

Оригинальная статья

УДК 574.472+58.056

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-167-189>

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ *GLOBULARIA* L. (PLANTAGINACEAE, MAGNOLIOPSIDA) В ПРЕДЕЛАХ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО ФРАГМЕНТА АРЕАЛА

А. С. Пархоменко , И. В. Шилова, А. О. Кондратьева,  
Ю. И. Кулисёва, А. С. Кашин

Саратовский национальный исследовательский государственный университет  
имени Н. Г. Чернышевского

Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Поступила в редакцию 28.06.2023 г., после доработки 15.08.2023 г., принята 19.08.2023 г., опубликована 28.06.2024 г.

**Аннотация.** Представлена оценка диапазонов экологических условий, в которых виды *Globularia bisnagarica* L. и *Globularia trichosantha* Fisch. & C. A. Mey. существуют в составе сообществ, произрастающих на территории Европейской России. Исследования проводили в 25 сообществах с *G. bisnagarica* и 4 сообществах *G. trichosantha*. Оценка экологических режимов фитоценозов по шкалам Д. Н. Цыганова показала, что оба вида обитают в очень узких диапазонах климатических, почвенных факторов и освещения, являясь стеновалентными. Для *G. bisnagarica* при этом, наиболее лимитирующими факторами оказались термоклиматический и фактор освещенности. Факторами, лимитирующими *G. trichosantha* были почвенные характеристики, такие как солевой режим и богатство азотом. По спектру экоморф сообщества двух видов оказались сходны между собой. Подавляющее большинство видов отнесены к степным. Преобладающим типом биоморф выступают гемикриптофиты. По отношению к трофности более половины видов являются мезотрофами. По температурному режиму доминирующей группой являются мезотермы. Диапазон режимов увлажнения в местообитаниях сообществ способствует произрастанию в большей мере видов ксерофитов и мезо-ксерофитов. Из-за специфики местообитаний сообществ с участием *Globularia* на открытых склонах, большинство видов являются гелиофитами. Анализ закономерностей изменения видового состава сообществ от факторов окружающей среды в глобальном масштабе показал, что наибольший вклад в изменения вносят температурные параметры.

**Ключевые слова:** *Globularia*, растительное сообщество, экологическая валентность, толерантность, экоморфы, видовой состав

**Финансирование.** Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 21-74-00004, <https://rscf.ru/project/21-74-00004/>).

 Для корреспонденции. Ботанический сад Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

ORCID и e-mail адреса: Пархоменко Алёна Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0002-9948-7298>, [parkhomenko\\_as@mail.ru](mailto:parkhomenko_as@mail.ru); Шилова Ирина Васильевна: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, [schiva1952@yandex.ru](mailto:schiva1952@yandex.ru); Кондратьева Анна Олеговна: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, [porova.ao@mail.ru](mailto:porova.ao@mail.ru); Кулисёва Юлия Игоревна: <https://orcid.org/0000-0002-3715-5837>, [yulya.kuliseva@mail.ru](mailto:yulya.kuliseva@mail.ru); Кашин Александр Степанович: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, [kashinas2@yandex.ru](mailto:kashinas2@yandex.ru).

**Для цитирования.** Пархоменко А. С., Шилова И. В., Кондратьева А. О., Кулисёва Ю. И., Кашин А. С. Экологическая характеристика биотопов и структура сообществ с участием *Globularia* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) в пределах восточно-европейского фрагмента ареала // Поволжский экологический журнал. 2024. № 2. С. 167 – 189. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-167-189>

## ВВЕДЕНИЕ

Оценка местообитаний по растительному покрову является традиционным подходом в геоботанических и экологических исследованиях.

Фитоиндикационная методика характеристики экологических условий среды имеет «неоспоримое преимущество в том, что растительность принимает среду в своей естественной шкале» (Миркин, Розенберг, 1978, с. 92). Кроме того, данные физико-химических измерений отражают статическое состояние среды, тогда как в растительности отражена её динамика (Вальтер, 1968). В отечественной геоботанике основными инструментами для реализации данного подхода являются экологические шкалы Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) и Д. Н. Цыганова (Цыганов, 1983).

Необходимо отметить, что шкалы Д. Н. Цыганова, разработанные изначально для флоры хвойно-широколиственных лесов, также могут использоваться исследователями, работающими в других природных зонах. На что указывает сам автор. Как отмечает Д. Н. Цыганов (1983), в градациях шкал можно характеризовать и через них соотносить совершенно разнородные явления и элементы функционирующих экосистем, потому что экологические шкалы суть фитомеры качественного и количественного состояния экологической среды: определённым параметрам состояния индикатора (легко наблюдаемого элемента системы, в нашем случае – растительного покрова) должны соответствовать определённые параметры состояния индиката (трудно наблюдаемого элемента системы, а именно – почвенно-экологических факторов).

Неоднородность среды обитания является одним из основных факторов, влияющих на состав и разнообразие растительных сообществ, поэтому проверка экологических гипотез о взаимодействии глобальных изменений видового состава сообществ с факторами окружающей среды в последние годы получила широкое распространение и продолжает составлять основу для понимания закономерностей распространения видов в любом регионе планеты.

Несмотря на большие ареалы видов *Globularia* и их относительно высокую численность, на территории Европейской России многие аспекты их экологии недостаточно изучены. Например, исследования диапазона значений конкретных экологических факторов, в пределах которого их ценопопуляции могут существовать, расчёт реализованных экологических валентностей к соответствующим факторам и индексов толерантности (бионтности) на северо-восточной границе ареала ранее не проводились.

Целью данного исследования является оценка условий биотопов, в которых обитают ценопопуляции (ЦП) двух редких для территории России реликтовых представителей рода *Globularia* (*G. bisnagarica* и *G. trichosantha*), а также установление диапазонов значений факторов, в которых они могут существовать.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 25 сообществах с *G. bisnagarica*, произрастающих в Волго-Уральском регионе: на Приволжской (VU) и Бугульминско-Белебеевской (BBU) возвышенностях, Сокских Ярах (SYA), Общем Сырте (OS), Зилаирском плато (ZP) и в Северо-Кавказском регионе – на Ставропольской возвышенности (SU). Ранее в этих местообитаниях исследовали пространственную структуру ценопопуляций *G. bisnagarica* (Kondratieva et al., 2021). Также изучены четыре сообщества с *G. trichosantha*: три – в Крымских горах (CM), одно – на Армянском перевале Большого Кавказа (GC) (рис. 1).

Геоботанические описания сделаны в период с 2019 по 2022 гг. Описание растительного покрова проводилось в пределах пробной площади в 100 м<sup>2</sup>. В сообществах выявлялся флористический состав, определялось обилие видов по шкале Друде, оценивалось общее проективное покрытие (ОПП) и проективное покрытие (ПП) видов. Определение видов велось с использованием Флор и Определителей (Флора СССР, 1934 – 1964; Гроссгейм, 1949; Определитель..., 1972; Флора..., 1974 – 2004; Галушко, 1978, 1980а, б; Определитель..., 1988; Определитель..., 1989; Баккин и др., 2000; Еленевский и др., 2009; Рябина, Князев, 2009; Маевский, 2014; Раков и др., 2014). Видовые названия приведены по Plants of the World Online (POWO, 2023).

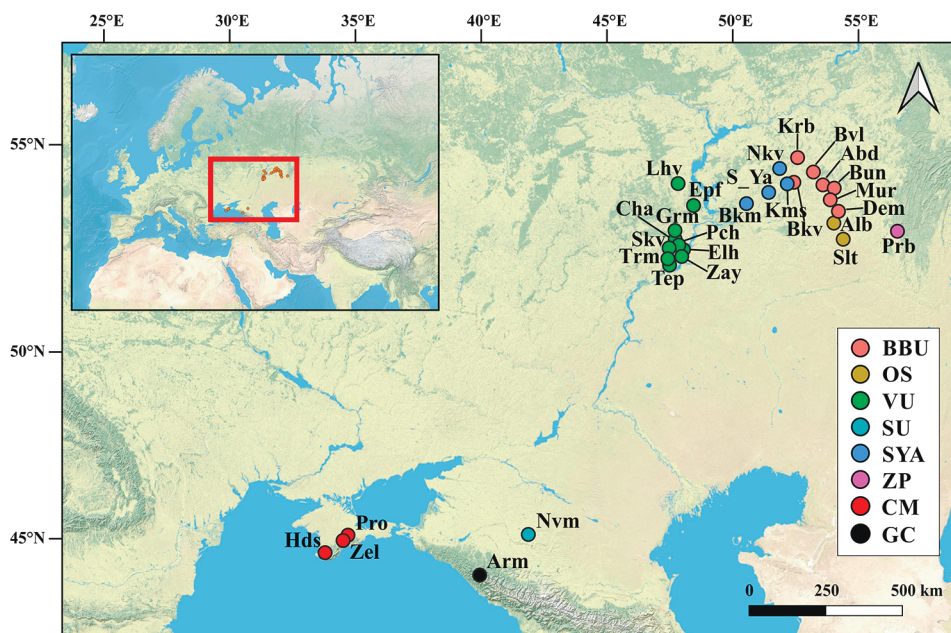
При анализе флоры сообществ с видами *Globularia* пользовались опубликованными данными (Матвеев, 2006). К сожалению, по довольно значительной части видов полная эколого-ценотическая характеристика отсутствует, особенно по видам из сообществ с *G. trichosantha*. Некоторые сведения (жизненная форма, ценотическая принадлежность, отношение к субстрату и световому режиму) получены из вышеуказанных Флор и Определителей, а также по результатам личных наблюдений.

Для оценки экологических условий местообитаний видов *Globularia* по растительному покрову списки популяций видов сосудистых растений соответствующих геоботанических описаний были обработаны с использованием программы EcoScaleWin (Зубкова и др., 2008). Оценка экологических режимов фитоценозов произведена с помощью метода пересечения большинства интервалов по 10 амплитудным шкалам Д. Н. Цыганова (Цыганов, 1983).

Для количественной оценки использования каждого фактора видами *Globularia* рассчитывали показатель экологической валентности ( $REV$ ), а для комплекса факторов – индекс толерантности видов ( $I_t$ ) (Экологические..., 2010; Методика..., 2020).

