

## МОЗАИЧНОСТЬ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ БРЕДИНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО ЗАКАЗНИКА

© 2018

**Назаренко Назар Николаевич**, доктор биологических наук,  
профессор кафедры химии, экологии и методики обучения химии  
**Перлов Евгений Дмитриевич**, студент естественно-технологического факультета  
*Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет*  
(г. Челябинск, Российская Федерация)

**Аннотация.** В статье с позиций теории иерархического континуума охарактеризована горизонтальная структура (мозаичность) степных травянистых экосистем Южного Урала на примере степных целинок Брединского государственного природного биологического заказника. Выделение многовидовых мозаик травостоя выполнялось методом блоков и главных компонент, а оценка выделенных разноуровневых мозаик – методами многомерной статистики: кластерного, дискриминантного анализа и неметрического многомерного шкалирования с использованием фитоиндикационных оценок степных биотопов. Установлено, что для степных травостоев заказника статистически достоверно выделяются два уровня мозаичности – парцеллярный (6,0 м) и ценотический (11,0 м). Наличие континуальности живого напочвенного покрова степных целинок подтверждается методами многомерной статистики. Определены микро- и мезофитохоры и установлены наиболее информативные виды степных мозаик, доказано, что их роль в формировании мозаик и доминирование зависят от уровня рассматриваемых степных экосистем. Идентифицируется нескольких разномасштабных факторов, определяющих формирование мозаик травостоя. Установлено, что в формировании степных парцелл ведущую роль играют ценотические факторы и факторы фиторазнообразия, а на ценотическом уровне формирование мозаик определяется также и абиотическими факторами. Ведущими абиотическими факторами формирования мозаичности степных травостоев Брединского государственного природного биологического заказника являются (по убыванию) режим кальция, азотный режим, кислотность почв, минерализованность почвенного раствора и почвенная аэрация.

**Ключевые слова:** иерархический континуум; горизонтальная структура; мозаичность; микросайты; парцеллы; ценозы; биотопы; фитохоры; абиотические факторы; ординация; фитоиндикация; степная растительность Южного Урала; Брединский государственный природный биологический заказник; Челябинская область.

### Введение

Современные тенденции в изучении мозаичности экосистем состоят в рассмотрении растительного покрова как непрерывного целого, сформированного совокупностью разномасштабных единиц [1–4], где фитоценоз является лишь одним из пространственных элементов [4–6]. Мозаичная организация растительности формируется под влиянием многих экологических факторов, которые по-разному влияют на формирование мозаик разного уровня [5–8]. Наименее изученными в настоящий момент являются мозаичность и ее факторы на уровне микросайт – биотоп [7], где формируется парцеллярная и ценотическая структура экосистем, определяющая характер их материально-энергетического обмена, естественное возобновление и сукцессионную динамику. Работы, посвященные изучению пространственного континуума экосистем, в России представлены преимущественно лесами [7; 9] и вторичным экосистемами на месте лесов [10], а пространственная структура степных экосистем, в том числе Южного Урала, несмотря на высокую флористическую изученность территории [11; 12], не изучена.

Степные экосистемы Южного Урала формируются в условиях климата с резко выраженной сезонностью и занимают около 40% территории Челябинской области (8 административных районов). В настоящее время большая часть степей области находится либо в стадии активного сельскохозяйственно-го использования (выращивание зерновых культур

или отгонное животноводство), либо перешло в залежную стадию. Сохранившиеся условно естественные степные экосистемы области расположены в особо охраняемых природных территориях разных типов (памятники природы, заказники, филиал Ильменского государственного заповедника УрО РАН – музей-заповедник «Аркаим»). Одним из таких ООПТ является Брединский государственный природный биологический заказник, который был организован с целью сохранения, воспроизводства и восстановления ценных в хозяйственном, научном и культурном отношении видов животного мира и обеспечения устойчивого состояния среды обитания охраняемых видов животного мира. В настоящий момент степные экосистемы занимают около 31% (146 353 га) территории заказника.

Задачей данной работы является изучение мозаичности растительности степных экосистем Южного Урала на примере травостоев целинок Брединского государственного природного биологического заказника (Брединский район Челябинской области).

### Методы исследований

Выделение объективных многовидовых мозаик степных травостоев выполнялось методом блоков и главных компонент [9; 13–15]. На участках заказника с ненарушенным травостоем было заложено 6 экологических профилей, в пределах каждого из которых выборочным методом закладывались 100-метровые трансекты, состоящие из непрерывных примыкающих площадок  $0,2 \times 0,2$  м. На каждой площадке от-

мечали присутствие видов сосудистых растений. В качестве учетной единицы выбирались парциальные побеги [16], особь – для моноцентрических видов и компактный клон – для плотнокустовых злаков [17].

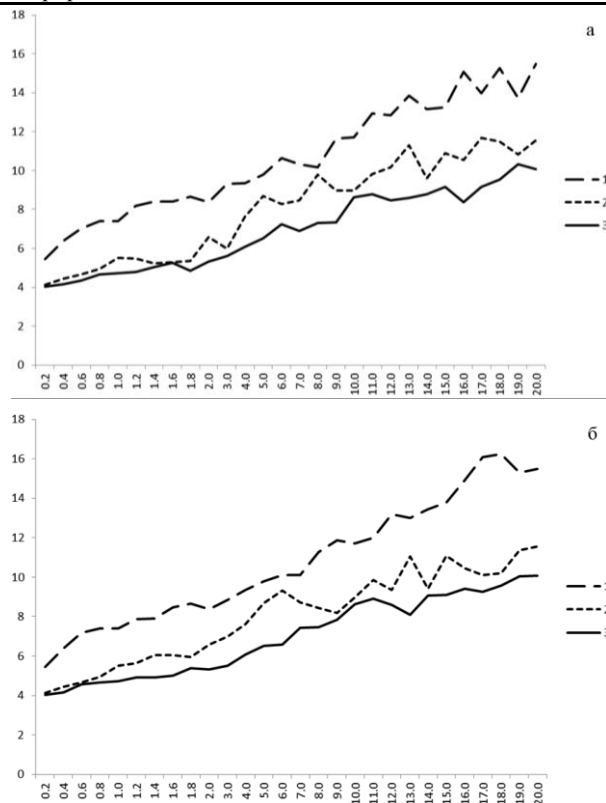
Для трансект формировалась база данных из неперекрывающихся блоков переменного размера в двух независимых противоположных направлениях. Шаг для объединения площадок в блоки был 0,2 см при размере блоков до 2 метров и 1,0 м – при размере блоков свыше 2 м. Расчет вклада первых трех осей главных компонент производился в пакте Statistica. Объективные размеры мозаик (уровни мозаичности) определялись по изменению вклада в суммарную дисперсию видов первых трех осей главных компонент по совместным «пикам» значений 1 и 2-ой, 1 и 3-й и 2 и 3-й осей. Кластеризация растительных группировок для уровней мозаичности выполнялся по матрице коэффициента Сёренсена-Чекановского с использованием бета-гибкой стратегии Ланса [18–21]. Проверка классификации и информативности видов выполнялась дискриминантным анализом [18; 20–22]. Оценка факторов распределения видов живого напочвенного покрова проводилась ординацией видов в пространстве осей главных компонент [9; 13; 14] и неметрического многомерного шкалирования (НМШ) [19; 20] с последующей интерпретацией выделенных осей [14; 23] с использованием коэффициента корреляции Кендалла и унифицированных фитоиндикационных шкал [24]. Перевод интервальных шкал в точечные для конкретных микросайтов выполнялся методом оценки реализованной экологической ниши видов [25].

