



УДК 574.47

Мозаичность естественных галофитных экосистем на границе лесостепной и степной зон Южного Урала



Н. Н. Назаренко, А. В. Малаев, А. В. Пироженкова, Н. А. Байда

Назаренко Назар Николаевич, доктор биологических наук, профессор кафедры химии, экологии и методики обучения химии, Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет, Челябинск, nnazarenko@hotmail.com

Малаев Александр Владимирович, кандидат географических наук, заведующий кафедрой географии и методики обучения географии, Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет, Челябинск, malaev2@mail.ru

Пироженкова Алла Вячеславовна, студент 4-го года обучения, Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет, Челябинск, allapirozhenkova@mail.ru

Байда Наталья Александровна, студент 4-го года обучения, Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет, Челябинск, bayda.natashenka@mail.ru

В статье с позиций теории иерархического континуума охарактеризована мозаичность галофильных экосистем на границе лесостепной и степной зон Южного Урала на примере Троицкого государственного природного комплексного заказника. Установлено, что для галофильных сообществ засоление приводит к фрагментации травяного покрова заказника, для галофитов характерно случайное пространственное распределение, а мозаичность поддерживают степные солеустойчивые виды. Статистически достоверно выделяются только микромозаики (0,8 м), а парцеллы (8 м) и ценозы (12 м) нечеткие, наблюдается фрагментация горизонтальной структуры. Для парцелл определяется два ряда ценотического замещения – галофильный и остепненный – связанные с распределением в пространстве галофитов и степных злаков соответственно. На ценотическом уровне наблюдается четкое обособление сообществ по показателям фиторазнообразия и биотопов. Значимыми для формирования парцелл и ценозов являются внутриценотические взаимодействия между видами, переменность почвенного увлажнения и аэрация почв, кислотность (щелочность) и нарастание (снижение) минерализованности почвенного раствора.

Ключевые слова: мозаичность, биотопы, фитоценозы, галофильная растительность Южного Урала, Троицкий государственный природный комплексный заказник, Челябинская область.

Поступила в редакцию: 04.04.2020 / Принята: 03.06.2020 /
Опубликована: 30.11.2020

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)

DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-4-465-476>

Введение

Одной из важнейших составляющих биогеоценоза является его пространственная структура, или горизонтальное и вертикальное распределе-

ние в ценозе особей и их групп [1]. Ее изучение предполагает два подхода: популяционный, или выделение мозаик видов [2], и ценотический – определение многовидовых мозаик [3]. Традиционно оба подхода предполагают геометрическую оценку с картографированием мозаик [4], или ценопопуляционных локусов [5]. Сами локусы выделяются как участки с высокой (или) низкой плотностью особей [1] и различаются по размеру. При этом крупные пятна могут формироваться как группы мелких локусов [4]. Таким образом, современный подход в изучении пространственной структуры рассматривает растительный покров как континуум разномасштабных ценопопуляционных локусов [6–9], где биогеоценоз является одним из уровней мозаичности [9–11].

Локусы формируются как в результате биологических особенностей видов (биоморфы, вегетативная подвижность, особенности диссеминации и т.п.) [12], так и факторов местообитания [13]. Соответственно, оценка пространственной структуры ценозов должна быть связана с выявлением используемых ценопопуляциями ресурсов и влиянием на их формирование факторов среды [4]. Наилучшие результаты дают два подхода одновременно, когда на первом этапе определяются размеры мозаик, а на втором – экологические факторы формирования мозаик каждого уровня [10, 11, 14–18].

Тем не менее, и в последнее время такие исследования ведутся только на ценотическом уровне с использованием картографических подходов [19–22] либо оценивается мозаичность на уровне особей и клонов [23], несмотря на то что уровень микросайт – биотоп, в котором формируется внутриценотическая структура, является наименее изученным [17]. Работы, посвященные изучению пространственного континуума на разных пространственных уровнях экосистем, в России немногочисленны [16, 17, 24]. Для степей Южного Урала такая работа выполнена нами на примере степей Брединского государственного природного биологического заказника [25].

Задачей данной работы является оценка пространственной структуры галофильных экосистем пограничной зоны лесостепи и степи Южного Урала на примере галофильных ценозов Троицкого государственного природного комплексного заказника.



Материалы и методы

В настоящее время условно естественные травянистые сообщества Южного Урала локализованы преимущественно в особо охраняемых природных территориях (ООПТ) разных типов. Примером такого ООПТ является Троицкий государственный природный комплексный заказник, расположенный в Троицком районе Челябинской области у государственной границы с Казахстаном. Организован он был в 1927 г. как лесостепной заповедник, с 1951 г. имел статус учебно-опытного хозяйства Пермского университета, далее (с 1969 г.) – государственного ботанического заказника [4, 10], а статус комплексного получил в 2001 г. [26, 27]. Научные исследования на территории заказника велись до 2012 г., затем были приостановлены в связи с прекращением учебной практики студентов биологического факультета Пермского государственного университета [27], биогеоэкологические исследования не проводились с 90-х гг. прошлого века [28]. В зональном отношении заказник расположен в подзоне северных ковыльно-разнотравных степей [29], но его растительность характерна для южных районов лесостепи [27]. Таким образом, растительность заказника является типичной переходной между южно-уральской лесостепной и степной зональной.

Для изучения галофильной растительности геоботанический профиль закладывался в специальной зоне «Солонцеватые луга»: стационар № 3, организованный еще Пермским государственным университетом (квартал 13, выделы 10, 12, 13, 16, 17). На профиле закладывались 100-метровые трансекты, состоящие из непрерывных прилегающих площадок 0,2×0,2 м, определяемых трансектной вилочкой Л. Г. Раменского [30] размером 0,2×1,0 м. На каждой площадке отмечали присутствие видов сосудистых растений. В качестве учетной единицы выбирались парциальные побеги [31], для моноцентрических видов – особь, а для плотнокустовых злаков – компактный клон [32]. Результаты заносились в базу данных, где для каждой площадки отмечалось наличие (1) или отсутствие (0) вида.

Оценка характера размещения видов выполнялась методом итераций (Analysis of runs) [33–35] по шкале П. В. Терентьева в модификации А. А. Маслова [16]. Определение размеров мозаик выполнялось по изменению дисперсии численности видов с увеличением размера площадки (Hierarchical ANOVA) [16, 35]. При этом в связи с особенностью закладки пробных площадей оценивались не площади, а линейные размеры мозаик [36]. Также выполнялся анализ плеяд сопряженных видов [37].

