский Ботанический сад-институт УФИЦ РАН
450080, Уфа, ул. Менделеева, 195/3
E-mail: lebedevatn@mail.ru

³Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: nvp@iae.uran.ru

Статья поступила 21.02.2020

После доработки 20.03.2020

Принята к печати 26.03.2020

АННОТАЦИЯ

Южный Урал представляет собой уникальный регион Евразии, отличающийся высоким разнообразием флоры и растительности. В степных и лесостепных ландшафтах преобладает горный рельеф. Здесь широко распространены каменистые местообитания и петрофитная растительность, которая обладает высоким разнообразием флоры и большим числом эндемичных, редких и угрожаемых растений. Проанализирован массив из 3614 геоботанических описаний травяных и кустарниковых сообществ с территории Южного Урала и сопредельных регионов. Применены формализованные методы кластерного анализа, оценки увлажнения с использованием экологических шкал растений, выделения индикаторных видов. Определены закономерности изменения видового состава петрофитных сообществ на градиенте увлажнения. Показано, что при увеличении увлажнения число и покрытие петрофитных видов в сообществах на каменистых местообитаниях уменьшаются. При этом доля индифферентных видов растет. Установлено 5 групп видов, индицирующих различные отрезки градиента. По результатам кластерного анализа выделено 4 крупных подразделения петрофитной растительности. Пустынно-степные петрофитные сообщества характеризуются наибольшим флористическим своеобразием. Среди их диагностических видов преобладают облигатные петрофиты, многие из которых являются кальцефитами. Эти сообщества встречаются на юге Оренбургской области преимущественно в сухостепных ландшафтах Предуралья и Южного Урала. Полукустарничково-дерновиннозлаковые петрофитные степи широко распространены в пределах степных ландшафтов и обычны в лесостепи Предуралья. Разнотравно-дерновиннозлаковые петрофитные степи широко представлены в северной части степной зоны и в южных лесостепных районах, а также в островных лесостепях Среднего Урала. Луговые петрофитные степи встречаются в лесостепных и лесных ландшафтах.

Ключевые слова: петрофитная растительность, степи, индикаторные виды, экологические факторы, увлажнение, каменистые местообитания, Южный Урал.

© Королюк А. Ю., Ямалов С. М., Лебедева М. В., Золотарева Н. В., Дулепова Н. А., Голованов Я. М., 2020

Южный Урал представляет собой уникальный регион Евразии, отличающийся высоким разнообразием флоры и растительности. В степных и лесостепных ландшафтах значительные или даже преобладающие по площади территории занимают растительные сообщества с доминированием многолетних трав, полукустарничков и кустарников. Расчлененный горный рельеф здесь определяет широкое распространение каменистых местообитаний. Петрофитный комплекс выделяется видовым богатством, так как объединяет растения каменистых местообитаний и многие широко распространенные степные виды. Это определяет его существенную роль в формировании и поддержании биологического разнообразия региона в целом. Большую значимость ему придает и тот факт, что зональные степные экосистемы были практически полностью уничтожены в результате сельскохозяйственного освоения. Как следствие, многие степные виды сохранились преимущественно в каменистых степях, в составе которых участвуют многие эндемичные, редкие и нуждающиеся в охране растения [Горчаковский, 1969; Куликов, 2005; Куликов и др., 2013; Князев, 2014].

Петрофитная растительность обычна в пределах степного и лесостепного поясов растительности Урала, а также в сопредельных районах Предуралья и Зауралья, где представляющие ее ценозы заметно отличаются по составу и структуре от фонового зонального окружения. Оригинальные фитоценозы встречаются и в лесном поясе Среднего Урала, представляя изолированные островки ксерофитной растительности. Как следствие, петрофитно-степная растительность распространена на значительном широтном градиенте протяженностью более 900 км – от 50°20' с. ш. на границе России и Казахстана до 58°45' с. ш. в Свердловской области [Ямалов и др., 2011; Чибильев, 2016; Тептина и др., 2018]. Неудивительно, что на обширном и экологически гетерогенном ареале сообщества каменистых местообитаний характеризуются значительным разнообразием.

Одним из ведущих экологических факторов, дифференцирующих степную растительность, является увлажнение [Лавренко и др., 1991; Королюк, 2014; Лебедева и др., 2017]. В полной мере это относится и к каменистым степям. Широтный градиент количества осад-

ков, несомненно, важен, но в горном рельефе определяющую роль в режиме увлажнения почвы зачастую играют различия в термическом режиме склонов разной крутизны и экспозиции. В силу этого в пределах одного ландшафта может быть представлен широкий спектр сообществ – от сухой каменистой степи на выпуклом южном склоне до луговой степи или оstepненного луга на северном. Такое существование экологически резко контрастных ценозов во многом маскирует зональные смены. В данном контексте эффективным методом экологического анализа растительности является использование показателей, отражающих увлажнение почвы конкретного местообитания. Один из широко используемых методов – оценка данного показателя по видовому составу с использованием экологических шкал растений [Раменский и др., 1956; Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1991; Diekmann, Lawesson, 1999; Hill et al., 1999; Королюк, Ямалов, 2015; и др.].

Задачи данной работы: 1) провести анализ закономерностей изменения видового состава петрофитной растительности Южного Урала и сопредельных территорий в зависимости от фактора увлажнения; 2) выявить группы видов, индицирующие разные отрезки градиента увлажнения; 3) выделить типы петрофитных растительных сообществ высокого синтаксономического ранга и определить закономерности их географического распространения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованиями были охвачены Республика Башкортостан, Оренбургская, Челябинская и Свердловская области. Территория характеризуется высоким разнообразием экологических условий, что связано с природной зональностью и высотной поясностью, а также сложностью геоморфологического строения ландшафтов, формирующихся на стыке Восточно-Европейской равнины и Уральской горно-равнинной страны (рис. 1).