Для распределения видов по фракциям валентности (бионтности) применялся принцип, позволяющий выделить следующие фракции валентности (бионтности) (Экологические..., 2010): стеновалентная (стенобионтная) –  $REV$  ( $I_t$ ) не превышает 0.33; гемистеновалентная (гемистенобионтная) – от 0.34 до 0.45; мезовалентная

(мезобионтная) – от 0.46 до 0.56; гемиэвривалентная (гемиэврибионтная) – от 0.57 до 0.66; эвривалентная (эврибионтная) – от 0.67 и более.



**Рис. 1.** Местоположение исследованных сообществ с *G. bisnagarica* и *G. trichosantha*: BBU – Бугульминско-Белебеевская возвышенность (Abd, Bun, Mur, Dem (Республика Башкортостан), Krb, Bvl (Республика Татарстан) и Bkv (Оренбургская область)); OS – Общий Сырт (Alb, Slt (Оренбургская область)); VU – Приволжская возвышенность (Lhv, Grm, Cha, Skv (Ульяновская область), Epf (Самарская область), Pch, Elh, Trm, Zay, Tep (Саратовская область)); SU – Ставропольская возвышенность (Nvm (Ставропольский край)); SYA – Сокские Яры (Nkv, Kms, S\_Ya, Bkm (Самарская область)); ZP – Зилаирское плато (Prb (Республика Башкортостан)); CM – Крымские горы (Zel, Pro, Hds (Республика Крым)); GC – Армянский перевал Большого Кавказа (Arm (Краснодарский край))

**Fig. 1.** Location of the studied communities with *G. bisnagarica* and *G. trichosantha*: BBU – Bugulma–Belebey Upland ((Abd, Bun, Mur, Dem (Republic of Bashkortostan), Krb, Bvl (Republic of Tatarstan) and Bkv (Orenburg region)); OS – Obshchy Syrt (Alb, Slt (Orenburg region)); VU – Volga Upland (Lhv, Grm, Cha, Skv (Ulyanovsk region), Epf (Samara region), Pch, Elh, Trm, Zay, Tep (Saratov region)); SU – Stavropol Upland (Nvm (Stavropol territory)); SYA – Sokskie Yary (Nkv, Kms, S\_Ya, Bkm (Samara region)); ZP – Zilair Plateau (Prb (Republic of Bashkortostan)); CM – Crimean Mountains (Zel, Pro, Hds (Republic of Crimea)); GC – Armyanskiy pass of Greater Caucasus (Arm (Krasnodar territory))

Выявление глобальных трендов изменчивости видового состава сообществ с участием *G. bisnagarica* и *G. trichosantha*, а также оценка их зависимости от факторов окружающей среды проводились с использованием анализа избыточности на матрице дистанций различия Жаккара (distance based Redundancy Analysis,

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ

dbRDA). В качестве объясняющих переменных окружающей среды для каждого местоположения исследованных сообществ использовались значения 19 биоклиматических переменных из открытой базы WorldClim (Fick, Hijmans, 2017) с пространственным разрешением 30 с (~1 км) (табл. 1). Чтобы оценить влияние почвенных характеристик на изменения видового состава сообществ, из базы SoilGrids (Poggio et al., 2021) с пространственным разрешением 250×250 м были получены 8 параметров, характеризующих химический и механический состав почвы (см. табл. 1). Некоторые топографические переменные, такие как высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона также учитывались в анализе.

**Таблица 1.** Переменные окружающей среды, используемые в анализе избыточности сообществ с участием *G. bisnagarica* и *G. trichosantha*

**Table 1.** Environmental variables used in redundancy analysis of the communities with *G. bisnagarica* and *G. trichosantha*

| Переменная / Variable                                                                                      | Условное обозначение / Code | Единица измерения / Unit |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|--------------------------|
| 1                                                                                                          | 2                           | 3                        |
| Среднегодовая температура / Annual mean temperature                                                        | bio1                        | °C                       |
| Суточная амплитуда температуры / Mean diurnal range                                                        | bio2                        | °C                       |
| Изотермальность / Isothermality                                                                            | bio3                        | %                        |
| Сезонность температуры / Temperature seasonality                                                           | bio4                        | °C                       |
| Максимальная температура наиболее теплого месяца / Maximum temperature of warmest month                    | bio5                        | °C                       |
| Минимальная температура наиболее холодного месяца / Minimum temperature of coldest month                   | bio6                        | °C                       |
| Среднегодовая амплитуда колебания температуры / Temperature annual range                                   | bio7                        | °C                       |
| Средняя температура наиболее влажного квартала / Mean temperature of wettest quarter                       | bio8                        | °C                       |
| Средняя температура наиболее сухого квартала / Mean temperature of driest quarter                          | bio9                        | °C                       |
| Средняя температура наиболее теплого квартала / Mean temperature of warmest quarter                        | bio10                       | °C                       |
| Средняя температура наиболее холодного квартала / Mean temperature of coldest quarter                      | bio11                       | °C                       |
| Среднегодовое количество осадков / Annual precipitation                                                    | bio12                       | мм / mm                  |
| Количество осадков самого влажного месяца / Precipitation of wettest month                                 | bio13                       | мм / mm                  |
| Количество осадков самого сухого месяца / Precipitation of driest month                                    | bio14                       | мм / mm                  |
| Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) / Precipitation seasonality (coefficient of variation) | bio15                       | %                        |
| Количество осадков наиболее влажного квартала / Precipitation of wettest quarter                           | bio16                       | мм / mm                  |
| Количество осадков наиболее сухого квартала / Precipitation of driest quarter                              | bio17                       | мм / mm                  |
| Количество осадков наиболее теплого квартала / Precipitation of warmest quarter                            | bio18                       | мм / mm                  |
| Количество осадков наиболее холодного квартала / Precipitation of coldest quarter                          | bio19                       | мм / mm                  |

Окончание табл. 1  
Table 1. Continuation

| 1                                                                     | 2         | 3                                                                   |
|-----------------------------------------------------------------------|-----------|---------------------------------------------------------------------|
| Содержание органического углерода почвы / Soil organic carbon content | carbon    | г/кг / cg/kg                                                        |
| Содержание азота / Nitrogen content                                   | nitrogen  | г/кг / cg/kg                                                        |
| pH                                                                    | pH        | —                                                                   |
| Объемный вес / Bulk density                                           | bulk      | г/см <sup>3</sup> / cg/cm <sup>3</sup>                              |
| Объем крупнозернистой фракции / Coarse density                        | coarse    | см <sup>3</sup> /дм <sup>3</sup> / cm <sup>3</sup> /dm <sup>3</sup> |
| Содержание глин (глинистость) / Clay content                          | clay      | г/кг / g/kg                                                         |
| Содержание песчаной фракции / Sand content                            | sand      | г/кг / g/kg                                                         |
| Содержание пылеватой фракции / Silt content                           | silt      | г/кг / g/kg                                                         |
| Высота над уровнем моря / Elevation                                   | elevation | м н. ур. м. / m a.s.l.                                              |
| Угол склона / Slope angle                                             | slope     | °                                                                   |
| Экспозиция склона / Exposure                                          | exp       | сторона света / cardinal                                            |

Анализ проводили в среде R (R Core Team, 2023) с использованием пакета vegan (Oksanen, 2019).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сообщества с *G. bisnagarica* в Европейской России приурочены к повышенным элементам рельефа: склонам водоразделов, ложбинам стока, т.е. к тем участкам поверхности, где происходит размыв почвенного слоя и выход на поверхность коренных пород. Крутизна склонов, как правило, составляет от 5 до 45°, чаще – около 10°. Экспозиция склонов преимущественно южная и западная.

В местообитаниях ЦП *G. bisnagarica* на территории Европейской России тип термоклиматического режима (Тм) по Д. Н. Цыганову находится в интервале от суббореального / неморального до неморального (табл. 2).

**Таблица 2.** Оценка местообитаний *G. bisnagarica* по Д. Н. Цыганову (по средним баллам шкал при большинстве пересечений)

**Table 2.** Assessment of *G. bisnagarica* habitats according to D. N. Tsyganov (by the average scores of the scales at most intersections)

| Экологический фактор / Ecological factor                                        | Балл по шкале / Scale score | Тип режима / Regime type                                     | Ценопопуляции (сообщества) / Coenopopulations (communities)                                         |
|---------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1                                                                               | 2                           | 3                                                            | 4                                                                                                   |
| Тм (термоклиматический / thermoclimatic)                                        | 8                           | Суббореальный / неморальный / Subboreal / nemoral            | Zay, Cha, Epf, Kms, Krb, Abd                                                                        |
|                                                                                 | 9                           | Неморальный / Nemoral                                        | Trm, Nkv, Prb, Bvl, Tep, Pch, Grm, Lhv, Slt, Skv, Elh, S_Ya, Bkm, Alb, Bkv, Dem, Mur, Bun, Nvm      |
| Кп (континентальность климата / climate continentality)                         | 9                           | Материковый / Mainland                                       | Bkv, Kms, Zay, Skv, Nvm                                                                             |
|                                                                                 | 10                          | Материковый / субконтинентальный / Mainland / subcontinental | Trm, Elh, Pch, Grm, Epf, Slt, Alb, Bvl, Lhv, Cha, Nkv, Bun, Dem, Tep, S_Ya, Bkm, Prb, Krb, Mur, Abd |
| Ом (омброклиматический аридности – гумидности / ombroclimatic aridity–humidity) | 6                           | Мезоаридный / субаридный / Mesoarid / subarid                | Mur                                                                                                 |
|                                                                                 | 7                           | Субаридный / Subarid                                         | Lhv, Nkv, S_Ya, Slt, Prb, Krb, Bkv, Tep, Trm, Cha, Dem, Zay, Elh, Pch, Kms, Bkm, Nvm                |
|                                                                                 | 8                           | Субаридный / субгумидный / Subarid / subhumid                | Grm, Skv, Epf, Alb, Bvl, Bun, Abd                                                                   |