Объективные многовидовые мозаики выделялись методом блоков и главных компонент [14, 16, 35]. Для трансект выделялись непрерывающиеся блоки переменного размера в двух независимых противоположных направлениях с шагом 0,2 м для блоков до 2 м и 1,0 м – свыше 2 м. Расчет вклада первых трех осей главных компонент производился в пакте Statistica по алгоритму Factor Analysis, Principal components, Extraction method. Объективные размеры мозаик (уровни мозаичности) определялись по изменению вклада в суммарную дисперсию видов первых трех осей главных компонент по совместным «пикам» значений 1-й и 2-й, 1-й и 3-й, 2-й и 3-й осей.

Оценка факторов мозаичности выполнялась на основе ординации видов в осях главных компонент по величинам нагрузки (Factor Loadings) видов на эти оси и координат видов в пространстве абиотических факторов [15, 16]. Координаты определялись по положению видов в фитоиндикационных шкалах [38] почвенного увлажнения (hd), его переменности (fh), почвенной кислотности (rc), аэрации, (ae), солевого (sl), азотного режимов (nt) и содержания кальция (Ca), оцененных методом реализованной экологической ниши [39]. Интерпретация осей проведена непараметрической корреляцией [40] с использованием коэффициента tau Кендалла.

Кроме того, выполнялась кластеризация выделенных мозаик по матрице коэффициента Сёренсена–Чекановского с использованием бета-гибкой стратегии Ланса [41, 42]. Проверка классификации проводилась дискриминантным анализом [43], а оценка биотопов мозаик – ординацией выделенных мозаик в пространстве фитоиндикационных шкал [38] и осей неметрического многомерного шкалирования (НМШ) [41]. Положение мозаик в шкалах рассчитывалось методом среднего балла [38], на основе определенных координат видов, а интерпретация осей выполнялась также непараметрической корреляцией [40] с использованием коэффициента tau-Кендалла.

Результаты и их обсуждение

Изученные галофильные сообщества 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) (рис. 1). Отдельно от выделенных плеяд формируются пятна *Astragalus sulcatus* L. (7), несопряженные ни с одним указанным выше видом.

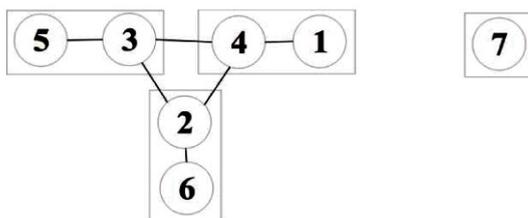


Рис. 1. Плеяды сопряженных видов галофильных сообществ Троицкого заказника (нумерация видов соответствует нумерации в тексте)

Fig. 1. Pleiades of conjugate species of halophytic communities of the Troitsky preserve (the numbering of species corresponds to the numbering in the text)

Анализ характера пространственного размещения видов галофильных сообществ (табл. 1) 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. Наконец, распределение только двух видов определяется как контактиозное – *Stipa tirsia* и *Koeleria cristata* (сильноконтактиозное), 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, приводящему к формированию случайного пространственного распределения, а мозаичность поддерживают исключительно степные солеустойчивые виды.

Таблица 1 / Table 1

Оценка характера размещения ценопопуляций видов галофильных экосистем Троицкого заказника на разных уровнях мозаичности*

Assessment of the species coenopopulation's patterns in halophytic ecosystems of the Troitsky preserve at different levels of mosaics

Виды / Species		t	Мозаики, м / Mosaics, m																
№	%		0,8	1,2	1,4	1,8	4	5	6	7	8	10	11	12	14	15	16	18	19
1	2,6	-1,2								+		+				+			+
2	10,0	-14,5				+				+		+			+		+		
3	9,2	-1,2	+		+		+							+		+	+		
4	3,4	-8,9		+		+			+		+		+		+		+		
5	2,6	0,6																	
6	2,2	0,5										+		+		+			
7	1,4	0,3							+					+			+		

Примечание. * – показаны мозаики, для которых определены «пики» (+) дисперсии численности видов, % обозначена встречаемость на профиле.

Note. * – mosaics are shown for which the «peaks» (+) of the species abundance variance are defined, % the occurrence on the profile is indicated.

Характер пространственного распределения ценопопуляций видов (см. табл. 1) указывает на то, что мозаики для галофильных травостоев формируются исключительно крупномасштабные (свыше 10 м). Сложная микромозаичность, связанная с изменением характера пространственного размещения особей, характерна только для плотнотравных степных злаков *Festuca valesiaca* (3) и *Stipa tirsia* (4). При этом изменение характера размещения особей в пространстве напрямую не связано с сопряженностью видов в ценопопуляциях, поскольку для пар сопряженных видов практически не определяются одинаковые уровни «пиков». Для ценопопуляций выделяются три уровня (10, 14 и 16 м) на которых отмечается изменение пространственной структуры для трех и более видов одновременно.

При этом для шести видов определяется нескольких «пиков» дисперсии численности для блоков разного размера. Это указывает на изменение характера размещения вида с увеличением масштаба и означает, что при увеличении размеров площадок для вида будет определяться иной характер размещения. Например, вид с контактиозным размещением может быть определен как случайный. Таким образом, оценка характера пространственного размещения зависит от того, какой размер учетной площадки принят как базовый, а исследования на основе учетных площадок большего размера, чем минимальный размер учетной единицы особи для данной биоморфы, не только не дают реальный характер пространственного размещения вида, но могут давать искаженную информацию об этом размещении.



Оценка многовидовых мозаик галофильных экосистем Троицкого заказника (рис. 2) определяет резкое отличие вклада первой оси в суммарную дисперсию от очень близких вкладов второй и третьей осей, что маркирует наличие неболь-

шого 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.