Климат региона можно охарактеризовать как умеренно континентальный. Среднегодовые температуры изменяются от 0,3–0,9 до 5,0–5,9 °С, среднегодовое количество осадков – от 290 до 577 мм. На климатические характеристики разных районов большое вли-

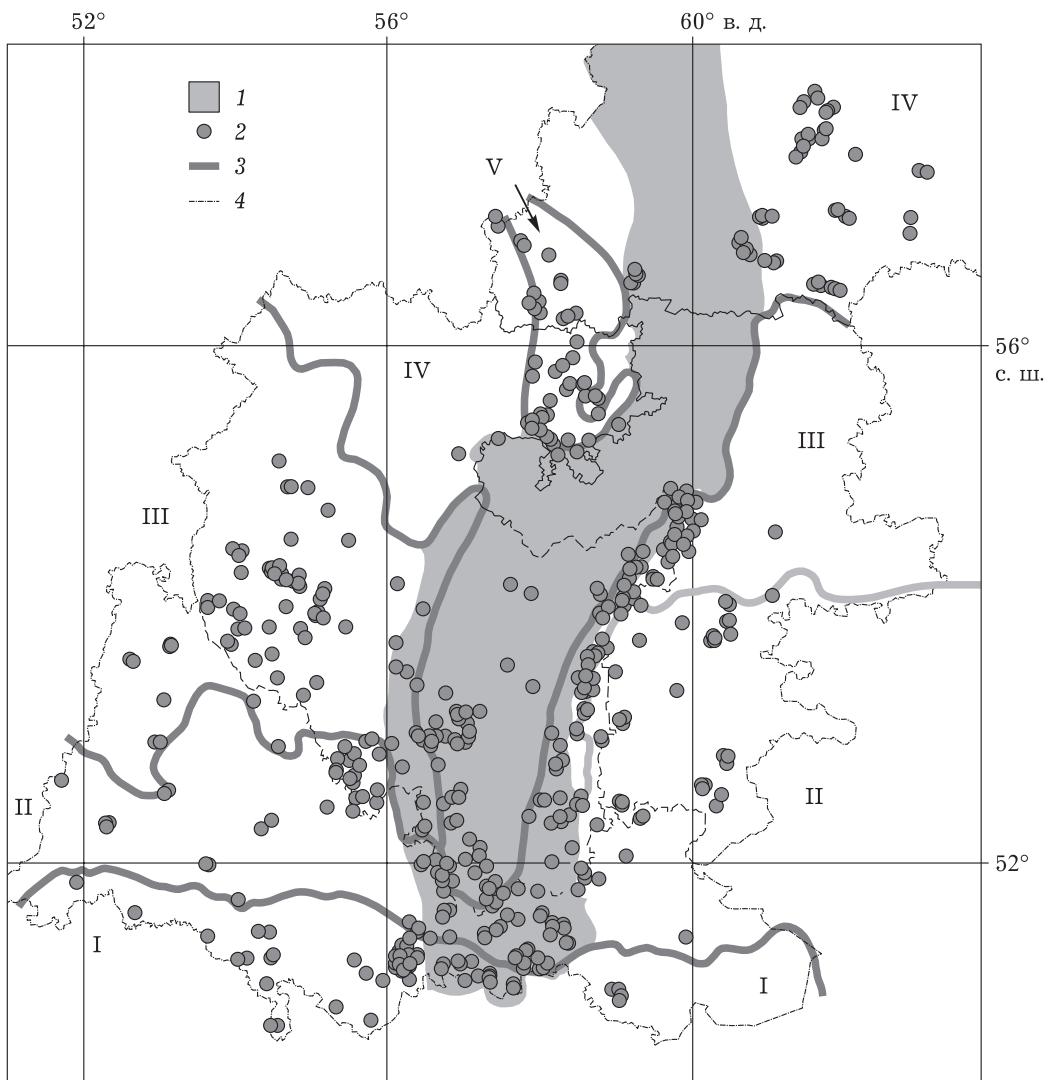


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1 – Горный Урал; 2 – точки геоботанических описаний; 3 – границы широтно-зональных и высотно-поясных подразделений растительности: I – подзона южных степей, II – подзона северных степей, III – лесостепная зона, IV – лесная зона, V – островные лесостепи лесной зоны; 4 – границы субъектов Российской Федерации

яние оказывают расположение и абсолютная высота хребтов Уральских гор. На широтном градиенте происходит последовательная смена зональных типов растительности от южной тайги на севере до сухих степей на юге. Высоким разнообразием характеризуются также зональные типы почв: на равнинных участках они сменяются от горных подзолистых и се-рых лесных до черноземов (выщелоченных, обыкновенных, южных, реже солонцеватых и солончаковых) и темно-каштановых солонцеватых. В почвенном покрове невысоких хребтов и гряд доминируют маломощные грубо-скелетные и эродированные почвы с выхо-

дами горных пород [Атлас, 2005; Климентьев, 2005; Чибилёв, 2011; Шакиров, 2011].

С позиции физико-географического районирования территория исследований в основном представлена ландшафтами двух геоморфологических стран: равнинами и сыртово-холмистыми возвышенностями восточной части Восточно-Европейской равнины и Уральской горной страной, включающей островные лесостепи Среднего Урала, меридиональные низкогорные хребты южной части Уральской горной страны и прилегающие к ним с востока области Зауральского пeneplena. Небольшая часть территории на край-

нем юго-востоке представлена равнинами Тургайской столовой страны [Кадильников, 1964; Чибильев, 1996]. Более подробные климатические и орографические характеристики района исследований приведены в табл. 1. Климатические показатели взяты из базы данных WorldClim [Fick, Hijmans, 2017].

