

УДК 581.9 (571.150)

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *CRASSULACEAE* DC. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

©2013 М.В. Лебедева<sup>1</sup>, С.М. Ямалов<sup>1</sup>, П.С. Широких<sup>2</sup>, Л.М. Абрамова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, г. Уфа

<sup>2</sup>Институт биологии Уфимского научного центра РАН, г. Уфа

Поступила 17.06.2013

Представлены результаты исследований экологических особенностей местообитаний 6 видов семейства *Crassulaceae* (DC.) на Южном Урале. Определены экологические амплитуды видов по ведущим абиотическим факторам с использованием шкал Д.Н. Цыганова. Выявлено положение экологических оптимумов видов по ведущим экологическим факторам в синтаксономическом пространстве региона.

**Ключевые слова:** экологическая амплитуда вида, экологический оптимум вида, экологические шкалы, *Crassulaceae*, Южный Урал.

В современных популяционных исследованиях растений, наряду с традиционными морфометрическими, генетическими и структурными аспектами, большой интерес вызывает изучение экологических взаимосвязей видов и сообществ, в которых они представлены [1,2]. В связи с этим все более востребованными становятся экологические шкалы как эффективный инструмент оценки таких закономерностей.

Как показывает практика, применение экологических шкал эффективно не только при экологической ординации сообществ, классификации растительности по совокупности экологических факторов, экологической оценке ландшафтов, но и при анализе эколого-ценологических характеристик видов. Совокупность показателей экологических шкал составляет комплексную многофакторную характеристику вида. Она позволяет обозначить положение ценопопуляций видов в растительном покрове и в географическом ареале вида, а также выявить экологический оптимум и реакцию на антропогенное воздействие [3-6].

Значимой характеристикой экологии видов является их фитоценологическая приуроченность, которая может определяться разными методами [7,8]. В данном исследовании авторы предлагают новый подход к определению наиболее типичного синтаксона для вида с использованием его экологического оптимума по ведущим факторам среды.

Апробация проведена на примере видов семейства Толстянковых (*Crassulaceae* DC.), которые относятся к немногочисленной в нашем регионе группе листовых суккулентов и, благодаря особенностям физиологии, морфологии и анатомии, хорошо приспособлены к жизни в экстремальных условиях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования стали 6 видов семейства *Crassulaceae* – *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub., *H. stepposum* (Boriss.) Tzvel., *Aizopsis hybrida* (L.) Grulich, *Orostachys spinosa* (L.) C.A. Mey, *Rhodiola iremelica* Boriss., *Sedum acre* L.

Основой для анализа послужили 1183 геоботанических описания из баз данных по лесной и травяной растительности Южного Урала [9,10]. В их числе 501 описание – с участием *H. triphyllum*, 160 – *H. stepposum*, 325 – *A. hybrida*, 152 – *O. spinosa*, 20 – *R. iremelica*, 25 – *S. acre*.

Протяженность пространственного градиента (территория Республики Башкортостан), на котором рассматривались виды, более 500 км, среднегодовая температура на градиенте меняется от 2,6 до 1,4°C, среднегодовое количество осадков – от 580 до 290 мм.

Для сравнительного анализа экологии видов были выбраны шкалы экологических факторов Д.Н. Цыганова [11,12]: термоклиматическая шкала (Tm), шкала континентальности климата (Kn), омброклиматическая шкала аридности-гумидности (Om), криоклиматическая шкала (Cr), шкала увлажнения почв (Hd), шкала солевого режима почв (Tr), шкала кислотности почв (Rc), шкала богатства почв азотом (Nt), шкала переменной увлажнения почв (fH), шкала освещенности-затенения (Lc).

Коррекция оригинальных шкал с учетом региональной специфики была проведена с учетом методических указаний А.А. Зверева [13].

Для каждого вида по перечисленным экологическим факторам с использованием интегрированной ботанической системы IBIS были определены амплитуда (минимальное и максимальное значение по шкале, при котором встречаются сообщества с участием данного вида) и экологический оптимум. Методика расчета оптимума подробно описана А.А. Зверевым с соавт. [14]:

Лебедева Мария Владимировна, к.б.н., младший научный сотрудник, e-mail: lebedevamv@mail.ru; Ямалов Сергей Маратович, д.б.н., ведущий научный сотрудник, e-mail: geobotanika@mail.ru; Широких Павел Сергеевич, к.б.н., старший научный сотрудник, e-mail: shirpa@mail.ru; Абрамова Лариса Михайловна, д.б.н., проф., зав. лабораторией, e-mail: abramova.lm@mail.ru

$$AS = \frac{\sum_{i=1}^N SS_i * C_i * M_i * K_i^2 * W_i}{\sum_{i=1}^N C_i * M_i * K_i^2 * W_i}$$