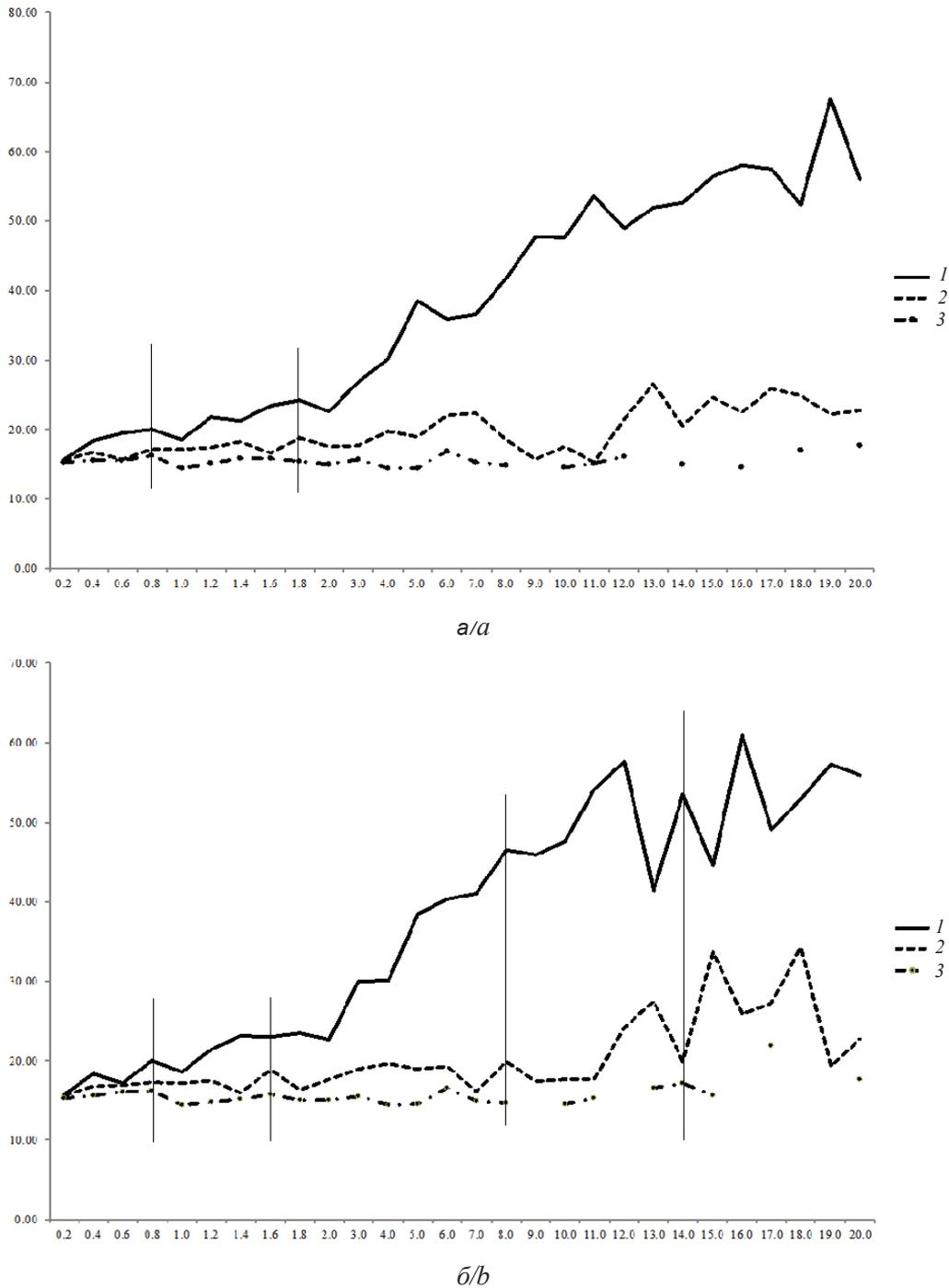


Рис. 2. Уровни мозаичности галофильных экосистем Троицкого заказника (a , b – варианты анализа, по оси ординат – вклад оси, %; по оси абсцисс – размер блока, м; 1, 2, 3 – номера осей, горизонталями отмечены уровни мозаичности)

Fig. 2. Patterns levels of halophytic ecosystems of the Troitsky preserve (a , b – analysis variants, on the ordinate axis – the contribution of the principal component axis, %; on the abscissa axis – the size of the block, m; 1, 2, 3 – axis numbers, horizontally marked levels of patterns)



Для обоих вариантов (см. рис. 2) анализа выделяется только один общий уровень микро-мозаик размером 0,8 м, но при этом для первого варианта определяются объективные многовидовые мозаики размером 1,8 и 9,0 м (см. рис. 2, а), а для второго варианта – 1,6, 8,0 и 14,0 м (см. рис. 2, б). Таким образом, для галофильных травостоев доказано наличие разномасштабных единиц трех уровней – микромозаичного, парцеллярного и ценотического, но засоление приводит к фрагментации травяного покрова и нарушению пространственной организации групп травянистых видов на парцеллярном и

ценотическом уровнях, в результате возникают неустойчивость горизонтальной структуры, неустойчивость самих засоленных экосистем и, соответственно, нечеткость иерархического континуума.

Оценка влияния абиотических факторов на формирование многовидовых мозаик предполагает выделение трех осей ординации, соответственно идентифицировались три группы ведущих факторов (табл. 2). При этом оценка влияния абиотических факторов проведена не только для однозначно выделяемых мозаик, но и для некоторых других.

Таблица 2 / Table 2

Идентификация ведущих факторов распределения видов галофильных экосистем Троицкого заказника на многовидовые мозаики (метод главных компонент)*
Identification of the principal factors of species distribution into multi-species mosaics in halophytic ecosystems of the Troitsky preserve (Principal Components)*

Размер, м / Dimensions, m	Ось / Axis	Фактор / Factor						
		hd	fh	rc	sl	Ca	nt	ae
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	0,62 0,14	<u>0,33</u> 0,05	0,62 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	0,62 0,52	<u>0,33</u> 0,43	0,62 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	0,62 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

Примечание. * – шифр факторов приведен в методике; в числителе / знаменателе в случае отличий представлены первый и второй варианты выделения блоков соответственно; полужирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла.

Note. * – the index of the factors is given in the method; the numerator / denominator, in case of differences, shows the first and second variants of block allocation, respectively; the statistically significant Tau-Kendall values are highlighted in bold.

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 ва-

рианте – уменьшением, в другом – увеличением) и с минерализованностью почвенного раствора (в одном варианте статистически значимая положительная корреляция). Также для одного варианта анализа отмечено влияние нарастания 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 ценоотическом уровне (14 м) для обоих вариантов анализа влияют увеличение переменной 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.

Классификация выделенных многовидовых мозаик на парцеллярном и ценоотическом уровнях (где влияние абиотических факторов наименее однозначное) связана с выделением разных наборов видов растений для разных уровней мозаичности [18] и определением таких группировок, как «микрофитохор» (парцеллярный) и «мезофитохор» (биотоп) [17].

Для галофильных экосистем на парцеллярном уровне (8 м) определяется восемь микрофитохор: 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 – 1) степных злаков с содоминированием галофильных видов, 2) степных злаков и 3) полынных со степными злаками, переходных между первыми двумя группами. Дискриминантный анализ показал 100% точность классификации, при этом видами с высокой информативностью (включены в модель на основе статистически значимых величин лямбда Уилкса и *F*-критерия) являются два доминанта *Festuca valesiaca* и *Koeleria cristata*, а также *Astragalus sulcatus* L., характерный для парцелл, переходных между галофильными парцеллами и парцеллами степных злаков.

