



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
ЮЖНО-УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГУМАНИТАРНО-
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
(ФГБОУ ВО «ЮУрГГПУ»)

ФАКУЛЬТЕТ ЕСТЕСТВЕННО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ
КАФЕДРА ХИМИИ, ЭКОЛОГИИ И МЕТОДИКИ ОБУЧЕНИЯ ХИМИИ

**Растительность государственного природного Троицкого
комплексного заказника**

**Выпускная квалификационная работа
по направлению 05.03.06 Экология и природопользование**

**Направленность программы бакалавриата
«Природопользование»
Форма обучения очная**

Проверка на объём заимствований:
68 % авторского текста

Работа рекомендована к защите
рекомендована/не рекомендована

«08» 06 2020 г.
зав. кафедрой Химии, экологии
и методики обучения химии
Ср Сутягин А.А.

Выполнил:
Студент группы ОФ-401/058-4-1
Пироженкова Алла Вячеславовна

Научный руководитель:
д. б. н., профессор
Назаренко Назар Николаевич

Челябинск
2020



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
ЮЖНО-УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГУМАНИТАРНО-
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
(ФГБОУ ВО «ЮУрГГПУ»)

ФАКУЛЬТЕТ ЕСТЕСТВЕННО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ
КАФЕДРА ХИМИИ, ЭКОЛОГИИ И МЕТОДИКИ ОБУЧЕНИЯ ХИМИИ

**Растительность государственного природного Троицкого
комплексного заказника**

**Выпускная квалификационная работа
по направлению 05.03.06 Экология и природопользование**

**Направленность программы бакалавриата
«Природопользование»
Форма обучения очная**

Проверка на объём заимствований:
_____ % авторского текста

Работа _____ к защите
рекомендована/не рекомендована

« ____ » _____ 2020 г.
зав. кафедрой Химии, экологии
и методики обучения химии
_____ Сутягин А.А.

Выполнил:
Студент группы ОФ-401/058-4-1
Пироженкова Алла Вячеславовна

Научный руководитель:
д. б. н., профессор
_____ Назаренко Назар Николаевич

Челябинск
2020

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗУЧЕНИЯ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ СТЕПНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	5
1.1 Неоднородность растительности и структурные уровни организации растительного покрова.....	5
1.2 Методика изучения горизонтальной структуры фитоценозов.....	11
1.2.1 Метод главных компонент.....	11
1.2.2 Метод экологических шкал.....	13
1.2.3 Методика исследования мозаичности степных экосистем Троицкого лесостепного заказника.....	15
ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА.....	17
2.1 История создания особо охраняемой территории «Государственный природный Троицкий комплексный заказник регионального значения»...17	
2.2 Физико-географическая характеристика объекта исследования.....	18
2.3 Краткая характеристика неблагоприятных климатических условий.....	20
2.4 Почвы, животный и растительный мир.....	21
ГЛАВА 3. МОЗАИЧНОСТЬ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ТРОИЦКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО КОМПЛЕКСНОГО ЗАКАЗНИКА.....	24
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	48
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	51

ВВЕДЕНИЕ

Степные и лесостепные экосистемы Южного Урала формируются в условиях климата с резко выраженной сезонностью и занимают более половины территории Челябинской области. В настоящее время большая часть степных участков области являются эксплуатационными в сельском хозяйстве. В соответствии с эколого-физиономической классификацией степи разделились на луговые, разнотравно-ковыльные (разнотравно-типчаково-ковыльные) и типчаково-ковыльные. В соответствии с ботанико-географическим районированием степи распространены в трех подпровинциях и двух провинциях Евразийской степной области – Заволжско-Западноказахстанской степной подпровинции Заволжско-Казахстанской степной провинции и Закамско-Заволжской, и Западносибирской лесостепной подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции.

В настоящее время актуальность изучения мозаичности экосистем состоит в изучении растительного покрова как единого целого, созданного комплексом разномасштабных единиц, где фитоценоз является одним из множества пространственных элементов. Мозаичная структура растительности комплектуется под влиянием совокупности факторов, которые по-своему влияют на формирование мозаик. Наименее изученными в настоящий момент являются мозаичность и ее факторы на уровне микросайт – биотоп [21], где формируется парцеллярная и ценотическая структура экосистем, определяющая характер материально-энергетического обмена, естественное возобновление и сукцессионную динамику. Для степей Южного Урала такая работа проводится впервые.

Цель работы: изучение мозаичности растительности степных экосистем Южного Урала на примере Троицкого заказника

Задачи данной работы:

1. Анализ распределения видов травянистой растительности в степных экосистемах.

2. Выделение объективных многовидовых мозаик степного травостоя Троицкого заказника.

3. Фитоиндикационная оценка биотопов степных экосистем Троицкого заказника.

Определение ведущих экологических факторов формирования мозаик степной растительности Троицкого заказника.

Объект исследования: мозаичность степных экосистем Троицкого заказника

Предмет исследования: травянистые экосистемы Троицкого заказника

ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗУЧЕНИЯ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ СТЕПНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1 Неоднородность растительности и структурные уровни организации растительного покрова

Выдающийся эколог-статистик Питер Грейг-Смит считал, что фундаментальным признаком растительного покрова является неоднородность пространственного сложения. Наиболее наглядно это видно в неравномерном размещении по площади отдельных видов сообществ, в контрастности достаточно различных сообществ и в мозаичной структуре того, что считается одним сообществом.

Отмечая тот факт, что мозаичность растительного покрова повсеместна и имеет разномасштабные площади, перед геоботаником стоит два основных вопроса. Какую растительность принимать за гомогенную и на основе каких особенностей выделять мозаики? Какой пространственный масштаб мозаики, а также, какой размер площадок необходимо выбрать для исследования.

Даль Э. и Гадач Э. [4] называют отдельный вид гомогенно распределенным по конкретной площади, если вероятность нахождения его особи внутри площадки заданного размера является одной и той же во всех частях площади. Сообщество же Даль и Гадач называют гомогенным, если гомогенно распределены все входящие в него виды. Не вызывает сомнений, что это определение можно без изменений принять и для мозаик других уровней – выше и ниже фитоценотического.

При этом, рассматривая даже самые маленькие пробные площадки, оказалось, что размещение отдельных видов почти никогда не случайно. Основная часть массы видов исключительно всегда имеет агрегированное (т.е. пятнистое) распределение. Этот фундаментальный вывод стал обобщением для большого числа работ, специально посвященных данной

проблеме [3, 96], и в настоящее время никем не оспаривается. Результат данного определения означает то, что гомогенных сообществ в природе существовать не может.

Многие ученые, пришли к выводу, что «мозаичность присуща всем без исключения сообществам, даже таким, которые представлены одновидовыми популяциями...» [82]. В практической деятельности этот вывод был определен так, что элементы микрогруппировок обозначались по пятнам преобладающих видов, которых было не много, к тому же выделение элементов проходило непосредственно в поле.

Василевич В.И. резко раскритиковал работу Ярошенко П.Д., утверждая, что микрогруппировки оказываются искусственными, не отличающимися друг от друга ничем, кроме доминирующих видов, на основании которых они и были выделены. [3]

В настоящее время необходимо понимать, что критерии гомогенности, сформулированные Даль Э. и Гадач Э. слишком категоричны и выделение пространственных распределений (мозаик) всех уровней рационально по группам сопряженных видов, чья совместная встречаемость обусловлена похожей реакцией на воздействие совокупности экологических и фитоценологических факторов. Следует полагать, что неравномерность распределения отдельных видов растительности несущественна для мозаичности всего сообщества, если эти виды не образуют мозаичных сочетаний. При данном подходе в поле весь фитоценоз рассматривается как одна совокупность, а микрогруппировки (если они присутствуют) выделяются в ходе последующей обработки описаний. Очень редко выборки можно получить в пределах четко различимых контуров.

Однако и этот подход к выделению пространственных мозаик на основе групп видов может оставаться весьма субъективным до тех пор, пока в каждом конкретном случае не будет четко решаться вопрос о размере учетных площадок. Именно этим выбором во многом

определяется характер всех получаемых в ходе работы результатов и, в частности, их соответствие определенной шкале пространственной неоднородности. Очевидно, что в начале исследований мы должны всегда определить желаемый (допустимый) уровень абстракции, а также масштаб наблюдений, наиболее соответствующий изучаемому явлению, поскольку в дальнейшем интерпретировать результаты мы сможем только в рамках выбранного подхода [110]. Недооценка этих фундаментальных принципов лишь подрывает доверие к площадочным методам учета как таковым [50; 51], так как результаты, полученные на площадках разного размера, нередко оказываются трудно сопоставимыми между собой.

При выборе размеров площадок необходимо понимать, какое именно место объекты занимают в ряду пространственных единиц растительного покрова. Анализируя роль пространственной и временной шкал в экологических исследованиях Уинс Дж. с соавторами [9], вероятный набор масштабов представляет собой некую совокупность, состоящую из пяти интервалов: 1) масштаб, который соответствует размерам одиночного организма; 2) масштаб локального пятна, в котором находятся несколько организмов одного или нескольких видов; 3) масштаб участка, слишком большого для того, чтобы включить в себя множества расселенных локальных пятен; 4) масштаб территории, слишком большой для того, чтобы включать в себя систему, в значительной степени закрытую как для иммиграции, так и для эмиграции; 5) биогеографический масштаб с разными климатическими условиями.

Основные принципы многоуровневого подхода и понятие о структурных уровнях собственно растительного покрова достаточно полно сформулировал Мазинг В.В. [39; 40]. В своей последней работе Мазинг В.В. [39] выделяет пять основных структурных уровней растительного покрова: 1) популяционный (с той оговоркой, что этот уровень часто понимается как функциональный, но может рассматриваться и как территориальный); 2) ценоотический; 3) ландшафтный; 4)

региональный достаточно крупных территорий, связанный с комплексом условий среды и историческими факторами формирования флоры и растительности; 5) планетарный (биосферный), выделяемый как высший в ряду территориальных единиц. Также, Мазинг В.В. отмечает, что многие ученые признают ценотический уровень главенствующим, а фитоценоз – элементарной частицей растительного покрова. Однако исследование различных зон растительности на анализ сущности фитоценоза показывают, что фитоценоз является расчлененным и малоцелостным, также, как и другие объекты геоботаники.

А вот что пишет об этом Грейг-Смит П. [96]: «Хотя различать мозаику сообществ и мозаики внутри сообществ удобно в силу различий в методах исследования, очевиден переход одного в другое как в отношении масштаба, так и в отношении выраженности. Масштаб мозаик меняется от размеров, связанных с размерами зон влияния отдельных растений (т. е. от десятых долей миллиметра до десятков метров), вплоть до географического. Также сильно меняется и выраженность мозаики, и в некоторых случаях она может быть обнаружена только количественными методами».

В настоящее время, иерархический подход к анализу пространственной структуры получил огромное развитие в научных исследованиях по всему миру. Как отмечают Аллин Т. и Старр Т. [84; 85], растительность есть результат взаимодействия большого числа очень разных процессов, каждый из которых имеет свой масштаб. Экстенсивные и медленные процессы свойственны высоким уровням организации, быстрые и локальные более низким уровням. Основная задача геоботаника состоит в том, чтобы изучать эти уровни отдельно.

В достаточно ясном виде идеи многоуровневого подхода содержатся также в геоботаническом картографировании, что выражается в описании комбинаций растительных контуров (фитоценохор) разной степени

сложности: микрокомбинаций, мезокомбинаций, макрокомбинаций и мегакомбинаций [11].

Также, источником идей о многоуровневом сложении растительности можно считать количественную геоботанику, а точнее, то ее направление, где использовались площадки переменного размера. Начало интенсивным работам в этой области положили Грейг-Смит П. [97] и Кершо К. [105]. Позднее результатом этих работ стал вывод о существовании нескольких уровней пространственной организации сообществ [104]. Первый уровень соответствует размерам особей видов второй – размножения этого вида и, наконец, третий – особенностям взаимоотношений этого вида с другими компонентами.

Следовательно, необходимо изучать разные мозаики на всех уровнях. При этом, каждому уровню соответствует свой диапазон величин территориальных единиц, свои качественные различия в структуре и динамике, свой набор ведущих факторов и своя мера экологической однородности [39; 81]. Некоторые процессы (например, пожары), разрушают структуры одного уровня и могут наоборот способствовать стабилизации на других уровнях. Поэтому, для описания всех структурных уровней растительного покрова не подходят одинаковые методы, а необходим индивидуальный подход к изучению каждого уровня. Различение качественных особенностей структурных уровней растительного покрова имеет значение как при планировании (постановке задачи), так и при использовании полученных выводов [117]. Результаты исследований можно эффективно сравнивать между собой только в том случае, если использовалась одна и та же или, по крайней мере, близкая пространственная шкала [93]. И наконец, как справедливо отмечает Б. Паттен [111], идеальное изучение любого уровня должно обязательно включать в себя изучение и более высокого, и более низкого уровня.

Рассмотрим теперь вопрос о том, что же конкретно соответствует разным пространственным уровням организации в отдельных типах

растительности. Очень подробно этот вопрос разбирают М.С. Боч и В.В. Мазинг [38], на примере растительности болот. Элементарный, первый уровень на болотах – это отдельные куртинки сфагновых мхов однородного состава, одинаковой плотности и продуктивности, а также отдельные травяные кочки. С куртинами сфагнума (авторы называют их дернинами) топически связаны также виды печеночников и цветковых (*Vaccinium oxycoccus*, *Rubus chamaemorus*, *Drosera rotundifolia*).

Второй уровень охватывает ковры из куртин мхов разных видов с отличающейся экологией; группировки травянистых, полукустарниковых и кустарничковых растений. Этот уровень исследований ценотический в традиционном понимании.

Третий уровень – фациальный, или ценокомплексный. Он соответствует выделам облесенных болот с одинаковым древостоем. Однако и без деревьев на болотах формируются комплексы сопоставимых размеров.

Болотный массив, состоящий из фаций, представляет собой четвертый уровень. В идеальном случае он устроен концентрически. Поверхность массива выпуклая и может быть расчленена на склон и плоскую вершину – плато.

Наконец, рассматривая отдельные простые массивы как части сложных болотных систем, как элементы ландшафта, в который входят болотные озера, остатки незаболоченной суши и прочее, мы переходим на пятый, ландшафтный уровень.

Рассмотрим отдельно уровни, лежащие ниже уровня сообществ. Как правило, здесь говорят, всего об одном уровне микрогруппировок, или парцелл. Правда, Дылис Н.В. [15; 18] понимал под парцеллами структурные единицы не фитоценозов, а биогеоценозов, но выделение парцелл проводилось им по признакам растительного компонента [55].

Говоря о парцеллах, Дылис Н.В. [17] считал их «далее неделимыми структурными частями горизонтального расчленения биогеоценоза». Эту

точку зрения (применительно к микрогруппировкам) разделяет и Василевич В.И. [3]. Однако Карпачевский Л.О. [27] считает, что следует различать парцеллярный и внутрипарцеллярный уровни мозаичности растительности и почв. Внутрипарцеллярный уровень мозаичности Карпачевский связывает с закономерным чередованием растительных и почвенных микрозон по радиусу от стволов деревьев-эндификаторов.

Понятно, что в разных сообществах набор микрогруппировок, их средние размеры и причины образования могут быть весьма различными. Хочется подчеркнуть, что результаты, полученные в одном сообществе на площадках различного размера, могут сильно отличаться между собой из-за наличия внутри сообщества пространственной неоднородности разного масштаба. Так, уровень в 1-3 м может соответствовать размерам ветровальных бугров и западин, а уровень в 10 м размерам достаточно крупных окон в древостое.