где AS — расчетный аутоэкологический статус таксона; N — количество описаний-доноров; SS<sub>i</sub> — синэкологический статус i-го описания; C<sub>i</sub> — коэффициент консенсуса i-го описания; M<sub>i</sub> — число зарегистрированных таксонов в i-м описании, K<sub>i</sub> — коэффициент участия (доля таксонов с оригинальными статусами) в i-м описании; W<sub>i</sub> — относительный вес i-го описания, вычисляемый на основании редкости диапазона, в который попадает синэкологический статус, относительно распределения для полного массива описаний.

На основании рассчитанных значений экологических оптимумов каждого вида по ведущим экологическим факторам выполнена привязка сообществ к синтаксонам растительности на уровне высших единиц (классов, союзов, подсоюзов) системы Браун-Бланке [15].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования позволили оценить положение сообществ с участием 6 видов семейства *Crassulaceae* в гиперпространстве экологических факторов, выразив их через значения экологических шкал. Основные рассчитанные показатели: минимальная и максимальная границы диапазона по шкале, а также оптимум каждого вида представлены в таблице 1.

При обобщенном рассмотрении климатических шкал (Tm, Kn, Cг и Om) можно отметить, что амплитуды всех 6 видов различаются незначительно и занимают не более 1/3 всей шкалы. Таким образом, по данным факторам виды являются стенотопными. Положение, которое занимают сообщества с участием видов семейства в пространстве выщепленных шкал, также различается несущественно.

В то же время по шкалам, отражающим значения эдафических факторов (Hd, Tr, Rc, Nt, fH) и шкале освещенности-затенения различия экологических амплитуд и положения оптимумов видов выражены существенно. Так, амплитуда *H. triphyllum* по фактору переменности увлажнения охватывает более половины шкалы (от устойчивого увлажнения до умеренно переменного), а диапазон *O. spinosa* по данному фактору занимает только три ступени шкалы, что не превышает 1/3. *H. triphyllum* также можно назвать эвритопным видом по фактору богатства почвы азотом, значения которого для сообществ с участием данного вида варьируют от очень бедных до богатых азотом почв. При этом, сравнивая виды по шкале кислотности почвы, отметим, что максимальная амплитуда от сильно кислых до близких к нейтральным значениям pH

характерна для *R. iremelica*, *H. triphyllum* напротив демонстрирует достаточно узкий диапазон значений по данному фактору. В большинстве случаев по отношению к эдафическим факторам виды семейства политопны.

Наиболее четко дифференциацию видов в пространстве экологических факторов можно охарактеризовать, сравнивая их положение в двухмерной системе шкал ведущих экологических факторов (рис.). В данном случае его образуют шкалы, в диапазоне которых максимально отстоят друг от друга значения оптимумов видов. Так, из таблицы 1 видно, что наиболее контрастны значения оптимумов видов по шкалам увлажнения (Hd) и кислотности почвы (Rc). Представленная диаграмма демонстрирует заметные различия в положениях оптимумов видов по обеим осям. По шкале увлажнения в наиболее засушливых условиях, близким по значениям к ступени среднестепного увлажнения шкалы Д.Н. Цыганова, располагается оптимум *O. spinosa*. Далее оптимумы видов располагаются на градиенте увеличения увлажнения, в котором крайнее положение занимает оптимум *R. iremelica*. Он приурочен к сообществам, соответствующим сухолесолуговому характеру увлажнения. В то же время, локализация точек оптимума дифференцирована и по шкале кислотности почв и варьирует от нейтральных почв для сообществ с участием *O. spinosa*, *H. stepposum* и *S. acre* до слабокислых почв для сообществ с участием *R. iremelica*.

Распределение экологических оптимумов видов в двухмерном пространстве позволило определить их типичные сообщества в синтаксономическом пространстве растительности Южного Урала (табл. 2).

Мелколиственно-светлохвойные леса класса *Brachipodio-Betuletea* в наибольшей степени соответствуют условиям экологического оптимума *H. triphyllum* и *A. hybrida*.