На ценоотическом уровне (14 м) определяются 5 мезофитохор: 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*; 5) *Festuca valesiaca* – *Petrosimonia litwinowii*. В данном случае видно, что часть фитоценохор идентифицируется не только на парцеллярном, но и на ценоотическом уровне, а часть парцелл формируют новые крупные ценохоры. Это указывает на то, 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. На ценоотическом уровне определяется 5 информативных видов – кроме вышеуказанных типчака, тонконога и астрагала к ним также относятся *Petrosimonia litwinowii* и *Stipa tirsia*.

Ординацией ценоотических мозаик галофильных травянистых ценозов методом НМШ определяются две ведущие оси, как на парцеллярном, так и на ценоотическом уровнях. При этом на парцеллярном уровне на формирование ценоотической структуры влияют практически все абиотические факторы, за исключением азотного режима почв (табл. 3), а для режимов переменной увлажнения и аэрации почвы определяющим является как их рост, так и уменьшение. На ценоотическом уровне определяющими ценоотическую структуру остаются только четыре режима – уменьшение переменной почвенного увлажнения, улучшение аэрации почв, рост кислотности и нарастание (снижение) минерализованности почвенного раствора, т.е. набор абиотических факторов, характерных именно для засоленных биотопов.

Оценка положения выделенных фитоценохор галофильных ценозов в осях НМШ и фитоиндикационных шкалах методами дискриминантного анализа показала 100% точность классификации на обоих уровнях мозаичности, что указывает на их ценоотическую и биотопическую специфичность. При этом на обоих уровнях значимыми являются внутриценоотические взаимодействия (оси НМШ), а для формирования парцелл также режим почвенного увлажнения и солевой режим.

Ординация парцелл в пространстве показателей фиторазнообразия (численности и встречаемости видов) показала наличие двух рядов ценоотического замещения парцелл (рис. 3, а) – «галофильный» (вдоль первой дискриминантной



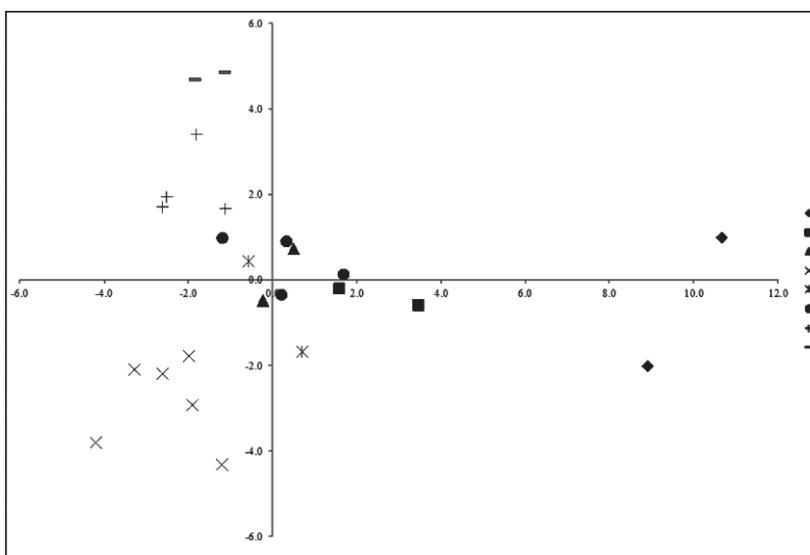
Таблица 3 / Table 3

**Идентификация факторов ординации мозаик галофильных сообществ Троицкого заказника
(неметрическое многомерное шкалирование – NMS)***
**Identification of the mosaics ordination factors in halophytic ecosystems of the Troitsky preserve
(Non-metric Multidimensional Scaling – NMS)***

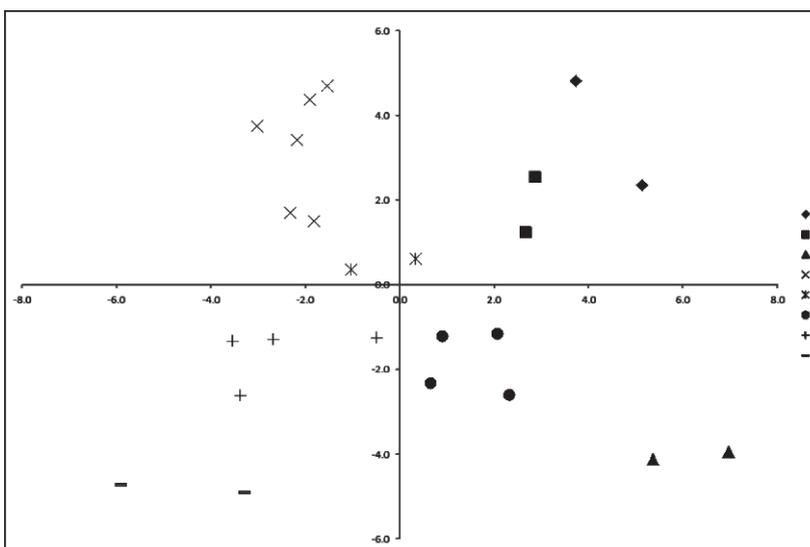
Ось / Axis	Фактор / Factor						
	hd	fh	gc	sl	Ca	nt	ae
8 м							
NMS1	0,44	0,44	0,46	0,16	-0,66	0,27	0,43
NMS2	0,07	-0,35	-0,25	-0,63	-0,07	0,25	-0,33
14 м							
NMS1	-0,24	-0,60	-0,47	-0,60	0,22	0,31	-0,51
NMS2	0,07	0,33	0,20	0,56	0,22	-0,18	0,24

Примечание. * – шифр факторов приведен в методике; полужирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла.

