

УДК 581.55

ОРДИНАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКИ СООБЩЕСТВ КЛАССА *FESTUCO-BROMETEA* В СЕВЕРНОЙ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТЯХ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

© 2011 Е.А. Аверина¹, В.Б. Мартыненко², П.С. Широких²

¹ГОУ ВПО «Брянский государственный университет имени акад. И.Г. Петровского», г. Брянск

²Институт биологии Уфимского научного центра РАН, г. Уфа

Поступила 10.06.2011

В статье приводятся результаты ординационного анализа ведущих факторов среды для сообществ класса *Festuco-Brometea* на территории северной и центральной частей Среднерусской возвышенности.

Ключевые слова: *Festuco-Brometea*, луговые степи, кальцефильные виды, непрямая ординация, Среднерусская возвышенность.

Степи входят в число экосистем, наиболее пострадавших от антропогенного воздействия. Тотальная распашка водоразделов в степной и лесостепной зонах привела к почти полному исчезновению целинных плакорных степей, которые в настоящее время на территории Среднерусской возвышенности сохранились только в заповедниках. За их пределами степные участки встречаются лишь в местах, не удобных для использования в качестве сельскохозяйственных угодий (обычно на склонах балок и речных долин). Однако в этих местах они, как правило, страдают от чрезмерной пастбищной нагрузки и находятся на разных стадиях пастбищной депрессии.

В целях разработки системы природоохранных мероприятий и оптимизации степного землепользования необходима полная инвентаризация сохранившихся степных экосистем, включающая детальную оценку состояния их биотического компонента. Она должна основываться на единой методологии, позволяющей сопоставлять результаты из разных регионов. В качестве стандартизированной методологической основы инвентаризации растительности среднерусских степей был выбран метод эколого-флористической классификации.

Анализ ведущих факторов среды, определяющих состав растительных сообществ – важная задача экологического анализа растительности. Однако, сложность ее решения часто связана с крайней трудоемкостью прямых измерений значений факторов среды. В этом случае наиболее целесообразно использовать методы непрямого ординации, которые позволяют устанавливать оси максимального варьирования растительности, оценивать их вклад в вариацию и интерпретировать их как ведущие комплексные градиенты среды.

Основу работы составляют 308 полных геоботанических описаний степной растительности. Классификация проведена по методике Браун-Бланке [4,8].

Для обработки материалов использовались программы TURBOVEG и MEGATAB [5]. Названия синтаксонов даны в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры [7]. Интерпретация взаимосвязи растительных сообществ с условиями среды осуществлялась с помощью непрямого ординации методом анализа соответствий с удалённым трендом (Detrended Correspondence Analysis – DCA), реализованным в пакете программ CANOCO 4.5 [6].

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Продромус степных сообществ северной и центральной частей Среднерусской возвышенности выглядит следующим образом:

КЛАСС *FESTUCO-BROMETEA* Br.-Bl. et R. Tx. in Br.-Bl. 1949

Порядок *Festucetalia valesiacaе* Br.-Bl. et R. Tx. ex Br.-Bl. 1949

Союз *Festucion valesiacaе* Klika 1931

Подсоюз *Achilleo setaceaе-Poenion angustifoliaе* Tkachenko et al. 1987

Acc. *Stipo tirsae-Bromopsietum ripariaе* (Redelsku-Ivan 1965) Averinova 2010

Acc. *Veronico incanaе-Inuletum ensifoliaе* Averinova 2010

Acc. *Gentiano cruciataе-Stipetum pennataе* Averinova 2010 prov.

Сообщество *Carex humilis-Poa angustifolia*

Сообщество *Stipa pulcherrima*

Сообщество *Stipa pennata*

Подсоюз *Bupleuro falcati-Gypsophilenion altissimae* Averinova 2005

Acc. *Asperulo cynanchicaе-Onobrychidietum arenariaе* Averinova 2005

Acc. *Achilleo collinaе-Astragaletum onobrychis* Averinova 2005

Acc. *Astero amelli-Potentilletum humifusae* Poluyanov 2009

Acc. *Gypsophilo altissimae-Stipetum capillataе* Poluyanov 2009

Acc. *Inulo ensifoliaе-Stipetum pennataе* Poluyanov 2007 prov.

Аверина Елена Александровна, канд. биол. наук, e-mail: elena_averi@mail.ru; Мартыненко Василий Борисович, докт. биол. наук, e-mail: vasmart@anrb.ru Широких Павел Сергеевич, канд. биол. наук, e-mail: shirpa@mail.ru

Асс. *Stachyo rectae–Echinopetum ruthenicum* Averinova 2010 prov.