#### Результаты исследований и их обсуждение

Оценка мозаичности степных целинок Брединского заказника (рис. 1) показала, что характер увеличения вклада осей главных компонент в суммарную дисперсию для обоих вариантов анализа очень близок.

Это указывает на действие равнозначных по влиянию на формируемые мозаики экологических факторов и отсутствие четкой дифференциации видов на эколого-ценотические группы. При этом, как видно из графиков, наблюдается увеличение вклада осей главных компонент в суммарную дисперсию, что маркирует наличие нескольких разномасштабных факторов, определяющих формирование мозаик травостоя. Для двух независимых разнонаправленных вариантов выделения блоков разного размера определяются три уровня мозаичности: в одном варианте (рис. 1: а) выделялись объективные мозаики для уровней 6,0, 11,0 и 13,0 м, а для второго (рис. 1: б) – 1,8, 6,0 и 11,0 м.

Таким образом, для степных экосистем заказника однозначно выделяется два уровня мозаичности, относимых к парцеллярному (6,0 м) и ценотическому (11,0 м). Наличие уровней микромозаик (1,8 м) и высокоуровневых ценотических мозаик (13,0 м) однозначно не подтверждаются. Следовательно, для изученных степных экосистем Брединского заказника доказано наличие иерархического континуума разномасштабных единиц двух уровней – парцеллярного и ценотического.



**Рисунок 1** – Вклад в суммарную дисперсию растительности осей главных компонент в зависимости от размера блока для степных экосистем Брединского заказника (по оси ординат – вклад оси, %, по оси абсцисс – размер блока, м.; 1, 2, 3 – номера осей)

Для характеристики выделенных разноуровневых мозаик указывается возможность использования разных наборов видов растений [4], а сами мозаики можно определять как «микрофитохоры» (6,0 м), и «мезофитохоры» (11,0 м), где первые соответствуют парцеллам, а последние – биотопу [7].

С целью классификации выделенных мозаик и определения фитохор был проведен кластерный анализ блоков двух масштабов. Кластеризация растительных группировок позволила выделить 7 групп мозаик для уровня 6,0 м и 5 групп мозаик – для 11,0 метров. Оценка классификации дискриминантным анализом показала точность классификации по показателям фиторазнообразия для микрофитохор (6,0 м) – 94% и мезофитохор (11,0 м) – 100%. При этом на разных уровнях мозаичности наблюдался различный вклад видов сосудистых растений в дискриминацию мозаик и, соответственно, разная информативность видов, определяющих фитоценохоры (табл. 1).

На парцеллярном уровне наблюдается 19 статистически значимых информативных видов сосудистых растений, а на ценотическом – 18. При этом для парцелл наибольший вклад в дискриминацию растительного покрова вносит вегетативно подвижный *Elytrigia repens* и два сорно-степных вида *Linaria vulgaris* и *Sonchus arvensis*, а абсолютный доминант *Festuca valesiaca* является менее информативным. На ценотическом уровне информативность видов резко меняется – часть видов, определяющих парцеллярные мозаики, становятся неинформативными (в том числе и *Sonchus arvensis*), с другой стороны, некоторые виды (например, полыни) начинают играть значимую роль в формировании ценотических мозаик.

