

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА И РЕЛЬЕФА НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗНЫХ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНАХ ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

© 2022 г. Н. И. Федоров^а*, С. Н. Жигунова^а, В. Б. Мартыненко^а,
П. С. Широких^а, О. И. Михайленко^б

^аУфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН,
Россия 450054 Уфа, просп. Октября, 69

^бУфимский государственный нефтяной технический университет,
Россия 450062 Уфа, ул. Космонавтов, 1, корп. 1

*e-mail: fedorov@anrb.ru

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 11.07.2022 г.

Принята к публикации 13.07.2022 г.

Сравнивали климатические характеристики и морфометрические показатели рельефа местообитаний лесных сообществ, описанных в системе эколого-флористической классификации, на Уфимском плато, а также на западном макросклоне и в центрально-возвышенной части Южного Урала. Установлено, что синтаксономические различия лесной растительности на этих территориях обусловлены прежде всего различиями температуры воздуха и количества летних осадков. Существующие прогнозы изменения климата предполагают увеличение среднегодовых и летних температур, а также увеличение количества зимних и уменьшение летних осадков. Это позволяет предположить, что в будущем на Южном Урале темнохвойные и темнохвойно-широколиственные леса будут обогащаться видами неморального комплекса, что в свою очередь приведет к увеличению их сходства с современными лесами Уфимского плато.

Ключевые слова: лесные сообщества, эколого-флористическая классификация, ГИС-технологии, BIOCLIM, морфометрические показатели рельефа, Южно-Уральский регион

DOI: 10.31857/S036705972206004X

В настоящее время во всем мире наблюдаются значительные преобразования состава, структуры и функций лесов, связанные с климатическими изменениями [1, 2]. Поэтому становится актуальным изучение взаимодействия между уровнями биоразнообразия и биотическими и абиотическими компонентами экосистем. Этим проблемам посвящено большое количество отечественных и зарубежных публикаций [3–6]. Леса Южно-Уральского региона (ЮУР) достаточно полно охарактеризованы с синтаксономической точки зрения, однако слабо изучена связь различных типов леса с ландшафтными и климатическими характеристиками местообитаний. Цель настоящей работы – анализ влияния климатических характеристик и морфометрических показателей рельефа на пространственную дифференциацию лесной растительности на уровне союзов на примере двух территорий ЮУР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследований были выбраны две крупные территории, различающиеся по физико-географическим и климатическим условиям, характеризующиеся высокой степенью облесенности и высоким уровнем разнообразия лесной растительности. Первая из них – территория горно-лесной зоны (ГЛЗ) Республики Башкортостан, включающая в себя западный макросклон и центрально-возвышенную часть Южного Урала (ЮУ) (рис. 1), ограниченная координатами 53°15'–54°23' с.ш. и 56°30'–58°30' в.д. и занимающая площадь около 9.5 тыс. км². Вторая – территория водоохранно-защитных лесов Павловского водохранилища на Уфимском плато (УП), ограниченная координатами 55°13'–56°07' с.ш. и 56°16'–57°37' в.д. и занимающая площадь около 2.3 тыс. км².

Основные лесные сообщества этих двух территорий относятся к 9 союзам эколого-флористиче-