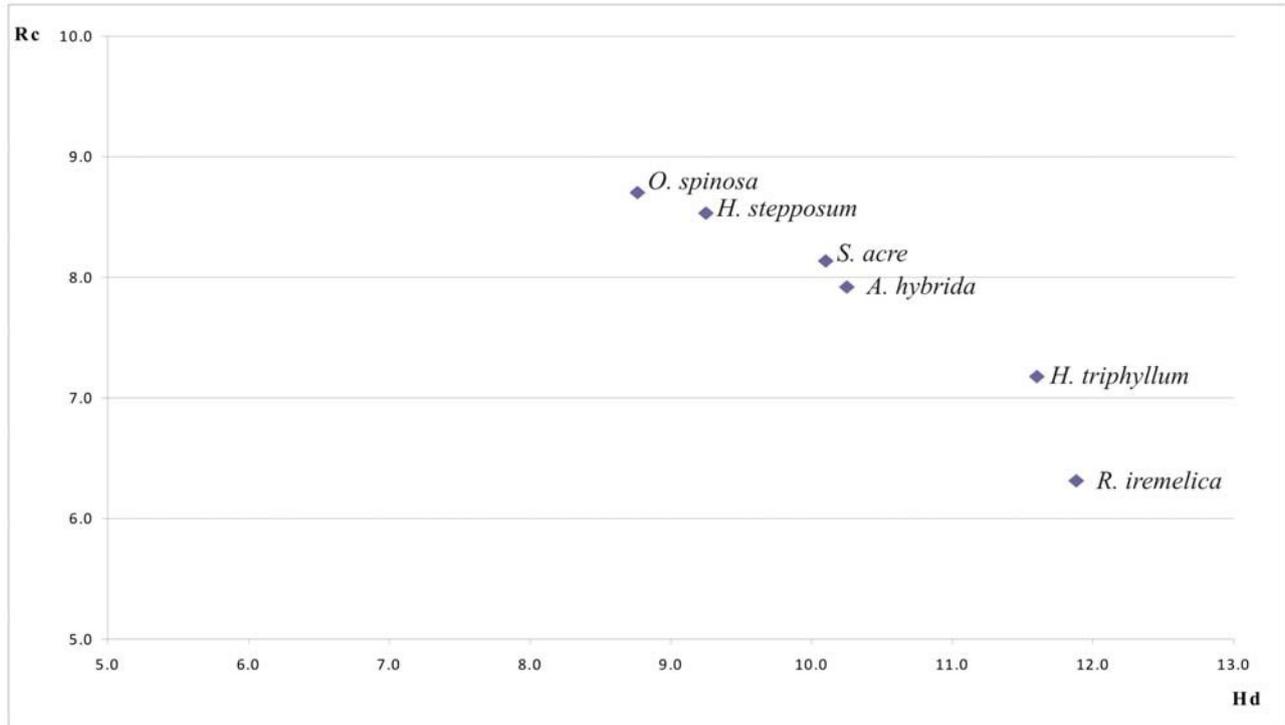
Для первого вида это сообщества союза *Trollio-Pinion* (мезофитные и гигромезофитные березово-сосновые смешанные леса нижних частей склонов гор Южного Урала на относительно богатых и хорошо увлажненных почвах). Оптимум второго вида приурочен к остепненным сосновым и сосново-лиственничным лесам с подлеском из степных кустарников и участием луговых, степных и петрофитных видов союза *Caragano-Pinion*.

Отметим также, что диапазон оптимума для *H. triphyllum*, в отличие от других видов, достаточно широк и охватывает, помимо указанных синтаксонов, лесные и остепненные луга (союзы *Trifolion montani*, *Polygonion krascheninnikovii*), ксеротермные опушки (союз *Geranion sanguinei*), олиготрофные петрофитные зеленомошные сосновые леса (союз *Veronico-Pinion*) и ксеромезофитные широколиственные и смешанные леса (союзы *Lathyro-Quercion*, *Aconito-Tilion*).