Из этого явственно вытекает необходимость применения в работе площадок различного размера, причем наиболее оптимальным является их «подгонка» под средние размеры мозаик соответствующих масштабов. В сочетании данного принципа с методами объективного (количественного) выделения элементов горизонтальной структуры мы видим залог успешного развития учения о неоднородности растительного покрова [46].

1.2 Методика изучения горизонтальной структуры фитоценозов

1.2.1 Метод главных компонент

Признание непрерывности растительного покрова как его коренного свойства выдвигает в число наиболее естественных методов анализа ординацию упорядочения объектов (видов или описаний) вдоль некоторых осей, определяющих варьирование растительности. При исследовании прямых ординаций в осях выделяют заранее известные факторы (уровень влажности, уровень освещенности, почвенное богатство и др.). При

непрямых ординациях оси представлены направлениями изменения сходства между описаниями или связями между видами.

В практике геоботанических исследований редко получается разделить факторы, которые могут в той или иной степени действовать на растительность, на ведущие и малозначимые. Поэтому, особую распространенность в последние десятилетия получили не прямые методы ординации.

Одним из таких методов является висконсинская полярная ординация [91]. Первая ось проводится в ней между двумя видами (или описаниями), которые максимально отличаются друг от друга. Вторая ось проводится между другими наименее сходными видами, которые, ещё при этом одинаково далеко удалены от первой пары.

Дальнейшее развитие висконсинской ординации представляют собой методы факторного анализа, и в частности метод главных компонент, называемый по-другому компонентным анализом. Для каждой оси выбор направления осуществляется в нем уже с учетом всей информации о сходстве видов. Математически корректная основа метода позволяет последовательно извлекать из многомерной системы корреляций между видами факторы, или оси, оказывающие наибольшее влияние на растительность. Имеется также возможность ранжировать оси по величине их вклада в общее варьирование. В дальнейшем выделяемые оси могут интерпретироваться какими-либо реальными факторами среды, однако по своей природе сами оси являются чисто фитоценоотическими.

Следует подчеркнуть, что метод главных компонент (факторный анализ), как и любой метод, имеет ограничения. Основным недостатком факторного анализа является линейность модели, из-за чего в большинстве работ рекомендуют применять этот метод лишь в условиях довольно узкого эколого-фитоценоотического диапазона выборки. И хотя критика факторного анализа как линейного метода далеко не всегда обоснована, его применение при анализе мозаичности, когда диапазон выборки

ограничен рамками одного сообщества, можно считать максимально корректным.

1.2.2 Метод экологических шкал

Одна из трудных проблем, стоящих перед геоботаником при изучении мозаичности, это учет и оценка роли важнейших факторов среды. Многие из характеристик среды (как, например, содержание в почве аммония и нитратов) измерить в поле очень сложно. По многим факторам нет методов экспресс-оценки. Но главная сложность состоит в резких колебаниях значений большинства факторов (свет, влажность, температура и др.). Суточная, сезонная и флуктуационная изменчивость экологических характеристик позволяет с достаточной точностью оценить их только при постановке стационарных наблюдений. Но организация таких наблюдений «по всему комплексу факторов среды стоит слишком дорого, а отдельные факторы без учета их возможного взаимодействия мало что могут сказать об экологических потенциях участка».

Альтернатива прямым инструментальным измерениям характеристик среды состоит в применении для этих целей индикационных экологических шкал. Теоретической основой такого подхода стал широко известный принцип «экологической индивидуальности видов растений». Охарактеризовав отношение всех интересующих нас видов к ведущим факторам среды, в дальнейшем мы получаем возможность определить положение изучаемых фитоценозов или описаний в градиентных рядах этих факторов. Типы экологических шкал, вопросы их разработки и применения подробно описаны в литературе, поэтому ниже рассмотрим лишь ряд вопросов, важных для нашей работы.

Из шкал разных авторов в европейской части СССР больше других известны шкалы Раменского Л.Г., Элленберга Г. и Ландольта Э. Наиболее полным как по охвату факторов среды, так и по числу видов (почти 1800) являются балльные шкалы Элленберга. В этих шкалах для большинства

сосудистых растений Центральной Европы даны оценки их отношения к свету, влажности и реакции почвы, содержанию в почве доступного азота, а также к тепловому режиму и континентальности климата. В менее полных и дробных шкалах Ландольта даны вместе с тем оценки отношения видов к содержанию в почве гумуса (точнее, органики) и к гранулометрическому составу почв. В этих же шкалах имеется, кроме списка сосудистых растений, и небольшой список мхов и лишайников.

Один из вопросов, часто возникающих по поводу шкал Элленберга и Ландольта, касается правомочности их применения в европейской части СССР, так как исходно шкалы Элленберга были предназначены для Средней Европы, а шкалы Ландольта для Швейцарии.

Как отмечает Перссон С., работавший в южной Швеции, расширяя район применения шкал, необходимо решить две проблемы. Первая состоит в том, что, чем дальше уходим мы от Средней Европы, тем больше будет в составе сообществ видов, не вошедших в сводки Элленберга или Ландольта. Вторая проблема заключается в том, что в ином регионе за счет изменения комплекса всех факторов среды (в том числе климата) отношение видов к отдельным факторам может заметно меняться. Особенно это характерно для видов на границе ареала.

Следует подчеркнуть, что шкалы Элленберга неоднократно применялись и проверялись инструментально в условиях Северо-Запада и Центра, европейской части СССР, причем во всех случаях сравнение результатов индикации и химических анализов почвы показало их достаточное соответствие.

На небольших площадках размером в 1 м шкалы Элленберга ранее успешно применяли Э. ван дер Маарель с соавторами при изучении сукцессий, а на площадках в 0,25 м² и С. Перссон при изучении мозаичности леса-луга. Нам же достаточно малый размер площадок позволил избежать усреднения и сглаживания микроразличий среды

(например, на небольших буграх и западинах), которые неизбежно имели бы место даже на площадках в 1-2 м.

Полученные на площадках значения в дальнейшем использовались для характеристики сообществ и для выявления факторов мозаичности.

1.2.3 Методика исследования мозаичности степных экосистем Троицкого лесостепного заказника

Пробные площади для изучения мозаичности травянистых экосистем закладывались в специальной зоне, организованной Пермским государственным университетом: «Остепенённые луга» (стационар № 1, расположенный в квартале 10 выделы 1 и 25 и квартале 9 выдел 7), «Разнотравно-ковыльная степь» (стационар №2, квартал 15 выдел 1) и «Солонцеватые луга» (стационар № 3 квартале 13 выделы 10, 12, 13, 16, 17). Местоположение стационаров указано на рисунке 1.

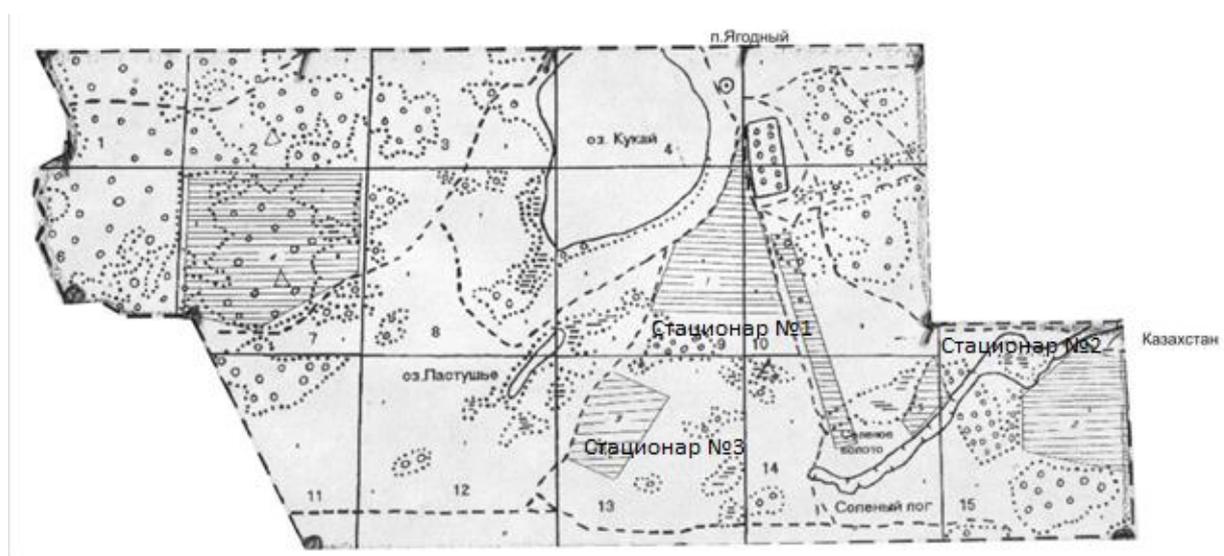


Рисунок 1 – Карта Троицкого заказника

Выделение мозаик степных травостоев выполнялось методом блоков и главных компонент [9; 13; 14; 15]. На участках заказника было заложено 3 экологических профиля, в пределах каждого закладывались 100-метровые трансекты, состоящие из непрерывных примыкающих площадок 0,2×0,2 м. На каждой площадке отмечали присутствие видов сосудистых

растений. В качестве учетной единицы выбирались парциальные побеги [110], особь – для моноцентрических видов и компактный клон – для плотнокустовых злаков [101].

Для трансект формировалась база данных из неперекрывающихся блоков переменного размера в двух независимых противоположных направлениях. Шаг для объединения площадок в блоки был 0,2 м 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 пакете Statistica. Объективные размеры мозаик 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 выполнялась по матрице коэффициента Сёренсена-Чекановского с использованием бета-гибкой стратегии Ланса [111; 109; 108]. Проверка классификации выполнялась дискриминантным анализом [18; 20; 21; 22]. Оценка факторов распределения видов живого напочвенного покрова проводилась ординацией видов в пространстве осей главных компонент [9; 13; 14] и ординацией выделенных растительных группировок в пространстве унифицированных фитоиндикационных шкал [100] и осей неметрического многомерного шкалирования (НМШ) [19; 20]. Положение растительных группировок в шкалах рассчитывалось методом среднего балла [111], перевод интервальных шкал в точечные для конкретных микросайтов выполнялся методом оценки реализованной экологической ниши видов [111]. Интерпретацией осей выполнялась непараметрической корреляцией [14; 23] с использованием коэффициента тау Кендалла.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА

2.1 История создания особо охраняемой территории «Государственный природный Троицкий комплексный заказник регионального значения»

После его ликвидации в 1951 г. территория получила статус учебно-опытного лесного хозяйства Пермского государственного университета. Затем, после ряда преобразований, в 2001 г. она приобрела статус заказника. Научные исследования на территории заказника велись до 2012 г. и приостановлены в связи с прекращением учебной практики студентов биологического факультета Пермского государственного университета [26], биогеоэкологические исследования не проводились с 90-х годов прошлого века [28].

Режим охраны и границы заказника определены Постановлением Губернатора Челябинской области от 04.10.2001г. № 580.

Земли государственного природного Троицкого комплексного заказника регионального значения, являющиеся участком лесного фонда, могут предоставляться в безвозмездное пользование на основании решения органов исполнительной власти Челябинской области по представлению Комитета природных ресурсов по Челябинской области в порядке, предусмотренном действующим законодательством.

Обязанности по соблюдению установленного режима особой охраны государственного природного Троицкого комплексного заказника регионального значения возлагаются на Троицкий лесхоз. При предоставлении в безвозмездное пользование государственного природного Троицкого комплексного заказника регионального значения обязательства по соблюдению установленного режима особой охраны и ответственность за его нарушения возлагаются на лесопользователя.

Права пользования государственным природным Троицким комплексным заказником регионального значения могут быть ограничены

или приостановлены решением Комитета природных ресурсов по Челябинской области при невыполнении лесопользователем требований по соблюдению режима особой охраны.

Профиль государственного природного Троицкого комплексного заказника регионального значения определен как комплексный, предназначен для сохранения и восстановления природного комплекса.

Задачи государственного природного Троицкого комплексного заказника регионального значения:

- 1) сохранение и восстановление природных экосистем и отдельных уникальных ботанических, зоологических и почвенных объектов;
- 2) резервирование участка биосферы в целях поддержания экологического баланса территории;
- 3) мониторинг природных процессов лесостепных экосистем Зауралья, проведение научных исследований;
- 4) образование и экологическое просвещение населения.

2.2 Физико-географическая характеристика объекта исследования

Государственный природный Троицкий комплексный заказник дислоцирован на территории Западно-Сибирской равнины, в провинции первично-аккумулятивной озерно-морской системы луговых и солонцеватых степей; к югу от поселка Берлин Троицкого района Челябинской области. Местоположение заказника отражено на рисунке 2.

Почти все границы заказника, кроме северной, имеют выход к государственной границе с республикой Казахстан. Географически этот участок расположен в степной зоне, но в результате местных особенностей является «островной лесостепью». Рельеф местности в заказнике довольно типичен для Западно-Сибирской низменности: это равнинная территория, лишенная проточных вод, с множественными понижениями, занятыми березовыми, осиновыми и смешанными березово-осиновыми колками или болотцами.

СХЕМА
расположения границы государственного природного
Троицкого комплексного заказника
М 1:200000



Рисунок 2 – Карта-схема расположения ООПТ в границах Челябинской области

Согласно схеме ботанико-географического районирования, Челябинской обл., заказник расположен в степной зоне, в подзоне северных ковыльно-разнотравных степей, у северной границы Погранично-Казахстанского района. При этом ландшафтная структура заказника отражает, скорее, типичные черты южных районов лесостепного Зауралья: березово-осиновые колки чередуются с крупными участками целинных разнотравно-ковыльных, луговых и солонцеватых степей. Степной растительный покров представлен: 1) разнотравно-ковыльной степью на обыкновенном черноземе в плакорных равнинных положениях рельефа в условиях открытого степного ландшафта; 2) луговой степью на выщелоченном черноземе на приколочных степных участках и межколочных полянах. К тому же, на территории заказника довольно широко распространены различные растительные ассоциации засоленных почв — солонцов и солончаков. Уровень грунтовых вод залегает неглубоко от поверхности и колеблется в отдельные годы от 0,5 до 3,5 м, достигая на поверхности увалов (гривах) 3,5 м и в западинах 0,5-1,5 м. [9]

2.3 Краткая характеристика неблагоприятных климатических условий

«Государственный природный Троицкий комплексный заказник регионального значения» расположен в степной зоне агроклиматического районирования Челябинской области. Климат этой зоны очень теплый и засушливый. Зима здесь довольно холодная, с сильными морозами, метелями, которые наблюдаются в течение 40-50 дней, вызывая значительный перенос снега. Снежный покров устанавливается в середине ноября, редко – в середине декабря. К середине весны снег обычно сходит. Средняя температура января минус 17-18 °С. В суровые зимы минимальная температура воздуха опускается до минус 44-46 °С. Глубина промерзания почвы составляет 110-150 см. В малоснежные и суровые зимы почва промерзает до 170-260 см. Осадков за год выпадает 350-400

мм, 75 % – в теплый период года. Средняя температура июля +19 °С. Заказник расположен между Уральскими горами и Западно-Сибирской низменностью, поэтому температура летом в +47 °С на солнце не является аномалией.

2.4 Почвы, животный и растительный мир

На территории ООПТ «Государственный природный Троицкий комплексный заказник регионального значения» преобладают чернозёмные виды почв, а именно выщелоченные обыкновенные чернозёмы в сочетании с лугово-чернозёмными и солонцами.

При этом типичными являются: обыкновенные черноземы (45 % пашни), выщелоченные черноземы (22 %) и южные черноземы (9 %). Черноземные почвы – это наиболее плодородные пахотные почвы области.