Окончание табл. 2  
Table 2. Continuation

| 1                                                    | 2  | 3                                                                                                                     | 4                                                                                                                            |
|------------------------------------------------------|----|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Cr (криоклиматический / cryoclimatic)                | 7  | Умеренных зим / Temperate winter                                                                                      | Slt, Prb, Mur, S_Ya, Bkm, Bvl, Dem                                                                                           |
|                                                      | 8  | Умеренных зим / мягких зим / Temperate winter / mild winter                                                           | Tep, Cha, Grm, Kms, Alb, Krb, Bun, Abd, Elh, Trm, Lhv, Bkv, Zay, Skv, Pch, Epf, Nkv, Nvm                                     |
| Hd (увлажнения почв / soil moisture)                 | 8  | Среднестепной / лугово-степной / Middle-steppe / meadow-steppe                                                        | Epf, Nkv, Bkm, S_Ya, Krb, Abd, Elh, Pch, Skv, Prb, Zay, Slt, Alb, Dem, Mur                                                   |
|                                                      | 9  | Лугово-степной / Meadow-steppe                                                                                        | Tep, Nvm, Bvl, Lhv, Grm, Trm, Cha, Kms                                                                                       |
|                                                      | 10 | Лугово-степной / сухолесолуговой / Meadow-steppe / dry-forest-meadow                                                  | Bkv, Bun                                                                                                                     |
| Tr (солевой режим почв / soil salt regime)           | 7  | Довольно богатых почв / Richish soil                                                                                  | Trm, Tep, Zay, Skv, Epf, Slt, Alb, Bun, Nvm, Lhv, Prb, Elh, Pch, Grm, Kms, Dem, Bvl                                          |
|                                                      | 8  | Довольно богатых / богатых почв / Richish soil / rich soil                                                            | Bkv, Abd, Cha, Bkm, Krb, S_Ya, Nkv, Mur                                                                                      |
| Rc (кислотность почв / soil acidity)                 | 9  | Нейтральных почв / Neutral soil                                                                                       | Tep, Trm, Zay, Elh, Pch, Cha, Grm, Skv, Epf, Lhv, Kms, Nkv, S_Ya, Bkm, Slt, Alb, Prb, Bvl, Krb, Bkv, Dem, Mur, Bun, Abd, Nvm |
| Nt (богатство почв азотом / soil nitrogen richness)  | 3  | Очень бедных азотом почв / Soils very poor in nitrogen                                                                | Dem, Zay, Pch, Grm, Skv, Epf, Bkm, Slt, Alb, Bvl, Mur, Nvm, S_Ya, Nkv, Trm                                                   |
|                                                      | 4  | Очень бедных азотом / бедных азотом почв / Soils very poor in nitrogen / soils poor in nitrogen                       | Prb, Krb, Cha, Abd, Elh, Kms, Bun                                                                                            |
|                                                      | 5  | Бедных азотом почв / Soils poor in nitrogen                                                                           | Tep, Lhv                                                                                                                     |
|                                                      | 6  | Бедных азотом / достаточно обеспеченных азотом почв / Soils poor in nitrogen / soils with sufficient nitrogen content | Bkv                                                                                                                          |
| fH (переменность увлажнения / moisture variability)  | 6  | Слабо переменного / умеренно переменного увлажнения / Slight periodical moistening / periodical moistening            | Alb, Bvl, Mur, Bun, Dem, Bkm, Nvm, Skv, Lhv, Trm, Zay, Prb, Pch, Tep, Grm, Kms, S_Ya, Slt                                    |
|                                                      | 7  | Умеренно переменного увлажнения / Temperate periodical moistening                                                     | Nkv, Abd, Elh, Cha, Epf, Krb, Bkv                                                                                            |
| Lc (освещенность – затенение / Illumination-shading) | 2  | Открытых / полуоткрытых пространств / Open / partly open spaces                                                       | Tep, Trm, Zay, Elh, Pch, Cha, Grm, Skv, Epf, Lhv, Kms, Nkv, S_Ya, Bkm, Slt, Alb, Prb, Bvl, Krb, Bkv, Dem, Mur, Bun, Abd, Nvm |

По континентальности климата (Кп) для большей части ЦП *G. bisnagarica* характерен материковый / субконтинентальный режим, а для пяти ЦП – материковый. В отношении омброклиматического режима (Ом) для местообитаний ЦП *G. bisnagarica* определен интервал от мезоаридного / субаридного до субаридного / субгумидного. При первом из указанных типе режима существует лишь одна ЦП (Mur). Большая часть ЦП произрастает в условиях субаридного, семь ЦП – субаридного / субгумидного режима. Криоклиматический режим (Cr) для большинства ЦП *G. bisnagarica* оценён как режим умеренных зим / мягких зим, а для семи – как режим умеренных зим. Тип режима увлажнения (Hd) в ЦП *G. bisnagarica* находится в диапазоне от среднестепного / лугово-степного до лугово-степного / сухолесолугового. При этом большая часть ЦП произрастает при среднестепном / лугово-степном, третья часть – при лугово-степном, а две ЦП – при лугово-

степном / сухолесолуговом типе режима увлажнения. Тип солевого режима (Tr) – от довольно богатых почв до довольно богатых / богатых почв. Две трети ЦП произрастают при первом типе, одна треть – при втором типе солевого режима. По режиму кислотности почвы под всеми ЦП *G. bisnagarica* являются нейтральными.

По шкале богатства почв азотом (Nt) ЦП *G. bisnagarica* отличаются наиболее широким интервалом, занимая четыре ступени шкалы и обитая на почвах от очень бедных азотом почв до бедных азотом / достаточно обеспеченных азотом почв. Большая часть ЦП обитает на очень бедных азотом почвах, семь ЦП – очень бедных азотом / бедных азотом почвах, две – на бедных азотом и одна – на бедных азотом / достаточно обеспеченных азотом почвах.

Переменность увлажнения (fH) в местообитаниях ЦП *G. bisnagarica* от слабо переменного / умеренно переменного до умеренно переменного. Для большинства характерен первый тип режима увлажнения. В отношении освещённости – затенения ЦП *G. bisnagarica* обитают на открытых / полуоткрытых пространствах лугов и степей.

Экологические амплитуды *G. bisnagarica* по отношению к почвенно-климатическим факторам и режиму затенения по шкалам Д. Н. Цыганова представлены в табл. 3.

Анализ диапазонов условий местообитаний *G. bisnagarica* по отношению к различным экологическим факторам показал, что в Европейской России данный вид обитает в очень узких диапазонах климатических факторов: термоклиматического (Tm), континентальности климата (Kn), омброклиматического аридностигумидности (Om) и криоклиматического (Cr), являясь весьма стеновалентным:  $REV$  – от 0.03 до 0.11 (см. табл. 3).

Стеновалентным вид является и по отношению к почвенным факторам: увлажнению почвы (Hd), солевому режиму почвы (Tr), богатству почвы азотом (Nt), кислотности (Rc), переменности увлажнения (fH):  $REV$  – от 0.05 до 0.27. По отношению к фактору освещённости вид крайне стеновалентен ( $REV = 0.001$ ).

Анализ экологических свойств региональных популяций «краснокнижных» видов растений во флорах трёх регионов Поволжья (Республики Марий Эл и Татарстан, Нижегородская область) показал (Экологические..., 2010), что лимитирующими распространение таких видов могут быть климатические факторы, в первую очередь, термоклиматический и омброклиматический, т. е. общий радиационный баланс и количество осадков. Из почвенных факторов по результатам этих исследований лимитирующими являются влажность и богатство почв, переменность увлажнения. Как видно, та же картина наблюдается для *G. bisnagarica* по результатам нашего анализа. Для ЦП некоторых травянистых, древесных и кустарниковых видов выявлено (Экологические..., 2010), что реализованные экологические валентности в разных регионах (Московская область и Республика Марий Эл) имеют региональные различия, но  $REV$  и в том, и в другом регионе в несколько раз меньше потенциальной экологической валентности (PEV). В случае ЦП *G. bisnagarica* можно также ожидать, что в пределах всего ареала PEV будет заметно больше, чем  $REV$ , но, скорее всего, не многократно.



# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ

**Таблица 3.** Экологические амплитуды по шкалам Д. Н. Цыганова и реализованная экологическая валентность (*REV*) *G. bisnagarica* на территории Европейской России

**Table 3.** Ecological amplitudes according to D. N. Tsyganov's scales and realized ecological valence (*REV*) of *G. bisnagarica* in European Russia

| Показатель / Index                              | Фактор / Factor |      |      |      |      |      |      |      |      |       |
|-------------------------------------------------|-----------------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
|                                                 | Tm              | Kn   | Om   | Cr   | Hd   | Tr   | Rc   | Nt   | fH   | Lc    |
| Экологические амплитуды / Ecological amplitudes | +NN             | MM+  | +DD+ | NN+  | +CC+ | ee+  | e    | kl+  | +ss  | G+    |
| <i>REV</i>                                      | 0.03            | 0.09 | 0.07 | 0.11 | 0.06 | 0.08 | 0.05 | 0.27 | 0.10 | 0.001 |

*Примечание.* Tm – термоклиматический, Kn – континентальности климата, Om – омброклиматический (аридности – гумидности климата), Cr – криоклиматический (морозности климата), Hd – увлажнения почвы, Tr – солевой режим почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности – затенения; режимы факторов: N – неморальный, +N – промежуточный между суббореальным и неморальным, M – материковый, M+ – промежуточный между материковым и субконтинентальным, +D – промежуточный между мезоаридным и субаридным, D+ – промежуточный между субаридным и субгумидным, N – умеренных зим, N+ – промежуточный между умеренных зим и мягких зим, +C – промежуточный между среднестепным и лугово-степным, C+ – промежуточный между лугово-степным и сухолесолуговым, e – довольно богатых почв, e+ – промежуточный между режимом небогатых почв и довольно богатых почв; e – нейтральных почв, k – очень бедных азотом почв, l+ – промежуточный между режимом бедных азотом почв и достаточно обеспеченных азотом почв, +s – промежуточный между режимом слабо переменного увлажнения и умеренно переменного увлажнения, s – умеренно переменного увлажнения, G+ – промежуточный между режимом открытых пространств и полукрытых пространств.

*Note.* Tm – thermoclimatic, Kn – continental climate, Om – ombroclimatic (aridity–humidity of climate), Cr – cryoclimatic (frost climate), Hd – soil moisture, Tr – soil salt regime, Nt – soil nitrogen richness, Rc – soil acidity, fH – moisture variability, Lc – illumination–shading, N – nemoral, +N – intermediate between subboreal and nemoral, M – continental, M+ – intermediate between continental and subcontinental, +D – intermediate between mesoarid and subarid, D+ – intermediate between subarid and subhumid, N – moderate winters, N+ – intermediate between moderate winters and mild winters, +C – intermediate between middle-steppe and meadow–steppe, C+ – intermediate between meadow–steppe and dry-forest meadow, e – rather rich soils, e+ – intermediate between the regime of poor soils and rather rich soils, e – neutral soils; k – very nitrogen-poor soils, l+ – intermediate between the regime of nitrogen-poor soils and sufficiently nitrogen-supplied soils, +s – intermediate between the regime of weakly variable humidification and moderately variable humidification, s – moderately variable humidification, G+ – intermediate between the regime of open spaces and semi-open spaces.