Проанализировано 3614 описаний травяных и кустарниковых ценозов из фитоценотеки травяной растительности Южного Урала (<http://www.givd.info/ID/00-RU-006>). В ходе последующего анализа 1146 описаний были отнесены к петрофитным типам сообществ. Для хранения данных и основной обработки использовался IBIS 7.2 [Зверев, 2007], с его помощью определено положение описаний на градиенте увлажнения и созданы сводные описания для его отрезков, представляющие списки видов с показателями встречаемости

в процентах. С использованием экологических шкал, разработанных для Сибири [Королюк, 2006], для каждого описания подсчитан статус увлажнения. Градиент увлажнения разбит на 8 равновеликих отрезков, из них не были использованы крайние отрезки: сухой (32–36 ступеней) и влажный (60–64), так как они представлены малым числом описаний.

Сформировано шесть валовых таблиц, каждая из которых была обработана в пакете JUICE 7.0 [Tichý, 2002] алгоритмом Modified TWINSPAN, таким образом, чтобы в каждой из них выделилось по 10 кластеров, каждый объемом не менее 5 описаний (исключение составил отрезок 36–40 ступеней, где малое число описаний не позволило выдержать объем для всех кластеров). На следующем этапе для каждой таблицы в JUICE строилось дерево и определялось соответствие кластеров типам

Т а б л и ц а 1
Характеристика природных условий района исследования

Природная зона	Зональный/поясный тип растительности	Тип рельефа	МАТ	МАР
Предуралье (Восточно-Европейская равнина)				
Южная степная	Полынно-злаковые сухие степи	Плоско-увалисто-равнинный	5,3	344
Северная степная	Дерновиннозлаковые и разнотравно-злаковые настоящие степи	Холмисто-увалистый	4,6	396
Южная лесостепная	Луговые степи, смешанные и широколиственные леса	Возвышенно-равнинный и увалисто-равнинный	4,2	529
Южный Урал				
Южная степная	Полынно-злаковые сухие степи	Высокоравнинно-мелкосопочный	3,4	319
Низкогорная степная	Разнотравно-злаковые настоящие степи	Нагорно-увалистый	3,7	346
Среднегорная лесостепная	Луговые степи, широколиственные леса, светлохвойные леса	Грядово-мелкосопочный	3,8	389
Горно-лесная	Широколиственные леса, светлохвойные леса	Хребтово-увалистый низко- и среднегорный	2,4	427
Средний Урал				
Северная лесостепная	Луговые степи, сосново-березовые леса	Увалисто-холмистый	1,8	538
Лесная	Южно-таежные темнохвойные леса	Нагорно-увалистый	1,8	561
Зауралье (Зауральский пенеплён)				
Южная степная	Полынно-злаковые сухие степи	Возвышенно-равнинный	2,9	291
Северная степная	Разнотравно-злаковые настоящие степи	Возвышенно-равнинный	1,6	381
Южная лесостепная	Мелколиственные и светлохвойные леса, луговые степи	Грядово-мелкосопочный, возвышенно-равнинный	0,6	497
Северная лесостепная	Мелколиственные леса, луговые степи	Возвышенно-равнинный	2,4	473
Лесная	Мелколиственные леса	Возвышенно-равнинный	2,2	479

П р и м е ч а н и е. МАТ – среднегодовая температура, °С; МАР – среднегодовое количество осадков, мм.

сообществ высокого синтаксономического ранга (типы или подтипы растительности в традиционной классификации растительности; классы, порядки и союзы – во флористической).

На основании анализа кластеров для каждого отрезка выделены петрофитные и зональные типы с формированием соответствующих сводных описаний. Данная процедура не была проведена с шестой таблицей, так как при данном уровне увлажнения эти два типа сообществ не отделились друг от друга. Причиной этого является малочисленность растений, индицирующих каменистые местообитания на фоне богатого видового состава фитоценозов, слагаемых ксеромезофитными и мезофитными растениями. На следующем этапе для каждого отрезка градиента увлажнения выделены дифференцирующие виды трех типов для каменистых и зональных местообитаний:

1 тип – встречаемость данного вида более чем на 20 % больше и более чем в два раза больше, чем в сравниваемом сообществе;

2 тип – встречаемость вида 10–20 %, она в три раза больше, чем в сравниваемом сообществе;

3 тип – встречаемость вида 5–10 %, она в четыре раза больше, чем в сравниваемом сообществе.

После этого анализировались закономерности изменения числа видов и их встречаемости на разных отрезках градиента увлажн-

ния. На этом основании выделены группы индикаторных видов. Для видов в типах сообществ подсчитывалась активность как квадратный корень из произведения встречающейся на среднее проективное покрытие. В качестве высокоактивных рассматривались виды с активностью более 10. Для формализованной классификации петрофитной растительности нами был проведен кластерный анализ 60 сводных описаний, представляющих разные отрезки градиента увлажнения методом UPGMA, Bray-Curtis программой PAST 3.17 [Hammer et al., 2001].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате обработки валовых таблиц для каждого отрезка градиента увлажнения все виды растений разбили на три группы: петрофитные, зональные и индифферентные. На следующем этапе для этих групп подсчитывали суммы встречаемостей видов для пяти отрезков градиента увлажнения. Анализ полученных данных показывает рост доли петрофитов вместе с увеличением сухости местообитаний (рис. 2), при этом доля индифферентных видов уменьшается, а доля зональных растений остается примерно на одном уровне. Так, при уровне увлажнения 36–40 ступеней в сложении сообществ каменистых местообитаний принимает участие 22 петрофитных дифференцирующих вида с встречаемостью более 20 % и всего лишь 5 индифферентных видов. На уровне 52–56 ступеней эти показатели составляют 15 и 37 видов соответственно. Это говорит о том, что в сухих условиях основу видового состава ценозов каменистых местообитаний формируют петрофиты.