**Таблица 1.** Экологическая амплитуда и оптимумы видов семейства *Crassulaceae* на Южном Урале по шкалам Цыганова

Вид	Шкалы	Lc	fH	Nt	Re	Tr	Hd	Cr	Om	Kn	Tm
<i>H. stepposum</i>	min	2.1	4.1	3.3	5.2	4.6	6.8	5.8	6.4	9.0	6.4
	max	5.2	7.9	7.8	9.5	10.1	14.9	8.5	9.0	11.2	9.4
	opt	2.9	6.4	4.6	8.5	7.5	9.2	7.1	7.3	10.0	8.2
<i>A. hybrida</i>	min	2.1	3.4	3.3	4.3	3.9	6.8	5.5	6.4	8.0	5.7
	max	5.4	7.9	7.7	9.5	10.0	15.2	8.4	9.4	11.3	9.3
	opt	3.4	6.1	4.9	7.9	6.9	10.3	6.9	7.6	9.7	7.9
<i>H. triphyllum</i>	min	2.1	2.7	3.2	6.9	3.8	7.0	5.3	6.5	8.0	5.6
	max	5.4	7.9	8.0	9.5	10.0	16.5	8.5	9.6	11.1	9.3
	opt	3.8	5.6	5.3	7.2	6.5	11.6	6.9	8.0	9.2	7.7
<i>O. spinosa</i>	min	2.1	4.9	3.3	5.9	4.9	6.6	5.9	6.4	8.5	6.1
	max	4.5	7.8	7.2	9.5	10.0	13.8	8.3	8.5	11.3	9.3
	opt	2.8	6.5	4.4	8.7	7.6	8.8	7.0	7.2	10.2	8.2
<i>S. acre</i>	min	2.1	4.4	3.4	5.5	5.0	7.3	5.9	6.6	8.2	6.4
	max	5.0	7.9	7.9	9.5	10.6	15.7	8.5	8.7	11.0	9.4
	opt	3.0	6.2	5.1	8.1	7.6	10.1	7.1	7.5	9.7	8.1
<i>R. iremelica</i>	min	2.3	3.4	3.1	3.6	3.9	8.1	4.6	6.8	7.9	4.3
	max	5.1	7.1	7.0	8.9	8.3	14.5	7.9	9.3	10.6	8.7
	opt	3.9	5.1	4.7	6.3	5.6	11.9	6.0	8.1	9.1	6.5

Прим.: выделены максимальные и минимальные значения оптимумов по всем видам



**Рис.** Дифференциация экологических оптимумов видов семейства в шкалах ведущих экологических факторов

Экологические оптимумы трех видов – *H. stepposum*, *O. spinosa* и *S. acre* – приурочены к степным сообществам класса *Festuco-Brometea*. Среди них наиболее петрофитными условиями отличается

подсоюз *Artemisio-Stipenion*, сообщества которого соответствуют положению экологического оптимума *O. spinosa*.

Особняком выделяется *R. iremelica*, которая

произрастает в сообществах, приуроченных к классу ацидофильных альпийских лугов Северной

Евразии *Caricitea curvulae*. Оптимум данного вида находится в сообществах горных тундр.

**Таблица 2.** Приуроченность экологических оптимумов видов семейства к синтаксонам растительности Южного Урала

Синтаксоны растительности	<i>H. triphyllum</i>	<i>H. stepposum</i>	<i>A. hybrida</i>	<i>O. spinosa</i>	<i>S. acre</i>	<i>R. iremelica</i>
Класс <i>MOLINIO-ARRHENATHERETEA</i> R. Tx. 1937						
Союз <i>Polygonion krascheninnikovii</i> Kashapov 1985	+		+			
Союз <i>Trifolion montani</i> Naumova 1986					+	
Класс <i>TRIFOLIO-GERANIETEA SANGUINEI</i> Th. Müller 1962						
Союз <i>Geranion sanguinei</i> R. Tx. in Th. Müller 1962	+					
Класс <i>FESTUCO-BROMETEA</i> Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947						
Союз <i>Festucion valesiacae</i> Klika 1931		+				
Союз <i>Helictotricho desertori-Stipion rubentis</i> Toman 1969		+				
п/союз <i>Helictotricho desertori- Stipenion rubentis</i> Toman 1969				+		
п/союз <i>Artemisio austriacae- Stipenion zalesskii</i> Korolyuk 2007					+	
Союз <i>Aconogononion alpini</i> Yamalov et Zhirnova nov prov		+				
Класс <i>CARICITEA CURVULAE</i> Br.-Bl. 1948						
Союз <i>Anemonastro sibiricae-Festucion ovinae</i> Chytry et al. 1993						+
Класс <i>QUERCO-FAGETEA</i> Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937						
Союз <i>Lathyro-Quercion roboris</i> Solomeshch et al. 1989	++					
Союз <i>Aconito septentrionalis-Tilion cordatae</i> Solomeshch et al. 1993	+					
Класс <i>VACCINIO-PICEETEA</i> Br.-Bl.in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939						
Союз <i>Dicrano-Pinion</i> (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962	+					
Класс <i>BRACHIPODIO PINNATI - BETULETEA PENDULAE</i> Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991						
Союз <i>Caragano fruticis-Pinion sylvestris</i> Solomeshch et al. 2002	+		++ +			
Союз <i>Veronico teucrii -Pinion sylvestris</i> Ermakov in Ermakov et al. 2000	++		+			
Союз <i>Trollio europaea-Pinion sylvestris</i> Fedorov ex Ermakov et al. 2000	+++	+	+		+	