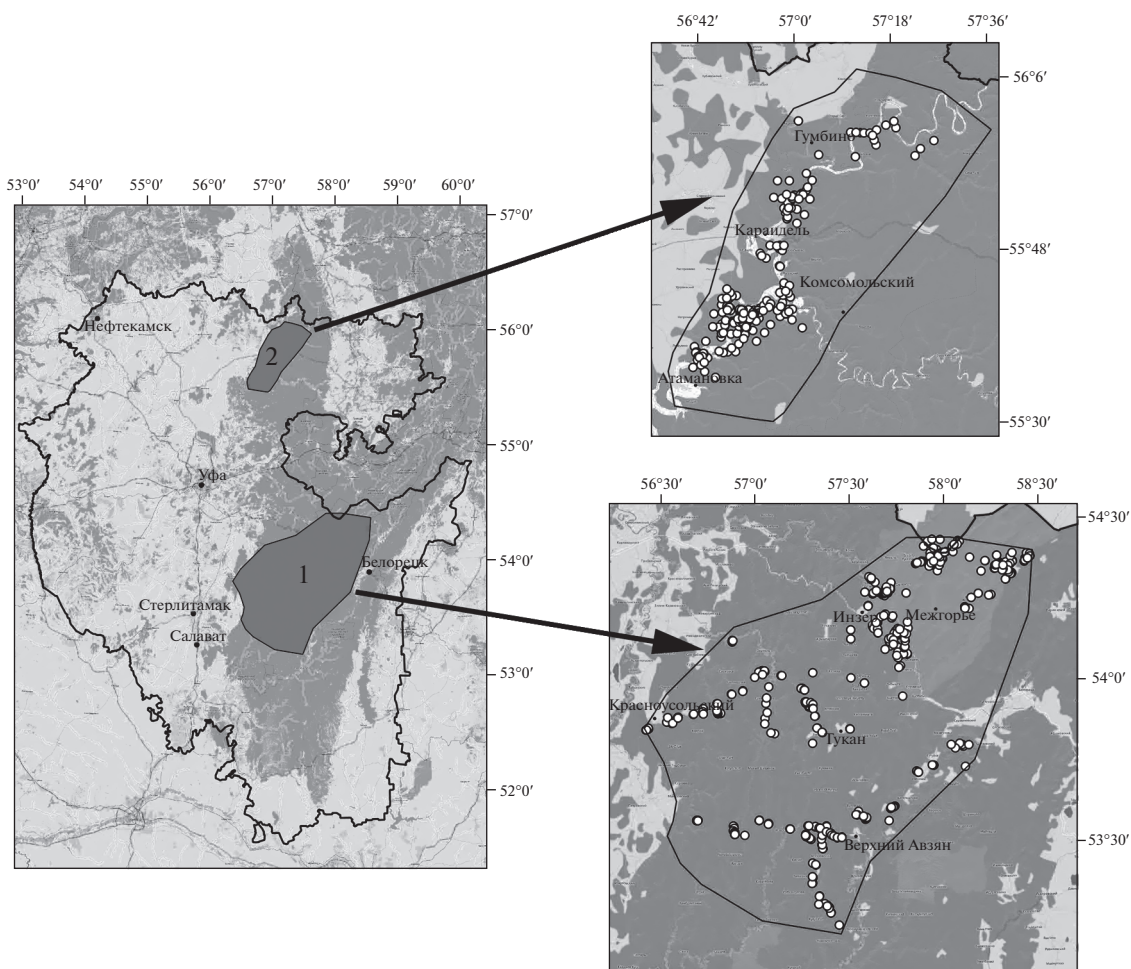


Рис. 1. Территории исследования влияния климатических характеристик и морфометрических показателей рельефа на распространение лесных сообществ: 1 – территория западного макросклона и центральной части Южного Урала (горно-лесная зона Республики Башкортостан); 2 – территория водоохранный-защитных лесов Уфимского плато; белыми кружками отмечены геоботанические описания лесной растительности.

ской классификации. Их синтаксономическое положение приведено ниже:

Класс QUERCETEA PUBESCENTIS Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959

Порядок QUERCETALIA PUBESCENTI-PETRAEAE Klika 1933

Союз *Lathyro pisiformis-Quercion roboris* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2015*

Класс CARPINO-FAGETEA Jakucs ex Passarge 1968

Порядок CARPINETALIA BETULI P. Fukarek 1968

Союз *Aconito lycoctoni-Tilion cordatae* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2016

Подсоюз *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris* Shirokikh et al. 2021*, **

* Сообщества, распространенные в ГЛЗ.

** Сообщества, распространенные на УП.

Подсоюз *Aconito septentrionalis-Tilenion cordatae* Shirokikh et al. 2021*

Класс ALNO GLUTINOSAE-POPULETEA ALBAE P. Fukarek et Fabijanić 1968

Порядок ALNO-FRAXINETALIA EXCELSIORIS Passarge 1968

Союз *Alnion incanae* Pawłowski et al. 1928*, **

Класс ASARO EUROPAEI-ABIETETEA SIBIRICAE Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016

Порядок ABIETETALIA SIBIRICAE (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006

Союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch, Grigoriev, Khaziakhmetov et Baisheva in Martynenko et al. 2008*, **

Класс BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE Ermakov et al. 1991

Порядок CHAMAECYTISO RUTHENICI-PINETALIA SYLVESTRIS Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000

Союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* Solomeshch et al. 2002*, **

Союз *Trollio europaei-Pinion sylvestris* Fedorov in Ermakov et al. 2000*

Класс VACCINIO-PICEETEA Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939

Порядок PINETALIA SYLVESTRIS Oberd. 1957

Союз *Brachypodio pinnati-Pinion sylvestris* Martynenko 2009 prov. *, **

Союз *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz 1962*

Порядок PICEETALIA EXCELSAE Pawłowski et al. 1928

Союз *Piceion excelsae* Pawłowski et al. 1928*, **

В качестве исходного материала было использовано 830 геоботанических описаний лесной растительности на пробных площадях размером 400 м², привязанных к системе единиц эколого-флористической классификации [14–16]. Геопривязанные описания были отражены на ГИС-карте в виде полигонов размером 20 × 20 м. Для расчета ландшафтных характеристик полигонов описаний использована цифровая модель рельефа SRTM 1arc_V3 с пространственным разрешением одна угловая секунда, доступная на сайте “USGS” (<https://earthexplorer.usgs.gov>). Расчеты проводили в программах QGIS 3.14 с поддержкой GRASS 7.8.3 и SAGA GIS 7.7.0 (модуль Basic Terrain Analysis). На основе цифровой модели рельефа были получены растровые слои, количественно отражающие следующие характеристики рельефа: высота над уровнем моря, индекс пересеченности [7], крутизна склона, индекс конвергенции/дивергенции [8], топографический индекс влажности [9], LS-фактор [10]; плановая кривизна и профильная кривизна [11], а также экспозиция склонов. Для местообитаний каждого союза были рассчитаны доли плоских и почти плоских поверхностей (до 4°), доли пологих (4°–10°), покатых (10°–20°), средней крутизны (20°–30°), крутых и очень крутых (более 30°) склонов согласно классификации склонов для горных территорий [12]. Доли различной крутизны инсолируемых и неинсолируемых склонов рассчитывали отдельно.

Для расчета климатических показателей были использованы растровые слои 19 биоклиматических переменных BIOCLIM с разрешением 30 угловых секунд, доступные на сайте глобальных климатических данных CHELSA [13]: bio1 – средняя годовая температура; bio2 – средний дневной диапазон; bio3 – изотермичность; bio4 – сезонность температуры (стандартное отклонение); bio5 – максимальная температура самого теплого месяца (в регионе исследований – июль); bio6 –

минимальная температура самого холодного месяца (январь); bio7 – годовой диапазон температуры; bio8 – средняя температура самого влажного квартала (июнь–август); bio9 – средняя температура самого сухого квартала (январь–март); bio10 – средняя температура самого теплого квартала (июнь–август); bio11 – средняя температура самого холодного квартала (декабрь–февраль); bio12 – годовое количество осадков; bio13 – количество осадков в самый влажный месяц (июль); bio14 – количество осадков в самый засушливый месяц (январь); bio15 – сезонность осадков (коэффициент вариации); bio16 – количество осадков в самом влажном квартале (июнь–август); bio17 – количество осадков в самом засушливом квартале (январь–март); bio18 – количество осадков в самом теплом квартале (июнь–август); bio19 – количество осадков в самом холодном квартале (декабрь–февраль).