**Таблица 1** – Информативность значимых видов фитоценохор степных экосистем Брединского заказника

№	Вид	6,0 м			11,0 м		
		Лямбда Уилкса	Частная лямбда	F-удаленное	Лямбда Уилкса	Частная лямбда	F-удаленное
1	<i>Festuca valesiaca</i> Gaud.	<b>0,005</b>	<b>0,85</b>	<b>4,67</b>	<b>0,003</b>	<b>0,59</b>	<b>14,50</b>
2	<i>Plantago media</i> L.	0,005	0,93	1,99	<b>0,002</b>	<b>0,88</b>	<b>2,76</b>
3	<i>Artemisia sericea</i> Web	<b>0,005</b>	<b>0,89</b>	<b>3,35</b>	<b>0,002</b>	<b>0,70</b>	<b>8,88</b>
4	<i>Achillea setacea</i> Waldst. et Kit.	<b>0,005</b>	<b>0,82</b>	<b>5,71</b>	0,002	0,98	0,47
5	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,85</b>	<b>4,58</b>	0,002	0,97	0,52
6	<i>Artemisia vulgaris</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,83</b>	<b>5,38</b>	<b>0,002</b>	<b>0,75</b>	<b>7,01</b>
7	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	<b>0,005</b>	<b>0,89</b>	<b>3,14</b>	<b>0,002</b>	<b>0,68</b>	<b>9,72</b>
8	<i>Atriplex tatarica</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,89</b>	<b>3,29</b>	<b>0,002</b>	<b>0,82</b>	<b>4,41</b>
9	<i>Medicago sativa</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,85</b>	<b>4,62</b>	0,002	0,95	1,11
10	<i>Alchemilla xanthochlora</i> Rothm.	0,004	0,98	0,51	<b>0,002</b>	<b>0,83</b>	<b>4,07</b>
11	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	<b>0,007</b>	<b>0,59</b>	<b>18,68</b>	<b>0,002</b>	<b>0,86</b>	<b>3,45</b>
12	<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	0,005	0,95	1,34	0,002	0,97	0,73
13	<i>Aethusa cynapium</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,86</b>	<b>4,22</b>	<b>0,002</b>	<b>0,69</b>	<b>9,42</b>
14	<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	0,005	0,96	1,16	0,002	0,90	2,20
15	<i>Aster amellus</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,90</b>	<b>2,82</b>	0,002	0,96	0,79
16	<i>Euphorbia seguierana</i> Neck.	<b>0,005</b>	<b>0,91</b>	<b>2,70</b>	0,002	0,96	0,84
17	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	<b>0,013</b>	<b>0,33</b>	<b>52,56</b>	<b>0,004</b>	<b>0,39</b>	<b>32,09</b>
18	<i>Galium verum</i> L.	0,005	0,95	1,44	0,002	0,96	0,85
19	<i>Salvia stepposa</i> Shost.	0,005	0,96	1,01	<b>0,002</b>	<b>0,69</b>	<b>9,13</b>
20	<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit	<b>0,005</b>	<b>0,90</b>	<b>2,79</b>	0,002	0,92	1,80
21	<i>Verbascum thapsus</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,89</b>	<b>3,41</b>	<b>0,002</b>	<b>0,88</b>	<b>2,78</b>
22	<i>Sonchus arvensis</i> L.	<b>0,006</b>	<b>0,78</b>	<b>7,22</b>	0,002	0,96	0,77
23	<i>Trifolium pratense</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,84</b>	<b>5,20</b>	<b>0,003</b>	<b>0,59</b>	<b>14,44</b>
24	<i>Lepidium ruderales</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,88</b>	<b>3,50</b>	<b>0,002</b>	<b>0,88</b>	<b>2,90</b>
25	<i>Crepis tectorum</i> L.	0,005	0,93	2,05	<b>0,002</b>	<b>0,83</b>	<b>4,13</b>
26	<i>Artemisia commutata</i> Bess	0,005	0,94	1,79	<b>0,002</b>	<b>0,66</b>	<b>10,51</b>
27	<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	0,005	0,94	1,68	0,002	0,94	1,27
28	<i>Melampyrum cristatum</i> L.	<b>0,005</b>	<b>0,86</b>	<b>4,12</b>	<b>0,002</b>	<b>0,82</b>	<b>4,49</b>
29	<i>Artemisia absinthium</i> L.	0,005	0,94	1,78	<b>0,002</b>	<b>0,69</b>	<b>9,12</b>

Примечание. Полужирным выделены статистически значимые показатели.

По численности и встречаемости значимых видов выделенные парцеллы можно идентифицировать как следующие микрофитоценохоры (нумерация дана по результатам кластерного анализа):

1. Пырейно-полынно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Artemisia sericea*) антропогенно трансформированные с активным участием *Achillea setacea* и *Sonchus arvensis*.

2. Льянко-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Linaria vulgaris*) с активным участием *Achillea setacea*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*.

3, 6. Пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens*) – две микрофитоценохоры, отличающиеся численностью и встречаемостью пырея.

4, 7. Вьюнково-пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Convolvulus arvensis*) – две микрофитоценохоры, отличающиеся численностью и встречаемостью вьюнка.

5. Полынно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Artemisia vulgaris*).

Ординация микрофитоценохор по результатам численности и встречаемости значимых видов в пространстве первых двух дискриминантных функций (рис. 2) показывает, что видовой специфичностью и фиторазнообразием четко отличается льянко-овсяницевая парцелла (2 кластер), характеризующаяся наибольшим фиторазнообразием и большим числом доминант и содоминант. Также видовой специфич-

ностью и фиторазнообразием отличается вьюнково-пырейно-овсяницевая парцелла (7 кластер), характеризующаяся высоким фиторазнообразием, но небольшим количеством доминантных и содоминантных видов. Остальные парцеллы образуют в пространстве факторов фиторазнообразия гомогенную группу.

На ценотическом уровне по встречаемости значимых видов определяются следующие мезофитоценохоры (нумерация по результатам кластерного анализа):

1. Многовидовые пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens*).

2. Вьюнково-пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Convolvulus arvensis*).

3. Льянко-пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Linaria vulgaris*).

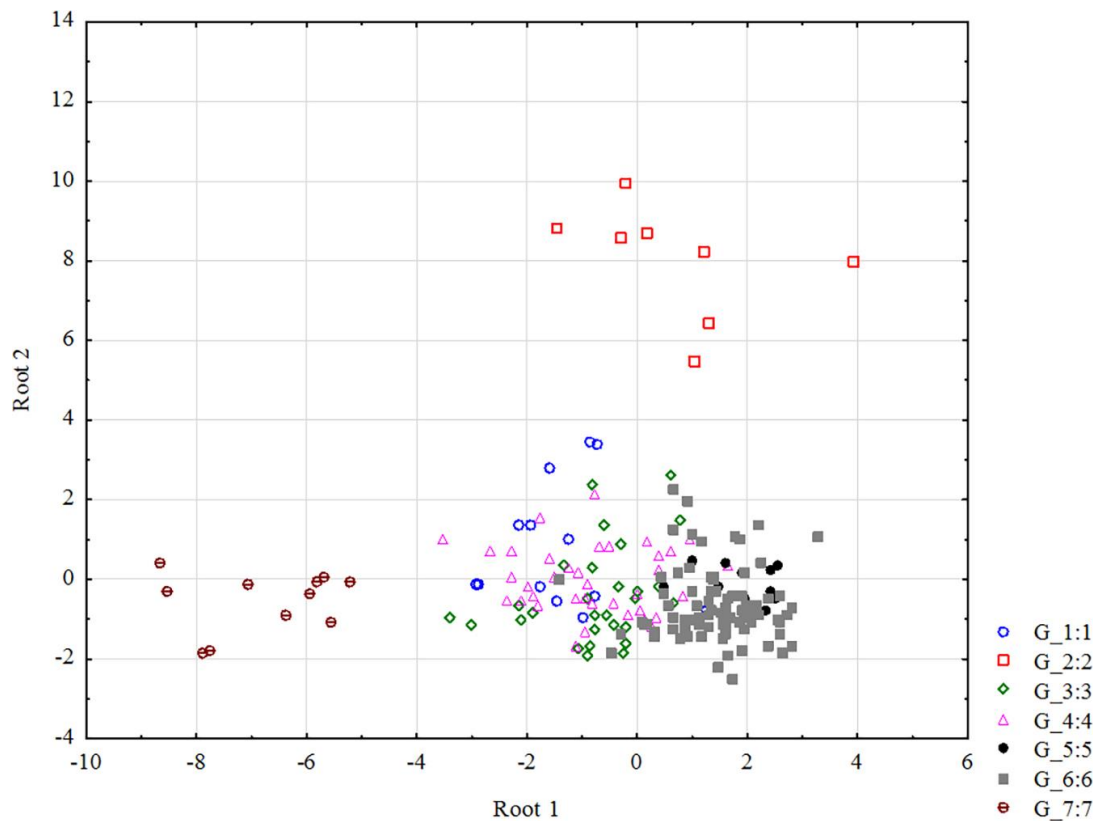
4. Полынно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Artemisia vulgaris*).