Союз *Centaureo carbonatae–Koelerion talievii* Romaschenko et al. 1996

Асс. *Carici humilis–Thymetum calcareum* Poluyanov 2009

Союз *Festucion valesiacae* объединяет луговые степи Центральной и Восточной Европы, а также лесостепной зоны Западной Сибири. Диагностические виды: *Achillea setacea*, *Astragalus austriacus*, *A. onobrychis*, *Adonis vernalis*, *Campanula sibirica*, *Elytrigia intermedia*, *Euphorbia seguieriana*, *Festuca valesiaca* s.l., *Hypericum elegans*, *Onobrychis arenaria*, *Oxytropis pilosa*, *Salvia nutans*, *Scabiosa ochroleuca*, *Stipa dasyphylla*, *S. pulcherrima*, *S. tirsia*, *Thymus marschallianus*, *Veronica jacquinii*, *V. prostrata*, *V. spicata*. На территории исследованной части Среднерусской возвышенности союз представлен двумя подсоюзами.

Подсоюз *Achilleo setaceae–Poenion angustifoliae* объединяет флористически насыщенные луговые степи лесостепной зоны Русской равнины, связанные с хорошо развитыми чернозёмными почвами. В прошлом были очень широко распространены на плакорах, однако в настоящее время вне заповедников сохранились только на слабоэродированных склонах балок. Диагностические виды: *Achillea setacea*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago romanica*, *Poa angustifolia*. Травостой характеризуется высоким проективным покрытием и красочной сменой аспектов. На исследованной территории подсоюз представлен тремя ассоциациями и тремя безранговыми сообществами.

Подсоюз *Bupleuro falcati–Gypsophilenion altissimae* представляет кальцефитные варианты луговых степей. Диагностические виды: *Astragalus austriacus*, *Bupleurum falcatum*, *Euphorbia seguieriana*, *Gypsophila altissima*, *Helianthemum nummularium*, *Jurinea arachnoidea*, *Poa compressa*, *Polygala sibirica*, *Salvia verticillata*. Сообщества подсоюза распространены на склонах балок и речных долин преимущественно южной экспозиции с выходом на поверхность карбонатных пород. Характерной особенностью сообществ является сочетание кальцефильных видов с типичными степными растениями. Травостой, как правило, отличается разреженностью и небольшой высотой. Ареал подсоюза охватывает центральную и северную подзону лесостепи в пределах Среднерусской возвышенности [1]. На карбонатных склонах южной подзоны лесостепи подсоюз теряет свои позиции, замещаясь союзом *Centaureo carbonatae–Koelerion talievii*. На исследованной территории *Bupleuro–Gypsophilenion* представлен шестью ассоциациями.

В виде экстраординарных включений сообщества обоих подсоюзов встречаются в подзоне широколиственных лесов лесной зоны.

Союз *Centaureo carbonatae–Koelerion talievii* объединяет кальцефитные травяно-кустарничковые

сообщества (тимьянниковые степи) южных отрогов Среднерусской возвышенности и Донецкого кряжа, распространённые на склонах южных экспозиций со слабо развитым почвенным покровом и выходами на поверхность карбонатных пород [2]. Диагностические виды: *Allium ascalonicum*, *Centaurea carbonata*, *Koeleria talievii*, *Linum hirsutum*, *Onosma simplicissima*, *Potentilla obscura*, *Salvia nutans*, *Thalictrum minus*, *Vincetoxicum hirundinaria*. В пределах исследованной территории союз находится на северной границе ареала и представлен всего одной ассоциацией. Он занимает пограничное положение между степным классом *Festuco–Brometea* и классом *Helianthemo–Thymetea*, объединяющим специфические сообщества меловых обнажений степной зоны (тимьянники, иссопники). Ранее *Centaureo–Koelerion* относился к порядку *Thymo cretacei–Hyssopetalia cretacei* Didukh 1989 класса *Helianthemo–Thymetea*, а сейчас включен в порядок *Festucetalia valesiacae* [2, 3].

ОРДИНАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ИССЛЕДОВАННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Результаты не прямой ординации синтаксонов класса *Festuco–Brometea* показаны на рис. 1. Первая ось (собственное значение=0,315) интерпретирована как градиент каменистости субстрата. Правую часть в диапазоне значений от 1,5 до 2,5 занимают синтаксоны подсоюза *Achilleo–Poenion*, сообщества которых представляют собой типичные луговые степи на хорошо развитых чернозёмных почвах без выходов коренных карбонатных пород. При этом крайнее правое положение занимает ассоциация *Stipo–Bromopsietum*, объединяющая целинные степи на плакорах Центрально-Чернозёмного заповедника (Курская область), а также безранговое сообщество *Stipa pennata*, описанное на пологих прибалочных склонах в Орловской области. Центральную часть оси в диапазоне значений от 0,5 до 1,5 занимают синтаксоны подсоюза *Bupleuro–Gypsophilenion*. Они представляют кальцефитные варианты луговых степей, распространённые на склонах с эродированными почвами и обширными обнажениями карбонатных пород. Крайнее левое положение занимает союз *Centaureo–Koelerion*, представленный одной ассоциацией *Carici–Thymetum*. Сообщества союза приурочены к наиболее крутым и выпуклым участкам склонов с меловыми обнажениями и практически полностью смытой почвой.

Вторая ось (собственное значение=0,165), интерпретирована как фактор годовой амплитуды температуры воздуха, который является главной характеристикой континентальности климата. Этот показатель возрастает в северо-восточном направлении. Нижнюю часть оси в диапазоне от 0,0 до 0,5 занимают синтаксоны, распространённые в центральной части Курской области. В средней части (от 0,5 до 1,0) сосредоточены синтаксоны, тяго-

теющие к восточной половине Курской области. Верхнее положение на диаграмме занимают син-

таксоны из Орловской области и юго-восточной части Тульской области.

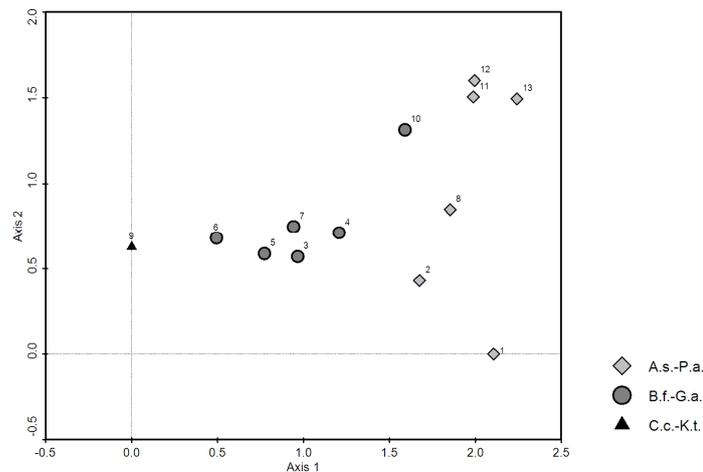


Рис. 1. Ординация синтаксонов класса *Festuco-Brometea* в пространстве первых двух осей максимального варьирования. Синтаксоны: A.s.-P.a. – *Achilleo-Poenion*, B.f.-G.a. – *Bupleuro-Gypsophilenion*, C.c.-K.t. – *Centaureo-Koelerion*, 1 – *Stipo-Bromopsietum*, 2 – *Veronico-Inuletum*, 3 – *Asperulo-Onobrychidietum*, 4 – *Achilleo-Astragaletum*, 5 – *Astero-Potentilletum*, 6 – *Gypsophilo-Stipetum*, 7 – *Inulo-Stipetum*, 8 – С-во *Carex-Poa*, 9 – *Carici-Thymetum*, 10 – *Stachyo-Echinopetum*, 11 – *Gentiano-Stipetum*, 12 – С-во *Stipa pulcherrima*, 13 – С-во *Stipa pennata*

На рис. 2 показаны результаты ординации сообществ подсоюза *Achilleo-Poenion*. Первая ось (собственное значение=0,516) интерпретирована как фактор годовой амплитуды температуры воздуха. Направление слева направо по оси совпадает с пространственным направлением на северо-

восток (от центральной части Курской области до юго-востока Тульской). Вдоль второй оси (собственное значение=0,210) сообщества распределяются по градиенту увлажнения (от более мезофитных в нижней части диаграммы до более ксерофитных в верхней).