Значения климатических и ландшафтных характеристик для полигонов описаний по растровым слоям оценивали с использованием модуля QGIS “Зональная статистика”. Для выявления вклада климатических и ландшафтных характеристик местообитаний в дифференциацию лесных сообществ на УП и в ГЛЗ был использован иерархический кластерный анализ (метод ближайшего соседа), в качестве меры различия – квадрат Евклидова расстояния. При проведении кластерного анализа применяли средние значения климатических характеристик и морфометрических показателей рельефа для каждого союза лесной растительности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты кластерного анализа различий местообитаний лесных сообществ на УП и в ГЛЗ по морфометрическим показателям рельефа и климатическим показателям представлены на рис. 2, а средние значения, определяющие различия местообитаний лесной растительности, с ошибкой среднего – в табл. 1, 2. В ряде случаев из-за вариабельности некоторых показателей, характеризующих местообитания, в которых выполняли геоботанические описания в пределах синтаксона, ошибка среднего достаточно велика, но тем не менее в силу значительных различий средних они могут быть использованы при интерпретации различия кластеров.

По морфометрическим показателям рельефа на УП наиболее обособлены пойменные леса союза *Alnion incanae*, встречающиеся в долинах небольших рек, впадающих в Павловское водохранилище (рис. 2а). Отличия обусловлены профильной кривизной, характеризующей вогнутые поверхности, на которых накапливаются мелкозем и почвенная влага (см. табл. 1). Почти также сильно обособлены сообщества союза *Caragano-Pinion*,

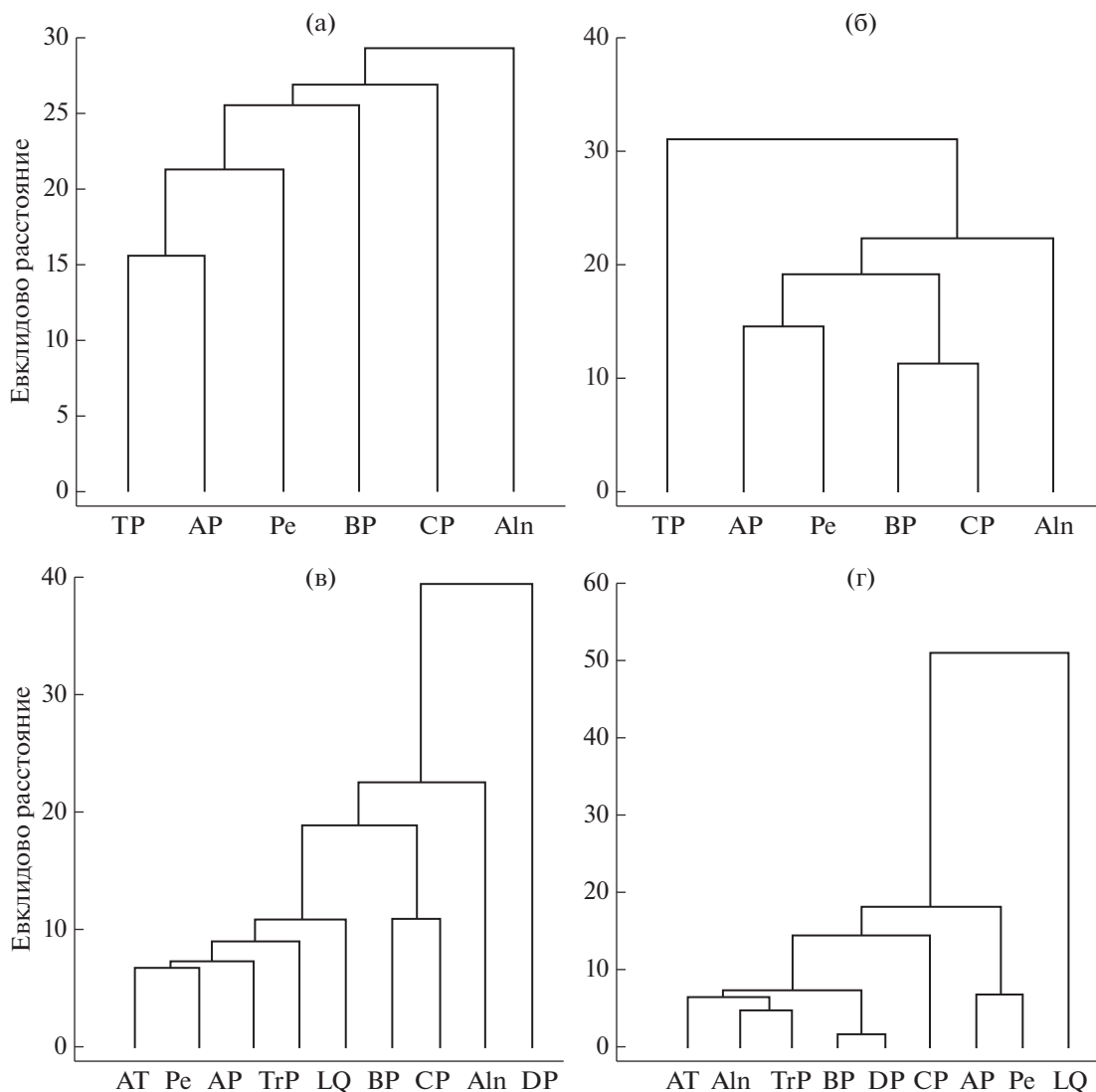


Рис. 2. Дендрограммы сходства/различия местообитаний сообществ союзов лесной растительности территорий водоохранно-защитных лесов Уфимского плато (а – по характеристикам рельефа, б – по климатическим характеристикам) и Западного макросклона и центральной части Южного Урала (в – по характеристикам рельефа, г – по климатическим характеристикам): TP – подсоюз *Tilio cordatae-Pinion sylvestris*; AT – союз *Aconito septentrionalis-Tilio cordatae*; Pe – союз *Piceion excelsae*; AP – союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*; TrP – союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*; LQ – союз *Lathyro pisiformis-Quercion roboris*; BP – союз *Brachypodio pinnati-Pinion sylvestris*; CP – союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*; Aln – союз *Alnion incanae*; DP – союз *Dicrano-Pinion*.