Note. * – the index of the factors is given in the method; the statistically significant Tau-Kendall values are highlighted in bold.



a/a



b/b

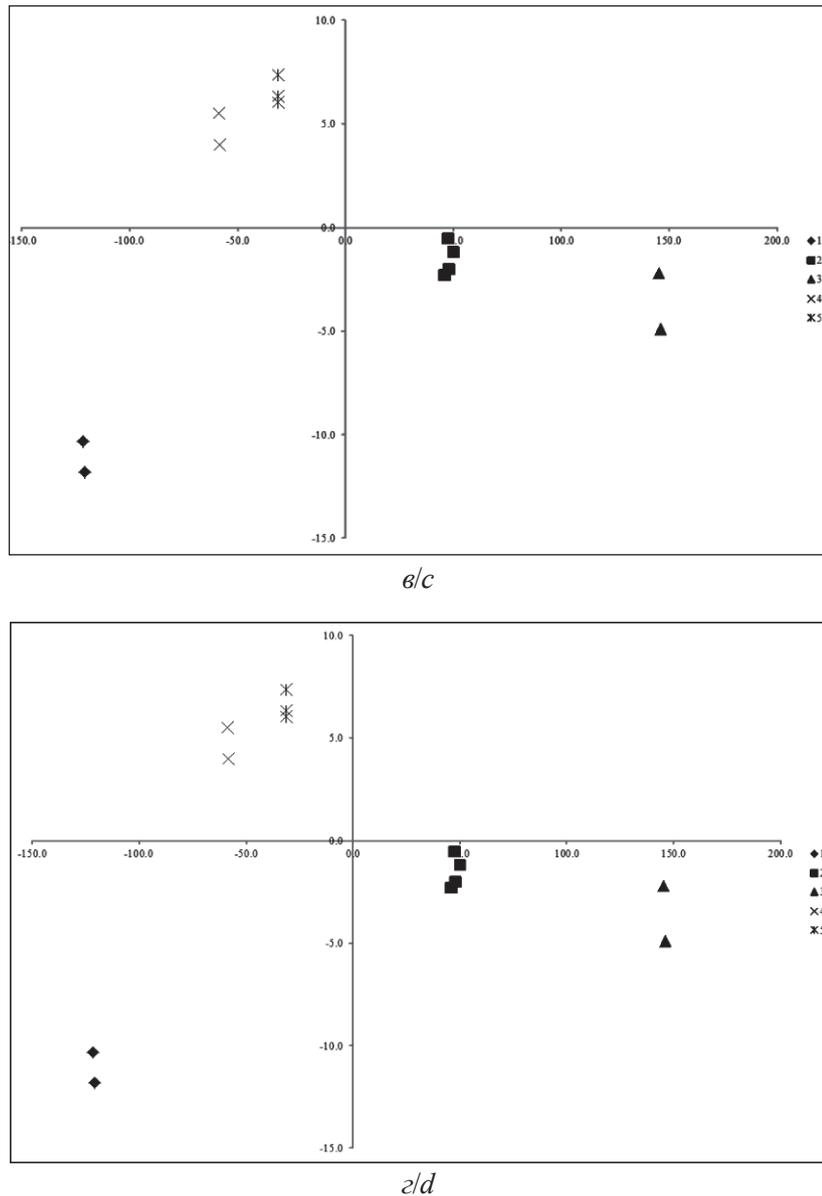


Рис. 3. Ординация мозаик галофильных ценозов (8 м – *a*, *b* и 14 м – *c*, *d*) в пространстве показателей фиторазнообразия (*a*, *b*) и в эколого-ценотическом пространстве (*b*, *d*). На графиках показаны первые две дискриминантные оси Fig. 1. Halophytic coenoses patterns ordination (8 m – *a*, *b* and 14 m – *c*, *d*) in the dimensions of phytodiversity indicators (*a*, *b*) and in the ecological-coenotic dimension (*b*, *d*). The graphs show the first and second discriminant axes

оси – абсциссы) и «остепненный» (определяемый второй дискриминантной осью, ординатой), связанный с распределением в парцеллах, соответственно, галофитов и степных злаков. В эколого-ценотическом пространстве (см. рис. 3, *b*) такие ряды не образуются, хотя биотопы парцелл формируют достаточно четкие «пятна», указывающие на специфичность их биотопов.

На ценотическом уровне (см. рис. 3, *z*) в пространстве показателей фиторазнообразия и

эколого-ценотическом пространстве мезофито-ценохоры четкого ценотического и абиотического рядов не образуют, но при этом наблюдается их обособление, что указывает на специфичность видового состава, показателей фиторазнообразия видов и биотопов галофильных ценозов.

Выводы

Для галофильных экосистем Троицкого государственного природного комплексного



заказника засоление приводит к фрагментации травяного покрова и нарушению пространственной организации ценопопуляций, приводящему к формированию случайного пространственного распределения, а мозаичность поддерживают исключительно степные солеустойчивые виды.

Методами многомерной статистики подтверждается наличие иерархического континуума, но однозначно определяются только микромозаики 0,8 м, а парцеллярные и ценогические мозаики размером 8 и 12 м нечеткие. В связи с несоответствием экосистем природным факторам и с увеличением их экстремальности (засоление) наблюдается фрагментация горизонтальной структуры вплоть до упрощения пространственной организации. В результате возникает пространственная неустойчивость и неустойчивость самих экосистем.

В зависимости от масштаба мозаичности галофитных сообществ на разных уровнях одни и те же виды имеют как одинаковый, так и различный ценогический вклад в формирование сообществ, соответственно для оценки мозаик могут использоваться как одни и те же, так и разные виды. Информативными («верными») при классификации сообществ видами при этом могут быть не доминанты или эдификаторы. Важным фактором при классификации является размер пробных площадок и расположение их в фитокамене, в зависимости от чего будет определяться флористический состав и другие показатели фиторазнообразия и экологическая специфика классифицированных сообществ.

Для галофитных сообществ определяется большое количество парцеллярных мозаик, часть из которых характерна и для ценогического уровня, а часть – формируют новые ценохоры. Для парцелл определяется два ряда ценогического замещения – «галофильный» и «остепненный» – связанные с распределением в пространстве, соответственно, галофитов и степных злаков. На ценогическом уровне наблюдается четкое обособление сообществ по показателям фиторазнообразия и биотопов. Значимыми для формирования парцелл и ценозов являются внутривидовые 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 литературы