Рассчитанный по совокупности факторов, действующих на ЦП *G. bisnagarica*, индекс толерантности  $I_t = 0.09$ , что говорит о стенобионтности вида на территории Европейской России.

Сообщества *G. trichosantha* в Европейской России крайне редки и малы по площади. Они приурочены к склонам южной (в Крыму) и восточной (на Северном Кавказе) экспозиции, с выходом на поверхность карбонатных пород и очень тонким слоем протопочвы. Крутизна склонов при этом варьирует от 5 до 45°.

В местообитаниях ЦП *G. trichosantha* на территории Крыма и Северного Кавказа тип термоклиматического режима (Tm) меняется от суббореального / немо-

рального до неморального / субсредиземноморского. В наиболее холодных условиях суббореального / неморального режима обитает ЦП Arm с Армянского перевала Большого Кавказа. В несколько более тёплых условиях существуют крымские ЦП *G. trichosantha*: неморального режима – ЦП Hds, неморального / субсредиземноморского термоклиматического режима – ЦП Pro и Zel (табл. 4).

**Таблица 4.** Оценка местообитаний *G. trichosantha* в Европейской России по Д. Н. Цыганову (по средним баллам шкал при большинстве пересечений)

**Table 4.** Assessment of *G. trichosantha* habitats according to D. N. Tsyganov (by the average scores of the scales at most intersections)

| Экологический фактор / Ecological factor                                        | Балл по шкале / Scale score | Тип режима / Regime type                                                                                  | Ценопопуляции (сообщества) / Coenopopulations (communities) |
|---------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|
| 1                                                                               | 2                           | 3                                                                                                         | 4                                                           |
| Тм (термоклиматический / thermoclimatic)                                        | 8                           | Суббореальный / неморальный / Subboreal / nemoral                                                         | Arm                                                         |
|                                                                                 | 9                           | Неморальный / Nemoral                                                                                     | Hds                                                         |
|                                                                                 | 10                          | Неморальный / субсредиземноморский / Nemoral / submediterranean                                           | Pro, Zel                                                    |
| Кп (континентальность климата / climate continentality)                         | 8                           | Субматериковый / материковый / Submainland / mainland                                                     | Arm                                                         |
|                                                                                 | 10                          | Материковый / субконтинентальный / Mainland / subcontinental                                              | Hds, Pro, Zel                                               |
| Ом (омброклиматический аридности – гумидности / ombroclimatic aridity–humidity) | 6                           | Мезоаридный / субаридный / Mesoarid / subarid                                                             | Hds, Pro                                                    |
|                                                                                 | 7                           | Субаридный / Subarid                                                                                      | Zel                                                         |
|                                                                                 | 8                           | Субаридный / субгумидный / Subarid / subhumid                                                             | Arm                                                         |
| Сг (криоклиматический / cryoclimatic)                                           | 8                           | Умеренных зим / мягких зим / Temperate winter / mild winter                                               | Arm                                                         |
|                                                                                 | 9                           | Мягких зим / Mild winter                                                                                  | Zel                                                         |
|                                                                                 | 10                          | Мягких зим / тёплых зим / Mild winter / open winter                                                       | Hds, Pro                                                    |
| Нд (увлажнения почвы / soil moisture)                                           | 8                           | Среднестепной / лугово-степной / Middle-steppe / meadow-steppe                                            | Hds, Zel                                                    |
|                                                                                 | 9                           | Лугово-степной / Meadow-steppe                                                                            | Pro                                                         |
|                                                                                 | 11                          | Сухолесолуговой / Dry-forest-meadow                                                                       | Arm                                                         |
| Тр (солевой режим почв / soil salt regime)                                      | 6                           | Небогатых / довольно богатых почв / Poor / richish soils                                                  | Arm                                                         |
|                                                                                 | 7                           | Довольно богатых почв / Richish soils                                                                     | Hds, Zel                                                    |
|                                                                                 | 8                           | Довольно богатых / богатых почв / Richish / rich soils                                                    | Pro                                                         |
| Рс (кислотность почв / soil acidity)                                            | 8                           | Слабокислых / нейтральных почв / Slightly acidic / neutral soils                                          | Arm                                                         |
|                                                                                 | 9                           | Нейтральных почв / Neutral soils                                                                          | Hds, Pro, Zel                                               |
| Нт (богатство почв азотом / soil nitrogen richness)                             | 3                           | Очень бедных азотом почв / Soils very poor in nitrogen                                                    | Hds, Pro, Zel, Arm                                          |
| fH (переменность увлажнения / moisture variability)                             | 5                           | Слабо переменного увлажнения / Slight periodical moistening                                               | Hds                                                         |
|                                                                                 | 6                           | Слабо переменного / умеренно переменного увлажнения / Slight periodical / temperate periodical moistening | Zel, Arm                                                    |
|                                                                                 | 7                           | Умеренно переменного увлажнения / Temperate periodical moistening                                         | Pro                                                         |

Окончание табл. 4  
Table 4. Continuation

| 1                                                  | 2 | 3                                                               | 4                  |
|----------------------------------------------------|---|-----------------------------------------------------------------|--------------------|
| Лс (освещенность-затенение / Illumination-shading) | 2 | Открытых / полуоткрытых пространств / Open / partly open spaces | Hds, Pro, Zel, Arm |

По континентальности климата (Кп) для ЦП Arm характерен субматериковый / материковый, а для крымских ЦП – материковый / субконтинентальный тип режима. В отношении омброклиматического режима (Om) для местообитаний ЦП *G. trichosantha* так же, как и для ЦП *G. bisnagarica* определён интервал от мезоаридного / субаридного до субаридного / субгумидного. Причём ЦП Arm обитает в условиях субаридного / субгумидного, а крымские ЦП – мезоаридного / субаридного и субаридного омброклиматического режима.

Криоклиматический режим (Cr) в местообитании ЦП Arm – режим умеренных зим / мягких зим. Крымские ЦП *G. trichosantha* произрастают при режиме от мягких зим до мягких / тёплых зим. Тип режима увлажнения (Hd) в местообитании ЦП Arm сухолесолуговой, крымских ЦП – от среднестепного / лугово-степного до лугово-степного. Тип солевого режима (Tr) небогатых / довольно богатых почв характерен для ЦП Arm, а для крымских ЦП – от довольно богатых до довольно богатых / богатых почв. По режиму кислотности для ЦП Arm определены слабо-кислые / нейтральные почвы, для крымских ЦП – нейтральные. По шкале богатства почв азотом (Nt) все исследованные ЦП *G. trichosantha* занимают лишь одно деление шкалы, произрастая на очень бедных азотом почвах. Переменность увлажнения (fH) в местообитаниях ЦП *G. trichosantha* – от слабо переменного до умеренно переменного увлажнения. В отношении освещённости – затенения ЦП *G. trichosantha* обитают на открытых / полуоткрытых пространствах каменистых степей.

Экологические амплитуды *G. trichosantha* по отношению к почвенно-климатическим факторам и режиму затенения по шкалам Д. Н. Цыганова представлены в табл. 5.

Анализ диапазонов местообитаний *G. trichosantha* по отношению к различным экологическим факторам показал, что в Крыму и на Северном Кавказе данный вид, как и *G. bisnagarica* в Европейской России, обитает в очень узких диапазонах климатических, почвенных факторов и освещения, являясь стеновалентным:  $REV$  – от 0.03 до 0.15 (см. табл. 5). Рассчитанный по совокупности факторов, действующих на ЦП *G. trichosantha*, индекс толерантности  $I_t = 0.08$ , что говорит о стенобионтности вида на территории Крыма и Северного Кавказа.

Как подчёркивается (Экологические..., 2010), многие стенобионтные и гемистенобионтные виды, приспособленные к существованию в узких диапазонах по ряду экологических факторов, являются редкими и исчезающими, что в полной мере относится и к *G. bisnagarica*, и к *G. trichosantha*.

Анализ флористического состава сообществ с шаровницей точечной показал, что по биоморфологическому составу подавляющее большинство видов является гемикриптофитами, что типично для умеренно холодных флор Голарктики (рис. 2, а).

**Таблица 5.** Экологические амплитуды по шкалам Д. Н. Цыганова и реализованная экологическая валентность (*REV*) *G. trichosantha* на территории Европейской России

**Table 5.** Ecological amplitudes according to D. N. Tsyganov's scales and realized ecological valence (*REV*) of *G. trichosantha* in European Russia

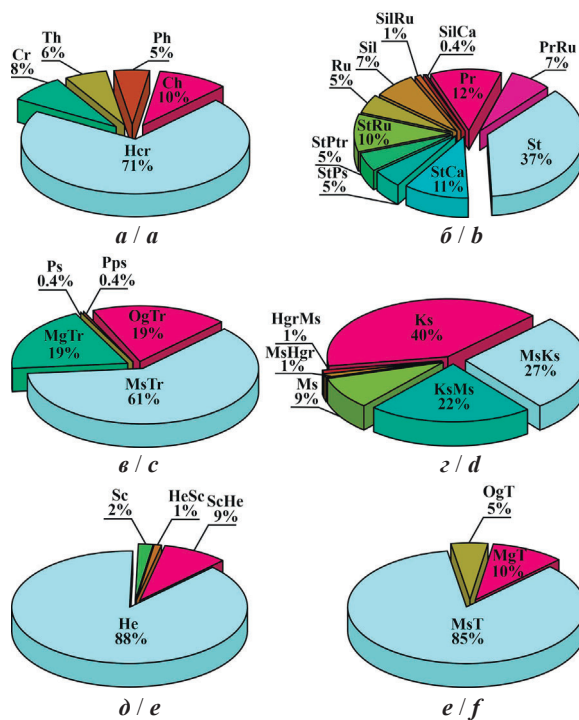
| Показатель / Index                              | Фактор / Factor |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|-------------------------------------------------|-----------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                                                 | Tm              | Kn   | Om   | Cr   | Hd   | Tr   | Rc   | Nt   | fH   | Lc   |
| Экологические амплитуды / Ecological amplitudes | +NN+            | +MM+ | +DD+ | +OO+ | +Cc  | +ee+ | +ee  | k    | rs   | G+   |
| <i>REV</i>                                      | 0.06            | 0.07 | 0.08 | 0.07 | 0.11 | 0.05 | 0.08 | 0.03 | 0.15 | 0.11 |

*Примечание.* N+ – промежуточный между неморальным и субсредиземноморским; +M – промежуточный между субматериковым и материковым; +O – промежуточный между режимом умеренных зим и мягких зим; O+ – промежуточный между режимом мягких зим и теплых зим; c – сухолесолуговой; +e – промежуточный между режимом небогатых почв и довольно богатых почв; +e – промежуточный между режимом слабокислых почв и нейтральных почв; r – слабо переменного увлажнения. Условные обозначения см. табл. 3.