5. Вейниково-пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Calamagrostis epigeios*).

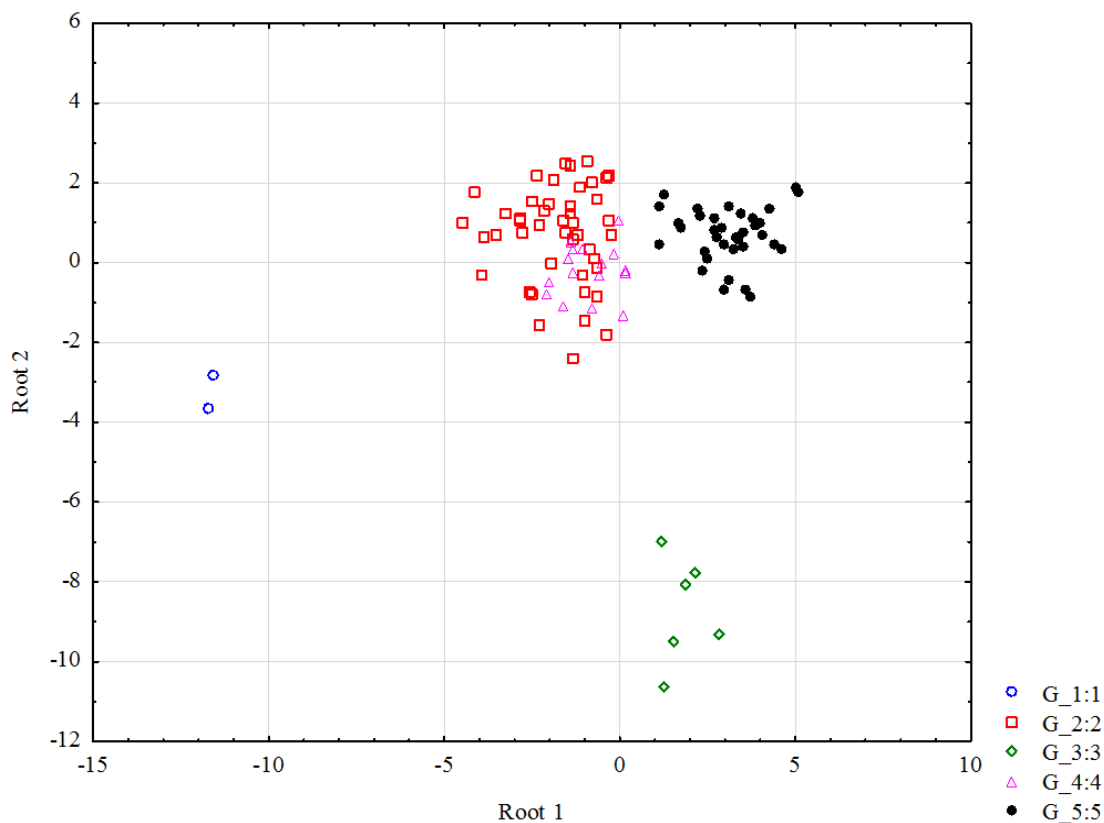
Как видно из результатов кластеризации, четыре типа ценотических мозаик формируются различными комбинациями имеющихся парцеллярных мозаик размером 6,0 м. При этом на ценотическом уровне определяются группировки, нехарактерные для парцеллярного уровня с новым содоминантом (вейник наземный), занимающим подчиненное положение на уровне парцелл. Таким образом, степные экосистемы

представляют собой иерархический континуум разноразмерных мозаик, при этом на разных уровнях одни и те же виды могут играть разную роль – как доминант или содоминант, так и ценотически мало-значимых.

Ординация мезофитоценозов по результатам численности и встречаемости значимых видов в пространстве первых двух дискриминантных функций показывает принципиальные отличия этого уровня от парцеллярного (рис. 3).



**Рисунок 2** – Ординация микрофитоценозов (6,0 м) в пространстве показателей флоразнообразия (Root1 и Root2 – дискриминантные функции)



**Рисунок 3** – Ординация мезофитоценозов (11,0 м) в пространстве показателей флоразнообразия (Root1 и Root2 – дискриминантные функции)

Так, большинство фитоценозов четко различаются по показателям видовой специфичности и фитоценоза, формируя в пространстве этих показателей четкие непересекающиеся группы. Исключение составляют ценозы вьюнково-пырейно-овсянищевые (2 кластер) и полынно-овсянищевые (4 кластер), характеризующиеся сходным видовым составом и показателями фитоценоза, а отличающиеся только содоминантными видами.

Таким образом, с увеличением размера мозаик наблюдается изменение их видового состава и фитоценоза и перераспределение этих показателей. Выделение доминантных и содоминантных видов зачастую зависит от масштаба описания мозаик, при этом наблюдается смена доминант при увеличении размеров изучаемых мозаик. Для степных экосистем заказника на ценоценозном уровне характерны сравнительно устойчивые ценоценозы, более устойчивая структура доминирования и меньшая континуальность, чем для парцеллярного. Большая часть доминантных и содоминантных видов являются информативными для всех уровней мозаичности, и только отдельные виды меняют характер доминирования при переходе от парцеллярного уровня на ценоценозский.

Особый интерес представляет экологическая индивидуальность выделенных мозаик, а также экологические факторы, определяющие обособление мозаик различного уровня. В геоботанике существует два подхода при ординации сообществ [18]. При так называемом R-анализе используется матрица величин признака в факторном пространстве объектов (описаний), а при Q-анализе – матрица показателей объектов (описаний) в факторном пространстве признаков.