1. Фардеева М. Б., Исламова Г. Р., Чижикова Н. А. Анализ пространственно-возрастной структуры растений на основе информационно-статистических подходов // Учен. зап. Казан. ун-та. Естеств. науки. 2008. Т. 150, кн. 4. С. 226–240.
2. Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. 1. Популяционный уровень // Биологические науки. 1976. № 12. С. 127–134.
3. Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. 2. Ценогический уровень // Биологические науки. 1977. № 2. С. 121–126.
4. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) : сб. науч. тр. М. : Наука, 1977. 213 с.
5. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) : сб. науч. тр. М. : Наука, 1988. 181 с.
6. O'Neil R. V., Anders D. L. de, Waide J. B., Allen T. F. H. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton, New Jersey : Princeton University Press, 1986. 153 p.
7. Austin M. P., Smith T. M. A new model for the continuum concept // Vegetatio. 1989. Vol. 83, № 1–2. P. 35–47. DOI: 10.1007/bf00031679
8. Collins S. L., Glenn S. M., Roberts D. W. The hierarchical continuum concept // Journal of Vegetation Science. 1993. Vol. 4, iss. 2. P. 149–156. DOI: 10.2307/3236099
9. Maarel van der E. Pattern and process in plant community: fifty years after A. S. Watt // Journal of Vegetation Science. 1996. Vol. 7, iss. 1. P. 19–28. DOI: 10.2307/3236412
10. Collins S. L., Glenn S. M. A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation // American Naturalist. 1990. № 135, iss. 5. P. 633–648. DOI: 10.1086/285066
11. Martinez K. A., Gibson D. J., Middleton B. A. Core-satellite species hypothesis and native versus exotic species in secondary succession // Plant Ecology. 2015. № 216, iss. 3. P. 419–427. DOI: 10.1007/s11258-015-0446-z
12. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 232 с.
13. Pelissier R., Goreaud F. A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation // Journal of Vegetation Science. 2001. № 12. P. 99–108.
14. Маслов А. А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 1. Выделение осей // Бюл. МОИП. Отд. Биологический. 1983. Т. 88, вып. 6. С. 73–79.
15. Маслов А. А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 2. Идентификация осей экологическими факторами // Бюл. МОИП. Отд. Биологический. 1985. Т. 90, вып. 4. С. 107–117.
16. Маслов А. А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М. : Наука, 1990. 160 с.



17. Заугольнова Л. Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасного заповедника) // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 8. С. 42–56.
18. Заугольнова Л. Б., Истомина И. И., Тихонова Е. В. Анализ растительного покрова лесной катены в антропогенном ландшафте (на примере бассейна р. Жилетовки, Подольский район Московской области) // Бюл. МОИП. Отд. Биологический. 2000. Т. 105, вып. 4. С. 42–52.
19. Ogureeva G. N., Miklyayeva I. M., Bocharnikov M. V., Dudov S. V., Tuvshintogtog I., Zhargalsajhan L. The spatial organization and diversity of eastern Mongolian steppes // *Arid Ecosystems*. 2011. Vol. 1, iss. 1. P. 29–37. DOI: 10.1134/S2079096111010070
20. Горнов А. В. Особенности горизонтальной структуры внутрилесных лугов Нерусско-Деснянского полесья // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (5). С. 1219–1222.
21. Kholboeva S. A., Namzalov B. B., Tsyrenova M. G. Features of the spatial organization of forest-steppe vegetation in a valley of Dzhida River (Western Transbaikalia) // *Arid Ecosystems*. 2013. Vol. 3, iss. 3. P. 165–171. DOI: 10.1134/s2079096113030049
22. Леонова Н. А., Крупенина М. М. Пространственная динамика Присурской дубравы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 3 (23). С. 92–97. DOI: 10.21685/2307-9150-2018-3-7
23. Беляев А. Ю., Васфилова Е. С. Особенности клоновой структуры и некоторые характеристики куртин клонов солодки в популяциях на Южном Урале и в Приуралье // Вестн. ОГУ. 2010. № 5 (111). С. 87–93.
24. Уланова Н. Г., Маслов А. А. Многомерный анализ горизонтальной структуры растительности вырубки // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 9. С. 1316–1323.
25. Назаренко Н. Н., Перлов Е. Д. Мозаичность степных экосистем Брединского государственного природного биологического заказника // Самар. науч. вестн. 2018. Т. 7, № 4. С. 85–93. DOI: 10.24411/2309-4370-2018-14115
26. Потапова Н. А., Назырова Р. И., Забелина Н. М., Исаева-Петрова Л. С., Коротков В. Н., Очагов Д. М. Сводный список особо охраняемых природных территорий Российской Федерации (справочник). Ч. II. М. : ВНИИприроды, 2006. 364 с.
27. Гашек В. А., Захаров В. Д. Орнитофауна Троицкого заказника (Челябинская область) // Фауна Урала и Сибири. 2018. № 1. С. 163–183. DOI: 10.24411/2411-0051-2018-10115
28. Антонова Л. А. Роль профессора А. Н. Пономарева в развитии ботанических исследований в Троицком лесостепном заповеднике (к 100-летию со дня рождения, 1906–2006 гг.) // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2008. Вып. 9 (25). С. 111–114.
29. Колесников Б. П. Растительность Челябинской области // Природа Челябинской области. Челябинск : Юж.-Урал. кн. изд-во, 1964. С. 135–158.
30. Раменский Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода) // Избранные работы – проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. С. 57–105.
31. Смирнова О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. С. 72–80.
32. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. : Наука, 1987. 208 с.
33. Терентьев П. В. Применение метода итераций в количественном учете животных // Применение математических методов в биологии. Л. : Изд-во ЛГУ, 1964. С. 105–110.
34. Maslov A. A. Small-scale patterns of forest plants and environmental heterogeneity // *Vegetatio*. 1989. Vol. 84, iss. 1. P. 1–7. DOI: 10.1007/bf00054661
35. Xiaobing Dai, Maarel van der E. Transect-based patch size frequency analysis // *Journal of Vegetation Science*. 1997. Vol. 8, iss. 6. P. 865–872. DOI: 10.2307/3237031
36. Kershaw K. A. The Use of Cover and Frequency in the Detection of Pattern in Plant Communities // *Ecology*. 1957. Vol. 38, iss. 2. P. 291–299. DOI: 10.2307/1931688
37. Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л. : Изд-во ЛГУ, 1987. 192 с.
38. Didukh Ya. P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv : Phytosociocentre, 2011. 176 p.
39. Маслов А. А. К оценке параметров экологических ниш лесных растений при помощи индикационных шкал // Перспективы теории фитоценологии. Тарту : Изд-во АН ЭССР, 1988. С. 105–110.
40. Persson S. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams // *Journal of Ecology*. 1981. Vol. 69, iss. 1. P. 71–84. DOI: 10.2307/2259816
41. Legendre L., Legendre P. Numerical ecology. Amsterdam : Elsevier Science B. V., 1998. 853 p.
42. McCune B., Grace J. B. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach, Oregon: MjM SoftWare Design, 2002. 300 p.
43. McLachlan G. J. Discriminant analysis and statistical pattern recognition. Wiley-Interscience: Hoboken, 2004. 580 p.