*Note.* N+ – intermediate between nemoral and sub-Mediterranean; +M – intermediate between subcontinental and continental; +O – intermediate between the regime of moderate winters and mild winters; O+ – intermediate between the regime of mild winters and warm winters; c – dry-forest-meadow; +e – intermediate between the regime of poor soils and rather rich soils; +e – intermediate between the regime of slightly acidic soils and neutral soils; r – weakly variable humidification. See Table 3 for symbols.

Это поликарпические травы, в большинстве – стержнекорневые (*Ajuga glabra*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula sibirica*, *Galium octonarium*, *Medicago falcata* и др.), короткокорневищные (*Achillea nobilis*, *Bromus riparius*, *Galium boreale*, *Pentanema hirtum*, *Potentilla incana*, *Psephellus marschallianus*, *Viola ambigua* и др.), длиннокорневищные (*Carex pediformis*, *Coronilla varia*, *Galium verum*, *Origanum vulgare*, *Pentanema oculus-christi*, *Poa compressa*, *Salvia verticillata* и др.), плотнодерновинные злаки (*Festuca valesiaca*, *Koeleria pyramidata*, *Stipa pennata* и др.). В 7 раз меньше в сообществах хамефитов, представленных полукустарниками (*Astragalus albicaulis*, *Genista tinctoria*, *Krascheninnikovia ceratoides*), полукустарничками (*Alyssum lenense*, *Cynanchica tenella*, *Euphorbia glareosa*, *Linum ucranicum*, *Scabiosa isetensis*, *Thymus×cimicinus* и др.), клубнекорневым суккулентом (*Hylotelephium maximum* subsp. *ruprechtii*). Ещё меньше криптофитов, среди которых присутствуют луки (пять видов), *Muscari neglectum*, длиннокорневищные (*Asperula tinctoria*, *Bromus inermis*, *Carex praecox*, *Carex supina*, *Elymus repens*, *Imperata cylindrica*), короткокорневищные (*Asparagus verticillatus*, *Polygonatum officinale*), корнеотпрысковые (*Convolvulus arvensis*, *Sophora alopecuroides*), клубнеобразующие (*Neotinea tridentata*, *Paeonia tenuifolia*), кистекокорневые (*Pedicularis physocalyx*, *Pedicularis sibirica*). Двенадцатью видами представлены фанерофиты, а именно такими деревьями, как *Acer platanoides*, *Malus sylvestris*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, кустарниками – *Caragana frutex*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Crataegus curvisepala*, *Euonymus verrucosus*, *Prunus fruticosa*, *Rosa spinosissima* и кустарничком – *Ephedra distachya*. На терофиты приходится 6% флоры, это однолетники: *Acinos arvensis*, *Cerastium brachypetalum* subsp. *tauricum*, *Clinopodium acinos*, *Galium aparine*, *Polygonum patulum*, *Veronica verna* и др.

**Рис. 2.** Спектр экоморф в сообществах с *G. bisnagarica*: *a* – биоморфы (Ph – фанерофиты, Ch – хамефиты, Hcr – гемикриптофиты, Cr – криптофиты, Th – терофиты), *b* – ценоморфы (Sil – сильванты, SilRu – сильванты-рудеранты, SilCa – сильванты-кальцефиты, Pr – пратанты, PrRu – пратанты-рудеранты, St – степанты, StCa – степанты-кальцефиты, StPs – степанты-псаммофиты, StPtr – степанты-петрофиты, StRu – степанты-рудеранты, Ru – рудеранты), *c* – трофоморфы (OgTr – олиготрофы, MsTr – мезотрофы, MgTr – мегатрофы, Ps – паразиты, Pps – полупаразиты), *d* – гигроморфы (Ks – ксерофиты, MsKs – мезоксерофиты, KsMs – ксеромезофиты, Ms – мезофиты, MsHgr – мезогигрофиты, HgrMs – гигромезофиты), *e* – гелиоморфы (He – гелиофиты, ScHe – сциогелиофиты, HeSc – гелиосциофиты, Sc – сциофиты), *f* – термоморфы (MgT – мегатермы, MsT – мезотермы, OgT – олиготермы)



**Fig. 2.** Spectrum of ecomorphs in communities with *G. bisnagarica*: *a* – biormorphs (Ph – phanerophytes, Ch – chamephytes, Hcr – hemicryptophytes, Cr – cryptophytes, Th – therophytes), *b* – cenomorphs (Sil – sylvans, SilRu – sylvans-ruderants, SilCa – sylvans-calcephytes, Pr – pratants, PrRu – pratants-ruderants, St – stepants, StCa – calcephyte stepants, StPs – psammophyte stepants, StPtr – psammophyte stepants, petrophytes, StRu – stepant-ruderants, Ru – ruderants), *c* – trophomorphs (OgTr – oligotrophs, MsTr – mesotrophs, MgTr – megatrophs, Ps – parasites, Pps – semi-parasites), *d* – hygromorphs (Ks – xerophytes, MsKs – mesoxerophytes, KsMs – xeromesophytes, Ms – mesophytes, MsHgr – mesohygrophytes, HgrMs – hygromesophytes), *e* – heliomorphs (He – heliophytes, ScHe – scioheliophytes, HeSc – heliosciophytes, Sc – sciophytes), *f* – thermomorphs (MgT – megatherms, MsT – mesotherms, OgT – oligotherms)

Спектр ценоморф демонстрирует преимущество степных видов (см. рис. 2, б). Кроме того, здесь хорошо представлена группа степных кальцефитов (*Globularia bisnagarica*, *Aster alpinus*, *Bupleurum falcatum*, *Cephalaria uralensis*, *Euphorbia glareosa*, *Galium octonarium*, *Hedysarum argyrophyllum*, *Jurinea ledebourii*, *Pimpinella tragiun*, *Polygala sibirica*, *Potentilla volgarica*, *Thymus×cimicinus* и др.), имеются приверженцы песчаных степей (*Eremogone biebersteinii*, *Artemisia campestris*, *Jurinea cyanoides*, *Potentilla incana*), а также каменистых степей (*Allium rubens*, *Psephellus sibiricus*, *Clausia aprica*, *Dianthus acicularis*, *Minuartia krascheninnikovii*, *Pedicularis physocalyx* и др.), заметно участие степных сорняков (*Clinopodium acinos*, *Alyssum desertorum*, *Anthemis tinctoria*, *Artemisia austriaca*,

*Echinops ritro*, *Erysimum diffusum*, *Nonea pulla*, *Verbascum lychnitis* и др.). Значительную роль играют луговые виды (*Bromus inermis*, *Securigera varia*, *Filipendula vulgaris*, *Pimpinella saxifraga*, *Polygala comosa*, *Ranunculus polyanthemus*, *Thalictrum minus* и др.), вместе с ними – луговые сорняки (*Cichorium intybus*, *Elymus repens*, *Hieracium robustum*, *Plantago media* и др.). В сообществах имеются и лесные виды (*Agrimonia eupatoria*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Fragaria viridis*, *Origanum vulgare*, *Pinus sylvestris*, *Sorbus aucuparia* и др.), сильвант-кальцефит (*Carex pediformis*) и сорные лесные растения (*Galium boreale*, *Hieracium umbellatum*, *Viola rupestris*). Собственно сорных видов 5% (*Artemisia absinthium*, *Bromus squarrosus*, *Camelina microcarpa*, *Chenopodium album*, *Erigeron acris*, *Falcaria vulgaris*, *Reseda lutea*, *Silene noctiflora* и др.), но вместе со степными, луговыми и лесными сорняками они составляют заметную долю флористического списка – 23%. Это вполне объяснимо, поскольку они представляют собой первопоселенцев нарушенных субстратов, а рассматриваемые сообщества распространены именно на таких.

Соотношение трофоморф говорит о том, что во флоре сообществ преобладает (61%) группа мезотрофов (см. рис. 2, в). Здесь по 19% олиготрофов (*Achillea setacea*, *Artemisia campestris*, *Carex supina*, *Euphorbia glareosa*, *Gypsophila altissima*, *Jurinea arachnoidea*, *Onosma simplicissima*, *Potentilla incana*, *Stipa pennata* и др.) и мегатрофов (*Bromus riparius*, *Convolvulus arvensis*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria pyramidata*, *Medicago falcata*, *Origanum vulgare*, *Thalictrum minus* и др.). Это подтверждает, что питательность почв, на которых распространены сообщества шаровницы, колеблется в пределах от довольно богатых до довольно богатых / богатых. Отмечен паразит *Cuscuta approximata* и полупаразит *Melampyrum arvense*.

Режим почвенного увлажнения в экотопах, где произрастают сообщества с шаровницей точечной, меняется от среднестепного / луговостепного до лугово-степного / сухолесолугового. Преобладание среднестепного / лугово-степного режима увлажнения объясняет господство видов-ксерофитов и произрастание меньшей на треть группы мезоксерофитов, и ещё меньшей – ксеромезофитов. Лишь 11% приходится на более влаголюбивые виды (см. рис. 2, з).

Местообитания шаровницы, находящиеся на более или менее крутых (5 – 45°) склонах, чаще всего обращённых к югу и западу, получают света более чем достаточно. Совершенно закономерно, что подавляющее большинство произрастающих здесь видов относится к светолюбивым растениям (см. рис. 2, д). Лишь 9% видов являются сциогелиофитами (*Agrimonia eupatoria*, *Anemone sylvestris*, *Asperula tinctoria*, *Brachypodium pinnatum*, *Cerastium arvense*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Crataegus curvisepala* и др.), 1% гелиосциофитами (*Galium aparine*, *Galium boreale*) и 2% сциофитами (*Carex pediformis*, *Polygonatum officinale*, *Viola mirabilis*).