Анализ доминантов и содоминантов показывает следующее. В наиболее сухих условиях (36–40 ступеней градиента увлажнения) из 12 высокоактивных видов 10 являются петрофитами, причем по большей части облигатными: *Agropyron desertorum*, *Anabasis cretacea*, *Anthemis trotzkiana*, *Artemisia salsoloides*, *Astragalus tenuifolius*, *Echinops meyeri*, *Ephedra distachya*, *Scabiosa isetensis*, *Seseli glabratum*, *Zygophyllum pinnatum*. Всего лишь два растения – *Artemisia lerchiana* и *A. lessingiana* – являются индифферентными. В сообществах наиболее влажных местообитаний (52–56 ступеней) из 25 высокоактивных видов лишь пять

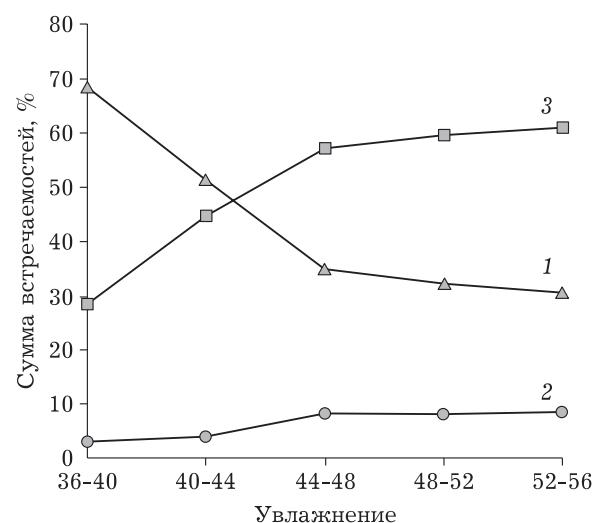


Рис. 2. Распределение значений суммы встречаемостей видов по отрезкам увлажнения. Группы видов: 1 – петрофитные, 2 – зональные, 3 – индифферентные

являются петрофитами: 1 облигатный – *Dianthus acicularis* s. l. и 4 факультативных – *Aster alpinus*, *Carex pediformis*, *Centaurea sibirica*, *Silene klokovii*. Оставшиеся 20 видов обычны и в зональных луговых степях, это: *Carex caryophyllea*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Echinops ruthenicum*, *Festuca valesiaca*, *Fragaria viridis*, *Galium boreale*, *Gypsophila altissima*, *Helictotrichon desertorum*, *Koeleria cristata*, *Onosma simplicissima*, *Phleum phleoides*, *Pimpinella saxifraga*, *Pinus sylvestris* (возобновление), *Poa angustifolia*, *Potentilla humifusa*, *Potentilla argentea*, *Spiraea crenata*, *Stipa pennata*, *Veronica spicata*, *Vincetoxicum hirundinaria*.

Таким образом, по мере увеличения сухости в ценозах каменистых местообитаний увеличивается как вклад петрофитов в видовое разнообразие, так и их значимость в формировании структуры ценозов. Данная закономерность напрямую связана с изменением ландшафтной роли открытых каменистых экотопов при продвижении с юга на север. В самых южных степных регионах Оренбургской области в мелкосопочном и низкогорном рельефе господствуют каменистые местообитания. Покрывающая их растительность относительно разрежена, проективное покрытие обычно варьирует в пределах 30–50 %. В этих условиях преимущество получают облигатные петрофитные растения, в целом слабо конкурентоспособные и предпочитающие открытые экотопы. Лишь небольшое число степных видов может демонстрировать относительно высокое обилие, обычно на мелкоземистых участках. В совокупности это определяет петрофитно-степной облик наиболее южных районов. При движении на север площади открытых местообитаний сокращаются, проективное покрытие ценозов на каменистых экотопах возрастает, в их сложении большую роль начинают играть факультативные петрофиты и общестепные виды растений. На северном пределе распространения экстра-зональные ценозы южных склонов лесного пояса в своей основе слагаются степными (мезоксерофитными) растениями, которые южнее обычны в зональных типах степей. Растительность каменистых местообитаний при продвижении на север от сухостепных до лесостепных ландшафтов “растворяется” в зональном растительном окружении и теряет свои ха-

рактерные черты как по видовому составу, так и по структуре ценозов.