Выщелоченные черноземы считаются лучшими пахотными почвами, распространены повсеместно на хорошо дренированных участках. Имеют довольно мощный горизонт гумуса и благоприятную реакцию почвенного раствора. Для данного типа почв характерно высокое содержание оснований, обменного калия, но низкое содержание подвижного фосфора. Почвы при этом имеют комковатую структуру гумусовых горизонтов, в значительной мере утраченную на пашне.

Обыкновенные чернозёмы располагаются на относительно спокойных элементах рельефа и формируются на карбонатных породах. Почвы, как следствие, характеризуются наличием карбонатных включений в нижней части гумусового горизонта. Это обстоятельство приводит к некоторой законсервированности питательных веществ в почвах, слабой их подвижности.

Согласно схеме ботанико-географического районирования Челябинской области, Троицкий заказник расположен в степной зоне, в подзоне северных ковыльно-разнотравных степей, у северной границы

Погранично-Казахстанского района. Структура классов среды обитания ООПТ Троицкий заказник отражена на рисунке 3.



Рисунок 3 – Структура классов среды обитания ООПТ «Государственный природный Троицкий комплексный заказник регионального значения»

Составленный флористический список включает 592 вида сосудистых растений, но некоторые из них не встречаются в заказнике, а лишь в его окрестностях (в частности, в долине р. Уй). В начале 1940-х гг. ещё сотрудниками лесхоза на территории заказника был организован дендрологический парк (около 100 видов древесных и кустарниковых пород) и питомник по выращиванию хвойных культур (ель колючая *Picea pungens*) на площади около 0,2 га. В дендропарке были посажены лиственница сибирская, сосна, ель сибирская, можжевельник, дуб монгольский, ясень маньчжурский, липа мелколистная, вяз, ильм горный, клены – остролистный, татарский и Гиннала, шиповник, лох узколиственный

и многие другие культуры. К сожалению, в связи с упразднением лесхозов и лесников, а также ввиду отсутствия средств для поддержания дендропарка и питомника, работы по поддержанию в 2000 годы были остановлены. Не проводились санитарные рубки, не велись уходные мероприятия, а также в результате пожаров, которые не были предотвращены многие деревья и кустарники просто погибли.

В Троицком заказнике обитает около 145 видов птиц, более 40 видов млекопитающих, большое число редких беспозвоночных животных. Из-за малых размеров этого заказника животный мир (особенно его степной элемент) с течением времени обеднел: исчезли встречавшиеся здесь 50 - 60 лет назад дрофа и стрепет; уменьшилась численность серой куропатки, зайца-русака и розового скворца; исчезли степная пеструшка, большой тушканчик, серый хомячок. Появились и новые виды – ондатра (1969 г.) и джунгарский хомячок (1975 г.). В засушливом 1975 г. в заказник заходило стадо из 50 голов сайгака. Мир беспозвоночных животных заказника изучен лучше, чем где-либо в Челябинской области. Одних только пчелиных здесь зарегистрировано 127 видов. Муравьев здесь 24 вида, слепней – 21, комаров – 18 видов. Список жуков этого крохотного заказника насчитывает 329 видов. Фауна пауков образована 270 видами. На Южном Урале стрекозы – одна из самых изученных групп насекомых, и одонатофауна Южного Урала исследована наиболее подробно по сравнению с другими регионами России. К настоящему времени известно 69 видов стрекоз. Из редких птиц ранее отмечался на гнездовании могильник и, предположительно, гнездилась кречетка. В 30-х гг. XX в. гнездилась одна пара большого подорлика. Одна из наиболее восточных точек распространения кольчатой горлицы на Урале. Ранее (до 1977 г.) регулярно гнезился беркут.

ГЛАВА 3. МОЗАИЧНОСТЬ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ТРОИЦКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО КОМПЛЕКСНОГО ЗАКАЗНИКА

Задачей данной работы является изучение мозаичности растительности степных экосистем Южного Урала на примере травянистых экосистем Троицкого государственного природного комплексного заказника (Троицкий район, Челябинская область).

Оценка мозаичности степных целинок Троицкого заказника (рисунок 4, по оси ординат – вклад оси, %, по оси абсцисс – размер блока, м.; 1, 2, 3 – номера осей, горизонталями отмечены уровни мозаичности) показала, что характер увеличения вклада осей главных компонент в суммарную дисперсию для обоих вариантов анализа сходен. В отличие от степных целинок Брединского заказника [105], вклад первой оси главных компонент для степных экосистем Троицкого заказника, гораздо больше, чем для второй и третьей оси (вклад которых, очень близок и только с уровня 14 м начинает существенно отличаться). Это свидетельствует о наличии различных факторов формирования мозаик, особенно для мозаик большого размера, и дифференциации степных видов на эколого-ценотические группы. Также для осей главных компонент определяется рост вклада в суммарную дисперсию, что указывает на наличие нескольких разномасштабных факторов, определяющих формирование мозаик.

Для двух независимых разнонаправленных вариантов выделения блоков разного размера выделяются три уровня мозаичности: в одном варианте (рисунок 4: сверху) выделяются объективные мозаики размером 0,8, 1,8, 7,0 и 11,0 м, а для второго (рисунок 4: снизу) – еще и 14,0 м.

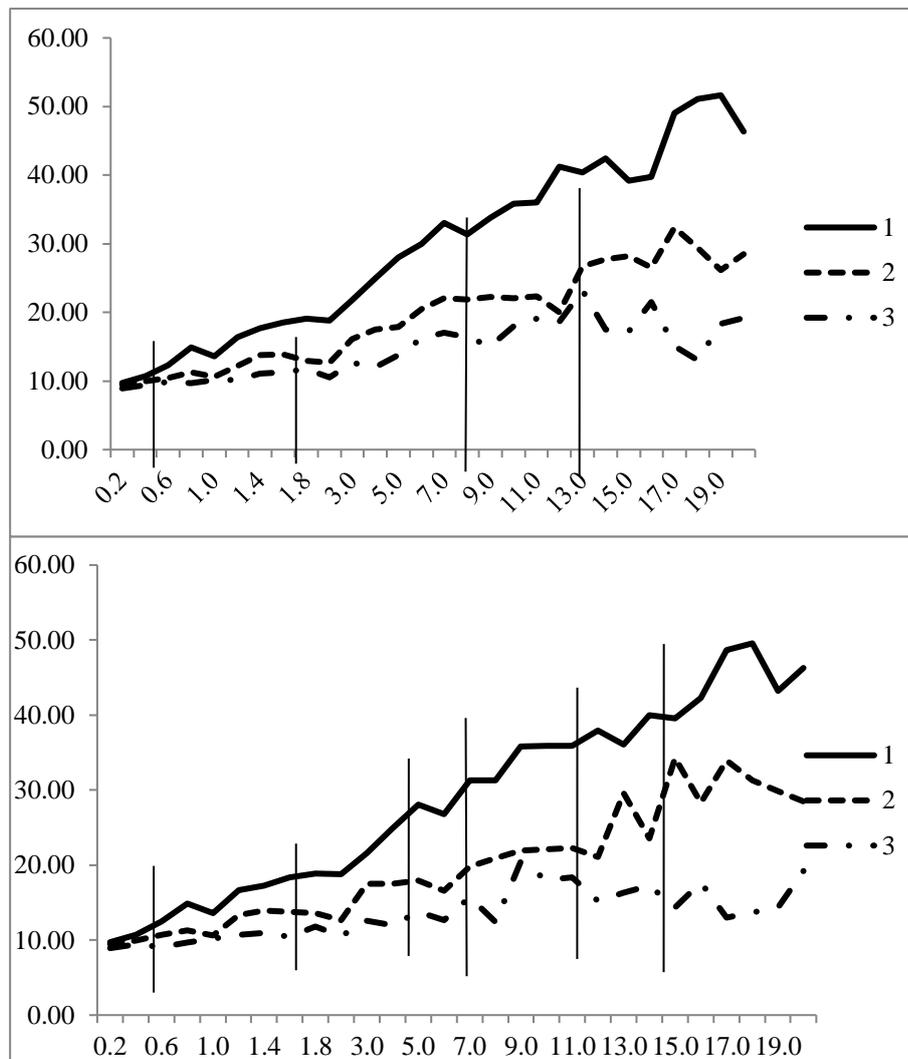


Рисунок 4 – Вклад в суммарную дисперсию растительности осей главных компонент в зависимости от размера блока для степных экосистем Троицкого заказника

Таким образом, для степных экосистем Троицкого заказника однозначно выделяется два уровня мозаичности: парцеллярный 7,0 м (близкий 6,0 м для Брединского заказника) и ценотический (11,0 м, как и для Брединского заказника). Это позволяет предположить объективное существование мозаик такого размера для степных травянистых экосистем Южного Урала в целом. В отличие от степных экосистем Брединского заказника, для Троицкого заказника объективно выделяются также и микромозаики (0,8 и 1,8), которые связаны с группировками дернин разных видов ковылей.

Оценка многовидовых мозаик солонцеватых лугов Троицкого заказника (рисунок 5) также показала сходство вклада влияния трех первых осей главных компонент для разных вариантов анализа. Но, в отличие от степей, вклад первой оси в суммарную дисперсию резко отличается от очень близких вкладов второй и третьей оси, что маркирует наличие небольшого числа обособленных эколого-ценотических групп видов растений. Также наблюдается рост вклада в суммарную дисперсию для первой оси, что указывает на наличие ведущего фактора, меняющегося на разных уровнях мозаичности. Для обоих вариантов анализа выделяется только один общий уровень микромозаик размером 0,8 м, но при этом для первого варианта определяются объективные многовидовые мозаики размером 1,8 и 9,0 м (рисунок 5: сверху, по оси ординат – вклад оси, %, по оси абсцисс – размер блока, м.; 1, 2, 3 – номера осей, горизонталями отмечены уровни мозаичности), а для второго варианта – 1,6, 8,0 и 14,0 метров (рисунок 5: снизу). Таким образом, засоление приводит к фрагментации травяного покрова и нарушению пространственной организации групп травянистых видов на парцеллярном и ценотическом уровне, в результате возникает неустойчивость горизонтальной структуры и, соответственно, неустойчивость самих засоленных экосистем.

Изученные галофильные сообщества солонцов характеризуются низким видовым разнообразием – на профиле зарегистрировано только 6 видов, образующих три плеяды из пар сопряженных видов: *Artemisia absinthium* L. (1) и *Stipa tirsia* Steven(4); *Festuca valesiaca* Gaudin (3) и *Salicornia europaea* L. (5); *Koeleria cristata* (L.) Pers. (2) и *Petrosimonia litwinowii* Korsh. (6). Отдельно от выделенных плеяд формируются пятна *Astragalus sulcatus* L. (7), не сопряженным ни с одним указанным выше видом.

Анализ характера пространственного размещения видов галофильных сообществ показывает, что галофиты характеризуются случайным распределением – показатель t таких видов как *Salicornia*

europaea, *Petrosimonia litwinowii* и *Astragalus sulcatus* близки к нулю. Также случайное распределение характерно и для *Artemisia absinthium* и *Festuca valesiaca* ($t < -2$). Соответственно, плеяда *Festuca valesiaca* – *Salicornia europaea* также имеет случайный характер распределения.

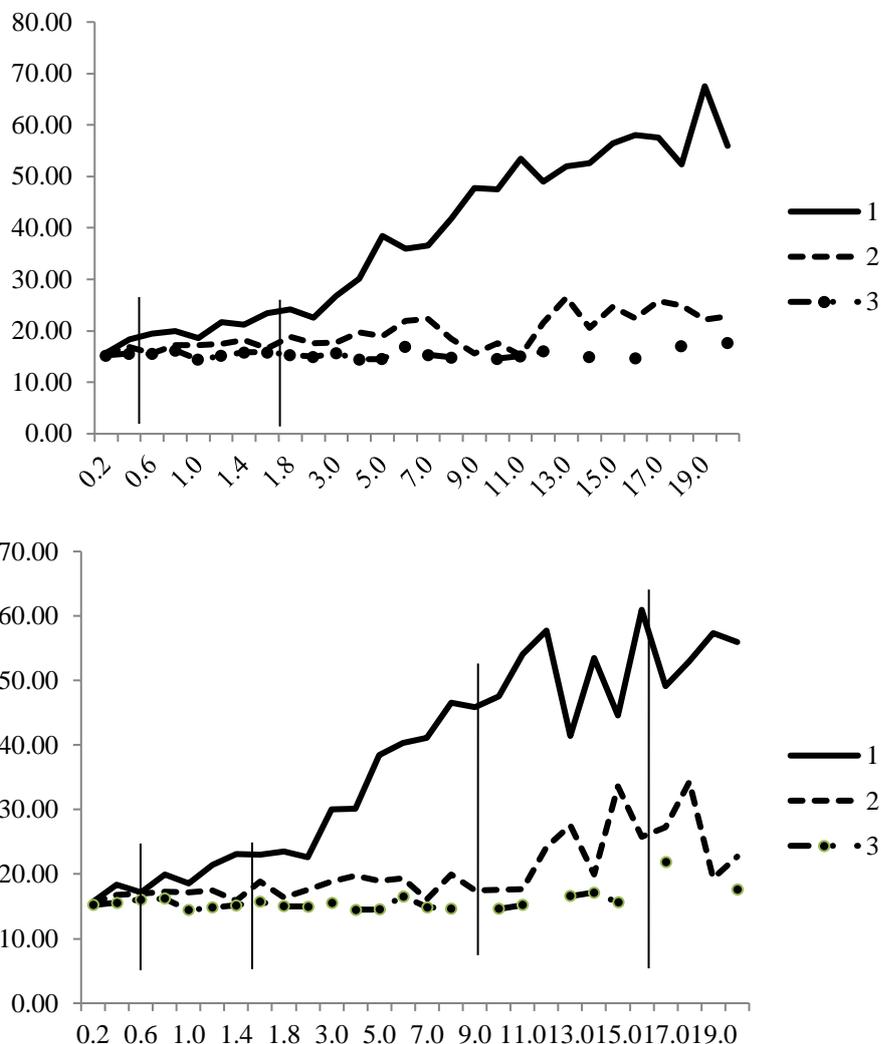


Рисунок 5 – Вклад в суммарную дисперсию растительности осей главных компонент в зависимости от размера блока для экосистем солонцеватых лугов Троицкого заказника

Наконец, распределение только двух видов определяется как контагиозное – *Stipa tirsia* и *Koeleria cristata* (сильноконтагиозное), причем оба вида характерны для степных травостоев и являются солестойкими, а не галофитами. Таким образом, засоление приводит к фрагментации травяного покрова (для всех видов характерна низкая встречаемость) и

нарушению пространственной организации ценопопуляций, приводящей к формированию случайного пространственного распределения, а мозаичность поддерживают исключительно степные солеустойчивые виды.