Первый алгоритм был реализован на основе ординации видов и определения градиентов их распределения в блоках разного размера методом главных компонент. В качестве координат использованы положения видов в пространстве фитоиндикационных шкал, оцененные методом определения реализованной экологической ниши. Поскольку методика предполагает выделения трех ведущих осей главных компонент (они же – оси ординации), то идентифицировались три группы ведущих факторов.

Оценка главных компонент на различных уровнях мозаичности показала, что ведущими факторами распределения видов в парцеллах являются уменьшение в верхних горизонтах почвы содержания азота, увеличение содержания кальция, а также увеличение солевого режима (минерализованности почвенного раствора) – табл. 2.

**Таблица 2** – Идентификация ведущих факторов распределения видов Брединского биологического заказника на разных уровнях мозаичности (метод главных компонент)

Оси	Почвенное увлажнение (hd)	Переменность увлажнения (fh)	Кислотность почв (tc)	Солевой режим (sl)	Режим кальция (Ca)	Азотный режим (nt)	Почвенная аэрация (ae)
Мозаики 6,0 м (вариант а)							
1	-0,22	0,08	0,06	0,11	0,10	<b>-0,30</b>	-0,10
2	0,17	-0,03	-0,20	-0,19	-0,03	0,09	0,25
3	0,13	-0,25	-0,06	0,00	0,19	0,13	0,11
Мозаики 6,0 м (вариант б)							
1	0,05	-0,19	0,12	0,02	<b>0,31</b>	0,11	0,01
2	-0,05	0,18	0,06	<b>0,28</b>	0,11	0,02	0,02
3	-0,12	-0,16	-0,05	-0,04	0,11	-0,15	0,08
Мозаики 11,0 м (вариант а)							
1	-0,01	-0,07	0,09	0,00	<b>0,32</b>	0,06	-0,11
2	-0,20	0,11	0,06	0,18	0,14	-0,23	-0,13
3	0,22	-0,06	-0,19	-0,07	-0,09	0,10	0,20
Мозаики 11,0 м (вариант б)							
1	-0,12	0,19	-0,06	0,20	0,02	-0,11	-0,01
2	0,10	-0,15	0,06	-0,05	<b>0,26</b>	0,19	0,04
3	0,25	-0,13	-0,16	-0,09	-0,20	0,23	<b>0,27</b>

*Примечание.* Полужирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла.

Режим кальция определяется как ведущий для видов на всех уровнях мозаичности в большинстве вариантов исследования. Азотный режим, минерализованность почвенного раствора и почвенная аэрация играют роль в распределении видов в мозаиках степных травостоев отдельных фитоценозов. С другой стороны, выявляются недостатки использования R-подхода и метода главных компонент, поскольку часть осей в подавляющем большинстве случаев наиболее сильно коррелируют именно с вышеуказанными факторами, но корреляция статистически не значима.

Второй алгоритм представлял собой ординацию блоков разного размера с определением градиентов распределения самих фитоценозов в пространстве экологических факторов. Реализация Q-подхода проходила в несколько этапов. На первом этапе на основе скорректированного методом определения реализованной экологической ниши положения видов в

факторном пространстве выполнялась фитоиндикация мозаик по ведущим экологическим факторам (методом среднего балла). На втором этапе выполнялась ординация мозаик методом неметрического многомерного шкалирования (НМШ). На третьем этапе выполнялась идентификация осей многомерного шкалирования и проверка экологической индивидуальности мозаик по показателям фитоиндикации дискриминантным анализом.

Фитоиндикация мозаик показала, что величины ведущих экологических факторов на всех уровнях мозаичности сходны и слабо варьируют (табл. 3). Следовательно, экологические условия степных местообитаний заказника однородны без экстремальных проявлений ведущих экологических факторов.

Ординация мозаик разного уровня неметрическим многомерным шкалированием по показателю

стресса позволила выделить три ведущие оси НМШ для парцелл и ценозов. Следовательно, на всех уровнях мозаичности выделяются три группы ценотических факторов, определяющих распределение мозаик в степных экосистемах. Как видно из показателей

корреляции осей НМШ с величинами абиотических факторов (табл. 4), ординация мозаик, в отличие от ординации видов, характеризуется более сложной факторной структурой.

**Таблица 3** – Фитоиндикация биотопов Брединского биологического заказника на разных уровнях мозаичности, баллы

Показатель	Почвенное увлажнение (hd)	Переменность увлажнения (fh)	Кислотность почв (rc)	Солевой режим (sl)	Режим кальция (Ca)	Азотный режим (nt)	Почвенная аэрация (ae)	Терморегим (tm)	Омбродрегим (om)	Континентальность (Kn)	Криорежим (Cr)	Освещенность (lc)
Среднее	7,8	7,0	8,4	9,3	7,6	4,8	5,6	9,3	9,8	11,0	7,5	7,9
Медиана	7,8	7,0	8,4	9,3	7,6	4,8	5,6	9,3	9,8	11,0	7,5	7,9
Мода	7,7	7,1	8,4	9,2	7,5	4,8	5,6	9,3	9,8	11,1	7,5	7,9
Минимум	7,6	6,9	8,4	9,1	7,5	4,7	5,5	9,2	9,7	10,8	7,4	7,9
Максимум	8,1	7,1	8,5	9,4	7,8	5,0	5,6	9,3	9,9	11,2	7,6	7,9

**Таблица 4** – Идентификация ведущих факторов ординации мозаик Брединского биологического заказника (неметрическое многомерное шкалирование)

Ось	Почвенное увлажнение (hd)	Переменность увлажнения (fh)	Кислотность почв (rc)	Солевой режим (sl)	Режим кальция (Ca)	Азотный режим (nt)	Почвенная аэрация (ae)
Мозаики 6,0 м							
NMS1	<b>0,21</b>	<b>-0,11</b>	-0,04	-0,05	<b>0,31</b>	<b>0,21</b>	-0,02
NMS2	<b>0,44</b>	<b>-0,41</b>	<b>0,18</b>	0,09	<b>0,52</b>	<b>0,57</b>	<b>0,24</b>
NMS3	0,02	0,02	<b>-0,24</b>	<b>-0,15</b>	0,01	<b>-0,13</b>	<b>0,10</b>
Мозаики 11,0 м							
NMS1	<b>-0,17</b>	0,08	<b>0,22</b>	<b>0,16</b>	<b>-0,30</b>	-0,06	0,02
NMS2	<b>-0,30</b>	<b>0,25</b>	<b>-0,17</b>	0,01	<b>-0,39</b>	<b>-0,44</b>	0,07
NMS3	<b>-0,42</b>	<b>0,26</b>	-0,01	0,05	<b>-0,40</b>	<b>-0,39</b>	<b>-0,38</b>

*Примечание.* Полу жирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла.