Образец для цитирования:

Назаренко Н. Н., Малаев А. В., Пирожженкова А. В., Байда Н. А. Мозаичность естественных галофитных экосистем на границе лесостепной и степной зон Южного Урала // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2020. Т. 20, вып. 4. С. 465–476. DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-4-465-476>



Patterns in Natural Halophytic Grasslands at the Border of Forest-Steppe and Steppe Zones of South Ural

**N. N. Nazarenko, A. V. Malaev,
A. V. Pirozhenkova, N. A. Bayda**

Nazar N. Nazarenko, <https://orcid.org/0000-0002-2425-3649>, South Ural State Humanitarian Pedagogical University, 48 Bazhova St., Chelyabinsk 454074, Russia, nnazarenko@hotmail.com

Aleksandr V. Malaev, <https://orcid.org/0000-0001-9192-2817>, South Ural State Humanitarian Pedagogical University, 48 Bazhova St., Chelyabinsk 454074, Russia, malaev2@mail.ru

Alla V. Pirozhenkova, <https://orcid.org/0000-0001-5684-1835>, South Ural State Humanitarian Pedagogical University, 48 Bazhova St., Chelyabinsk 454074, Russia, allapirozhenkova@mail.ru

Natalya A. Bayda, <https://orcid.org/0000-0002-3627-958X>, South Ural State Humanitarian Pedagogical University, 48 Bazhova St., Chelyabinsk 454074, Russia, bayda.natashenka@mail.ru

The patterns (mosaicity) in natural halophytic grasslands at the border of Forest-steppe and Steppe zones of South Ural were characterized by the hierarchical continuum concept theory for the Troitskiy state natural complex preserve example. It was established, that the grass canopy is fragmented by salinization impact, the individual's random distribution is typical of halophytes and salt-tolerant steppe species form patterns. Only the micro-patterns (0,8 m) level is statistically significant, parcels (8 m) and coenotics (12 m) are fuzzy and fragmentation of mosaicity is observed. There are two coenotics series defined for parcels – halophytic and steppe, relating to the distribution of halophytes and steppe grasses respectively. There is clear coenosis. Separation is observed by phytodiversity and biotopes descriptions. The intracoenotic interactions between species, soil moistening variability, soil aeration and acidity (alkalinity) and soil mineralization increase (decrease) are significant for parcels and coenosis forming.

Keywords: mosaicity, biotopes, phytochorologic units, halophilic grassland vegetation of South Ural, Troitskiy state natural complex preserve, Chelyabinsk region.

Received: 04.04.2020 / Accepted: 03.06.2020 / Published: 30.11.2020

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)

References

- Fardeeva M. B., Islamova G. R., Chizhikova N. A. Analysis of Spatial-Temporal Plant Structure on the Basis of Informational-Statistical Approaches. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Estestvennye Nauki*, 2008, vol. 150, no. 4, pp. 226–240 (in Russian).
- Mirkin B. M., Rozenberg G. S. Analysis of mosaics of herbaceous plant communities. 1. Population level. *Biologicheskie nauki*, 1976, no. 12, pp. 127–134 (in Russian).
- Mirkin B. M., Rozenberg G. S. Analysis of mosaics of herbaceous plant communities. 2. Coenotic level. *Biologicheskie nauki*, 1977, no. 2, pp. 121–126 (in Russian).
- Cenopopulyacii rastenij (razvitie i vzaimootnosheniya)* [Plant coenopopulations (development and relationships)]. Moscow, Nauka Publ., 1977. 213 p. (in Russian)
- Cenopopulyacii rastenij (ocherki populyacionnoj biologii)* [Plant coenopopulations (essays on population biology)]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 181 p. (in Russian).
- O'Neil R. V., Anders D. L. de, Waide J. B., Allen T. F. H. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 1986. 153 p.
- Austin M. P., Smith T. M. A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, 1989, vol. 83, no. 1–2, pp. 35–47. DOI: 10.1007/bf00031679
- Collins S. L., Glenn S. M., Roberts D. W. The hierarchical continuum concept. *Journal of Vegetation Science*, 1993, vol. 4, iss. 2, pp. 149–156. DOI: 10.2307/3236099
- Maarel van der E. Pattern and process in plant community: fifty years after A. S. Watt. *Journal of Vegetation Science*, 1996, vol. 7, iss. 1, pp. 19–28. DOI: 10.2307/3236412
- Collins S. L., Glenn S. M., A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation. *American Naturalist*, 1990, no. 135, iss. 5, pp. 633–648. DOI: 10.1086/285066
- Martinez K. A., Gibson D. J., Middleton B. A. Core-satellite species hypothesis and native versus exotic species in secondary succession. *Plant Ecology*, 2015, no. 216, iss. 3, pp. 419–427. DOI: 10.1007/s11258-015-0446-z
- Vasilevich V. I. *Statisticheskie metody v geobotanike* [Statistical methods in geobotany]. Leningrad, Nauka, Leningradskoe otd-nie Publ., 1969. 232 p. (in Russian).
- Pelissier R., Goreaud F. A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 2001, no. 12, pp. 99–108. DOI: 10.2307/3236678
- Maslov A. A. On the joint application of the block method and the Principal Component method for analyzing the mosaic of forest communities. 1. The allocation of the axes. *Byulleten' MOIP. Otdel Biologicheskij*, 1983, vol. 88, iss. 6, pp. 73–79 (in Russian).
- Maslov A. A. On the joint application of the block method and the Principal Component method for analyzing the mosaic of forest communities. 2. Identification of axes by environmental factors. *Byulleten' MOIP. Otdel Biologicheskij*, 1985, vol. 90, iss. 4, pp. 107–117 (in Russian).
- Maslov A. A. *Kolichestvennyj analiz gorizont'noj struktury lesnyh soobshchestv* [Quantitative analysis of the horizontal structure of forest communities]. Moscow, Nauka Publ., 1990. 160 p. (in Russian).
- Zaugolnova L. B. Hierarchical approach to the analysis of forest vegetation of small river basin (with special reference of the Prioksko-Terrasny reserve). *Botanicheskij Zhurnal*, 1999, vol. 84, no. 8, pp. 42–56 (in Russian).
- Zaugolnova L. B., Istomina I. I., Tihonova E. V. Analysis of vegetation of a forest Catena in antropogenic landscape (on the example of the river basin of Gilyetovki, Podolsk district, Moscow region). *Byulleten' Moskovskogo Obschestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii*, 2000, vol. 105, iss. 4, pp. 42–52 (in Russian).
- Ogureeva G. N., Miklyaeva I. M., Bocharnikov M. V., Dudov S. V., Tuvshintoghtog I., Zhargalsajhan L. The