На следующем этапе анализа проведена группировка дифференцирующих петрофитных видов с учетом отношения к увлажнению и ширине экологической амплитуды по этому фактору. Выделено 5 групп, две из которых имеют относительно узкую экологическую амплитуду, а три носят переходный характер и встречаются на широких отрезках градиента увлажнения:

Группа 1 представляет наиболее сухую часть градиента – менее 44 ступени. В нее входят растения, широко распространенные по каменистым местообитаниям в южной части региона. Они входят в состав петрофитно-степных ценозов и формируют сообщества пустынного облика с доминированием полукустарничков. Свообразие группы во многом определяется видами, характерными главным образом для обнажений мелов и мергелей: *Anabasis cretacea*, *Asparagus inderiensis*, *Atraphaxis decipiens*, *Crambe aspera*, *Gypsophila rupestris*, *Hedysarum tscherkassovae*, *Jurinea kirghisorum*, *Matthiola fragrans*, *Seseli glabratum*, *Zygophyllum pinnatum*. Юг Оренбургской области является северной границей ареала данных растений, в своем распространении связанных с более аридными регионами Казахстана и Средней Азии. Облигатные кальцефиты *Anthemis trotzkiana* и *Lepidium meyeri*, встречающиеся от Дона до Южного Урала, расположены здесь на восточной границе ареала. К петрофитным видам, селящимся на различных горных породах, относятся *Artemisia lessingiana*, *A. salsoloides*, *Astragalus tenuifolius*, *Atraphaxis frutescens*, *Centaurea marschalliana*, *Hedysarum argyrophyllum*, *H. razoumovianum*, *Meniocus linifolius*, *Sterigmastellum tomentosum*. На каменистых местообитаниях и в зональных степях растут *Centaurea kasakorum*, *Echinops meyeri*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Palimbia turgaica*, *Psathyrostachys juncea*. Среди вышеназванных видов *Hedysarum tscherkassovae* и *Jurinea kirghisorum* являются эндемиками Подуральского плато, а *Hedysarum argyrophyllum* – эндемиком Южного Урала.

Группа 2 представляет собой отрезок от 40 до 48 ступени и включает растения, обычные в петрофитных сообществах степных, в меньшей мере, лесостепных ландшафтов: *Allium*

globosum, *Centaurea turgaica*, *Dianthus uralensis*, *Elytrigia pruinifera*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum grandiflorum*, *Linaria uralensis*, *Oxytropis floribunda*, *Polygonatum arvense*, *Spiraea hypericifolia*, *Thymus guberlinensis*.

Группа 3 имеет широкое распространение – от степного до лесного пояса и охватывает от 44 до 56 ступени: *Allium rubens*, *Alyssum lenense*, *Artemisia frigida*, *Asperula petraea*, *Aster alpinus*, *Clausia aprica*, *Dianthus acicularis* s. l., *Echinops ruthenicum*, *Sedum hybridum*, *Silene klokovii*, *Thymus bashkiriensis*, *Vincetoxicum hirundinaria*.

Группу 4 составляют наиболее влажная часть градиента – выше 48-й ступени. В нее входят растения, индицирующие петрофитные степи преимущественно лесостепных ландшафтов и экстразональные степи лесного пояса. В состав группы входят *Allium strictum*, *Alyssum obovatum*, *Arenaria serpyllifolia* s. l., *Artemisia commutata*, *Astragalus karelinianus*, *A. silvisteppaceus*, *Campanula sibirica*, *Carex pediformis*, *Centaurea sibirica*, *Cerastium arvense*, *Elytrigia reflexiaristata*, *Euphorbia gmelinii*, *E. korshinskyi*, *Minuartia krascheninnikovii*, *Poa korshinskyi*, *Polygonum sibiricum*, *Pul-*

satilla uralensis, *Schivereckia podolica*, *Sedum acre*, *Seseli krylovii*, *Silene repens*, *Thalictrum foetidum*, *Thymus punctulosus*, *Th. uralensis*. Многие из перечисленных выше растений являются факультативными петрофитами и в других регионах участвуют в сложении типов сообществ некаменистых местообитаний. Некоторые из этих видов в горно-лесном пояссе обычны на скальных местообитаниях, среди них *Centaurea sibirica*, *Schivereckia podolica*, *Poa korshinskyi*.

Группа 5 объединяет широко распространенные петрофиты: *Alyssum tortuosum*, *Astragalus helmii*, *Euphorbia seguieriana*, *Koeleria sclerophylla*, *Orostachys spinosa*, *Scabiosa isetensis*, *Scorzonera austriaca*, *Tanacetum kitaryanum*.

Группы дифференцирующих видов связаны с типами сообществ, занимающими различное положение на градиенте увлажнения. Для их формализованного выделения проведен кластерный анализ 60 сводных описаний, представляющих группы описаний, выделенные в ходе обработки валовых таблиц, представляющих разные отрезки градиента увлажнения (см. выше). Анализ дендрограммы (рис. 3)