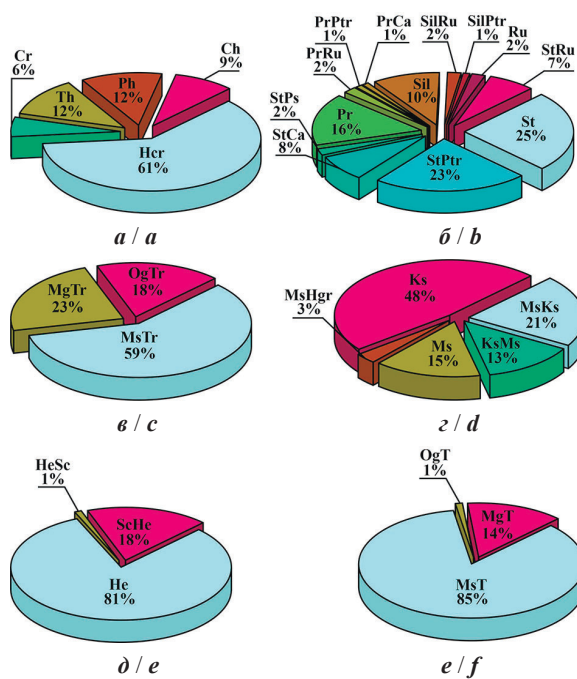
Произрастание сообществ с *G. bisnagarica* в умеренном поясе и на соответствующих формах рельефа объясняет неоспоримое превосходство группы растений-мезотермов (см. рис. 2, е). Лишь для 10% видов для комфортного произрастания требуется большее количество тепла. К таким растениям-мегатермам относятся: *Chamaecytisus ruthenicus*, *Festuca valesiaca*, *Filipendula vulgaris*, *Koeleria pyramidata*, *Verbascum lychnitis* и др. Малая доля видов является олиготермами (*Elymus repens*, *Galium verum*, *Koeleria macrantha* subsp. *macrantha*, *Viola rupestris* и др.).



Анализ флористического состава сообществ с *G. trichosantha*, показал, что по биоморфологическому составу более половины видов являются гемикриптофитами (рис. 3, а).

Это поликарпические травы, в большинстве – стержнекорневые (*Alyssum calycocarpum*, *Anthriscus sylvestris*, *Bupleurum polyphyllum*, *Campanula sibirica*, *Dianthus kubanensis*, *Eryngium campestre*, *Globularia trichosantha*, *Jurinea ledebourii*, *Marrubium peregrinum*, *Onosma rigida*, *Plantago atrata* и др.), короткокорневищные (*Achillea ptarmicifolia*, *Adonis vernalis*, *Ajuga laxmannii*, *Bituminaria bituminosa*, *Brachypodium pinnatum*, *Bromus sclerophyllus*, *Carex humilis* и др.), длиннокорневищные (*Asperula galioides*, *Carex flacca* subsp. *erythrostachys*, *Carex liparocarpus*,

**Рис. 3.** Спектр экоморф в сообществах с *G. trichosantha*: а – биоморфы (Ph – фанерофиты, Ch – хамефиты, Hcr – гемикриптофиты, Cr – криптофиты, Th – терофиты), б – ценоморфы (Sil – сильванты, SilRu – сильванты-рудеранты, SilCa – сильванты-кальцефиты, Pr – пратанты, PrRu – пратанты-рудеранты, St – степанты, StCa – степанты-кальцефиты, StPs – степанты-псаммофиты, StPtr – степанты-петрофиты, StRu – степанты-рудеранты, Ru – рудеранты), в – трофоморфы (OgTr – олиготрофы, MsTr – мезотрофы, MgTr – мегатрофы, Ps – паразиты, Pps – полу-паразиты), д – гигроморфы (Ks – ксерофиты, MsKs – мезоксерофиты, KsMs – ксеромезофиты, Ms – мезофиты, MsHgr – мезогигрофиты, HgrMs – гигромезофиты), е – гелиоморфы (He – гелиофиты, ScHe – сциогелиофиты, HeSc – гелиосциофиты, Sc – сциофиты), е – термоморфы (MgT – мегатермы, MsT – мезотермы, OgT – олиготермы)



**Fig. 3.** Spectrum of ecomorphs in communities with *G. trichosantha*: а – biomorphs (Ph – phanerophytes, Ch – chamaephytes, Hcr – hemicryptophytes, Cr – cryptophytes, Th – therophytes), б – cenomorphs (Sil – sylvans, SilRu – sylvans-ruderants, SilCa – sylvans-calcephytes, Pr – pratants, PrRu – pratants-ruderants, St – stepants, StCa – calcephyte stepants, StPs – psammophyte stepants, StPtr – psammophyte stepants, petrophytes, StRu – stepant-ruderants, Ru – ruderants), в – trophomorphs (OgTr – oligotrophs, MsTr – mesotrophs, MgTr – megatrophs, Ps – parasites, Pps – semi-parasites), д – hygromorphs (Ks – xerophytes, MsKs – mesoxerophytes, KsMs – xeromesophytes, Ms – mesophytes, MsHgr – mesohygrophytes, HgrMs – hygromesophytes), е – heliomorphs (He – heliophytes, ScHe – scioheliophytes, HeSc – heliosciophytes, Sc – sciophytes), ф – thermomorphs: MgT – megatherms, MsT – mesotherms, OgT – oligotherms)

*Clinopodium vulgare* и др.) и плотнодерновинные (*Agropyron cristatum*, *Festuca taurica*, *Koeleria brevis*, *Poa bulbosa*, *Stipa capillata*). 12% флоры является фанерофитами, среди которых встречаются деревья (*Juniperus excelsa*, *Malus domestica*, *Prunus mahaleb*, *Quercus pubescens*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus minor* subsp. *minor*), кустарники (*Cornus sanguinea* subsp. *australis*, *Cotinus coggygria*, *Daphne pseudo-sericea*, *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa spinosissima*, *Salix caucasica*), кустарнички (*Fumana procumbens*, *Genista albida*, *Helianthemum nummularium* subsp. *glabrum*, *H. nummularium* subsp. *obscurum*, *H. oelandicum* subsp. *steverii*). Те же 12% приходятся на терофиты, являющиеся однолетниками (*Arenaria serpillifolia* subsp. *leptoclados*, *Cerastium brachypetalum* subsp. *tauricum*, *Clinopodium graveolens*, *Crepis setosa*, *Linum corymbulosum*, *Melampyrum arvense* и др.) или двулетниками (*Erysimum cuspidatum*, *Iberis simplex*, *Scabiosa micrantha*, *Scorzonera parviflora*, *Sisymbrium orientale*). Хамефиты составляют 9% флоры, это полукустарник (*Salvia tomentosa*), полукустарнички (*Cynanchica rumelica*, *C. tenella*, *Euphorbia glareosa*, *Odontarrhena tortuosa*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*, *Thymus callieri*, *T. dzevanovskyi*, *T. nummularius*, *Veronica multifida*) и короткокорневищные суккуленты (*Sedum acre*, *S. album*). Лишь 6% флоры приходится на криптофиты: луковичные (*Allium atrovioleaceum*, *A. rotundum*, *Muscari neglectum*, *M. pallens*), корнеотпрысковые (*Convolvulus calvertii* subsp. *calvertii*, *C. cantabrica*), клубнеобразующие (*Paeonia tenuifolia*).

В спектре ценоморф 25% приходится на собственно степные виды, чуть меньше (23%) – на степные петрофиты (*Achillea ptarmicifolia*, *Archanthemis marschalliana*, *Cynanchica rumelica*, *Asphodeline taurica*, *Carex humilis*, *Helianthemum nummularium* subsp. *glabrum* и др.), 8% – на степные кальцефиты (*Ajuga laxmannii*, *Alyssum calycocarpum*, *Cephalaria calcarea* и др.), только 2% – на степные псаммофиты (*Onobrychis arenaria* subsp. *arenaria*, *Sedum acre*) (см. рис. 3, б). Заметна доля (16%) луговых растений (*Betonica macrantha*, *Bituminaria bituminosa*, *Briza media*, *Bupleurum polyphyllum*, *Dactylis glomerata* и др.), по одному представителю луговых петрофитов (*Salix caucasica*) и луговых кальцефитов (*Carex flacca* subsp. *erythrostachys*). Собственно лесные виды занимают 10% флоры сообществ (*Brachypodium pinnatum*, *Clematis flammula*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, *Juniperus excelsa* и др.), присутствуют и лесные петрофиты (*Cotinus coggygria*). Собственно сорные виды составляют 2% флоры (*Allium rotundum*, *Bromus squarrosus*, *Crepis setosa* и др.), но к ним присоединяются 7% степных сорняков (*Clinopodium graveolens*, *Allium atrovioleaceum*, *Cota tinctoria* subsp. *tinctoria* и др.), 2% луговых сорняков (*Anthyllis vulneraria* subsp. *boissieri*, *Plantago media*, *Vicia cracca*) и 2% лесных сорняков (*Anthriscus sylvestris*, *Clinopodium vulgare*, *Myosotis sparsiflora*). В совокупности собственно сорные, степные, луговые и лесные сорняки составляют 13% флоры сообществ *G. trichosantha*, что объясняется неразвитостью почвенного покрова, разреженностью растительного покрова, благоприятствующих проникновению в сообщества сорных растений.

В составе трофоморф более половины флоры составляют мезотрофы, около четверти – мегатрофы (*Anthriscus sylvestris*, *Filipendula vulgaris*, *Koeleria pyramidata*, *Lotus corniculatus* subsp. *corniculatus*, *Medicago romanica* и др.), мень-

шую долю составляют олиготрофы (*Odontarrhena tortuosa*, *Euphorbia glareosa*, *Helichrysum arenarium*, *Jurinea ledebourii*, *J. arachnoidea* и др.) (см. рис. 3, в). Такое распределение трофоморф вполне соответствует оценке почвенного плодородия под сообществами по шкалам Цыганова – от небогатых / довольно богатых почв до довольно богатых / богатых почв.