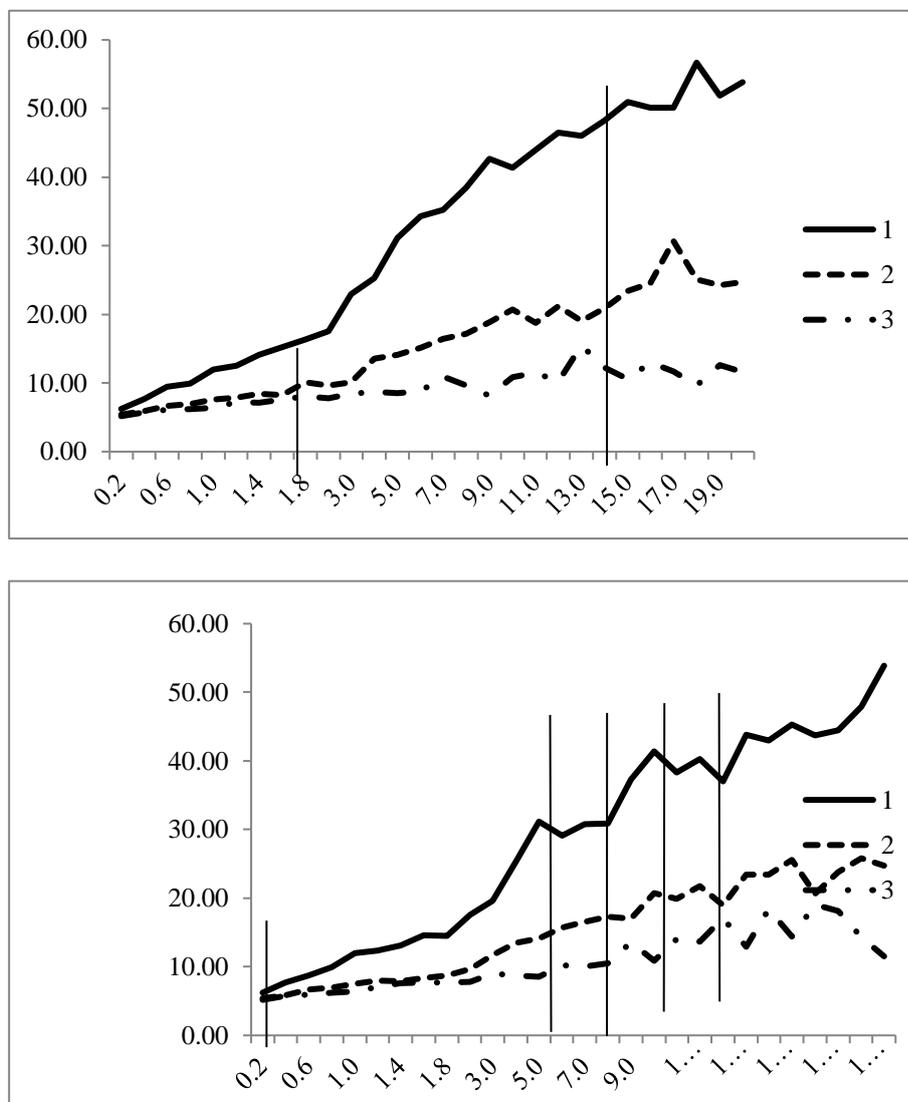


Рисунок 6 – Вклад в суммарную дисперсию растительности осей главных компонент в зависимости от размера блока для экосистем остепненных лугов Троицкого заказника

Для остепнённых лугов (рисунок 6, по оси ординат – вклад оси, %, по оси абсцисс – размер блока, м.; 1, 2, 3 – номера осей, горизонталями отмечены уровни мозаичности) наблюдается картина, сходная со степными экосистемами – рост вклада трех осей главных компонент, но более резкая дифференциация их вклада в суммарную дисперсию. Это

маркирует большее разнообразие и более четкое выделение эколого-ценотических групп травянистых растений остепнённых лугов, по сравнению со степями и солонцеватыми лугами и большее разнообразие разномасштабных факторов мозаичности.

Для остепнённых лугов для обоих вариантов однозначно выделяется ценотический уровень мозаичности 12,0 м. При этом для одного варианта также определяются объективные микромозаики размером 1,8 м (рисунок 6: сверху), а для другого – 1,6, 10,0, 14,0 и 16,0 метров (рисунок 6: снизу). Таким образом, для остепнённых лугов однозначно определяется только ценотический уровень мозаичности при однозначно не определяемом микрозональном, и не выраженном парцеллярном.

Таким образом, для изученных травянистых экосистем доказано наличие иерархического континуума разномасштабных единиц трех уровней – микромозаик, парцеллярного и ценотического. Резюмируя оценку горизонтальной структуры травянистых экосистем степей Южного Урала на рассмотренных примерах, необходимо отметить, что для всех типов травянистой растительности определяются мозаики одного либо близких размеров: микромозаики 0,8 и 1,6-1,8 м; парцеллы 6-7 и 8-9 м; ценотические мозаики 10-12 и 14 метров. Эти уровни являются, по-видимому, фундаментальными для травянистых степных экосистем. Наиболее четко и однозначно определяются все уровни мозаичности для зональных экосистем. А в связи с экологическим или географическим несоответствием экосистем природным факторам и с увеличением экстремальности факторов среды, а также при антропогенном воздействии, наблюдается фрагментация горизонтальной структуры – пространственные мозаики становятся менее выраженными или разрушаются и начинают превалировать мозаики одного масштаба вплоть до упрощения пространственной организации до какого-либо одного уровня. Таким образом, на пространственном уровне наблюдается и подтверждается

известное в геоботанике упрощение ценотического разнообразия экосистем с ухудшением биотопов («чем жестче – тем проще»).

Оценка влияния абиотических факторов на формирование многовидовых мозаик травянистых сообществ Троицкого заказника выполнялась на основе ординации видов и определения градиентов их распределения в блоках разного размера. В качестве координат использованы положения видов в пространстве фитоиндикационных шкал, оцененные методом определения реализованной экологической ниши. А сама оценка ведущих осей главных компонент как комплексных факторов выполнялась по величинам нагрузки (Factor Loadings) видов на эти оси. Поскольку методика предполагает выделения трех осей ординации, то идентифицировались три группы ведущих факторов (таблица 1). При этом оценка влияния абиотических факторов проведена не только для однозначно выделяемых мозаик, но и для некоторых, указанных выше как фундаментальных для травянистых сообществ Южного Урала.

Таблица 1 – Идентификация ведущих факторов распределения видов многовидовых мозаик Троицкого заказника на разных уровнях мозаичности (метод главных компонент)*

Размер, м	Ось	Почвенное увлажнение (hd)	Переменность увлажнения (fh)	Кислотность почв (rc)	Солевой режим (sl)	Режим кальция (Ca)	Азотный режим (nt)	Почвенная аэрация (ae)
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Остепнённый луг								
1,6 1,8	1	<u>0.08</u> 0.06	<u>0.00</u> 0.03	<u>-0.08</u> 0.01	<u>0.08</u> -0.16	<u>-0.04</u> -0.18	<u>-0.03</u> 0.17	<u>0.09</u> 0.12
	2	<u>-0.07</u> 0.04	<u>0.05</u> 0.00	<u>-0.10</u> -0.21	<u>0.17</u> -0.08	<u>-0.04</u> 0.12	<u>-0.19</u> -0.06	<u>-0.09</u> 0.02
	3	<u>-0.07</u> 0.08	<u>-0.07</u> 0.03	<u>0.03</u> 0.05	<u>-0.01</u> -0.17	<u>-0.15</u> 0.07	<u>0.15</u> 0.22	<u>0.12</u> 0.20
12,0	1	<u>0.13</u> -0.01	<u>0.09</u> -0.01	<u>-0.06</u> 0.01	<u>0.03</u> 0.03	<u>-0.03</u> -0.01	<u>-0.01</u> 0.08	<u>0.09</u> 0.02
	2	<u>-0.08</u> -0.19	<u>0.12</u> 0.03	<u>-0.15</u> 0.01	<u>0.13</u> 0.18	<u>0.06</u> 0.05	<u>-0.12</u> -0.19	<u>-0.17</u> -0.23
	3	<u>0.11</u> -0.06	<u>-0.13</u> -0.09	<u>-0.12</u> -0.20	<u>0.04</u> 0.15	<u>0.06</u> 0.24	<u>0.00</u> -0.09	<u>0.16</u> 0.04

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
4,0	1	<u>0.07</u> -0.04	<u>0.06</u> -0.02	<u>-0.05</u> 0.05	<u>0.10</u> -0.07	<u>0.00</u> -0.05	<u>-0.03</u> 0.04	<u>0.04</u> -0.01
	2	<u>0.16</u> -0.15	<u>-0.07</u> 0.03	<u>0.07</u> -0.12	<u>-0.11</u> 0.09	<u>-0.04</u> 0.05	<u>0.13</u> -0.14	<u>0.26</u> -0.22
	3	<u>0.03</u> -0.06	<u>-0.04</u> 0.30	<u>-0.14</u> 0.16	<u>0.06</u> 0.00	<u>0.16</u> -0.04	<u>-0.09</u> 0.00	<u>0.12</u> -0.16
Солонцеватый луг								
0.8	1	0.24	-0.14	0.14	0.05	-0.43	0.05	-0.10
	2	-0.14	-0.52	-0.43	-0.52	0.14	0.43	-0.59
	3	0.24	0.05	0.33	-0.14	-0.05	0.05	0.10
1,6 1,8	1	0.14	<u>-0.24</u> 0.71	<u>0.05</u> 0.43	<u>-0.24</u> 0.90	<u>0.05</u> -0.33	-0.05	<u>-0.20</u> 0.68
	2	<u>-0.24</u> -0.14	<u>-0.62</u> -0.33	<u>-0.52</u> -0.43	<u>-0.43</u> -0.14	<u>0.24</u> 0.14	<u>0.33</u> 0.43	<u>-0.68</u> -0.39
	3	<u>-0.05</u> 0.24	<u>-0.24</u> 0.05	<u>0.05</u> 0.14	<u>-0.43</u> 0.05	<u>0.24</u> -0.24	<u>-0.05</u> 0.43	<u>-0.20</u> 0.10
8.0	1	<u>0.05</u> 0.14	<u>0.62</u> 0.14	<u>0.33</u> 0.05	<u>0.62</u> 0.14	<u>-0.43</u> -0.33	<u>0.05</u> 0.14	<u>0.59</u> 0.10
	2	<u>0.33</u> 0.14	<u>-0.05</u> -0.24	0.05	<u>-0.24</u> -0.43	<u>-0.14</u> 0.05	<u>0.33</u> 0.14	<u>-0.10</u> -0.20
	3	<u>0.05</u> -0.43	<u>0.43</u> -0.62	<u>0.14</u> -0.71	<u>0.43</u> -0.43	<u>-0.05</u> 0.24	<u>0.05</u> 0.14	<u>0.39</u> -0.68
14,0	1	<u>0.05</u> 0.14	<u>0.62</u> 0.52	<u>0.33</u> 0.43	<u>0.62</u> 0.52	<u>-0.43</u> -0.33	<u>0.05</u> -0.05	<u>0.59</u> 0.59
	2	<u>0.05</u> 0.14	<u>0.43</u> 0.52	<u>0.14</u> 0.24	<u>0.43</u> 0.52	<u>-0.24</u> -0.52	<u>0.05</u> 0.14	<u>0.39</u> 0.49
	3	<u>0.62</u> 0.24	<u>0.05</u> -0.14	<u>0.33</u> -0.05	<u>-0.14</u> -0.33	<u>-0.43</u> -0.24	0.24	<u>0.10</u> -0.20
Степь								
0,8	1	0.28	-0.10	-0.13	-0.01	-0.44	0.26	-0.07
	2	-0.26	0.03	0.05	0.32	-0.15	-0.44	-0.37
	3	-0.38	0.00	0.28	0.43	0.18	-0.36	0.16
1,8	1	<u>-0.36</u> -0.21	<u>0.03</u> 0.13	<u>0.10</u> -0.05	<u>0.22</u> 0.27	<u>-0.10</u> -0.31	<u>-0.54</u> -0.33	<u>-0.37</u> -0.43
	2	<u>-0.05</u> -0.10	<u>-0.03</u> 0.08	0.00	<u>0.17</u> 0.12	<u>-0.21</u> 0.05	<u>0.03</u> 0.03	<u>0.10</u> 0.25
	3	<u>0.33</u> 0.36	<u>0.00</u> 0.03	<u>-0.18</u> -0.15	<u>-0.01</u> 0.12	<u>-0.18</u> -0.21	<u>0.21</u> 0.28	<u>-0.04</u> 0.07

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
7,0	1	<u>-0.22</u> -0.21	<u>0.09</u> 0.08	<u>-0.14</u> -0.15	<u>0.23</u> 0.17	<u>-0.27</u> -0.31	<u>-0.35</u> -0.33	<u>-0.36</u> -0.37
	2	<u>0.45</u> <u>0.49</u>	<u>-0.01</u> 0.05	<u>-0.09</u> -0.13	<u>0.03</u> -0.12	<u>-0.32</u> -0.18	<u>0.37</u> 0.36	<u>0.03</u> -0.04
	3	<u>-0.28</u> -0.04	<u>0.00</u> 0.12	<u>0.03</u> -0.22	<u>0.12</u> -0.05	<u>0.13</u> -0.19	<u>-0.26</u> 0.04	<u>0.13</u> 0.09
11,0	1	<u>-0.23</u> 0.00	<u>0.00</u> 0.08	<u>-0.13</u> -0.21	<u>0.12</u> 0.01	<u>0.03</u> -0.15	<u>-0.26</u> 0.08	<u>0.10</u> 0.13
	2	<u>0.41</u> -0.38	<u>-0.03</u> -0.05	<u>-0.21</u> 0.13	<u>-0.12</u> 0.30	<u>-0.05</u> -0.08	<u>0.23</u> -0.51	<u>0.13</u> -0.31
	3	<u>-0.22</u> 0.36	<u>0.01</u> 0.03	<u>0.01</u> -0.10	<u>0.16</u> -0.09	<u>-0.27</u> -0.21	<u>-0.30</u> 0.23	<u>-0.33</u> -0.01
4,0	1	<u>0.31</u> -0.38	<u>-0.03</u> -0.05	<u>-0.05</u> 0.08	<u>0.06</u> 0.14	<u>-0.31</u> -0.08	<u>0.23</u> -0.26	<u>-0.04</u> 0.01
	2	<u>-0.31</u> 0.36	-0.03	<u>0.05</u> -0.10	<u>0.01</u> 0.01	<u>0.00-</u> 0.41	<u>-0.23</u> 0.28	<u>0.04</u> -0.13
	3	<u>-0.23</u> -0.28	0.15	<u>0.13</u> -0.08	<u>0.19</u> 0.14	<u>-0.33</u> -0.28	<u>-0.31</u> -0.36	-0.37

*В числителе (знаменателе) в случае отличий представлены первый и второй варианты выделения блоков, соответственно, полужирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла.