Во-первых, на парцеллярном уровне структура растительных сообществ по первым двум ведущим комплексным факторам определяется сходными абиотическими факторами – рост почвенного увлажнения и уменьшение его колебаний при росте в верхних почвенных горизонтах содержания кальция и азота. Кислотный режим и режим почвенной аэрации, как и уменьшение минерализованности почвенного раствора, в формировании парцеллярной структуры степных сообществ играют подчиненную роль (2 ось НМШ и отрицательная корреляция по 3 оси НМШ).

Во-вторых, на ценотическом уровне при сохранении роли тех же экологических факторов их значимость меняется. Ведущую роль в формировании ценотической структуры сообществ играют снижение почвенного увлажнения (нарастание сухости), кислотный режим (уменьшение кислотности и нарастание щелочности), рост минерализованности почвенного раствора и уменьшение режима кальция. Второй комплексный фактор формирования ценотической структуры сообществ обратный 2 оси НМШ для парцеллярного уровня, а третий – 1 оси НМШ парцеллярного уровня.

При этом фитоценохоры, выделенные кластерным анализом, характеризуются определенной экологической специфичностью. Так, точность классификации микрофитоценохор в пространстве ведущих экологических факторов на парцеллярном уровне в среднем составила 83%, а мезофитоценохор на ценотическом уровне – 95%. Так же, как и для видов, на

разных уровнях мозаичности наблюдался различный вклад факторов в дискриминацию мозаик. На парцеллярном уровне ведущими являются ценотические факторы ординации мозаик (первые три оси НМШ), а также показатели режима кальция и переменности почвенного увлажнения. На ценотическом уровне ведущую роль играет 2 ось НМШ, а также режим кальция, почвенного увлажнения и переменность почвенного увлажнения.

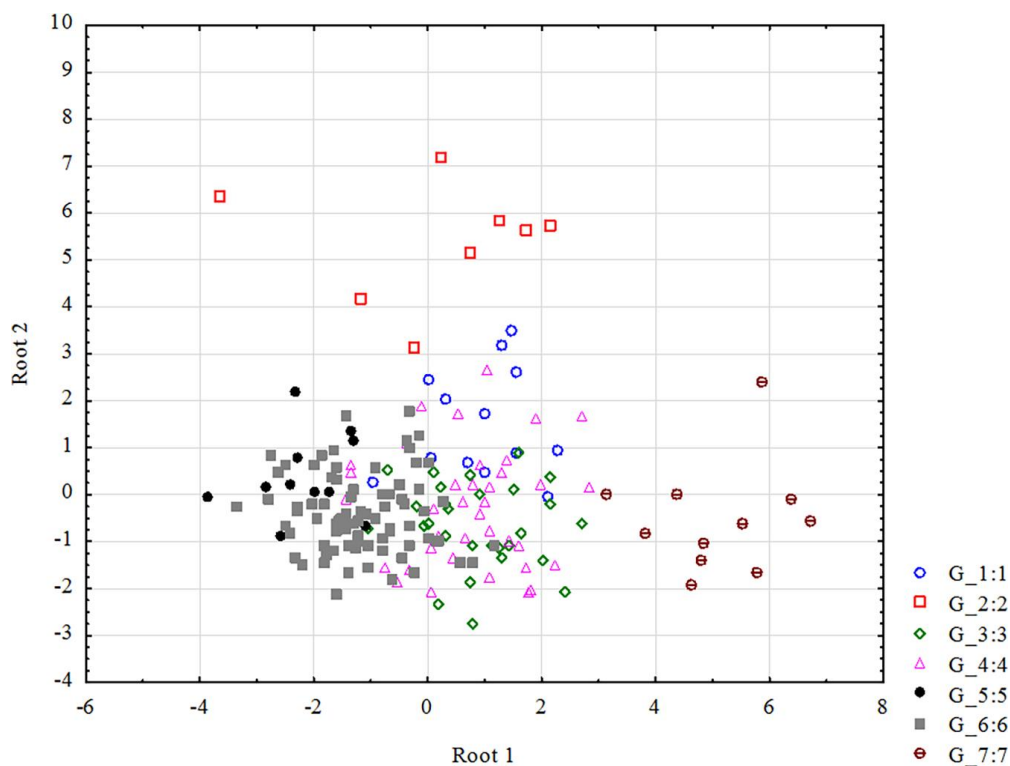
Следовательно, при влиянии в целом сходных экологических факторов на формирование структуры степных сообществ, на разных уровнях мозаичности меняется их роль. Выделяются факторы, влияющие преимущественно на парцеллярном уровне, и факторы, влияющие преимущественно на ценотическом. Кроме того, характер влияния факторов и их направленность также меняются (в том числе на полярно противоположные) в зависимости от уровня формирования мозаик травостоя. Таким образом, экология растительных сообществ зависит от уровня формирования пространственных мозаик и формирует иерархический континуум в пространстве ведущих экологических факторов.

Ординация микрофитоценохор в пространстве эколого-ценотических факторов (рис. 4) показывает «облачный» характер смены растительных сообществ вдоль экологических градиентов без четкой идентификации рядов эколого-ценотического замещения. Экологической специфичностью, как и по показателям фиторазнообразия, характеризуются льянково-овсянищевая парцелла (2 кластер) с наиболее слож-