Диапазон режимов увлажнения в местообитаниях сообществ *G. trichosantha* от среднестепного / лугово-степного до сухолесолугового способствует произрастанию в большей мере видов ксерофитов и мезоксерофитов, в меньшей мере – мезофитов и ксеромезофитов, позволяя также произрастать небольшой группе видов мезогигрофитов (см. рис. 3, з).

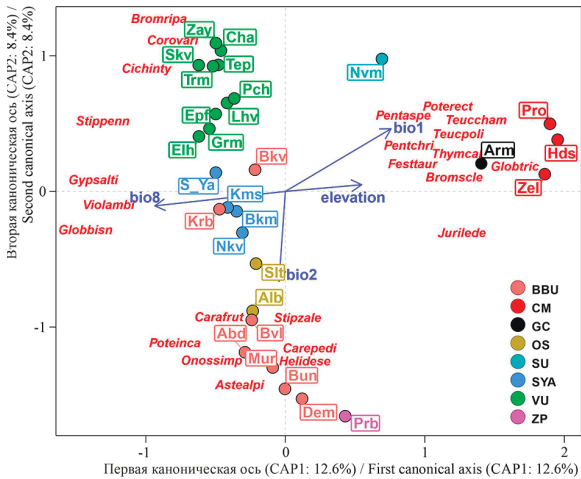
В сообществах *G. trichosantha* произрастают преимущественно светолюбивые растения (см. рис. 3, д). Это является следствием того, что сообщества приурочены к световым, преимущественно южным, склонам с крутизной от 5 до 45°, позволяющим получать достаточно света. Однако в сообществах присутствуют древесные и кустарниковые, а также лесные травянистые растения, являющиеся сциогелиофитами и гелиосциофитами.

В составе термоморф господствуют мезотермы (см. рис. 3, е), что продиктовано произрастанием сообществ в умеренном поясе, на склонах преимущественно южной экспозиции, способствующей хорошему прогреванию. Больше тепла требуется для 14% видов, являющихся мегатермами (*Centaurea scabiosa* subsp. *adpressa*, *Cotinus coggygia*, *Filipendula vulgaris*, *Iris pumila*, *Phlomis herba-venti* subsp. *pungens*, *Poa bulbosa* и др.). Малочисленны олиготермы, такие как *Galium verum*.

В финальную модель dbRDA вошли три температурные переменные – среднегодовая температура (bio1), суточная амплитуда температуры (bio2) и средняя температура наиболее влажного квартала (bio8) и одна топографическая – высота над уровнем моря (elevation). Доля объясненной дисперсии для модели с четырьмя факторами составила 30%. При этом первые две канонические оси ординации (CAP1 и CAP2) объясняют 21% вариации видового состава (рис. 4). Модель dbRDA в целом, а также все входящие в нее переменные оказались статистически значимы.

Первая каноническая ось (CAP1) объясняет 13% общей вариации видового состава. С данным направлением изменчивости наиболее скоррелированы средняя температура наиболее влажного квартала (bio8) и высота над уровнем моря (elevation). Вторая каноническая ось (CAP2) объясняет 8% вариации видового состава и наиболее скоррелирована с суточной амплитудой температуры (bio2). Среднегодовая температура (bio1) оказалась скоррелирована с обеими осями ординации примерно в равной степени (см. рис. 4). Вдоль первой оси наиболее четко обособляются с одной стороны – все сообщества *G. trichosantha* и одно сообщество *G. bisnagarica* (Nvm) и с другой – все остальные сообщества с *G. bisnagarica*. Вдоль второй оси заметно разделение сообществ *G. bisnagarica* между собой. Так, наиболее компактный кластер образуют сообщества Приволжской возвышенности, а сообщества из других районов произрастания расположены более рассеянно.

В результате разложения общей объясненной дисперсии было установлено, что наибольший эффект на изменение видового состава изученных сообществ ока-



**Рис. 4.** Ординация сообществ с участием *G. bisnagarica* и *G. trichosantha* методом анализа избыточности на основе матрицы дистанций Жаккара. Красным шрифтом показаны виды, имеющие наибольшую статистически значимую корреляцию с осями ( $p \leq 0.05$ ,  $r \geq 0.5$ ); синим – статистически значимые переменные окружающей среды (длина векторов для непрерывных переменных пропорциональна величине корреляции с осями). Виды даны в формате четырех первых букв родового и видового названий

**Fig. 4.** Ordination of communities with *G. bisnagarica* and *G. trichosantha* using Redundancy Analysis based on the Jaccard distance matrix. Species with the highest statistically significant correlation with the axes are shown in red ( $p \leq 0.05$ ,  $r \geq 0.5$ ); statistically significant environmental variables are in blue (the length of the vectors for continuous variables is proportional to the correlation with the axes). Species are given in format of first four letters of the generic and species names

сообществ Бугульминско-Белебеевской возвышенности и сообщества Зилаирского плато между собой, а также их отличие от сообществ Приволжской возвышенности связано с присутствием в них таких видов, как *Carex pediformis*, *Caragana frutex*, *Helictotrichon desertorum*, *Aster alpinus*, *Potentilla incana*, *Stipa zaleskii*, *Onosma simplicissima*. Наибольшим отличием от других сообществ с *G. bisnagarica* обладало сообщество Ставропольской возвышенности – Nvm. По видовому составу оно оказалось ближе к сообществам с *G. trichosantha*, местообитания которых характеризуются большей среднегодовой температурой и высотой над уровнем моря. За обособление данной группы, состоящей из четырех сообществ с *G. trichosantha* и одного сообщества с *G. bisnagarica*, отвечают виды: *Teucrium*

зывают температурные факторы. Они объясняют 14.6% от общей вариации видового состава.

Таким образом, среди изученных сообществ с *G. bisnagarica* наибольшую схожесть между собой продемонстрировали сообщества Приволжской возвышенности. При этом видами, присутствие которых в наибольшей степени определяет обособление данной группы, были: *Bromus riparius*, *Coronilla varia*, *Scabiosa ochroleuca*, *Cichorium intybus*, *Stipa pennata*. Местообитания данных сообществ характеризуются меньшей суточной амплитудой температуры, чем местообитания сообществ из других районов произрастания. Среди сообществ Бугульминско-Белебеевской возвышенности наиболее сходными между собой оказались сообщества Dem, Mur, Bun, Abd и Bvl, в то время как два сообщества Krb и Bkv проявили больше сходства с сообществами других групп: Сокских Яров и Приволжской возвышенности соответственно. Сходство большинства сообществ

*polium*, *Teucrium chamaedrys*, *Potentilla recta*, *Festuca taurica*, *Bromus sclerophyllus*, *Pentanema asperum*, *Pentanema oculus-christi*, *Thymus callieri*. Среди сообществ *G. trichosantha* наиболее отличным от остальных являлось высокогорное сообщество Кавказского биосферного заповедника (Arm).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ диапазонов местообитаний *G. bisnagarica* и *G. trichosantha* по отношению к различным экологическим факторам показал, что на территории исследованного фрагмента ареала данные виды обитают в очень узких диапазонах климатических и почвенных факторов, являясь стенобионтными. Так как при этом оба вида характеризуются довольно высоким обилием в большинстве изученных сообществ, их индикационную значимость можно назвать высокой.

Анализ флористического состава сообществ с участием *G. bisnagarica* и *G. trichosantha* показал, что спектр экоморф в них практически идентичен. Подавляющее большинство видов сосудистых растений, слагающих исследованные сообщества, это степные виды. Среди биоморф по классификации Раункиера преобладают гемикриптофиты. В составе трофоморф более половины флоры исследованных сообществ с *Globularia* составляют мезотрофы. По отношению к температурному режиму доминирующей группой являются мезотермы. Диапазон режимов увлажнения в местообитаниях сообществ способствует произрастанию в большей мере видов-ксерофитов и мезоксерофитов. Из-за специфики местообитаний сообществ с участием *Globularia* на открытых склонах, большинство видов являются гелиофитами, при этом вид *G. bisnagarica* по отношению к фактору освещённости крайне стеновалентен ( $REV = 0.001$ ).

Из факторов, определяющих глобальные тренды в распределении сообществ по видовому составу (рассмотренных в рамках данного исследования), наиболее значимыми оказались температурные переменные: среднегодовая температура (bio1), суточная амплитуда температуры (bio2) и средняя температура наиболее влажного квартала (bio8).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Издательство Казанского университета, 2000. 496 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1968. Т. 1. 552 с.
- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д: Издательство Ростовского университета, 1978. Т. 1. 320 с.
- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д: Издательство Ростовского университета, 1980а. Т. 2. 352 с.
- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д: Издательство Ростовского университета, 1980б. Т. 3. 747 с.
- Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1949. 747 с.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИП Баженов, 2009. 248 с.
- Зубкова, Е. В., Ханина Л. Г., Грохлина Т. И., Дорогова Ю. А. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2008. 96 с.



- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 635 с.
- Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны). Самара: Самарский университет, 2006. 311 с.
- Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан / под ред. М. М. Ишмуратовой. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2020. 276 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР сем. Onocleaceae – Fumariaceae / под ред. Е. В. Кучерова, А. А. Мулдашева. М.: Наука, 1988. 316 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР сем. Brassicaceae – Asteraceae / под ред. Е. В. Кучерова, А. А. Мулдашева. М.: Наука, 1989. 375 с.
- Определитель высших растений Крыма / под ред. Н. И. Рубцова. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1972. 550 с.
- Раков Н. С., Саксонов С. В., Сенатор С. А., Васюков В. М. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра, 2014. Т. 2. 295 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Рябинина З. Н., Князев М. С. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 758 с.
- Флора европейской части СССР (Флора Восточной Европы): в 11 т. / под ред. Ан. А. Федорова, Н. Н. Цвелёва. Л.; СПб.; М.: Наука, 1974 – 1989. Т. 1 – 8; Мир и семья, 1996 – 2001. Т. 9 – 10; Товарищество научных изданий КМК, 2004. Т. 11.
- Флора СССР: в 30 т. / под ред. В. Л. Комарова. Л.; М.: Издательство АН СССР, 1934 – 1963. Т. 1 – 28, 30; Наука, 1964. Т. 29.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
- Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / под ред. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2010. 368 с.
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. Vol. 37, iss. 12. P. 4302 – 4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Kondratieva A. O., Parkhomenko A. S., Bogoslov A. V., Shilova I. V., Kashin A. S. Spatial structure of *Globularia bisnagarica* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) coenopopulations // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2021. № 1. P. 35 – 46. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-35-46>
- Oksanen J. Vegan: Community Ecology Package Ordination Methods, Diversity Analysis and Other Functions for Community and Vegetation Ecologists. 2019. Available at: <https://cran.rproject.org/web/packages/vegan/vegan.pdf> (accessed July 24, 2023).
- Poggio L., de Sousa L. M., Batjes N. H., Heuvelink G. B. M., Kempen B., Ribeiro E., Rossiter D. SoilGrids 2.0: Producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty // Soil. 2021. № 7. P. 217 – 240. <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>
- POWO. Plants of the World Online. Kew: Royal Botanic Gardens, 2023. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (accessed February 5, 2023).
- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2023. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed July 24, 2023).