представляющего собой остепненные травяные и кустарниковые сосняки и лиственничники, местообитания которых характеризуются высокими значениями индекса пересеченности и LS-фактора, а также приуроченностью к инсолируемым склонам.

Среди остальных наиболее обособлен союз *Brachypodio-Pinion*, который объединяет ксерофитные и ксеромезофитные травяно-зеленомошные сосновые и лиственнично-сосновые леса ЮУ. Его местообитания отличаются от местообитаний других союзов прежде всего отрицательным значением индекса конвергенции, который

указывает на сходящиеся потоки влаги и мелкозема. Также для этих местообитаний характерны большие значения топографического индекса влажности, который представляет собой соотношение водосборной площади и крутизны склона.

Последний кластер включает три союза: *Aconito-Tilio* (представленный на УП подсоюзом *Tilio-Pinenion*), *Aconito-Piceion* и *Piceion excelsae*. Подсоюз *Tilio-Pinenion* объединяет мезофитные сосновые леса с присутствием широколиственных пород в основном древесном ярусе и большим участием в травяном ярусе типичных видов неморальных широколиственных лесов. Его местообитания отли-

Таблица 1. Климатические характеристики и параметры рельефа местообитаний, определяющие различия местообитаний лесной растительности водоохранных лесов Уфимского плато

Параметры	Союзы					
	АТ	АР	Рс	ВР	СР	Аln
Ландшафтные индексы						
Индекс пересеченности	6.38 ± 0.49	8.38 ± 0.66	12.44 ± 0.68	10.30 ± 1.14	12.12 ± 1.74	9.17 ± 0.45
Индекс конвергенции/ дивергенции	1.15 ± 0.99	1.38 ± 0.52	0.57 ± 0.56	−2.47 ± 1.58	1.55 ± 1.13	0.07 ± 1.02
LS-фактор	4.33 ± 0.39	6.20 ± 0.6	9.08 ± 0.71	7.48 ± 0.98	10.01 ± 1.86	7.03 ± 0.49
Профильная кривизна (×100)	0.015 ± 0.016	−0.017 ± 0.019	−0.104 ± 0.03	−0.048 ± 0.031	−0.012 ± 0.058	−0.191 ± 0.035
Топографический индекс влажности	7.01 ± 0.23	6.51 ± 0.14	6.18 ± 0.18	8.19 ± 0.9	5.88 ± 0.29	6.62 ± 0.56
Доли местообитаний с различной крутизной и экспозицией						
Покатые инсолируемые склоны	0.19	0.11	0.05	0.16	0.33	0.75
Покатые неинсолируемые склоны	0.16	0.24	0.14	0.10	—	—
Средней крутизны неинсо- лируемые склоны	0.11	0.07	0.36	0.06	—	—
Крутые и очень крутые инсолируемые склоны	0.01	—	0.02	0.13	0.50	—
Крутые и очень крутые неинсолируемые склоны	0.03	0.18	0.29	0.16	0.17	—
Климатические параметры						
Среднегодовое количество осадков, мм/год	583.4 ± 4.78	563.3 ± 5.72	547.2 ± 5.32	556.3 ± 8.0	560.5 ± 13.49	567.6 ± 2.27
Среднее количество осадков в июле, мм	75.2 ± 0.66	73.4 ± 0.71	71.6 ± 0.60	70.3 ± 0.73	70.7 ± 1.25	77.9 ± 0.50
Среднее количество осадков в январе, мм	26.3 ± 0.25	25.1 ± 0.29	24.4 ± 0.31	25.4 ± 0.49	25.7 ± 0.73	24.6 ± 0.18
Среднее количество осадков в январе–марте, мм	82.5 ± 0.80	78.9 ± 0.91	76.5 ± 0.98	79.5 ± 1.59	80.6 ± 2.24	77.2 ± 0.57
Среднее количество осадков в июне–августе, мм	209.8 ± 1.71	204.3 ± 1.88	199.8 ± 1.57	197.7 ± 1.97	199.1 ± 3.41	214.8 ± 1.27
Среднее количество осадков в декабре–феврале, мм	96.0 ± 0.94	92.0 ± 1.02	88.9 ± 1.16	93.3 ± 1.69	94.5 ± 2.58	89.8 ± 0.68

Примечание: АТ – союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*; АР – союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*; Рс – союз *Piceion excelsae*; ВР – союз *Brachypodio pinnati-Pinion sylvestris*; СР – союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*; Аln – союз *Alnion incanae*.

чаются от местообитаний еловых лесов меньшим значением индекса пересеченности и более высоким значением топографического индекса влажности. Союз *Aconito-Piceion* объединяет темнохвойные и смешанные широколиственно-темнохвойные леса неморального типа, местообитания которых отличаются от других союзов низкими значениями индекса пересеченности, характерными для выровненных местообитаний в широ-

ких днищах логов и подножий склонов. Топографический индекс влажности высокий, но ниже, чем в местообитаниях, занятых сообществами подсоюза *Tilio-Pinenion*. Союз *Piceion excelsae* объединяет мезофитные темнохвойные зеленомошные леса. Для местообитаний, занятых сообществами данного союза, характерны высокие значения LS-фактора, отражающего эрозионные процессы, но ведущим показателем, отделяющим

Таблица 2. Климатические характеристики и параметры рельефа, определяющие различия местообитаний лесной растительности Западного макросклона и центрально-возвышенной части Южного Урала