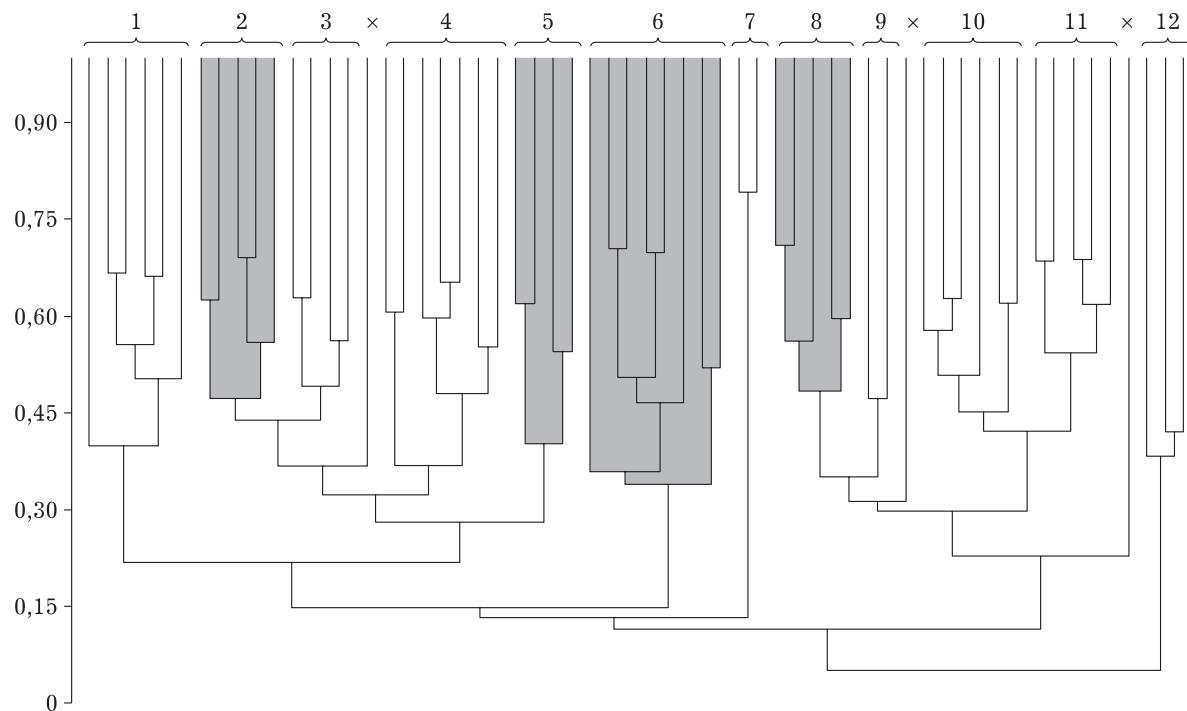


Рис. 3. Кластерный анализ (UPGMA, коэффициент Bray – Curtis). Типы сообществ: 1 – сухие зональные степи; 2, 5, 6, 8 – петрофитные сообщества (выделены серым); 3, 4 – настоящие степи; 7 – песчаные степи; 9, 10 – луговые степи; 11 – оstepненные луга; 12 – галофитные варианты степей. х – удалены из анализа

показывает, что на уровне ее разбиения на 5 кластеров хорошо интерпретируются крупные подразделения растительности: 1) настоящие степи, 2) петрофитные ценозы пустынного типа с доминированием ксерофитных полукустарничков, 3) песчаные степи, 4) луговые степи в совокупности с остеиненными лугами, 5) галофитная растительность. Сообщества каменистых местообитаний вошли в три ветви дендрограммы. Они полностью сформировали 2-й кластер, составили около половины 1-го кластера и меньшую часть 4-го кластера. На основании проведенной формализованной обработки выделено 4 крупных подразделения петрофитной растительности:

1. Пустынно-степные петрофитные сообщества с ведущей ролью ксерофитных полукустарничков (кластер 6).

2. Петрофитные варианты настоящих степей, данный тип может быть разбит на два подтипа:

– петрофитные варианты разнотравно-дерновиннозлаковых степей (кластер 2);

– петрофитные варианты богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степей (кластер 5).

3. Петрофитные варианты луговых степей (кластер 8).

Выделенные четыре подразделения хорошо интерпретируются с использованием выделенных групп дифференцирующих видов (табл. 2).

Пустынно-степные петрофитные сообщества (кластер 6) обладают наибольшим флористическим своеобразием и диагностируются многочисленной группой видов, среди которых преобладают облигатные петрофиты, многие из которых являются кальцефитами. В данный кластер среди прочих вошли и ценозы на меловых и мергелистых обнажениях, о чем свидетельствует высокая константность *Zygophyllum pinnatum*, *Seseli glabratum*, *Anthemis trotzkiana*, *Matthiola fragrans*, *Anabasis cretacea*. Данные ценозы следует рассматривать в составе отдельного типа растительности, так как ведущие роли принадлежат ксерофитным полукустарничкам и многолетним травам, но не дерновинным злакам. Об этом говорит список высокактивных видов (ранжирован по убыванию активности от 23 до 10): *Artemisia salsoloides*, *Agropyron desertorum*, *Scabiosa isetensis*, *Zygophyllum pinnatum*. В данном списке лишь *Agropyron desertorum* является дерно-

винным злаком, оптимум его произрастания приходится на подзону опустыненных степей. Подобные пустынно-степные петрофитные сообщества встречаются на юге Оренбургской области преимущественно в сухостепных ландшафтах Предуралья и Южного Урала (Приюжноуралье по А. А. Чибилёву [2011]).

Полукустарничково-дерновиннозлаковые петрофитные степи (кластер 2) диагностируются присутствием дифференциальных видов из групп 1 и 2. Шесть растений имеют активность выше 10: *Alyssum tortuosum*, *Artemisia salsoloides*, *Elytrigia pruinifera*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*. Заметная представленность дерновинных злаков позволяет в целом рассматривать данные сообщества в составе степного типа растительности. Высокая активность *Artemisia salsoloides* сближает их с пустынно-степными ценозами, но в то же время в их формирование более заметный вклад вносят общестепные растения, в том числе и петрофиты с широкой экологической амплитудой. Описываемые ценозы широко распространены в пределах степных ландшафтов и обычны в лесостепи Предуралья, где встречаются по каменистым склонам световых экспозиций.

Разнотравно-дерновиннозлаковые петрофитные степи (кластер 5) заметно отличаются от вышеописанных сообществ. Их более мезофитный характер отражается составом дифференцирующих видов: растения из группы 1 в них практически отсутствуют, а представители группы 2 редки. Основу флористического состава формируют степные петрофиты из групп 3 и 4. Растения с активностью более 10 подчеркивают принадлежность к степному типу растительности: *Helictotrichon desertorum*, *Festuca valesiaca*, *Veronica spicata*, *Poa transbaicalica*, *Alyssum tortuosum*, *Centaurea sibirica*. Об этом свидетельствует и значительная представленность в данных ценозах ковылей – *Stipa zalesskii*, *S. pennata* и *S. capillata*. Разнотравно-дерновиннозлаковые петрофитные степи наиболее широко развиты в северной части степной зоны и в южных лесостепных районах, а также в островных лесостепях Среднего Урала. Нередко они встречаются и в нижней части лесного пояса Южного Урала, где занимают каменистые инсолируемые склоны.