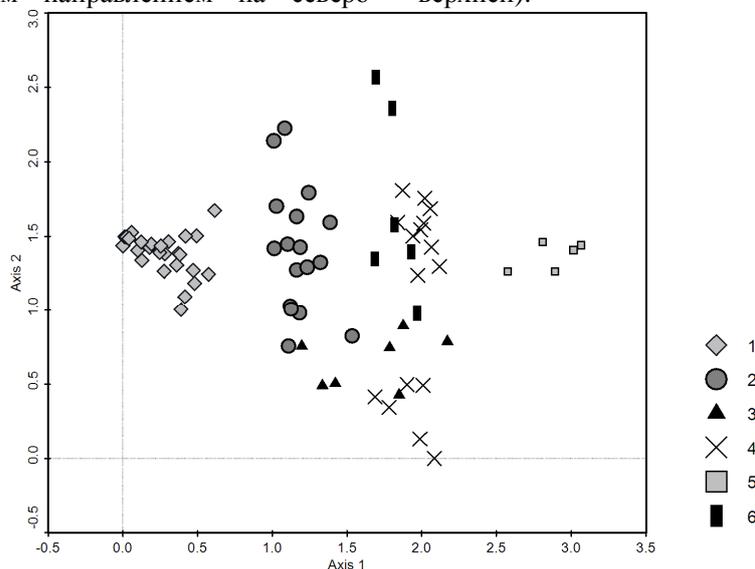


Рис. 2. Ординация сообществ подсоюза *Achilleo-Poenion* в пространстве первых двух осей максимального варьирования. Синтаксоны: 1 – *Stipo-Bromopsietum*, 2 – *Veronico-Inuletum*, 3 – С-во *Carex-Poa*, 4 – *Gentiano-Stipetum*, 5 – С-во *Stipa pulcherrima*, 6 – С-во *Stipa pennata*

На рис. 3 показаны результаты ординации сообществ подсоюза *Bupleuro-Gypsophilenion*. Первая ось (собственное значение=0,442) идентифицируется как градиент увлажнения. Крайнее левое положение на ней занимают наиболее мезофитные сообщества ассоциации *Achilleo-Astragaletum*, до-

ля степных видов в ценофлоре которой среди всех синтаксонов подсоюза минимальна. В крайней правой части сгруппированы самые ксерофитные сообщества ассоциации *Astero-Potentilletum*, практически лишённые луговых мезофитов. Вторая ось (собственное значение=0,330) интерпретируется

как континентальность климата, возрастающая с юго-запада на северо-восток. Нижнюю часть диаграммы занимают сообщества с юго-запада Кур-

ской области, а в крайнем верхнем положении находятся фитоценозы юго-востока Тульской области.

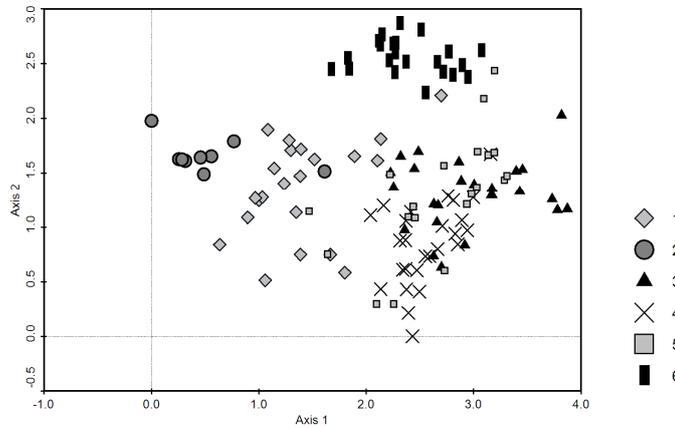


Рис. 3. Ординация сообществ подсоюза *Bupleuro-Gypsophilenion* в пространстве первых двух осей максимального варьирования. Синтаксоны: 1 – *Asperulo-Onobrychidietum*, 2 – *Achilleo-Astragaletum*, 3 – *Astero-Potentilletum*, 4 – *Gypsophilo-Stipetum*, 5 – *Inulo-Stipetum*, 6 – *Stachyo-Echinopetum*

Союз *Centaureo-Koelerion* представлен всего одной ассоциацией с двумя субассоциациями (рис. 4). Вдоль первой оси (собственное значение=0,412) сообщества союза распределяются по градиенту увлажнения. Более ксерофитные сообщества субассоциации *C.h.-T.c. typicum* занимают левую часть диаграммы в диапазоне значений от 0,0 до 1,0. Сообщества субассоциации *C.h.-T.c. androsacetosum koso-poljanskii* имеют более широкую экологическую амплитуду по увлажнению (распространены в диапазоне от 0,5 до 3,0), но в целом более мезофит-

ны. Вторая ось (собственное значение=0,266) интерпретируется как каменистость субстрата. В нижней части располагаются сообщества, приуроченные к меловым обнажениям без почвенного покрова. Верхнее положение на оси занимают фитоценозы менее эродированных участков склонов с некоторым количеством карбонатного чернозёма. В их составе несколько уменьшается представленность облигатных кальцефилов и возрастает доля степных видов.