Параметры	Союз								
	AT	AP	Aln	BP	CP	DP	LQ	Pe	TrP
	Ландшафтные индексы								
Индекс пересеченности	4.44 ± 0.212	5.57 ± 0.57	3.96 ± 1.392	9.29 ± 1.121	11.46 ± 1.0	13.36 ± 0.705	5.29 ± 1.373	5.38 ± 0.338	7.07 ± 0.737
Индекс конвергенции/дивергенции	1.92 ± 0.582	1.47 ± 0.742	-8.44 ± 4.309	0.56 ± 2.225	0.34 ± 0.837	3.10 ± 1.95	4.23 ± 2.028	-1.06 ± 0.495	2.66 ± 0.774
LS-фактор	2.63 ± 0.168	3.77 ± 0.402	2.12 ± 0.825	5.35 ± 0.837	7.82 ± 1.377	9.21 ± 0.667	3.07 ± 0.940	3.99 ± 0.274	4.23 ± 0.588
Плановая кривизна (×100)	0.021 ± 0.004	0.034 ± 0.016	-0.018 ± 0.021	-0.008 ± 0.042	-0.012 ± 0.051	0.122 ± 0.064	0.048 ± 0.019	-0.011 ± 0.008	0.052 ± 0.012
Топографический индекс влажности	7.35 ± 0.131	7.85 ± 0.304	9.73 ± 1.152	6.36 ± 0.399	6.29 ± 0.332	5.14 ± 0.210	6.74 ± 0.50	8.09 ± 0.194	6.40 ± 0.235
	Доли местообитаний различной крутизны и экспозиции								
Пологие инсолируемые склоны	0.27	0.09	—	0.06	0.07	—	0.33	0.17	0.12
Покатые инсолируемые склоны	0.12	0.03	—	0.29	0.40	—	0.33	0.11	0.12
Средней крутизны инсолируемые склоны	0.03	0.05	0.08	0.24	0.20	0.50	0.17	0.07	0.09
Средней крутизны неинсолируемые склоны	0.02	0.09	0.08	0.06	0.07	0.25	—	0.10	0.07
Крутые и очень крутые инсолируемые склоны	0.01	—	—	—	0.07	0.25	—	—	0.07
	Климатические параметры								
Среднегодовая температура, °С	2.4 ± 0.05	0.8 ± 0.17	1.6 ± 0.24	2.3 ± 0.23	3.0 ± 0.22	2.6 ± 0.16	1.2 ± 0.28	0.1 ± 0.10	1.8 ± 0.09
Максимальная температура июля, °С	23.2 ± 0.06	21.3 ± 0.2	22.1 ± 0.27	23.0 ± 0.26	24.0 ± 0.28	23.3 ± 0.2	21.8 ± 0.31	20.4 ± 0.12	22.5 ± 0.1
Минимальная температура января, °С	-17.1 ± 0.05	-18.4 ± 0.15	-17.8 ± 0.21	-17.1 ± 0.2	-16.6 ± 0.22	-16.8 ± 0.13	-18.0 ± 0.25	-19.0 ± 0.09	-17.7 ± 0.09
Средняя температура января—марта, °С	-8.6 ± 0.06	-9.8 ± 0.15	-9.1 ± 0.2	-8.4 ± 0.2	-8.1 ± 0.2	-8.2 ± 0.13	-9.5 ± 0.29	-10.4 ± 0.09	-9.0 ± 0.09
Средняя температура июня—августа, °С	17.7 ± 0.06	15.8 ± 0.2	16.7 ± 0.27	17.5 ± 0.26	18.4 ± 0.26	17.8 ± 0.19	16.3 ± 0.31	15.0 ± 0.12	17.0 ± 0.1
Среднегодовое количество осадков, мм/год	627.1 ± 5.09	607.4 ± 10.07	530.8 ± 21.21	607.8 ± 18.61	534.4 ± 11.84	589.5 ± 19.06	796.0 ± 22.32	592.3 ± 9.57	570.4 ± 9.95
Среднее количество осадков в июле, мм	82.5 ± 0.62	92.0 ± 1.46	80.0 ± 2.34	85.5 ± 2.7	72.4 ± 2.22	84.2 ± 3.23	103.4 ± 2.95	91.9 ± 1.34	82.7 ± 1.2
Среднее количество осадков в январе, мм	28.6 ± 0.24	23.6 ± 0.54	21.0 ± 0.85	25.4 ± 0.74	24.1 ± 0.92	24.2 ± 0.78	35.8 ± 1.04	22.7 ± 0.42	23.5 ± 0.65
Среднее количество осадков в июне—августе, мм	235.1 ± 1.8	258.2 ± 3.95	226.0 ± 6.74	242.7 ± 7.47	204.9 ± 5.96	239.3 ± 8.46	297.1 ± 8.22	257.9 ± 3.67	233.9 ± 3.3
Количество осадков в декабре—феврале, мм	94.8 ± 0.84	77.8 ± 1.78	69.6 ± 2.65	83.5 ± 2.46	80.3 ± 3.09	79.2 ± 2.67	116.7 ± 2.83	75.5 ± 1.39	76.6 ± 1.95

Примечание: AT — союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*; Pe — союз *Piceion excelsoe*; AP — союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*; TrP — союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*; LQ — союз *Lathyro pisiformis-Quercion roboris*; BP — союз *Brachypodio pinnati-Pinion sylvestris*; CP — союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*; Aln — союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*; DP — союз *Dicrano-Pinion*.

его от других союзов, является приуроченность к инсолируемым склонам.