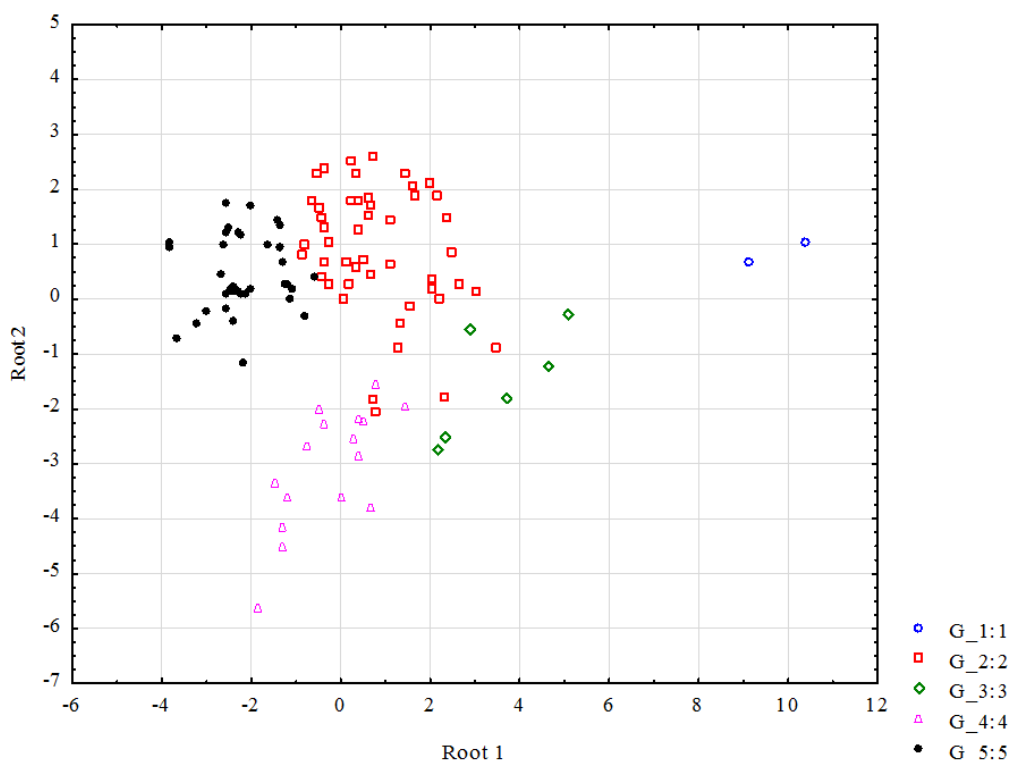
ными ценотическими связями между видами и наибольшими показателями режима кальция, а также выюнково-пырейно-овсянищевая парцелла (7 кластер), для которой определяются наибольшие показатели режима почвенного увлажнения и наименьшие величины режима переменности почвенного увлажнения.

Ординация мезофитоценозов (рис. 5) в эколого-ценотическом пространстве принципиально отличается от ординации парцелл. Выделяется ряд эколого-

ценотического замещения от полынно-овсянищевых через льяново-пырейно-овсянищевые к многовидовым пырейно-овсянищевым ценозам. Ряд определяется ростом величин почвенного увлажнения и ростом почвенного азота. Также выделяются два эколого-ценотически специфических сообщества: вейниково-пырейно-овсянищевое и выюнково-пырейно-овсянищевое, формирующие менее выраженный ряд замещения, прежде всего по ценотической структуре.



**Рисунок 4** – Ординация микрофитоценозов (6,0 м) в эколого-ценотическом пространстве (Root1 и Root2 – дискриминантные функции)



**Рисунок 5** – Ординация мезофитоценозов (11,0 м) в эколого-ценотическом пространстве (Root1 и Root2 – дискриминантные функции)

Таким образом, если в формировании степных парцелл преимущественную роль играют ценотические факторы и факторы фиторазнообразия, а экологическая уникальность играет подчиненную роль, то на ценотическом уровне формирование мозаик определяется не только ценотическими связями в растительных сообществах, но и влиянием абиотических факторов.

#### Выводы

Наличие иерархического континуума для степных экосистем Брединского государственного природного биологического заказника подтверждается методами многомерной статистики. Степные экосистемы заказника представляют собой иерархический континуум разномасштабных единиц двух уровней – парцеллярного (6,0 м) и ценотического (11,0 м).

На разных уровнях мозаичности степных сообществ идентифицируется различный вклад видов сосудистых растений в формировании многовидовых мозаик. С увеличением размера мозаик наблюдается изменение их видового состава и фиторазнообразия и перераспределение этих показателей. Структура доминирования и ценотической значимости видов меняется в зависимости от масштаба мозаичности – на разных уровнях одни и те же виды имеют различный ценотический вклад в формирование растительных сообществ, и наблюдается смена содоминант при увеличении размеров мозаик. На ценотическом уровне характерны сравнительно устойчивые фитоценозоны, более устойчивая структура доминирования и меньшая континуальность, чем для парцеллярного.

Экологические условия степных местообитаний Брединского государственного природного биологического заказника однородны без экстремальных проявлений ведущих экологических факторов.

Для степных экосистем Брединского государственного природного биологического заказника идентифицируется нескольких разномасштабных факторов, определяющих формирование мозаик травостоя. Выделяются факторы, влияющие преимущественно на парцеллярном уровне, и факторы, влияющие преимущественно на ценотическом. Также в зависимости от уровня формирования мозаик травостоя меняется характер влияния факторов и их направленность.

В формировании степных парцелл преимущественную роль играют ценотические факторы и факторы фиторазнообразия, а действие абиотических факторов играет подчиненную роль. На ценотическом уровне формирование мозаик определяется не только ценотическими связями в растительных сообществах, но и влиянием абиотических факторов.

Ведущими абиотическими факторами формирования мозаичности растительных сообществ и биотопов Брединского государственного природного биологического заказника являются режим кальция, азотный режим, кислотность почв, минерализованность почвенного раствора и почвенная аэрация. На разных уровнях мозаичности характер действия этих факторов меняется.

Устойчивые группы видов-индикаторов биотопов Брединского государственного природного биологического заказника не выделяются.

#### Список литературы:

1. Austin M.P., Smith T.M. A new model for the continuum concept // *Vegetatio*. 1989. Vol. 83, № 1–2. P. 35–47.

2. Collins S.L., Glenn S.M., Roberts D.W. The hierarchical continuum concept // *Journal of Vegetation Science*. 1993. Vol. 4, is. 2. P. 149–156.

3. O’Neil R.V., de Anders D.L., Waide J.B., Allen T.F.H. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1986. 153 p.

4. Van der Maarel E. Pattern and process in plant community: fifty years after A.S. Watt // *Journal of Vegetation Science*. 1996. Vol. 7, is. 1. P. 19–28.

5. Collins S.L., Glenn S.M., A hierarchical analysis of species abundance patterns in grassland vegetation // *American Naturalist*. 1990. № 135 (5). P. 633–648.

6. Martinez K.A., Gibson D.J., Middleton B.A. Core-satellite species hypothesis and native versus exotic species in secondary succession // *Plant Ecology*. 2015. № 216 (3). P. 419–427.

7. Заугольнова Л.Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-террасного заповедника) // *Ботанический журнал*. 1999. Т. 84, № 8. С. 42–56.