Прим.: + - к синтаксону приурочены менее 10% сообществ, соответствующих экологическому оптимуму вида, ++ - 10-40%, +++ - более 40%

Таким образом, исследование показало эффективность определения фитоценотической приуроченности вида с использованием его экологических оптимумов, рассчитанных по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №11-04-97008-р\_поволжье\_а и программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Селедец В.П., Пробатова Н.С. Анализ эоареалов при изучении злаков (на примере флоры Российского Дальнего Востока) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI в.: Мат. Всеросс. конф. Ч. 3. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 419 с.
2. Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В. и др. Использование экологических шкал для оценки экологического разнообразия местообитаний популяций и сообществ // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат. Всеросс. науч. конф. Т. 2. СПб., 2011. С. 447-450.
3. Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.
4. Андреева И.З., Абрамова Л.М., Широких П.С., Ямалов С.М. Использование синтаксономии для анализа экологии ресурсных видов на примере *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC.) // Известия Самарского НЦ РАН. 2008. Т. 10. № 5/1. С. 108-112.
5. Щеглова С.Н. Биоморфологическая и фитоценотическая характеристика *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A.DC. (*Campnulanaceae*) в условиях Восточной Сибири: Автореф. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 16 с.
6. Shirokikh P.S., Martynenko V.B. Comparison of Different Ecological Scales with Respect to Efficiency in Assessing

- Ecological Conditions in Forests of the Southern Ural Region // Russian J. of Ecology. 2009. V. 40. № 7. P. 457-465.
7. Лебедева М.В., Аминев А.Ф., Широких П.С. О фитоценологической приуроченности некоторых видов семейства *Crassulaceae* на Южном Урале // Растительные ресурсы: опыт, проблемы и перспективы: Мат. Всеросс. науч.-практ. конф. Бирск, 2005. С. 60-67.
  8. Чкалов А.В. Видовой состав и эколого-ценотическая характеристика манжеток (*Alchemilla L.*) в локальных флорах Нижегородского Поволжья: Автореф. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2009. 20 с.
  9. Martynenko V., Shirokikh P., Solomeshch A., Muldashev A. Vegetation Database Forest of Southern Ural // Biodiversity and Ecology. 2012. № 4. P. 289.
  10. Yamalov S., Muldashev A., Bayanov A., Jirnova T., Solomeshch A. Database Meadows and Steppes of South Ural // Biodiversity and Ecology. 2012. № 4. P. 291.
  11. Цыганов Д.Н. Экоморфы и экологические свиты // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 2. С. 128-141.
  12. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 199 с.
  13. Зверев А.А., Королюк А.Ю. Экологические шкалы растений Сибири: методика коррекции с использованием системы IBIS // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат. Всеросс. научн. конф. Т. 2. СПб., 2011. С. 357-359.
  14. Зверев А.А., Бабешина Л.Г. Оценка экологических условий местообитаний мхов рода *Sphagnum* Западно-Сибирской равнины по ведущим экологическим факторам: материалы и методические подходы // Вестник Том. гос. ун-та, 2009. № 325. С. 167-175.
  15. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан/ Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Баишева Э.З., Баянов А.В. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 100 с.

## COMPARATIVE ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF CRASSULACEAE DC. IN THE SOUTH URAL

©2013 M.V. Lebedeva<sup>1</sup>, S.M. Yamalov<sup>1</sup>, P.S. Shirokikh<sup>2</sup>, L.M. Abramova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Botanical Garden-Institute, Ufa Sci. Center of RAS, Ufa

<sup>2</sup>Institute of Biology, Ufa Sci. Center of RAS, Ufa

The results of studies of ecological habitat features six species of the family Crassulaceae (DC.) in the southern Urals are submitted. Ecological amplitude of the species was identified by leading abiotic factors, using ecological scales by D. Tsyganov. The position of environmental species optima by leading environmental factors to syntaxonomically space in the region was revealed.

**Keywords:** ecological amplitude of the species, environmental species optimum, ecological scales, Crassulaceae, South Urals.

---

Mariya Lebedeva, Candidate of Biology, junior researcher, e-mail: lebedevamv@mail.ru; Sergey Yamalov, Doctor of Biology, leading researcher, e-mail: geobotanika@mail.ru; Pavel Shirokikh, Candidate of Biology, senior researcher, e-mail: shirpa@mail.ru; Larisa Abramova, Doctor of Biology, professor, head of laboratory e-mail: abramova.lm@mail.ru