**Ecological characteristics of biotopes and the structure of communities with *Globularia* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) within the Eastern European fragment of its range**

**A. S. Parkhomenko ✉, I. V. Shilova, A. O. Kondratieva, J. I. Kuliseva, A. S. Kashin**

*Saratov State University  
83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia*

Received: June 28, 2023 / revised: August 15, 2023 / accepted: August 19, 2023 / published: June 28, 2024

**Abstract.** The paper presents an assessment of the ranges of ecological conditions in which *Globularia bisnagarica* L. and *G. trichosantha* Fisch. & C. A. Mey species exist in communities growing in European Russia. Studies were carried out in 25 communities with *G. bisnagarica* and 4 ones with *G. trichosantha*, respectively. Our assessment of the ecological regimes of phytocenoses according to D. N. Tsyganov's scales has shown that both species live in very narrow ranges of climatic, soil factors and lighting, being stenovalent. For *G. bisnagarica*, the thermoclimatic and light factors were the most limiting ones. Few soil characteristics such as salinity and nitrogen richness were the limiting factors for *G. trichosantha*. According to the spectrum of ecomorphs, the communities of the two species were similar. The vast majority of species are classified as steppe ones. Hemicryptophytes were the predominant type of biotopes. In relation to trophicity, more than half of the species was mesotrophic. According to the temperature regime, the mesotherms were the predominant group. The range of moisture regimes in the habitats of communities contributes to the growth of xerophytes and meso-xerophyte species to a greater extent. Due to certain specificity of the habitats of communities with *Globularia* on open slopes, most species were heliophytes. Our analysis of regularities of changes in the species composition of the communities in relation to environmental factors at global scale has shown that temperature factors make the greatest contribution.

**Keywords:** *Globularia*, plant community, ecological valency, tolerance, ecomorphs, species composition

**Funding:** The study was supported by a grant from the Russian Science Foundation (Project number 21-74-00004, <https://rscf.ru/project/21-74-00004/>).

**Ethics approval and consent to participate:** This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

**Competing interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

**For citation:** Parkhomenko A. S., Shilova I. V., Kondratieva A. O., Kuliseva J. I., Kashin A. S. Ecological characteristics of biotopes and the structure of communities with *Globularia* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) within the Eastern European fragment of its range. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 2, pp. 167–189 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-2-167-189>

---

✉ **Corresponding author.** Botanical Garden, Saratov State University, Russia.

**ORCID and e-mail addresses:** Alena S. Parkhomenko: <https://orcid.org/0000-0002-9948-7298>, parkhomenko\_as@mail.ru; Irina V. Shilova: <https://orcid.org/0000-0002-9828-4229>, schiva1952@yandex.ru; Anna O. Kondratieva: <https://orcid.org/0000-0001-5000-8914>, popova.ao@mail.ru; Julia I. Kuliseva: <https://orcid.org/0000-0002-3715-5837>, yulya.kuliseva@mail.ru; Alexandr S. Kashin: <https://orcid.org/0000-0002-2342-2172>, kashinas2@yandex.ru.

## REFERENCES

- Bakin O. V., Rogova T. V., Sitnikov A. P. *Sosudistye rasteniia Tatarstana* [Vascular Plants of Tatarstan]. Kazan, Kazan State University Publ., 2000. 496 p. (in Russian).
- Walter H. *Die Vegetation der Erde*. Moscow, Progress, 1968, vol. 1. 552 p. (in Russian).
- Galushko A. I. *Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel'* [Flora of the North Caucasus. Determination Key]. Rostov-on-don, Rostov State University Publ., 1978, vol. 1. 320 p. (in Russian).
- Galushko A. I. *Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel'* [Flora of the North Caucasus. Determination Key]. Rostov-on-don, Rostov State University Publ., 1980a, vol. 2. 352 p. (in Russian).
- Galushko A. I. *Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel'* [Flora of the North Caucasus. Determination Key]. Rostov-on-don, Rostov State University Publ., 1980b, vol. 3. 747 p. (in Russian).
- Grossgeim A. A. *Opredelitel' rasteniy Kavkaza* [Determination Key to Plants of the Caucasus]. Moscow, Sovetskaya Nauka, 1949. 747 p. (in Russian).
- Elenevskiy A. G., Bulaniy Y. I., Radygina V. I. *Opredelitel' sosudistyykh rasteniy Saratovskoy oblasti* [Determination Key to Vascular Plants of the Saratov Region]. Saratov, IP Bazhenov, 2008. 248 p. (in Russian).
- Zubkova E. V., Khanina L. G., Grokhlina T. I., Dorogova Iu. A. *Komp'yuternaya obrabotka geobotanicheskikh opisaniy po ekologicheskim shkalam s pomoshch'yu programmy EcoScaleWin* [Computer Processing of Geobotanical Descriptions on Ecological Scales using the EcoScaleWin Program]. Yoshkar-Ola, Mari State University Publ., 2008. 96 p. (in Russian).
- Maevskiy P. F. *Flora of the Middle Zone of the European Part of Russia*. 11 ed. Moscow, KMK Scientific Press, 2014. 635 p. (in Russian).
- Matveev N. M. *Bioekologicheskii analiz flory i rastitel'nosti (na primere lesostepnoi i stepnoi zony)* [Bioecological Analysis of Flora and Vegetation (on the Example of the Forest-steppe and Steppe Zones)]. Samara, Samara University Publ., 2006. 311 p. (in Russian).
- Metodika izucheniia populiatsii redkikh i resursnykh vidov rasteniy na okhraniayemykh prirodnykh territoriyakh Respubliki Bashkortostan. Pod red. M. M. Ishmuratova* [Ishmuratova M. M., ed. Methodology for Studying Populations of Rare and Resource Plant Species in Protected Natural Areas of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, Bashkirskaya entsiklopediya, 2020. 276 p. (in Russian).
- Mirkin B. M., Rozenberg G. S. *Fitotsenologiya: Printsipy i metody* [Phytocenology: Principles and Methods]. Moscow, Nauka, 1978. 212 p. (in Russian).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Bashkirskoi ASSR sem. Onocleaceae – Fumariaceae. Pod red. E. V. Kuchero, A. A. Muldashev* [Kuchero E. V., Muldashev A. A., eds. Determination Key to Vascular Plants of the Bashkir ASSR Fam. Onocleaceae – Fumariaceae]. Moscow, Nauka, 1988. 316 p. (in Russian).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Bashkirskoi ASSR sem. Brassicaceae – Asteraceae. Pod red. E. V. Kuchero, A. A. Muldashev* [Kuchero E. V., Muldashev A. A., eds. Determination Key to Vascular Plants of the Bashkir ASSR Fam. Brassicaceae – Asteraceae]. Moscow, Nauka, 1989. 375 p. (in Russian).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Kryma. Pod red. N. I. Rubtsov* [Rubtsov N. I., ed. Determination Key to Vascular Plants of the Crimea]. Leningrad, Nauka, 1972. 550 p. (in Russian).
- Rakov N. S., Saksonov S. V., Senator S. A., Vasjukov V. M. *Vascular Plants of Ulyanovsk Region. Flora of the Volga River Basin*. Togliatti, Kassandra, 2014, vol. 2. 295 p. (in Russian).
- Ramensky L. G., Tsatsenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. *Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu* [Ecological Assessment of Fodder Lands by Vegetation Cover]. Moscow, Selkhozgiz, 1956. 472 p. (in Russian).
- Riabinina Z. N., Kniazev M. S. *Opredelitel' sosudistyykh rasteniy Orenburgskoi oblasti* [Determination Key to Vascular Plants of the Orenburg Region]. Moscow, KMK Scientific Press, 2009. 758 p. (in Russian).

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ

Fedorov An. A., Tsvelev N. N., eds. Flora of the European part of the USSR (*Flora of Eastern Europe*): in 11 vols. Leningrad, St. Petersburg, Moscow, Nauka, 1974–1989, vol. 1–8; Mir i sem'ya, 1996–2001, vol. 9–10; KMK Scientific Press, 2004, vol. 11.

Komarov V. L., ed. *Flora of the USSR: in 30 vols.* Leningrad, Moscow, Izdatel'stvo AN SSSR, 1934–1963, vol. 1–28, 30; Nauka, 1964, vol. 29.

Tsyganov D. N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov* [Phytoindication of Ecological Regimes in the Subzone of Coniferous-broadleaved Forests]. Moscow, Nauka, 1983. 197 p. (in Russian).

Zhukova L. A., ed. *Ecological Indicator Values and Methods of Analysis of Ecological Diversity of Plants*. Yoshkar-Ola, Mari State University Publ., 2010. 368 p. (in Russian).

Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2017, vol. 37, iss. 12, pp. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Kondratieva A. O., Parkhomenko A. S., Bogoslov A. V., Shilova I. V., Kashin A. S. Spatial structure of *Globularia bisnagarica* L. (Plantaginaceae, Magnoliopsida) coenopopulations. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 1, pp. 35–46. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-35-46>

Oksanen J. *Vegan: Community Ecology Package Ordination Methods, Diversity Analysis and Other Functions for Community and Vegetation Ecologists*. 2019. Available at: <https://cran.rproject.org/web/packages/vegan/vegan.pdf> (accessed July 24, 2023).

Poggio L., de Sousa L. M., Batjes N. H., Heuvelink G. B. M., Kempen B., Ribeiro E., Rossiter D. SoilGrids 2.0: Producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. *Soil*, 2021, no. 7, pp. 217–240. <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>

POWO. *Plants of the World Online*. Kew, Royal Botanic Gardens, 2023. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (accessed February 5, 2023).

R Core Team R: *A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2023. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed July 24, 2023).