8. Заугольнова Л.Б., Истомина И.И., Тихонова Е.В. Анализ растительного покрова лесной катены в антропогенном ландшафте (на примере бассейна р. Жилетовки, Подольский район Московской области) // *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*. 2000. Т. 105, вып. 4. С. 42–52.

9. Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с.

10. Уланова Н.Г., Маслов А.А. Многомерный анализ горизонтальной структуры растительности вырубки // *Ботанический журнал*. 1989. Т. 74, № 9. С. 1316–1323.

11. Рязанова Л.В. Конспект флоры степного юга Челябинской области. Челябинск: ЧГПУ, 2006. 445 с.

12. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург–Миасс: Геотур, 2005. 537 с.

13. Маслов А.А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 1. Выделение осей // *Бюллетень МОИП. Отд. Биологический*. 1983. Т. 88, вып. 6. С. 73–79.

14. Маслов А.А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 2. Идентификация осей экологическими факторами // *Бюллетень МОИП. Отд. Биологический*. 1985. Т. 90, вып. 4. С. 107–117.

15. Xiaobing Dai, van der Maarel E. Transect-based patch size frequency analysis // *Journal of Vegetation Science*. 1997. Vol. 8, is. 6. P. 865–872.

16. Смирнова О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморфов // *Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура)*. М.: Наука, 1976. С. 72–80.

17. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.

18. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов / пер. с англ.; под ред. А.Н. Гельфана, Н.М. Новиковой, М.Б. Шадриной. М.: РАСХН, 1999. 306 с.

19. Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника Калужские засеки) // *Бюллетень МОИП. Отд. биологический*. 2002. Т. 107, вып. 1. С. 40–47.

20. Legendre L., Legendre P. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 1998. 853 p.



21. McCune B., Grace J.B. Analysis of Ecological Communities. MjM SoftWare Design, 2002. 300 p.
22. McLachlan G.J. Discriminant analysis and statistical pattern recognition. Wiley-Interscience: Hoboken, 2004. 580 p.
23. Persson S. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams // Journal of Ecology. 1981. Vol. 69, № 1. P. 71–84.

24. Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kiev: Phytosociocentre, 2011. 176 p.

25. Маслов А.А. К оценке параметров экологических ниш лесных растений при помощи индикационных шкал // Перспективы теории фитоценологии. Тарту: Изд. АН ЭССР, 1988. С. 105–110.

## PATTERNS IN GRASSLAND VEGETATION OF BREDINSKIY STATE NATURAL WILDLIFE PRESERVE

© 2018

**Nazarenko Nazar Nikolayevich**, doctor of biological sciences,  
professor of Chemistry, Ecology and Chemistry Methodology Department  
**Perlov Yevgeny Dmitrievich**, student of Natural Sciences and Technologies Faculty  
*South Ural State Humanitarian Pedagogical University (Chelyabinsk, Russian Federation)*

**Abstract.** The patterns (mosaicity) in grassland vegetation of Southern Ural for Bredinskiy state natural wildlife preserve example have been characterized by a hierarchical continuum concept theory. The multispecies patterns identification has been done by blocks and principal components methods and hierarchical patterns evaluation – by multivariate statistics (Cluster, Discriminant Analysis and Non-Metric Multidimensional Scaling) and biotopes phytoindication. It has been established that there are two patterns levels – parcels (6,0 m) and coenotics (11,0 m) in grassland vegetation. Thus, hierarchical continuum in steppe grassland vegetation of Southern Ural has been confirmed by multivariate statistics. Detected patterns have been classified and its phytochorologic unit has been identified. For patterns informative and dominant species have been also detected. It has been demonstrated that species dominance and its significance in patterns depend upon mosaicity levels. Some non-uniformly scaled ecological factors have been identified for patterns continuum. The principal significance for steppe grassland parcels matter coenotic and phytodiversity factors, for coenotics patterns forming matter abiotic factors too. For Bredinskiy state natural wildlife preserve principal abiotic factors steppe grassland patterns forming are (by decrease) soil calcium regime, soil nitrogen regime, soil acidity, soil mineralization and aeration.

**Keywords:** hierarchical continuum; mosaicity; patterns; microsites; parcels; coenosis; biotopes; phytochorologic units; abiotic factors; ordination; phytoindication; steppe grassland vegetation of South Ural; Bredinskiy state natural wildlife preserve; Chelyabinsk Region.

УДК 581.5

DOI 10.24411/2309-4370-2018-14116

Статья поступила в редакцию 25.09.2018

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *CYCLACHAENA XANTHIIFOLIA* (NUTT.) FRESEN. В ПОЛОСЕ ОТВОДА ЖЕЛЕЗНЫХ ДОРОГ

© 2018

**Никитин Николай Александрович**, аспирант кафедры биологии, экологии и методики обучения  
*Самарский государственный социально-педагогический университет (г. Самара, Российская Федерация)*

**Аннотация.** Пространственная структура популяций в условиях антропогенного воздействия является очень важным показателем, отражающим поведенческие паттерны вида как изменение структуры и агрегированности скоплений особей. Карантинные сорняки несут наибольшую опасность населению, поскольку чаще всего оказываются причиной поллинозов и значительного ухудшения качества жизни во время сезонных вспышек заболевания. Являясь объектом пристального внимания экологов, они должны быть исследованы в первую очередь методами анализа пространственной структуры их популяций. Железные дороги и полосы отвода считаются коридорами, по которым карантинные сорняки и другие чужеродные и инвазионные виды способны расселяться на новые территории. Пространственное поведение видов, образование агрегаций и больших скоплений либо равномерное расселение особей может раскрыть фундаментальные взаимосвязи между условиями антропогенного воздействия в пределах полосы отвода и пространственной структурой популяций. Исследования показали, что в пределах полосы отвода железных дорог перегона Кинель-Безенчук Куйбышевской железной дороги в пространственной структуре популяции *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. наблюдается групповое и равномерное распределение особей. Агрегация особей в скопления (групповое распространение) тяготеет к местам с наибольшей антропогенной нагрузкой, что подтверждается показателями ранговой корреляции.

**Ключевые слова:** железные дороги; полоса отвода железных дорог; индекс Одум; индекс Морисита; пространственная структура популяций; популяции; абсолютная плотность популяции; ранговая корреляция; *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.; антропогенный фактор; агрегации особей; пространственная гетерогенность; метод пробных площадок; коридоры расселения; инвазионные виды; чужеродные виды; карантинные сорняки.