На рис. 26 представлены результаты кластерного анализа этих же местообитаний лесных сообществ УП по климатическим характеристикам. В первый кластер входит подсоюз *Tilio-Pinenion*, который отличается от других союзов большим количеством осадков в январе и в целом в зимние месяцы (см. табл. 1). В пределах второго кластера для сообществ союза *Alnion incanae* характерно наибольшее количество летних и годовых осадков. В этот кластер входят еще четыре союза, разделяющиеся на два подкластера, включающих союзы сосновых лесов *Caragano-Pinion* и *Brachypodio-Pinion*, а также еловых лесов *Aconito-Piceion* и *Piceion excelsae*. Между собой эти подкластеры различаются по количеству осадков в летний и зимний периоды.

Результаты кластерного анализа местообитаний союзов лесной растительности ГЛЗ по ландшафтными характеристикам представлены на рис. 2в. На дендрограмме наиболее сильно от других союзов выделяется союз зеленомошных сосняков *Dicrano-Pinion*. Его местообитания отличаются наибольшими значениями индекса пересеченности, LS-фактора, плановой кривизны, крутизны склона и наименьшим значением индекса влажности (TWI) (см. табл. 2). В пределах следующего кластера по минимальным значениям индекса конвергенции и максимальным значениям TWI отделяется союз пойменных лесов *Alnion incanae*. Следующий подкластер образуют союзы ксерофитных и мезоксерофитных сосновых лесов *Caragano-Pinion* и *Brachypodio-Pinion*. От других союзов этого подкластера они отличаются более высокими значениями индекса пересеченности, LS-фактора, крутизны и инсолируемости склонов и меньшими значениями TWI.

В пределах оставшейся группы союзов по положению в рельефе наиболее близки местообитания еловых лесов *Piceion excelsae* и *Aconito-Piceion*. Местообитания союза *Aconito-Tilion* отличаются от местообитаний ельников меньшей крутизной склонов. Союз *Lathyro-Quercion* отличается от других союзов наибольшими значениями индекса конвергенции и приуроченностью к инсолируемым некрутым склонам. Союз *Trollio-Pinion* отделился по наибольшим значениям индекса пересеченности, LS-фактора, крутизны склона и наименьшим значениям TWI.

На дендрограмме, построенной по климатическим параметрам, обособленное положение занимает союз *Lathyro-Quercion*, для местообитаний которого характерно наибольшее количество зимних и летних осадков (рис. 2г). В следующем кластере выделяется подкластер еловых лесов двух союзов — *Piceion excelsae* и *Aconito-Piceion* — по более низким температурам летних и зимних

месяцев. Среди оставшихся союзов по более высоким значениям температуры летних и зимних месяцев и меньшему количеству летних осадков отделяется союз кустарниковых ксерофитных сосняков *Caragano-Pinion*. Различия остальных пяти союзов на дендрограмме незначительны. Тем не менее можно отметить, что союзы *Brachypodio-Pinion* и *Dicrano-Pinion*, представляющие собой зеленомошные сосняки, близки по климатическим показателям и отличаются от остальных союзов этого подкластера более высокой среднегодовой температурой и большим количеством летних осадков. Местообитания союза *Aconito-Tilion* отличаются от местообитаний союзов *Alnion incanae* и *Trollio-Pinion* более высокими показателями летних температур и годового количества осадков.

Сравнение местообитаний четырех союзов и одного подсоюза лесных сообществ, одновременно встречающихся на УП и в ГЛЗ, не выявило статистически достоверного отличия по ландшафтными характеристикам, но они статистически достоверно различались по ряду климатических параметров (табл. 3). Наибольшие климатические различия между УП и ГЛЗ характерны для местообитаний еловых лесов. По сравнению с другими союзами местообитания сообществ *Piceion excelsae* наиболее существенно отличаются по климатическим показателям: среднегодовая температура на УП выше на 3.3°C, чем в ГЛЗ. Кроме того, местообитания этого союза различаются по температуре летних и зимних месяцев и количеству летних и зимних осадков. Местообитания сообществ союза *Aconito-Piceion* на УП по сравнению с ГЛЗ характеризуются большей среднегодовой температурой, температурой летних и зимних месяцев и меньшим количеством летних и большим количеством зимних осадков.

По сравнению с ГЛЗ местообитания сообществ союза *Brachypodio-Pinion* и подсоюза *Tilio-Pinenion* на УП отличаются большей среднегодовой температурой, температурой зимних месяцев и меньшим количеством летних осадков. Минимальные различия по климатическим характеристикам между УП и ГЛЗ характерны для местообитаний сообществ союза *Caragano-Pinion*: среднегодовая температура местообитаний сообществ этого союза на УП выше, чем в ГЛЗ, только на 0.3°C. Местообитания союза также достоверно отличаются по средним показателям температуры летних и зимних месяцев.

ОБСУЖДЕНИЕ

На Уфимском плато ведущими климатическими факторами, определяющими пространственную дифференциацию лесной растительности, являются количество осадков в январе и за весь зимний период, которые обуславливают глубину

Таблица 3. Различия климатических характеристик местообитаний союзов лесной растительности на территории западного макросклона и центральной части Южного Урала и в водоохранный-защитных лесах Уфимского плато