Таблица 2
Встречаемость петрофитных видов в типах растительных сообществ*

Номер кластера	6	2	5	8
Число описаний	105	341	366	334
Группа 1 дифференцирующих видов				
<i>Artemisia salsoloides</i>	66	44	1	
<i>Astragalus tenuifolius</i>	44	23	1	
<i>Meniocus linifolius</i>	35	38	3	
<i>Echinops meyeri</i>	53	6		
<i>Zygophyllum pinnatum</i>	52	3		
<i>Seseli glabratum</i>	51	1	1	
<i>Anthemis trotzkiana</i>	48	1		1
<i>Centaurea marschalliana</i>	45	15	2	
<i>Hedysarum razoumovianum</i>	42	12		
<i>Matthiola fragrans</i>	35			
<i>Anabasis cretacea</i>	30			
<i>Psathyrostachys juncea</i>	30	3		1
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	29	15	1	
<i>Atraphaxis frutescens</i>	26	16		
<i>Sterigmostemum tomentosum</i>	24	9		
<i>Centaurea kasakorum</i>	23	10	1	
<i>Hedysarum argyrophyllum</i>	11	34	7	
Группа 2				
<i>Ephedra distachya</i>	31	57	6	1
<i>Elytrigia pruinifera</i>	7	55	2	
<i>Allium globosum</i>	20	46	14	1
<i>Centaurea turgaica</i>	15	45	20	2
<i>Thymus gubelinensis</i>	11	42	6	1
<i>Spiraea hypericifolia</i>	1	34	14	1
<i>Linaria uralensis</i>		28	1	
Группа 3				
<i>Allium rubens</i>	1	17	54	58
<i>Aster alpinus</i>		3	46	53
<i>Dianthus acicularis</i> s. l.	5	5	49	32
<i>Artemisia frigida</i>	1	2	45	25
<i>Clausia aprica</i>	1	15	30	11
<i>Sedum hybridum</i>		5	31	2
<i>Asperula petraea</i>	7	10	25	1
<i>Alyssum lenense</i>	2	10	23	2
<i>Silene klokovii</i>		1	4	58
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>			7	54
<i>Echinops ruthenicum</i>		1	14	44
Группа 4				
<i>Carex pediformis</i>	1	14	45	65
<i>Campanula sibirica</i>	1	9	38	63
<i>Centaurea sibirica</i>		5	54	60
<i>Artemisia commutata</i>		3	48	38
<i>Thymus punctulosus</i>			29	16
<i>Cerastium arvense</i>			52	2
<i>Silene repens</i>			25	2
<i>Thalictrum foetidum</i>		1	39	1
<i>Euphorbia gmelinii</i>			1	36
<i>Allium strictum</i>	1	3	9	31
<i>Polygala sibirica</i>		4	14	27
<i>Arenaria serpyllifolia</i>		2	16	22
<i>Pulsatilla uralensis</i>				22
Группа 5				
<i>Euphorbia seguieriana</i>	56	49	23	26
<i>Alyssum tortuosum</i>	41	60	66	4
<i>Scabiosa isetensis</i>	51	37	10	10
<i>Tanacetum kittaryanum</i>	8	38	48	4
<i>Scorzonera austriaca</i>	5	47	36	1
<i>Astragalus helmii</i>	3	41	10	3
<i>Koeleria sclerophylla</i>	12	17	41	6
<i>Orostachys spinosa</i>		13	26	1

* Приведены виды с встречаемостью более 20 % хотя бы в одном из типов.

Дерновиннозлаково-разнотравные петрофитные степи (кластер 8) близки к предыдущему типу, отличаясь от него присутствием ряда дифференцирующих видов из состава групп 3 и 4. Группа высокоактивных растений включает *Festuca valesiaca*, *Centaurea sibirica*, *Helictotrichon desertorum*, *Veronica spicata*, *Stipa pennata*, *Carex pediformis*, *Echinops ruthenicum*, *Aster alpinus*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Gypsophila altissima*, *Potentilla humifusa*, *Stipa capillata*. Данная группа наиболее многочисленная среди всех описываемых типов, что отражает полидоминантный характер ценозов и их видовое богатство. По своей экологии эти степи ближе всего к подтипу луговых степей и могут называться петрофитными луговыми степями. В своем распространении данный тип сообществ связан с лесостепными и лесными ландшафтами, во втором случае – исключительно с экстразональными местообитаниями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Петрофитная растительность Южного Урала и сопредельных территорий характеризуется высоким разнообразием. Этому способствует широкий географический ареал, охватывающий серию природных широтных зон – от степной до лесной, а также соответствующие им высотные пояса. Важную роль в формировании фитоценотического разнообразия растительности каменистых местообитаний играет градиент увлажнения почв – от 36 до 60 ступени. На этом градиенте закономерно изменяются состав и структура ценозов. С использованием формализованных методов анализа больших массивов данных возможно объединение петрофитных видов в группы, индицирующие различные уровни увлажнения, которые могут быть использованы при разработке единой системы классификации петрофитных сообществ, а также мер по сохранению разнообразия флоры и растительности каменистых местообитаний Южного Урала.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Республики Башкортостан. Уфа: Омская картогр. ф-ка, Роскартография, 2005. 420 с.
Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии расте-