Для остепнённых лугов ведущими факторами распределения видов в микромозаиках (1,6-1,8 м) являются режим уменьшения в почве кальция, режим почвенного азота и ухудшения режима почвенной аэрации (утяжеление гранулометрического состава и увеличение обводненности корнеобитаемого слоя почвы), а также нарастание почвенной кислотности. На ценотическом уровне (12 м) роль большинства этих факторов сохраняется, меняется только характер влияния – повышение содержания в почве кальция, не только ухудшение, но и улучшение режима аэрации почв (боле легкий гранулометрический состав и меньшая обводненность корнеобитаемого слоя) и рост содержания почвенного азота. Но при этом не идентифицируется как ведущий режим кислотности, а проявляется роль роста почвенного увлажнения. Для ценотических мозаик более высокого уровня (14,0 м) при сохранении ведущей роли режима почвенной аэрации

в качестве определяющими также становятся солевой режим (минерализованность почвенного раствора) и рост переменности (контрастности) почвенного увлажнения – статистически значимый фактор. Характер влияния абиотических факторов на распределение видов на микро мозаики степных целинок Троицкого заповедника неоднозначен. Так для уровня 0,8 м оба варианта анализа показали статистическую значимость уменьшения режима почвенного кальция и почвенного азота и рост минерализованности почвенного раствора. Для мозаик размером 1,8 м в обоих вариантах анализа ведущим определяется только рост почвенного увлажнения (3 ось главных компонент), при этом статистически значимым первым фактором в одном варианте определено увеличение режима аэрации почв, а во втором – уменьшение содержания почвенного азота. Также отлична в разных вариантах анализа идентификация второй оси главных компонент – уменьшения режима почвенного кальция и ухудшение почвенной аэрации, соответственно. Более точная оценка влияния абиотических факторов на формирование травянистых степных парцелл (7 м). Статистически достоверно как рост почвенного увлажнения определяется только вторая ось главных компонент и однозначно ведущим фактором по первой оси идентифицируется увеличение режима аэрации почв. Только 3 ось идентифицируется неоднозначно – нарастание сухости почв в одном варианте и увеличение кислотности – во втором. На ценоотическом уровне для мозаик размером 11 метров ведущими абиотическими факторами мозаичности являются уменьшение содержания почвенного азота (статистически значим для одного из вариантов и связан с 1 и 3 осями главных компонент для второго) и рост почвенного увлажнения (2 и 3 оси главных компонент для разных вариантов). При этом также отмечено влияние нарастание кислотности почв (1 ось в одном из вариантов анализа). Для ценоотических мозаик 14 м ведущими абиотическими факторами являются уменьшение содержания почвенного кальция, уменьшение почвенной аэрации и увлажнения. В целом, ведущие

факторы формирования степных парцелл и ценотических мозаик Троицкого заказника соответствуют факторам, определенным для Брединского заказника [129]. В обоих случаях определяющими являются режим почвенного азота и кальция, а также почвенная аэрация. Различия для Троицкого заказника связаны с закладкой профилей в разных биотопах. Различия же между факторами Брединского и Троицкого заказника объясняются зональными причинами. В Брединском заказнике как более южном варианте ведущим фактором в более засушливых условиях является минерализация почвенного раствора, а в Троицком (более влажный северный вариант, переходный к лесостепи) – почвенное увлажнение и кислотность почв. Для солонцеватых лугов формирование микромозаик 0,8 м для обоих вариантов анализа связано с уменьшением содержания в почве кальция, ухудшением почвенной аэрации и ростом щелочности почвенного раствора (положительная корреляция с режимом кислотности). Микромозаики 1,8 м статистически значимо связаны с переменностью режима увлажнения и почвенной аэрацией (в одном варианте – уменьшением, в другом – увеличением) и с минерализованностью почвенного раствора (в одном варианте статистически значимая положительная корреляция). Так же для одного варианта анализа отмечено влияние нарастание кислотности и увеличения содержания в почве азота. На парцеллярном уровне (8 м) статистически значимыми являются режим переменности увлажнения, а также солевой режим и для второго варианта анализа – кислотность почв и улучшение аэрации. Помимо этого, отмечается влияние роста почвенного азота (для одного варианта) и уменьшение содержания почвенного кальция (для другого варианта). Наконец, на ценотическом уровне (14 м) для обоих вариантов анализа влияют увеличение переменности почвенного увлажнения и рост минерализованности почвенного раствора (в одном варианте показатели статистически значимы). Также для одного варианта статистически значим рост почвенного увлажнения, а для другого –

нарастание почвенной аэрации. Отмечается также влияние уменьшения содержания в почве кальция.

Таким образом, при нарастании засоления эдафотопов определяющими пространственную организацию травянистых сообществ на всех уровнях в первую очередь являются «классические» факторы солончаков и солонцов – контрастность увлажнения, аэрация почв и рост или уменьшение засоления почв, а также связанные с ними режимы кислотности и азота.

Необходимо указать, что корреляция мозаик с абиотическими факторами в большинстве случаев статистически не значима (за исключением засоленных биотопов), что указывает, как на недостаток использования метода главных компонент, так и на преобладающее влияние ценотических факторов. В связи с этим проводилась классификация выделенных многовидовых мозаик на парцеллярном и ценотическом уровне (где влияние абиотических факторов наименее однозначное) с выделением разных наборов видов растений для разных уровней мозаичности [4] и определением их группировок как «микрофитохор» (працеллярный), и «мезофитохор» (биотоп) [7].

Для остепнённых лугов на ценотическом уровне (12 м) определено 5 мезофитохор, которые фактически формируют одни и те же виды:

- 1) *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub – *Poa pratensis* L. – *Carex supina* Wahlenb. – *Stipa pennata* L. s. l.;
- 2) *Poa pratensis* – *Bromopsis inermis*;
- 3) *Carex supina* – *Poa pratensis*;
- 4) *Festuca pratensis* Huds. – *Poa pratensis* – *Bromopsis inermis*;
- 5) *Poa pratensis* – *Carex supina*.

Оценка классификации дискриминантным анализом показала ее 100 % точность, но при этом различаются фитохоры не столько наличием и численностью указанных выше видов, представленных во всех мозаиках, а наличием в мозаиках и численностью нескольких видов разнотравья. Так

значимыми видами с высокой информативностью (статистически значимые величины Лямбда Уилкса и F-удаленное при уровне значимости $< 0,0,5$), определяющими дискриминацию описаний на ценохоры являются следующие виды разнотравья: *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Plantago major* L., *Cichorium intybus* L., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt, *Lathyrus pratensis* L. и *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., часть из которых маркирует нарушенные сообщества. Таким образом, в некоторой степени подтверждается одно из основных положений флористической школы классификации Браун-Бланке Й., что «верными» (информативными) видами для выделения синтаксонов могут быть не доминанты или эдификаторы растительности.

Оценка положения выделенных фитоценохр остепнённых лугов в осях НМШ и фитоиндикационных шкалах методами дискриминантного анализа показала 100% точности определения мозаик, что указывает на их ценотическую специфичность и специфичность их биотопов (таблица 2). При этом значимыми факторами с высокой информативностью (статистически значимые величины Лямбда Уилкса и F-удаленное при уровне значимости $< 0,0,5$), определяющими дискриминацию биотопов выделенных ценотических мозаик (мезофитоценохор) являются режимы почвенного увлажнения, почвенного кальция и почвенного азота.

Таблица 2 – Идентификация ведущих факторов ординации мозаик остепнённых лугов Троицкого 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)
NMS1	0,57	-0,17	0,20	0,15	0,05	-0,52	-0,40
NMS2	0,35	-0,05	0,28	0,30	0,10	0,23	0,15

Полужирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла.

Обе ординации фитоценохор (по численности и встречаемости видов и в пространстве осей НМШ и фитоиндикационных шкал) в пространстве

первых двух дискриминантных функций (рисунок 7: сверху в пространстве показателей фиторазнообразия, снизу в пространстве осей НМШ и фитоиндикационных шкал) показывают, что они четко отличаются как видовой специфичностью и фиторазнообразием, так и экологической специфичностью их биотопов.

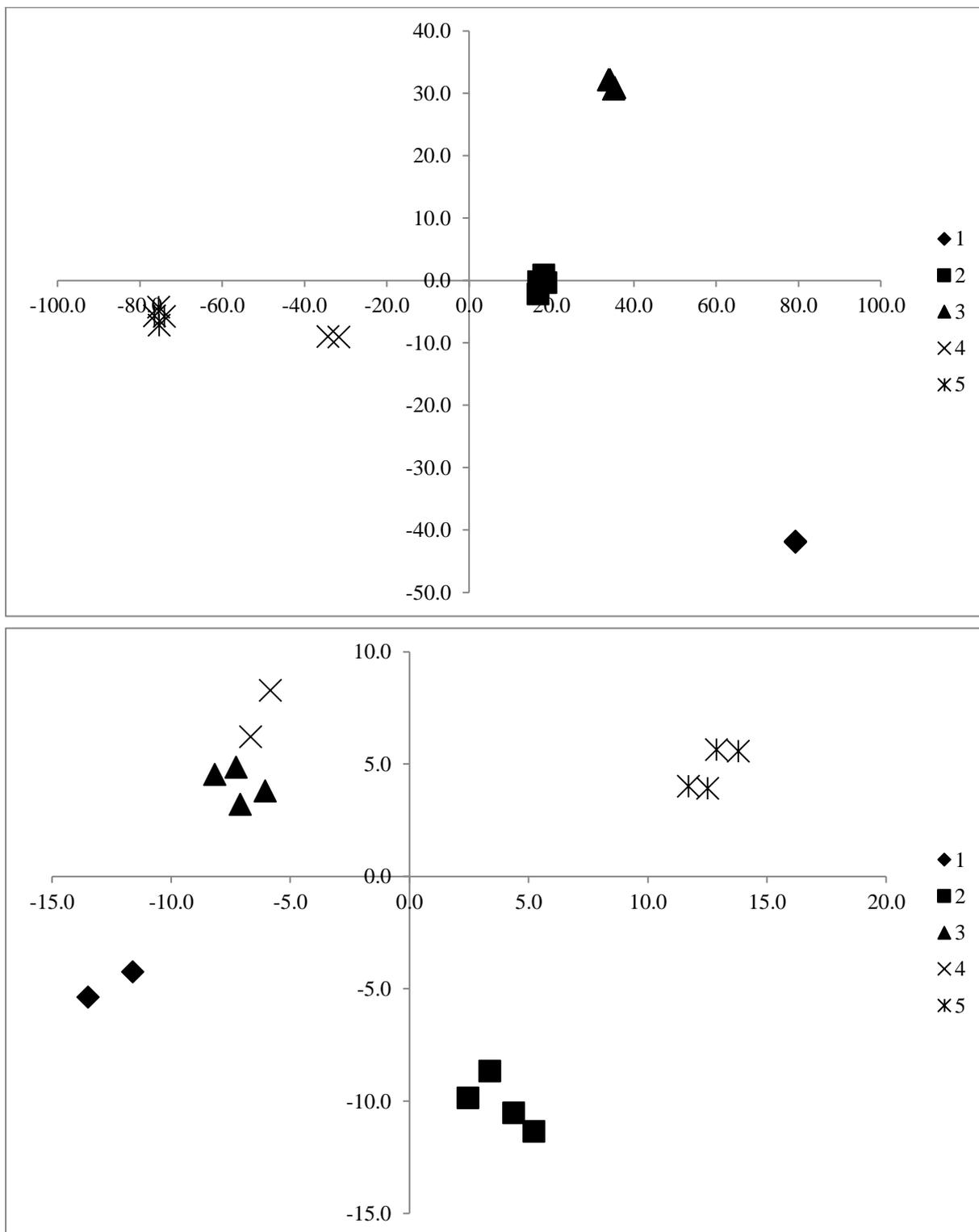


Рисунок 7 – Ординация мозаик остепнённых лугов (14 м)

Для степных экосистем Троицкого заказника на парцеллярном уровне (7 м) выделяются 7 микрофитоценозов, которые, фактически, определяются количественными соотношениями трех видов ковылей – *Stipa lessingiana* Trin. Et Rupr., *Stipa pennata* L. s. l. и *Stipa tirsia* Stev., а также наличием или отсутствием в парцеллах *Festuca valesiaca* Gaud. Соответственно, дискриминантный анализ при 100 % точности выделения парцелл, значимыми видами с высокой информативностью (статистически значимые величины Лямбда Уилкса и F-удаленное при уровне значимости $< 0,0,5$) показал именно эти четыре вида. На ценотическом уровне (11 м) выделяются 5 мезофитоценозов, которые также определяются количественными соотношениями четырех вышеуказанных видов. Но при этом, значимыми для дискриминации описаний видами из них определяются только два – *Stipa lessingiana* и *Festuca valesiaca*, остальные виды относятся к разнотравью: *Achillea millefolium* L. p. p., *Arctium minus* (Hill) Bernh., *Convolvulus arvensis* L., *Artemisia absinthium* L., часть из которых маркирует нарушенные сообщества. Таким образом, на ценотическом уровне для степных экосистем наблюдается сходная с остепенёнными лугами картина, когда «верными» определяются не доминанты или эдификаторы сообществ. Также подтверждается тезис о том, что на разных уровнях для оценки сообществ могут использоваться разные виды.

Ординацией ценотических мозаик степей методом НМШ для парцеллярного уровня определено две, а на ценотическом – три ведущие оси или группы ценотических факторов. Как и для остепенённых лугов, для степей и для парцелл, и для ценозов определяется сложный характер влияния биотопов на ценотическую структуру – практически все рассмотренные факторы влияют статистически значимо (таблица 3). Ведущие факторы биотопов не определяются, а характерно комплексное влияние всех факторов за исключением на парцеллярном уровне азотного режима почв, а на ценотическом – переменности почвенного увлажнения.

Таблица 3 – Идентификация ведущих факторов ординации мозаик степей Троицкого 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)
7 м							
NMS1	-0,38	-0,45	0,62	-0,06	0,77	-0,17	0,53
NMS2	-0,31	0,10	0,14	0,27	-0,12	-0,08	-0,17
11 м							
NMS1	0,36	-0,07	-0,12	-0,52	0,07	0,20	0,24
NMS2	-0,28	-0,01	0,25	0,12	0,42	-0,20	0,52
NMS3	0,40	0,33	-0,71	-0,14	-0,62	0,40	-0,22
Полужирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла							

Оценка положения выделенных фитоценозов степей в осях НМШ и фитоиндикационных шкалах методами дискриминантного анализа показала 100% точность классификации, как на уровне парцелл, так и ценозов, что свидетельствует о ценотической и биотопической специфичности выделенных мозаик и ценозов. Значимыми факторами на уровне парцелл определяются оси НМШ (внутрипарцеллярные взаимодействия между видами) и режим переменности почвенного увлажнения. На уровне ценотической мозаичности ведущими факторами являются внутривценотические взаимодействия (оси НМШ), а также режим почвенной аэрации и содержания в почве кальция. Указанные факторы также влияют на формирования парцелл и ценозов в степных целинках Брединского заказника, что позволяет предположить их фундаментальный характер для степей Южного Урала.

Ординация степных парцелл в пространстве показателей фиторазнообразия (численности и встречаемости видов) показало, что практически все ценозоы формируют достаточно четкий ценотический

ряд (рисунок 8: сверху, в пространстве показателей фиторазнообразия; снизу – в пространстве осей НМШ и фитоиндикационных шкал), связанный с мозаикой пятен дернин ковылей типчака. Это подтверждает гомогенность парцеллярной структуры северных степей Троицкого заказника. При этом специфической структурой отличаются антропогенно нарушенные ковыльные парцеллы с низкой численностью ковылей и внедрением в травостой *Plantago major L.* и *Fragaria viridis Duch.* В пространстве осей НМШ и фитоиндикационных шкал (справа вверху) парцеллы формируют три группы биотопов, что указывает на отсутствие экологической специфичности ценохор. Исключение также составляют антропогенно нарушенные ковыльные парцеллы.

На ценотическом уровне (рисунок 9) в пространстве показателей фиторазнообразия мезофитоценохоры четко различаются, что указывает на их специфичность. Более того, в эколого-ценотическом пространстве (осей НМШ и фитоиндикационных шкал) степные ценозы характеризуются тремя типами биотопов. В частности, специфические биотопы характерны для антропогенно нарушенных ковыльных парцелл (рисунок 9: снизу, в пространстве осей НМШ и фитоиндикационных шкал), а также ценохоры *Stipa lessingiana – S. pennata – S. tirsia – S. lessingiana* (рисунок 9: сверху, в пространстве показателей фиторазнообразия).