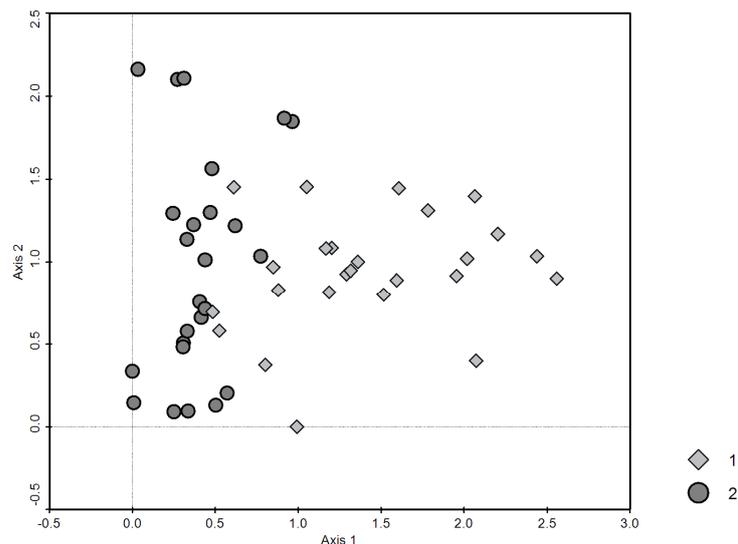


Рис. 4. Ординация сообществ союза *Centaureo-Koelerion* в пространстве первых двух осей максимального варьирования. Синтаксоны: 1 – *C.h.-T.c. androsacetosum koso-poljanskii*, 2 – *C.h.-T.c. typicum*

Из работы можно сделать следующие выводы:

1. Главным фактором дифференциации растительных ассоциаций и сообществ на уровне класса являются каменистость субстрата и континентальность климата.

2. При анализе экологической природы сообществ на уровне подсоюзов ситуация меняется. На первое место выходит фактор увлажнения, хотя континентальность климата и каменистость субстрата сохраняют свою роль ведущих факторов.

3. Ординационный анализ, таким образом, подтвердил экологическую природу синтаксонов, установленных на основе флористических различий в соответствии с установками Браун-Бланке.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 11-04-90726-моб_ст и гранта Президента РФ для поддержки молодых российских учёных – кандидатов наук МК-2019.2011.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аверинова Е.А.* Травяная растительность бассейна реки Сейм (в пределах Курской области). Брянск, 2010. 351 с.
2. *Коротченко І.А., Дідух Я.П.* Степова рослинність південної частини лівобережного лісостепу України. II.

Клас *Festuco-Brometea* // Укр. фітоцен. зб. Київ, 1997. Серія А. № 1 (6). С. 20-42.

3. *Ромащенко К.Ю., Дідух Я.П., Соломаха В.А.* Синтаксономія класу *Helianthemo-Thymetea* сл. пов. рослинності крейдяних відслонень південно-східної України // Укр. фітоцен. зб. Київ, 1996. Серія А. № 1. С. 49-62.
4. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломець А.И.* Современная наука о растительности: учебник. М., 2000. 264 с.
5. *Hennekens S.M.* TURBO(VEG). Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. Lancaster: Wageningen et University of Lancaster. 70 p.
6. *Ter Braak, C.J.F., Smilauer P.* Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power. Ithaca, NY, USA. 2002.
7. *Weber H.E., Moravec J., Theourillat D.-P.* International code of phytosociological nomenclature // J. Veget. Sci. 2000. V. 11. N 5. P. 739-768.
8. *Westhoff V., van der Maarel E.* The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities. The Hague: Junk, 1978. P. 287-399.

ORDINATIONAL ANALYSIS OF ECOLOGICAL SPECIFIC OF CLASS FESTUCO-BROMETEA COMMUNITIES IN THE NORTHERN AND CENTRAL PARTS OF RUSSIAN UPLAND

© 2011 **E.A. Averinova¹, V.B. Martynenko², P.S. Shirokikh²**

¹Bryansk State University named of academician I.G. Petrovsky, Bryansk

²Institute of Biology, Ufa Sci. Centre of RAS, Ufa

The article presents the results of ordination analysis of ecological factors leading to community of class *Festuco-Brometea* in the northern and central parts of Russian Upland.

Key words: *Festuco-Brometea*, meadow steppe, calciphilic species, indirect ordination, central Russian Upland.

Averinova Elena Aleksandrovna, Candidate of Biology,
e-mail: elena_averi@mail.ru; *Martynenko Vasily Borisovich*,
Doctor of Biology, e-mail: vasmr@anrb.ru; *Shirokikh Pavel*
Sergeevich, Candidate of Biology, e-mail: shirpa@mail.ru