- spatial organization and diversity of eastern Mongolian steppes. *Arid Ecosystems*, 2011, vol. 1, iss. 1, pp. 29–37. DOI: 10.1134/S2079096111010070
20. Gornov A. V. The specific properties of the horizontal structure of the forest meadows in the Nerussa-Desna Polesye. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, vol. 14, no. 1 (5), pp. 1219–1222 (in Russian).
21. Kholboeva S. A., Namzalov B. B., Tsyrenova M. G. Features of the spatial organization of forest-steppe vegetation in a valley of Dzhida River (Western Transbaikalia). *Arid Ecosystems*, 2013, vol. 3, iss. 3, pp. 165–171. DOI: 10.1134/s2079096113030049
22. Leonova N. A., Krupenina M. M. Spatial dynamics of Prisursky Oak Grove. *University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences*, 2018, no. 3 (23), pp. 92–97 (in Russian). DOI: 10.21685/2307-9150-2018-3-7
23. Belyaev A. Yu., Vasfilova E. S. Features of the clonal structure and some characteristics of licorice clones in populations in the Southern Urals and the Urals. *Vestnik of the Orenburg State University*, 2010, no. 5 (111), pp. 87–93 (in Russian).
24. Ulanova N. G., Maslov A. A. Multivariate analysis of the horizontal vegetation structure of a glade. *Botanicheskii Zhurnal*, 1989, vol. 74, no. 9, pp. 1316–1323 (in Russian).
25. Nazarenko N. N., Perlov E. D. Patterns in grassland vegetation of Bredinskiy state natural wildlife preserve. *Samara Journal of Science*, 2018, vol. 7, no. 4, pp. 85–93 (in Russian). DOI: 10.24411/2309-4370-2018-14115
26. Potapova N. A., Nazyrova R. I., Zabelina N. M., Isaeva-Petrova L. S., Korotkov V. N., Ochagov D. M. *Svodnyi spisok osobo ohranyaemykh prirodnykh territorij Rossijskoi Federatsii (spravochnik)* [General list of specially protected natural territories of the Russian Federation (reference book), part II]. Moscow, VNIIPrirody, 2006. 364 p. (in Russian).
27. Gashek V. A., Zaharov V. D. Avifauna of the Troitsk Nature Reserve (the Chelyabinsk region). *Fauna of the Urals and Siberia*, 2018, no. 1, pp. 163–183 (in Russian). DOI: 10.24411/2411-0051-2018-10115
28. Antonova L. A. [The contribution of professor A. N. Ponomarev to development of botanical researches to Troitsk forest-steppe reserve (to the 100th birthday 1906–2006)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Seriya Biologiya*, 2008, no. 9 (25), pp. 111–114 (in Russian).
29. Kolesnikov B. P. *Rastitel'nost' Chelyabinskoy oblasti. Priroda Chelyabinskoy oblasti* [Vegetation of the Chelyabinsk region. Nature of the Chelyabinsk region]. Chelyabinsk, Yuzh-Ural. kn. izd-vo, 1964, pp. 135–158 (in Russian).
30. Ramenskij L. G. Uchet i opisaniye rastitel'nosti (na osnove proektivnogo metoda) [Inventory and description of vegetation (based on the projective method)]. In: *Izbranye raboty – problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova* [Selected proceeding – problems and methods of studying vegetation cover]. Leningrad, Nauka, Leningradskoe otd-nie, 1971, pp. 57–105 (in Russian).
31. Smirnova O. V. Ob'em schetnoj edinicy pri izuchenii cenopopulyacij rastenij razlichnykh biomorf [The volume of the counting unit in the study of plant coenopopulations of various biomorphs]. In: *Cenopopulyacii rastenij (Osnovnye ponyatiya i struktura)* [Plant coenopopulations (basic concepts and structure)]. Moscow, Nauka Publ., 1976, pp. 72–80 (in Russian).
32. Smirnova O. V. *Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov* [The structure of the herbaceous cover of broad-leaved forests]. Moscow, Nauka Publ., 1987. 208 p. (in Russian).
33. Terent'ev P. V. Primenenie metoda iteracij v kolichestvennom uchete zhitovnykh [Application of the iteration method in the quantitative accounting of animals]. In: *Primenenie matematicheskikh metodov v biologii* [Application of mathematical methods in biology]. Leningrad, Izd-vo LGU, 1964, pp. 105–110 (in Russian).
34. Maslov A. A. Small-scale patterns of forest plants and environmental heterogeneity. *Vegetatio*, 1989, vol. 84, iss. 1, pp. 1–7. DOI: 10.1007/bf00054661
35. Xiaobing Dai, Maarel van der E. Transect-based patch size frequency analysis. *Journal of Vegetation Science*, 1997, vol. 8, iss. 6, pp. 865–872. DOI: 10.2307/3237031
36. Kershaw K. A. The Use of Cover and Frequency in the Detection of Pattern in Plant Communities. *Ecology*, 1957, vol. 38, iss. 2, pp. 291–299. DOI: 10.2307/1931688
37. Neshataev Yu. N. *Metody analiza geobotanicheskikh materialov* [Methods for geobotanical materials analyzing]. Leningrad, Izd-vo LGU, 1987. 192 p. (in Russian).
38. Didukh Ya. P. *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv, Phytosociocentre, 2011. 176 p.
39. Maslov A. A. K otsenke parametrov ekologicheskikh nish lesnykh rastenii pri pomoshchi indikatsionnykh shkal [Assess the parameters of ecological niches of forest plants using indicator scales]. In: *Perspektivy teorii fitocenologii* [Prospects of the theory of phytocenology]. Tartu, Izd-vo AN ESSR, 1988, pp. 105–110 (in Russian).
40. Persson S. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. *Journal of Ecology*, 1981, vol. 69, iss. 1, pp. 71–84. DOI: 10.2307/2259816
41. Legendre L., Legendre P. *Numerical Ecology*. Amsterdam, Elsevier Science B. V., 1998. 853 p.
42. McCune B., Grace J. B. *Analysis of Ecological Communities*. Glenden Beache, Oregon, MjM SoftWare Design, 2002. 300 p.
43. McLachlan G. J. *Discriminant analysis and statistical pattern recognition*. Wiley-Interscience, Hoboken, 2004. 580 p.

Cite this article as:

Nazarenko N. N., Malaev A. V., Pirozhenkova A. V., Bayda N. A. Patterns in Natural Halophytic Grasslands at the Border of Forest-Steppe and Steppe Zones of South Ural. *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2020, vol. 20, iss. 4, pp. 465–476 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-4-465-476>