Климатические характеристики	Уфимское плато	Горно-лесная зона	ДУП–ГЛЗ
Союз <i>Caragano fruticis</i>-<i>Pinion sylvestris</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.3 ± 0.07	3.0 ± 0.2	0.3
Средняя температура января–марта, °С	–7.0 ± 0.06	–8.1 ± 0.2	1.1
Средняя температура июня–августа, °С	18.7 ± 0.07	17.1 ± 0.8	1.6
Союз <i>Brachypodio pinnati</i>-<i>Pinion sylvestris</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.4 ± 0.03	2.3 ± 0.2	1.1
Минимальная температура января, °С	–15.6 ± 0.03	–17.1 ± 0.2	1.5
Средняя температура января–марта, °С	–7.0 ± 0.02	–8.4 ± 0.2	1.4
Средняя температура декабря–февраля, °С	–12.1 ± 0.03	–13.5 ± 0.2	1.4
Количество осадков в июле, мм	70.3 ± 0.7	85.5 ± 2.7	–15.2
Количество осадков в июне–августе, мм	198.2 ± 2.0	242.7 ± 7.5	–44.5
Подсоюз <i>Tilio cordatae</i>-<i>Pinenion sylvestris</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.30 ± 0.02	1.9 ± 0.04	1.4
Минимальная температура января, °С	–15.6 ± 0.02	–17.6 ± 0.04	2.0
Средняя температура января–марта, °С	–7.1 ± 0.02	–9.1 ± 0.04	2.0
Средняя температура декабря–февраля, °С	–12.1 ± 0.02	–14.1 ± 0.04	2.0
Количество осадков в июне–августе, мм	209.8 ± 1.7	235.3 ± 2.8	–25.5
Союз <i>Aconito septentrionalis</i>-<i>Piceion obovatae</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.50 ± 0.03	0.8 ± 0.17	2.7
Максимальная температура июля, °С	24.2 ± 0.03	21.2 ± 0.2	3.0
Минимальная температура января, °С	–15.5 ± 0.02	–18.4 ± 0.15	2.9
Средняя температура января–марта, °С	–7.0 ± 0.02	–9.8 ± 0.15	2.8
Средняя температура декабря–февраля, °С	–12.0 ± 0.02	–14.8 ± 0.14	2.8
Средняя температура июня–августа, °С	18.8 ± 0.03	15.8 ± 0.2	3.0
Количество осадков в июле, мм	73.4 ± 0.7	92.0 ± 1.5	–18.6
Количество осадков в июне–августе, мм	204.5 ± 1.9	258.2 ± 3.9	–53.7
Количество осадков в декабре–феврале, мм	92.0 ± 1.0	77.8 ± 1.8	14.2
Союз <i>Piceion excelsae</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.4 ± 0.02	0.1 ± 0.1	3.3
Максимальная температура июля, °С	24.2 ± 0.03	20.4 ± 0.12	3.8
Минимальная температура января, °С	–15.6 ± 0.02	–19.0 ± 0.09	3.4
Средняя температура января–марта, °С	–7.0 ± 0.02	–10.4 ± 0.09	3.4
Средняя температура декабря–февраля, °С	–12.1 ± 0.02	–15.4 ± 0.09	3.3
Средняя температура июня–августа, °С	18.8 ± 0.03	15.0 ± 0.1	3.8
Количество осадков в июле, мм	71.6 ± 0.6	91.9 ± 1.3	–20.3
Количество осадков в июне–августе, мм	200.0 ± 1.6	257.9 ± 3.7	–57.9
Количество осадков в декабре–феврале, мм	88.9 ± 1.2	75.5 ± 1.4	13.4

Примечание: ДУП–ГЛЗ – разность показателей, рассчитанных для Уфимского плато и центральной части Южного Урала; достоверность различия средних оценивали на уровне значимости $p < 0.05$.

промерзания почвы и условия влагообеспеченности в начале сезонного развития древесной растительности. Эти климатические показатели считаются основными при дифференциации местообитаний сообществ неморальных сосново-

широколиственных лесов подсоюза *Tilio-Pinenion* от местообитаний других союзов. В условиях пересеченного рельефа УП к основным факторам дифференциации местообитаний союзов относятся профильная и плановая кривизна, крутизна

и экспозиция склонов, которые определяют накопление влаги, мелкозема и температурный режим почв.

В ГЛЗ в связи с выраженной высотной поясностью температурные перепады значительно выше, чем на УП. Максимальное различие среднегодовой температуры воздуха между местообитаниями сообществ разных союзов в ГЛЗ составляет 4,2°C, в то время как на УП всего 0,2°C. Максимальное различие местообитаний союзов по количеству среднегодовых осадков в ГЛЗ в 7,5 раза выше, чем на УП, и составляет 265 мм/год. В связи с этим в ГЛЗ климатические факторы играют большую роль в дифференциации лесной растительности, что соответствует литературным данным о значении зимних температур, а также количества летних и зимних осадков в распределении растительности на Южном Урале [17]. Ведущими параметрами рельефа в ГЛЗ являются показатели, определяющие снос или накопление влаги и мелкозема (плановая и профильная кривизна, LS-фактор, топографический индекс влажности).

По сравнению с УП показатели крутизны и экспозиции склонов в ГЛЗ играют меньшую роль при дифференциации растительных сообществ. При этом есть исключение. На дендрограмме, построенной по климатическим параметрам, наиболее сильно от местообитаний других союзов в ГЛЗ отличаются местообитания союза ксерофитных широколиственных лесов *Lathyro-Quercion*, приуроченные к вершинам хребтов и верхним частям инсолируемых склонов. Согласно полученным результатам, для этих местообитаний характерно наибольшее количество зимних и летних осадков. Обильные зимние осадки предотвращают вымерзание дубового подростка. В весенне-летний период поступающая влага не задерживается на крутых каменистых склонах и быстро испаряется вследствие особенностей рельефа и низкой сомкнутости древесного яруса. Таким образом, в отличие от других союзов ГЛЗ орографические факторы играют значительно большую роль в формировании условий местообитания сообществ союза *Lathyro-Quercion* на западном макросклоне ЮУ.

Среднегодовая, средняя зимняя и средняя летняя температуры воздуха в местообитаниях одних и тех же союзов на УП выше, чем в ГЛЗ: в ряде случаев среднегодовая разница превышает 3,4°C. Наибольшие температурные различия характерны для еловых лесов союзов *Piceion excelsae* и *Aconito-Piceion*, произрастающих в широком температурном диапазоне [18]. Кроме того, на УП количество летних осадков в местообитаниях еловых лесов этих союзов меньше на 50–60 мм летом и несколько больше зимой, чем в ГЛЗ.