- ний и животных. Урал. фил. АН СССР. Вып. 59. Свердловск, 1969. 207 с.
Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
Кадильников И. П. (ред.). Физико-географическое районирование Башкирской АССР // Уч. зап. БашГУ. Т. 16. Серия географическая. Уфа: Башкир. гос. ун-т, 1964. 191 с.
Климентьев А. И. Почвенно-географическое районирование Оренбургской области // Вопросы степеведения. Т. В. Оренбург: Ин-т степи УрО РАН, 2005. 148 с.
Князев М. С. Бобовые (Fabaceae Lindl.) Урала: видообразование, географическое распространение, историко-экологические свидетельства: дис... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2014. 607 с.
Королюк А. Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботан. исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–38.
Королюк А. Ю. Сообщества класса Festuco-Brometea на территории Западно-Сибирской равнины // Растильность России. 2014. № 25. С. 45–70.
Королюк А. Ю., Ямалов С. М. Экологические группы видов по отношению к увлажнению в дифференциации степей Западно-Сибирской равнины и Южного Урала // Сиб. экол. журн. 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.]
Куликов В. П. Конспект флоры Челябинской области (составистые растения). Екатеринбург – Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
Куликов П. В., Золотарева Н. В., Подгаевская Е. Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Гошицкий, 2013. 612 с.
Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 146 с.
Лебедева М. В., Ямалов С. М., Королюк А. Ю. Эколого-ценотические группы видов степей Башкирского Зауралья по отношению к ведущим экологическим факторам // Сиб. экол. журн. 2017. № 5. С. 529–538. [Lebedeva M. V., Yamalov S. M., Korolyuk A. Yu. Ecological cenotic groups of species in Bashkir Trans-Ural steppes in relation to key ecological factors // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N 5. P. 455–463.]
Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
Тептлина А. Ю., Лебедева М. В., Ямалов С. М. О некоторых сообществах петрофитных степей Среднего Урала // Растильность России. 2018. № 33. С. 92–106.
Чибильев А. А. Природное наследие Оренбургской области. Оренбург: Оренбург. кн. изд-во, 1996. 384 с.
Чибильев А. А. Урал: природное разнообразие и евроазиатская граница. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 160 с.
Чибильев А. А. Степная Евразия: региональный обзор природного разнообразия. М.; Оренбург: Ин-т степи РАН, 2016. 324 с.
Шакиров А. В. Физико-географическое районирование Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 617 с.
Ямалов С. М., Баянов А. В., Мартыненко В. Б., Мулдашев А. А., Широких П. С. Эндемичные ассоциа-

- ции петрофитных степей палеорифов Южного Урала // Растильность России. 2011. № 19. С. 117–126.
- Diekmann M., Lawesson J. S. Shifts in ecological behaviour of herbaceous forests along a transect from Northern Central to North Europe // *Folia Geobotanica*. 1999. Vol. 34. P. 127–141.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // *Scripta Geobotanica*. 1991. Vol. 18. P. 1–248.
- Fick S. E., Hijmans R. J. Worldclim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climatol.* 2017. Vol. 37. P. 4302–4315.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
- Hill M. O., Mountford J. O., Roy D. B., Bunce R. G. H. Ellenberg's indicator values for British plants. ECOFACT Vol. 2 Technical Annex. Huntingdon: Inst. of Terrestrial Ecology, 1999. 46 p.
- Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule. Zürich, 1977. Bd. 64. S. 1–208.
- Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // *J. Veg. Sci.* 2002. Vol. 13. P. 451–453.

Petrophytic vegetation patterns on moisture gradient in the Southern Urals and adjacent territories

A. Yu. KOROLYUK¹, S. M. YAMALOV², M. V. LEBEDEVA², N. V. ZOLOTAREVA³,
N. A. DULEPOVA¹, Ya. M. GOLOVANOV²

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

²*South-Ural Botanical Garden-Institute of UFRC RAS*
450080, Ufa, Mendelev str., 195/3
E-mail: lebedevamv@mail.ru

³*Institute of Plant and Animal Ecology of UB AS*
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: nvp@iiae.uran.ru

The Southern Urals is a unique region of Eurasia with high variety of flora and vegetation. Mountain relief predominates in the steppe and forest-steppe landscapes. Stony habitats and petrophytic vegetation are widespread here. It is characterized by a high diversity of flora and numerous endemic, rare and endangered plants. The dataset of 3,614 relevés of forb and shrub communities from the territory of the Southern Urals and adjacent regions was analyzed. Formalized methods of cluster analysis, assessment of moistening using ecological indices of plants, and definition of indicator species were used. Change patterns in petrophytic communities species composition along the moistening gradient were determined. It was found that with moisture increasing, the number and cover of petrophytic species in communities on rocky habitats decreases. On the contrary, the proportion of indifferent species is growing. Five groups of species indicating different gradient segments were determined. Based on the cluster analysis results, 4 large units of petrophytic vegetation were identified. Desert-steppe communities have the greatest floristic originality among vegetation on rocky habitats. In their diagnostic combination obligate petrophytes predominate, many of which grow on limestone outcrops. These communities are found in the south of Orenburg region mainly in the dry steppe landscapes of the Southern Urals. Dwarf semishrub-bunchgrass steppes are widespread within the steppe landscapes and are common in the forest-steppe of the Urals. Forbs-bunchgrass petrophytic steppes are widely represented in the northern part of the steppe zone and in the southern forest-steppe regions, as well as in the forest-steppe landscapes of the Middle Urals. Meadow petrophytic steppes are found in forest-steppe and forest landscapes.

Key words: petrophytic vegetation, steppes, indicator species, environmental factors, moisture, rocky habitats, Southern Urals.