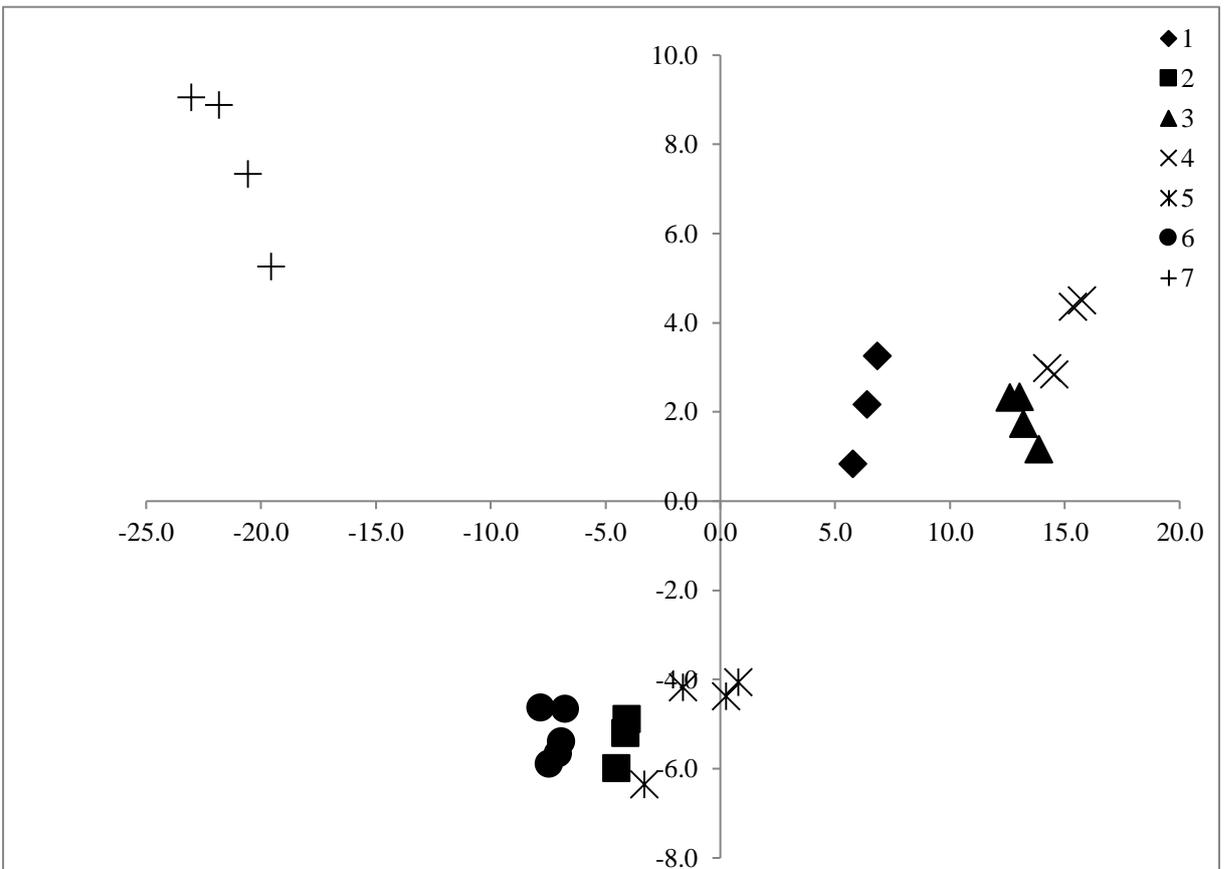
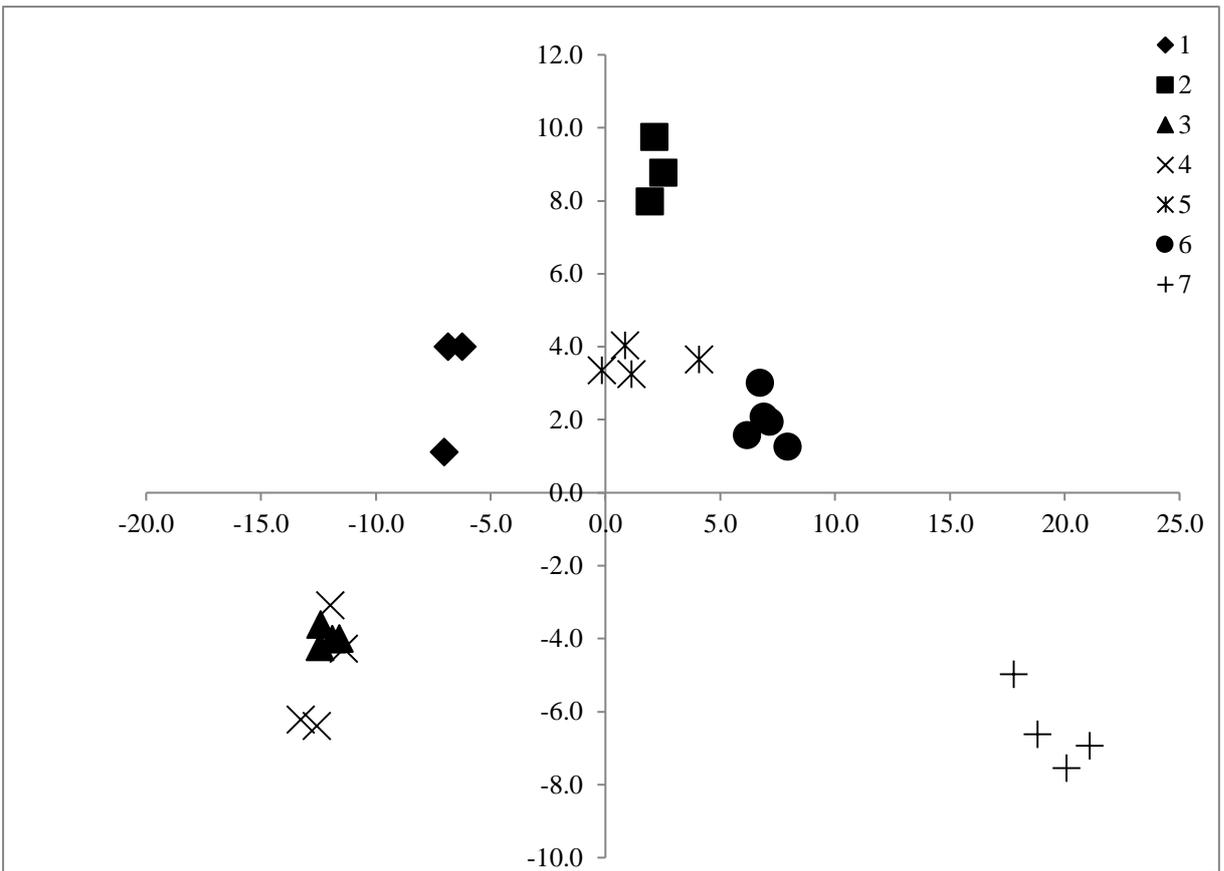


Рисунок 8 – Ординация мозаик степей (7 м)

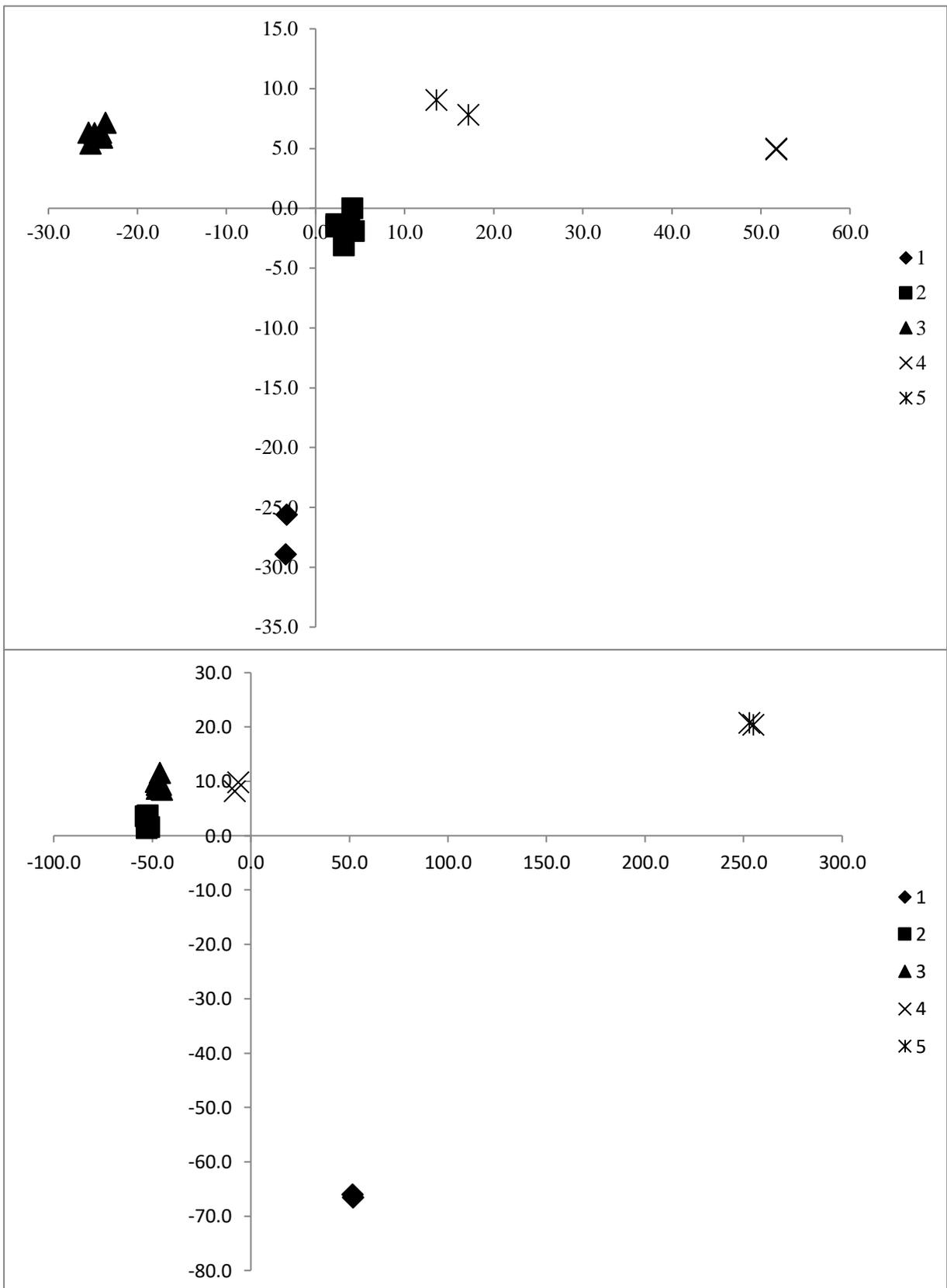


Рисунок 9 – Ординация мозаик степей (11 м)

Таким образом, если степные парцеллы не характеризуются специфичностью показателей фиторазнообразия и биотопов, то на

ценотическом уровне степные сообщества, несмотря на близкий видовой состав, четко различаются по битопам и фиторазнообразию. В связи с этим необходимо отметить, что при идентификации степных синтаксонов важным является масштаб исследований (размер и число пробных площадок), а также расположение пробных площадок в фитокатенах, которые будут, фактически, определять флористический состав и другие показатели фиторазнообразия, а также экологическую специфичность классифицированных сообществ. В частности, может возникнуть ситуация, когда на одних и тех же фитокатенах в одно и то же время разные исследователи будут выделять разные ценохоры и, соответственно, синтаксоны.

Для солонцеватых лугов на парцеллярном уровне (8 м) определяется самое большое количество микрофитоценохор:

- 1) *Festuca valesiaca* – *Koeleria cristata* (L.) Pers. – *Salicornia europaea* L. – *Petrosimonia litwinowii* Korsh;
- 2) *Festuca valesiaca* – *Salicornia europaea* – *Petrosimonia litwinowii*;
- 3) *Festuca valesiaca* – *Petrosimonia litwinowii*;
- 4) *Koeleria cristata*;
- 5) *Festuca valesiaca* – *Koeleria cristata*; 6) *Festuca valesiaca*;
- 7) *Festuca valesiaca* – *Koeleria cristata* – *Artemisia absinthium* L.;
- 8) *Artemisia absinthium* – *Festuca valesiaca*.

Фактически наблюдается три группы парцелл – степных злаков с содоминированием галофильных видов, степных злаков, а также полынных со степными злаками, переходных между первыми двумя группами. Дискриминантный анализ показал 100% точность классификации, при этом видами с высокой информативностью являются два доминанта *Festuca valesiaca* и *Koeleria cristata*, а также *Astragalus sulcatus* L., характерный для трех последних парцелл, переходных между парцеллами галофильными и парцеллами степных злаков. На ценотическом уровне (14 м) определяется 4 мезофитоценохор:

1) *Festuca valesiaca* – *Koeleria cristata* (L.) Pers. – *Salicornia europaea* L. – *Petrosimonia litwinowii* Korsh;

2) *Festuca valesiaca* – *Koeleria cristata*;

3) *Festuca valesiaca*;

4) *Artemisia absinthium* – *Koeleria cristata* – *Festuca valesiaca* – *Petrosimonia litwinowii*.

В данном случае видно, что часть фитоценозов определяются не только на парцеллярном, но и на ценотическом уровне, а часть парцелл формируют новые ценозы. Это подтверждает тезис о том, что на разных уровнях для оценки сообществ могут использоваться разные виды и то, что масштаб исследований будет определять выделение синтаксонов растительности, флористический состав и другие показатели фиторазнообразия. Оценка классификации методами дискриминантного анализа дала также 100 % точность, но на ценотическом уровне определяется 5 информативных видов – кроме вышеуказанных типчака, тонконога и астрагала к ним также относятся *Petrosimonia litwinowii* и *Stipa tirsia*.

Ординацией ценотических мозаик солонцеватых травянистых ценозов методом НМШ определяется две ведущие оси, как на парцеллярном, так и на ценотическом уровнях. При этом на парцеллярном уровне на формирование ценотической структуры влияют практически все абиотические факторы, за исключением азотного режима почв (таблица 4) и при этом для режимов переменности увлажнения и аэрации почвы определяющим является как их рост, так и уменьшение.

На ценотическом уровне определяющими ценотическую структуру остаются только четыре режима – уменьшение переменности почвенного увлажнения улучшение аэрации почв, рост кислотности и нарастание (снижение) минерализованности почвенного раствора – т.е. набор абиотических факторов, характерных именно для засоленных биотопов.

Таблица 4 – Идентификация ведущих факторов ординации мозаик солонцеватых лугов Троицкого 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)
8 м							
NMS1	0.44	0.44	0.46	0.16	-0.66	0.27	0.43
NMS2	0.07	-0.35	-0.25	-0.63	-0.07	0.25	-0.33
14 м							
NMS1	-0.24	-0.60	-0.47	-0.60	0.22	0.31	-0.51
NMS2	0.07	0.33	0.20	0.56	0.22	-0.18	0.24
<hr style="width: 20%; margin-left: auto; margin-right: auto;"/> Полу жирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла							

Оценка положения выделенных фитоценозов солонцеватых лугов в осях НМШ и фитоиндикационных шкалах методами дискриминантного анализа показала 100 % точность классификации на обоих уровнях мозаичности. Это указывает на ценотическую и биотопическую специфичности выделенных ценозов. При этом на обоих уровнях значимыми являются внутриценотические взаимодействия (оси НМШ), а также режим почвенного увлажнения и солевой режим для формирования парцелл.

Ординация парцелл солонцеватых лугов в пространстве показателей фиторазнообразия (численности и встречаемости видов) показала наличие двух рядов ценотического замещения парцелл (рисунок 10: вверху, в пространстве показателей фиторазнообразия) – «галофильный» (вдоль первой дискриминантной оси – абсциссы) и «остепненный» (определяемый второй, ординатой, дискриминантной осью), связанный с распределением в парцеллах, соответственно, галофитов и степных злаков. В пространстве же осей НМШ и фитоиндикационных шкал (рисунок 10: снизу, в пространстве осей НМШ и фитоиндикационных шкал) такие ряды не

образуются, хотя биотопы парцелл формируют достаточно четкие «пятна»,
указывающие на специфичность их биотопов.