У союзов *Caragano-Pinion*, *Brachypodio-Pinion* и подсоюза *Tilio-Pinenion* различия по количеству летних осадков между местообитаниями на УП и

в ГЛЗ меньше, а водный режим почв в значительной степени определяется особенностями рельефа. Наименьшие климатические различия характерны для ксерофитных кустарниковых сосняков союза *Caragano-Pinion*, представленных на УП и в ГЛЗ одной и той же ассоциацией *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris* Solomeshch et al. 2002, приуроченной преимущественно к инсолируемым склонам (см. табл. 3).

Существующие прогнозы изменения климата предполагают увеличение среднегодовых и летних температур и количества зимних осадков, а также уменьшение количества летних осадков [19]. Это позволяет сделать вывод о том, что при реализации наиболее вероятного климатического сценария RCP4.5 [20] климатические условия в ГЛЗ будут постепенно приближаться к современным условиям на УП. В этом случае будет происходить обогащение темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесов в ГЛЗ видами неморального комплекса с постепенным формированием сообществ, флористически близких к сообществам этих союзов на УП в текущее время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Уфимском плато распространение большинства союзов лесной растительности определяется преимущественно особенностями рельефа. Исключение составляют сообщества подсоюза *Tilio-Pinenion*, на распространение которых сильное влияние оказывает большое количество зимних осадков, обеспечивающих меньшее промерзание почвы в зимний период, что способствует сохранению подростка широколиственных видов [21].

В горно-лесной зоне в области проведения исследований наиболее важными факторами в дифференциации местообитаний растительных сообществ являются температура воздуха и количество осадков. Крутизна и экспозиция склонов в ГЛЗ имеют меньшее значение по сравнению с УП. Основными параметрами рельефа, определяющими распределение лесной растительности в ГЛЗ, являются плановая и профильная кривизна, индекс пересеченности, LS-фактор, а также индекс влажности, отражающие снос или накопление влаги и мелкозема.

Согласно существующим прогнозам по изменению климата, можно ожидать усиление экспансии видов неморального комплекса в сообщества темнохвойных лесов западного макросклона и центрально-возвышенной части ЮУ, что впоследствии приведет к формированию сообществ, флористически близких к сообществам на УП в текущее время. Полученные результаты могут быть использованы при мониторинге климатиче-

ских изменений лесной растительности Южного Урала.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 22-14-00003), значительная часть геоботанических описаний была выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6. Мы признательны сотрудникам лаборатории геоботаники А.И. Соломещу и О.Ю. Жигуну, данные которых, помимо собственных, использованы нами в исследовании.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Palmer M.A., Ambrose R.F., Poff N.L.* Ecological theory and community restoration ecology // *Restoration Ecology*. 1997. № 5. P. 291–300.
2. *Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М.* и др. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // *Лесоведение*. 2015. № 4. С. 243–254.
3. Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Т. 2 / Отв. ред. Смирнова О.В. М.: Наука, 2004. 575 с.
4. *Крышень А.М.* Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.
5. *Chapin F.S., Callaghan T., Bergeron Y.* et al. Global Change and the Boreal Forest: Thresholds, Shifting States or Gradual Change? // *Ambio*. 2004. V. 3. № 6. P. 361–365. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.6.361>
6. *Shaffer G.P., Gosselink J.G.* The Mississippi river alluvial plain // *The world's largest wetlands. Ecology and conservation*. Cambridge: Univ. Press., 2005. P. 272–315.
7. *Riley S.J., DeGloria S.D., Elliot R.* A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity // *Intermountain Journal of Sciences*, 1999. V. 5. № 1–4. P. 23–27.
8. *Watkins R.* Terrain metrics and landscape characterization from bathymetric data: SAGA GIS Methods and Command Sequences // Report prepared for the Ecospacial Information Team, Coral Reef Ecosystem Division, Pacific Islands Fisheries Science Center, Honolulu, HI, under NOAA contract number WE-133F-15-SE-0518. 2015. 46 p.
9. *Sorensen R., Zinko U., Seibert J.* On the calculation of the topographic wetness index: evaluation of different methods based on field observations // *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 2006. № 10. P. 101–112. <https://doi.org/10.5194/hess-10-101-2006>
10. *Kinnell P.I.A.* Alternative Approaches for Determining the USLE-M Slope Length Factor for Grid Cells [Электронный ресурс] – 2005. Режим доступа: <http://soil.scijournals.org/cgi/content/full/69/3/674> (дата обращения: 17.03.2022).
11. *Свидзинская Д.* Основные геоморфометрические параметры: теория [Электронный ресурс] – 2013. Режим доступа: <https://gis-lab.info/qa/geomorphometric-parameters-theory.html> (дата обращения: 17.03.2022).
12. *Жучкова В.К., Раковская Э.М.* Методы комплексных физико-географических исследований: Учеб. пос. для студентов вузов. М., 2004. 368 с.
13. *Karger D.N., Conrad O., Böhrner J.* et al. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // *Sci. Data*. 2017. № 4. 20 p. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
14. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
15. *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde – 3 Aufl. Wien–New York: Springer-Verlag, 1964. 865 S.
16. *Вебер Х.Э., Моравец Я., Терция Ж.-П.* Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 3-е изд. // *Растительность России*. 2005. № 7. С. 3–38.
17. *Шиятов С.Г.* Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УРО РАН, 2009. 216 с.
18. *Rodwell J.S., Dring J., Pignatti S.* et al. Phytosociological relationships of EUNIS habitats; scientific background to the EUNIS habitat classification. 2002. 115 p.
19. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2013. 1009 с.
20. IPCC. Climate Change 2021. The Physical Science Basis. IPCC Sixth assessment report [Электронный ресурс]. – 2021. Режим доступа: <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/> (дата обращения 25.01.2022).
21. Водоохранно-защитные леса Уфимского плато: экология, синтаксономия и природоохранная значимость / Под ред. Кулагина А.Ю. Уфа: Гилем, 2007. 448 с.