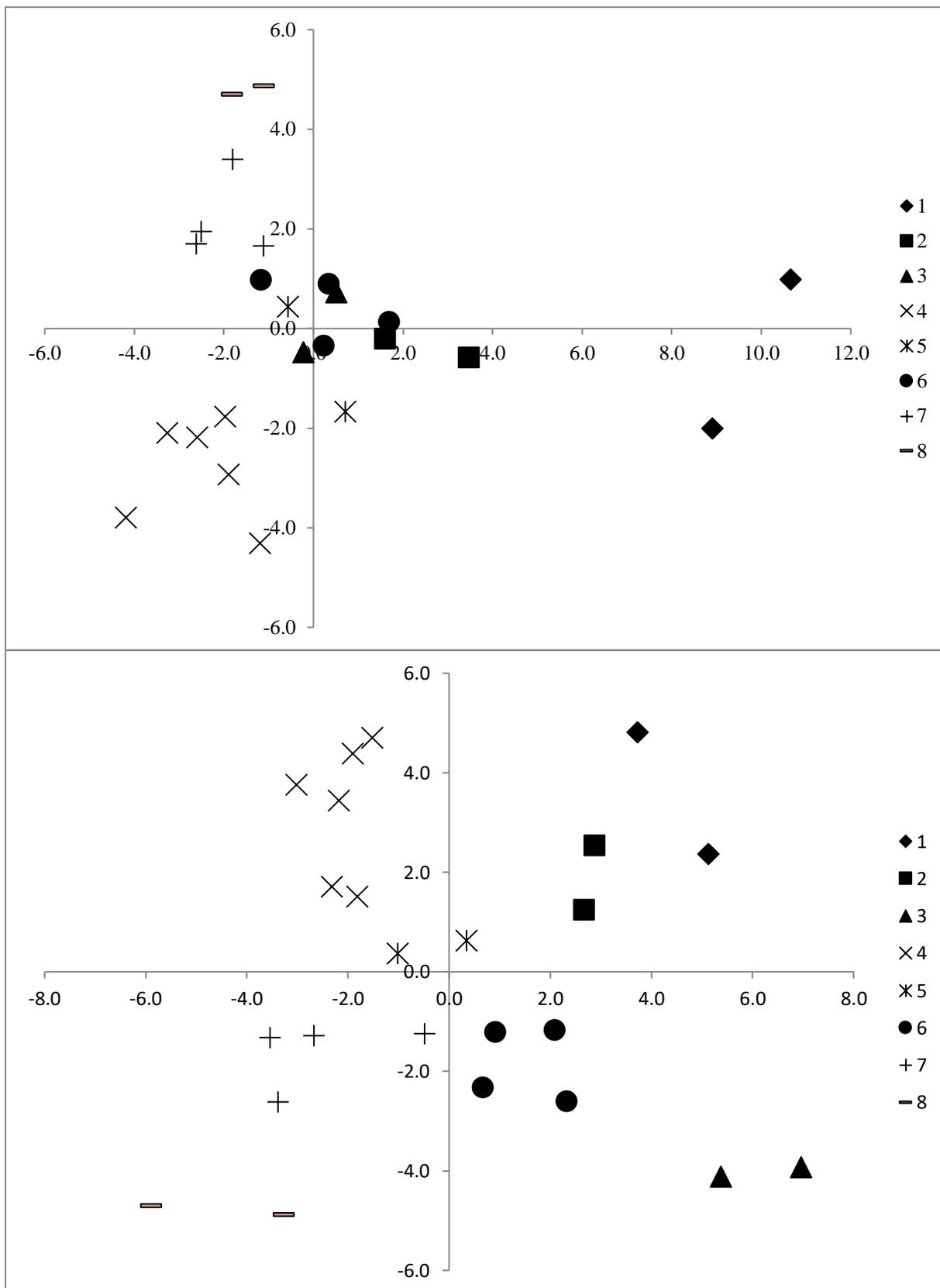


Рисунок 10 – Ординация мозаик солонцеватых лугов (8 м)

На ценотическом уровне (рисунок 11: сверху в пространстве показателей фиторазнообразия, снизу в пространстве осей НМШ и фитоиндикационных шкал) в пространстве показателей фиторазнообразия и осей НМШ и фитоиндикационных шкал мезофитоценозоны солонцеватых лугов четкого ценотического и абиотического рядов не образуют, но при этом наблюдается их четкое обособление, что указывает на специфичность видового состава, показателей фиторазнообразия видов и биотопов ценозов солонцеватых лугов.

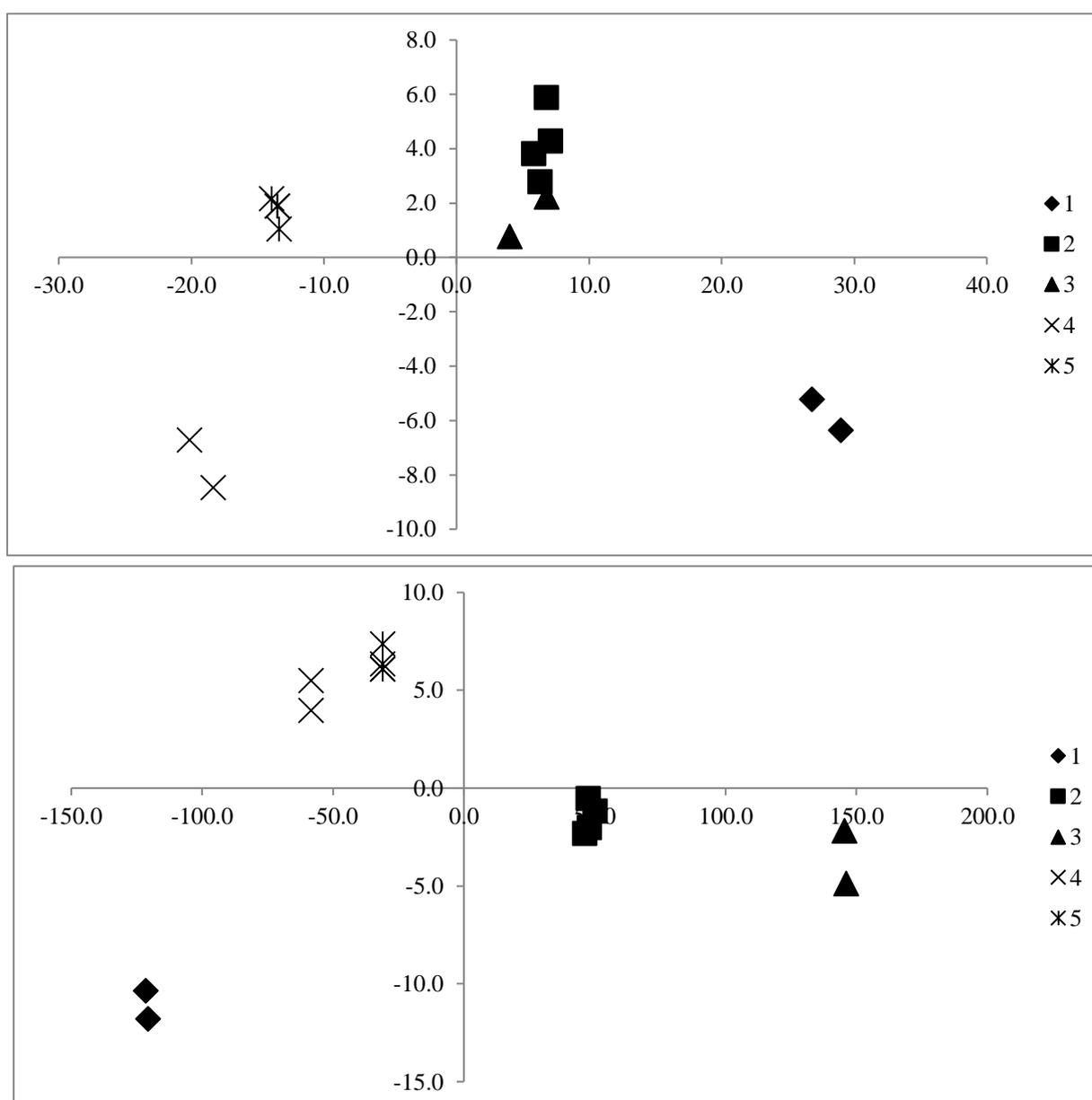


Рисунок 11 – Ординация мозаик солонцеватых лугов (14 м)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для травянистых экосистем Троицкого государственного природного комплексного заказника методами многомерной статистики подтверждается наличие иерархического континуума. При этом степные экосистемы заказника представляют собой иерархический континуум разномасштабных единиц двух уровней – парцеллярного (7,0 м) и ценотического (11,0 м), сходные с таковыми степей Брединского заказника, а также микромозаики 0,8 и 1,8 метров. Для солонцеватых лугов однозначно определяются только микромозаики 0,8 м, а для остепнённых лугов – ценотические мозаики размером 12,0 метров. В целом, для травянистых экосистем идентифицируется мозаичность одного либо близких размеров: микромозаики 0,8 и 1,6-1,8 м; парцеллы 6-7 и 8-9 м; ценотические мозаики 10-12 и 14 метров, которые, по-видимому, являются фундаментальными для травянистых степных экосистем. Наиболее четко и однозначно определяются все уровни мозаичности для зональных экосистем. В связи с несоответствием экосистем природным факторам, с увеличением экстремальности факторов и при антропогенном воздействии, наблюдается фрагментация горизонтальной структуры вплоть до упрощения пространственной организации. В результате возникает пространственная неустойчивость горизонтальной структуры и, соответственно, неустойчивость самих экосистем.

В зависимости от масштаба мозаичности травянистых сообществ на разных уровнях одни и те же виды имеют различный ценотический вклад в формирование растительных сообществ, соответственно для оценки мозаик могут использоваться разные виды. Следовательно, при классификации растительности важным является размер пробных площадок и расположение их в фитокатенах, которые будут, фактически, определять флористический состав и другие показатели фиторазнообразия, а также экологическую специфичность классифицированных сообществ.

При этом может возникнуть ситуация, когда на одних и тех же фитоценозах в одно и то же время разные исследователи будут выделять разные ценозоны и, соответственно, синтаксоны. Информативными («верными») при классификации сообществ видами при этом могут быть не доминанты или эдификаторы.

Корреляция формирования многовидовых мозаик с абиотическими факторами в большинстве случаев статистически не значима, что указывает на преобладающее влияние на формирования травянистых сообществ степей Южного Урала ценологических факторов.

Для остепнённых лугов мозаики четко отличаются как видовой специфичностью и фиторазнообразием, так и экологической специфичностью их биотопов. Ведущими факторами, определяющими ценологическую структуру и биотопы остепнённых лугов, являются режим почвенного кальция, почвенного азота, аэрации почв и почвенного увлажнения и ее переменности.

Парцеллярные мозаики степных целинок Троицкого заказника формируют четкий ценологический ряд, который определяется количественными соотношениями четырех видов: *Stipa lessingiana*, *S. pennata* и *S. tirsia* и *Festuca valesiaca*, а биотопы формируют три специфические группы. На ценологическом уровне степные сообщества, несмотря на близкий видовой состав, четко различаются по биотопам и фиторазнообразию. Для степных экосистем идентифицируется несколько разномасштабных факторов мозаичности, при этом значимыми являются, прежде всего, ценологические взаимодействия между видами, а на разных уровнях мозаичности среди комплекса абиотических факторов влияют режимы почвенного азота и кальция, почвенное увлажнение, аэрация почв и кислотность почв.

Для солонцеватых лугов определяется самое большое количество парцеллярных мозаик, при этом часть фитоценозов определяются не только на парцеллярном, но и на ценологическом уровне, а часть парцелл

формируют новые ценохоры. Для парцелл определяется два ряда ценотического замещения – «галофильный» и «остепненный» – связанные с распределением в парцеллах, соответственно, галофитов и степных злаков. На ценотическом уровне наблюдается четкое обособление сообществ по показателям фиторазнообразия видов и биотопов. Значимыми для формирования парцелл и ценозов остепнённых лугов являются внутриценотические взаимодействия между видами, а также переменность почвенного увлажнения и аэрация почв, кислотность (щелочность) и нарастание (снижение) минерализованности почвенного раствора – т.е. набор абиотических факторов, характерных именно для засоленных биотопов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов [Текст] / Пер. с англ. под ред. А. Н. Гельфана, Н. М. Новиковой, М. Б. Шадринной. – Москва : РАСХН, 1999. – 306 с.
2. Банникова, И. А., Влияние древесной и кустарниковой растительности на формирование нижних ярусов лесных биогеоценозов [Текст] / Инесса Банникова. – Москва : Наука, 1967. – 325 с.
3. Василевич, В. И. История и современное состояние количественной геоботаники [Текст] / Владислав Василевич // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1984. – Т. 89, вып. 2. – С. 3–11.
4. Василевич, В. И. Количественные методы изучения структуры растительности [Текст] / Владислав Василевич // Итоги науки и техники. Ботаника. – Москва : ВИНТИ, 1972. – Т. 1. – С. 7–83.
5. Василевич, В. И. Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ [Текст] / Владислав Василевич // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. – Владимир, 1970. – С. 66–83.
6. Василевич, В. И. Очерки теоретической фитоценологии [Текст] / Владислав Василевич. – Ленинград : Наука, 1983. – 247 с.
7. Виноградов, Б. В. Аэрокосмический мониторинг экосистем. [Текст] / Борис Виноградов. – Москва : Наука, 1984. – 320 с.
8. Виноградов, Б. В. О пространственной структуре растительного покрова [Текст] / Борис Виноградов // Современные проблемы биогеографии. – Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1980. – С. 13-19.
9. Гельфан, А. Н. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. [Текст] // Пер. с англ. под ред. А. Н. Гельфана, Н. М. Новиковой, М. Б. Шадринной. – Москва : РАСХН, 1999. – 306 с.
10. Грейг-Смит, П. Количественная экология растений [Текст] / Питер Грейг-Смит. – Москва : Мир, 1967. – 359 с.

11. Грибова, С. А. Картирование растительности в съемочных масштабах [Текст] / С. А. Грибова, Т. И. Исаченко // Полевая геоботаника. – Т. 4. – Ленинград : Наука, 1972. – С. 137–330.
12. Гуричева, Н. П. Взаимоотношения между растительным покровом и животными [Текст] / Н. П. Гуричева, П. П. Дмитриев // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). – Москва : Наука, 1983. – С. 172–180.
13. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: Методические разработки для студентов биологических специальностей. – Ч.1. [Текст] / А. А. Чистякова, Л. Б. Заугольнова, И. В. Полтинкина и др.; под ред. О. В. Смирновой. – Москва : Прометей, 1989. – 102 с.
14. Дмитриев, Е.А. О происхождении неоднородности почвенного покрова в лесных биогеоценозах [Текст] / Е. А. Дмитриев, Л. О. Карпачевский, М. Н. Строганова, С. А. Шоба // Проблемы почвоведения. – Москва : Наука, 1978. – С. 212–218.
15. Дылис, Н. В. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов / Н. В. Дылис, А. И. Уткин, И. М. Успенская // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. [Текст] – 1964. – Т. 69, вып. 4. – С. 65–72.
16. Дылис, Н. В. Основы биогеоценологии [Текст] / Николай Дылис. – Москва : МГУ, 1978. – 172 с.
17. Дылис, Н. В. Парцеллярная структура лесных биогеоценозов и ее лесоводственное значение [Текст] / Николай Дылис // Ботаника. – Минск : Наука и техника, 1968. – Вып. 10. – С. 40–45.
18. Дылис, Н. В. Структура лесного биогеоценоза [Текст] / Николай Дылис // Комаровские чтения. – Ленинград : Наука, 1969. – Вып. 21. – С. 1–56.
19. Журавлева, Е. Н. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России: 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и

травяно-кустраничкового ярусов [Текст] / Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 5. – С. 702–712.

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

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

22. Заугольнова, Л. Б. Современные представления о структуре растительного покрова: концепция иерархического континуума [Текст] / Людмила Заугольнова // Успехи современной биологии. – 1999. – Т. 119, № 2. – С. 115–127.

23. Ипатов, В. С. Фитогенные поля одиночных деревьев некоторых пород в одном экотопе [Текст] / Виктор Ипатов // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 8. – С. 1186–1191.

24. Карпачевский, Л. О. Лес, почва и лесное почвоведение [Текст] / Л. О. Карпачевский, В. А. Рожков, М. Л. Карпачевский, А. З. Швиденко // Почвоведение. – 1996. – №5. – С. 586–598.

25. Карпачевский, Л. О. Новые подходы к изучению лесных почв [Текст] / Лев Карпачевский // Почвоведение. – 1999. – № 1 – С. 152–160.

26. Карпачевский, Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе [Текст] / Лев Карпачевский. – Москва : МГУ, 1977. – 312 с.

27. Карпачевский, Л. О. Структура почвенного покрова и разнообразие лесных фитоценозов [Текст] / Лев Карпачевский // Почвоведение. – 1996. – № 6. – С. 722–727.

28. Катенин, А. Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны [Текст] / Александр Катенин // Ботанический журнал. – 1988. – Т. 73, № 2. – С. 186–197.
29. Киреев, Д. М. Методы изучения лесов по аэроснимкам. [Текст] / Дмитрий Киреев. – Новосибирск : Наука, 1977. – 212 с.
30. Коротков, В.Н. Новая парадигма в лесной экологии [Текст] / Владимир Коротков // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 7–20.
31. Корчагин, А. А. Строение растительных сообществ [Текст] / Александр Корчагин // Полевая геоботаника. – Т.5. – Ленинград : Наука, 1976. – 320 с.
32. Котов, С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов [Текст] / Сергей Котов // Ботанический журнал. – 1983. – Т. 68, № 1. – С. 39–40.
33. Куликов, П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения) [Текст] / Екатеринбург–Миасс : Геотур, 2005. – 537 с.
34. Ласточкин, А. Н. Геоэкология ландшафта [Текст] / Александр Ласточкин. – Санкт-Петербург : СПбГУ, 1995. – 265 с.
35. Лацинский, Н. Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья [Текст] / Николай Лацинский // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60, № 12. – С. 1721–1727.
36. Мазинг, В. В. Структурные уровни растительного покрова [Текст] / Виктор Мазинг // Тезисы доклада 7 съезда Всесоюзного ботанического общества. Донецк, 11 – 14 мая 1983 г. – Ленинград : Наука, 1983. – 151с.
37. Мазинг, В. В. Структурные уровни растительного покрова [Текст] // Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. / Виктор Мазинг // Учен. зап. Тарт. ун-та; вып. 812. – Тарту : Тарт. Ун-т, 1988.– С. 122–141.

38. Мазинг, В. В. Структурные уровни растительного покрова [Текст] / Виктор Мазинг // Ученые записки Тартусского университета.– Тарту, Тартуский университет. – 1988. – Вып. 12. – С. 122–141.
39. Мазинг, В. В. Что такое структура биогеоценоза [Текст] / Виктор Мазинг // Проблемы биогеоценологии. – Москва : Наука, 1973. – С. 149–157.
40. Маслов, А. А., К оценке параметров экологических ниш лесных растений при помощи индикационных шкал [Текст] / Александр Маслов // Перспективы теории фитоценологии. – Тарту : Изд. АН ЭССР, 1988. – С. 105–110.
41. Маслов, А. А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ [Текст] / Александр Маслов. – Москва : Наука, 1990. – 160 с.
42. Маслов, А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном [Текст] / Александр Маслов // Ботанический журнал. – 1986. – Т. 71, № 12. – С. 1646–1652.
43. Маслов, А. А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 2. Идентификация осей экологическими факторами [Текст] / Александр Маслов // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. – 1985. – Т. 90, вып.4. – С. 107–117.
44. Маслов, А. А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 2. Идентификация осей фитоценологических факторами [Текст] / Александр Маслов // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1989. – Т. 94. – Вып. 3. – С. 89–95.
45. Миркин, Б. М. Концепция фитоценоза: история дискуссий и современное состояние [Текст] / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова // Журнал общей биологии. – 1997. – Т. 58, № 2. – С. 106–117.

46. Миркин, Б. М. Наука о растительности: история и современное состояние основных концепций [Текст] / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : Гилем, 1998. – 413 с.
47. Миркин, Б. М. О растительных континуумах [Текст] / Борис Миркин // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51, № 3. – С. 316–326.
48. Миркин, Б. М. Об интраценотических мозаиках растительности [Текст] / Борис Миркин // Журн. Общ. Биологии. – 1982. – Т. 43. – №3. – С. 324–334.
49. Миркин, Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии [Текст] / Борис Миркин. – Москва : Наука, 1985. – 136 с.
50. Миркин, Б. М. Что такое растительные сообщества [Текст] / Борис Миркин. – Москва : Наука, 1986. – 160 с.
51. Назаренко, Н. Н. Мозаичность степных экосистем Брединского государственного природного биологического заказника [Текст] / Н. Н. Назаренко, Е. Д. Перлов // Самарский научный вестник. – 2018. – Т. 7, № 4. – С. 85–93.
52. Ниценко, А. А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования [Текст] / Александр Ниценко. – Ленинград : Наука, 1971. – 153 с.
53. Работнов, Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов [Текст] / Тихон Работнов // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1975. – Т. 80, вып. 2. – С. 5–17.
54. Работнов, Т. А. Фитоценология. [Текст] / Тихон Работнов. – 2-изд. – Москва : Изд-во МГУ, 1983. – 292 с.
55. Раменский, Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель [Текст] / Леонтий Раменский. – Москва : Сельхозгиз, 1938. – 620 с.

56. Раменский, Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова [Текст] / Леонтий Раменский. – Ленинград : Наука, 1971. – 334 с.
57. Раменский, Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники [Текст] / Леонтий Раменский // Ботанический журнал. – 1952. – Т. 37, № 2. – С. 181–201.
58. Раменский, Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии [Текст] / Леонтий Раменский // Советская ботаника. – 1935. – №4. – С. 25–42.
59. Раменский, Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову [Текст] / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипов. – Москва : Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
60. Рязанова, Л. В. Конспект флоры степного юга Челябинской области [Текст] / Людмила Рязанова. – Челябинск : ЧГПУ, 2006. – 445 с.
61. Скворцова, Е. Б. Экологическая роль ветровалов [Текст] / Е. Б. Скворцова, Н. Г. Уланова, В. Ф. Басевич. – Москва : Лесная промышленность, 1983. – 192 с.
62. Смирнова, О. В. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: Кн. 1. [Текст] / под ред. Ольги Смирновой. – Москва : Наука, 2004. – 479 с.
63. Смирнова, О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф [Текст] / Ольга Смирнова // Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). – Москва : Наука, 1976. – С. 72–80.
64. Смирнова, О. В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова [Текст] / Ольга Смирнова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 177–181.

65. Смирнова, О. В. Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов [Текст] / Ольга Смирнова // Успехи современной биологии. – 1998. – Т. 118, № 2. – С. 25–39.
66. Смирнова, О. В. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза [Текст] / О. В. Смирнова, Р. В. Попадюк, А. А. Чистякова // Ботан. Журн. – 1988. – Т. 73. – №10. – С. 1423–1433.
67. Смирнова, О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов [Текст] / Ольга Смирнова. – Москва : Наука, 1987. – 208 с.
68. Сукачев, В. Н. О соотношении понятий «географический ландшафт» и «биогеоценоз» [Текст] / Владимир Сукачев // Вопросы географии. – 1949. – Сб. 16. – С. 45–60.
69. Сукачев, В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии [Текст] / Владимир Сукачев // Основы лесной биогеоценологии. – Москва : Наука, 1964. – С. 5–49.
70. Сушина, Р. Е. О некоторых методах изучения мозаичности луговых сообществ [Текст] / Раиса Сушина // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. – Владимир, 1970. – С. 205–323.
71. Трасс, Х. Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития [Текст] / Ханс Трасс. – Ленинград : Наука, 1976. – 252 с.
72. Уиттекер, Р. Сообщества и Экосистемы [Текст] / Роберт Уиттекер. – Москва : Прогресс, 1980. – 327 с.
73. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов [Текст] / Алексей Уранов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
74. Ханина, Л. Г. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника Калужские засеки) [Текст] / Л. Г. Ханина, В. Э. Смирнов, М. В. Бобровский // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2002. – Т. 107, вып.1. – С. 40–48.

75. Холод, С. С. Ценоотический подход к изучению пространственной структуры неоднородности растительного покрова тундровой зоны 1. Цельнопокровные кустарничково-травяно-моховые (сфагновые) тундры [Текст] / Сергей Холод // Ботанический журнал. – 1997. – Т. 82, № 8. – С. 48–62.
76. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура): коллективная монография [Текст] / отв. редакторы А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. – Москва : Наука, 1976. – 216 с.
77. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии): учебное пособие [Текст] / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комарова, О. В. Смирнова. – Москва : Наука, 1988. – 183 с.
78. Юрцев, Б. А. Основные направления современной науки о растительном покрове [Текст] / Борис Юрцев. – Ботан. Журн. – 1988. – Т. 73, №10. – С. 1423–1433.
79. Ярошенко, П. Д. Некоторые итоги пятилетних исследований мозаичности растительных сообществ: (Из работ каф. Ботаники Владимир. Гос. Пед. Ин-та) [Текст] / Павел Ярошенко // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. – Владимир, 1970. – С. 382–397.
80. Ястребов, А. Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках [Текст] / Александр Ястребов // Ботанический журнал. – 1993. – Т. 78, № 6. – С. 54– 65.
81. Austin, M. P. A new model for the continuum concept [Text] / M. P. Austin, T. M. Smith // Vegetatio. – 1989. – Vol. 83, N 1-2. – P. 35–47.
82. Austin, M. P. Current Problems of Environmental Gradients and Species Response Curves in Relation to Continuum Theory [Text] / M. P. Austin, M. J. Gaywood // Journal of Vegetation Science. – 1994. – Vol. 5, Is. 4. – P. 473– 482.
83. Bray, J. R. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin [Text] / J. R. Bray, J. T. Curtis // Ecological Monographs. – 1957. – Vol. 27. – P. 325–349.

84. Collins, S. L. A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation [Text] / S. L. Collins, S. M. Glenn // *American Naturalist*. – 1990. – 135 (5). – P. 633–648.
85. Collins, S. L. The hierarchical continuum concept [Text] / S. L. Collins, S. M. Glenn, D. W. Roberts // *Journal of Vegetation Science*. – 1993. – Vol. 4, Is. 2. – P. 149–156.
86. Cottam, G. Wisconsin comparative ordination [Text] / G. Cottam, F. G. Goff, R. H. Whittaker // *Handbook of vegetation science*. – The Hague: Junk, 1973 – Pt.5: Ordination and classification of communities. – P. 193–221.
87. Fischer, H. S. An outline for data analysis in phytosociology: past and present [Text] / H. S. Fischer, F. A. Bemerlein // *Vegetatio*. – 1989. – Vol. 81, № ½. – P. 17–28.
88. *Forest Succession: Concepts and Applications* [Text] / ed. by D. C. West, H. H. Shugart and D. B. Botkin. – New York : Springer-Verlag, 1981 – 498 p.
89. Gauch, H. G. J. Coenocline simulation [Text] / H. G. J. Gauch, R. H. Whittaker // *Ecology*. – 1972. – Vol. 53. – P. 446–451.
90. Greig-Smith, P. Pattern in vegetation [Text] / Peter Greig-Smith // *Journal of Ecology*. – 1979. – Vol. 67. – P. 755–779.
91. Greig-Smith, P. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities [Text] / Peter Greig-Smith // *Ann. Bot.* 1952. – Vol. 16. – P. 293–316.
92. Grime, J. P. *Plant strategies and vegetation processes* [Text] / Philip Grime. – Chichester. – New York : Willey, 1979. – 222 p.
93. Harper, J. L. *Population biology of plants* [Text] / John Harper. – London, New York : Academic Press, 1977. – 892 p.
94. Legendre, L. *Numerical ecology*. [Text] / L. Legendre, P. Legendre. – Amsterdam : Elsevier Science B. V., 1998. – 853 p.

95. Martinez, K. A. Core-satellite species hypothesis and native versus exotic species in secondary succession. [Text] / K. A. Martinez, D. J. Gibson, B. A. Middleton // *Plant Ecology*. – 2015. – 216 (3). – P. 419–427.
96. McCune, B. Analysis of Ecological Communities. MjM SoftWare Design, [Text] / B. McCune, J. B. Grace. – 2002. – 300 p.
97. McLachlan, G. J. Discriminant analysis and statistical pattern recognition [Text] / Geoffrey McLachlan. – Wiley-Interscience : Hoboken, 2004. – 580 p.
98. Noy-Meir, I. Relations between community theory and community in vegetation science: Some historical perspectives [Text] / I. Noy-Meir., E. van der Maarel // *Vegetatio*. – 1987. – Vol. 69. – № 1/3. – P. 5–15.
99. O’Neil, R. V. A hierarchical concept of ecosystems [Text] / R. V. O’Neil, D. L. de Anders, J. B. Waide, T. F. H. Allen. – Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1986. – 153 p.
100. Ordination of plant communities [Text] / ed. by R. H. Whittaker. – The Hague : Junk, 1978. – 388 p.
101. Palmer, M. V. Fractal geometry: A tool for describing spatial patterns of plant communities [Text] / Mitchell Palmer // *Vegetatio*. – 1988. – Vol. 75. – №1/2. – P. 91–102.
102. Patten, B. C. Systems approach to the concept of environment [Text] / Bernard Patten // *Ohio J. Sci.* – 1978. – Vol. 78. – P. 206–222.
103. Persson, S. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams [Text] / Stefan Persson // *Journal of Ecology*. – 1981. – V.69, № 1. – P. 71–84.
104. *Plant Ecology* [Text] – Oxford : Blackwell Science Publisher, 1986. – 496 p.
105. Smirnova, O. V. Population mosaic cycles in forest ecosystems [Text] / O. V. Smirnova, L. B. Zaugol’nova, I. I. Istomina, L. G. Khanina // *Proceedings IAVS Symposium*. – Uppsala: Opulus Press, 2000. – P. 108–110.

106. Smith, T. M. Scale and resolution of forest structural pattern [Text] / T. M. Smith, D. L. Urban // *Vegetatio*. – 1988. – Vol. 74. – № 2/3. – P. 143–150.
107. The mosaic-cycle concept of ecosystems [Text]. – Berlin : Springer-Verlag, 1991. – 168 p.
108. Van der Maarel, E. Vegetation dynamics: Patterns in time and space [Text] / Eddy Van der Maarel // *Vegetatio*. – 1988. – Vol. 77. – № 1/3. – P. 7–19.
109. Whittaker, R. H. Communities and ecosystems [Text] / Robert Whittaker. 2 ed. – New York : Academic Press, 1975. – 386 p.
110. Whittaker, R. H. Gradient analysis of vegetation [Text] / Robert Whittaker // *Biological Reviews*. – 1967. – Vol. 42. – P. 207–264.
111. Xiaobing, Dai Transect-based patch size frequency analysis [Text] / Dai Xiaobing, van der Maarel // *Journal of Vegetation Science*. – 1997. – Volume 8, Issue 6. – P. 865–872.