

ФЕНОМЕН ОБЛЕСЕНИЯ СТЕПНЫХ УЧАСТКОВ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ И ЕГО ВЕРОЯТНЫЕ ПРИЧИНЫ

© 2016 г. Н. В. Золотарева, М. П. Золотарев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
e-mail: nvp@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 07.09.2015 г.

Степи на северном пределе своего распространения являются удобным объектом исследования климатогенных изменений, демонстрируя “чувствительность” к региональным изменениям климата. За последние 46–47 лет на исследованных степных участках произошла замена травяной растительности на кустарниковую и древесную. Наиболее устойчивы к изменениям петрофитные степи вершин и каменистых взлобков, где условия не благоприятны для произрастания деревьев. Однако и в таких местообитаниях под влиянием окружающей лесной растительности со временем уменьшается роль видов степного и лесостепного флористического комплекса в сложении сообщества, происходит внедрение видов, типичных для окружающих лесных фитоценозов.

Ключевые слова: горные степи, облесение степных участков, климатогенная динамика.

DOI: 10.7868/S0367059716060159

В настоящее время накоплен значительный объем данных о преобразовании растительного покрова в связи с происходящими климатическими изменениями. Выявлены региональные особенности реакции на изменения климата различных типов растительности (Аненхонов, 2009; Кривобоков, Аненхонов, 2010; Маслов, 2012; Сапанов, Сиземская, 2010; и др.), при этом большинство работ выполнено в высокогорьях или субарктических регионах, где климатические изменения наиболее заметны (Харук и др., 2006; Моисеев и др., 2010; и др.). На территории Среднего Урала особый интерес представляют растительные сообщества, существующие в экстремальных для древесной растительности почвенно-климатических условиях. В качестве индикатора происходящих изменений климата в настоящее время могут рассматриваться экстраординарные горные степи. На Урале в последние десятилетия отмечено сокращение площадей степной растительности в пределах бореальной зоны вследствие зарастания степных участков сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (Баландин, 2001); облесение экстраординарных степных участков отмечено и в Забайкалье (Сизых, Воронин, 2011). Некоторые авторы считают, что происходящие климатогенные изменения являются обратимыми (Маслов, 2012; Сапанов, Сиземская, 2010; Янтранова и др., 2008), причем в большей степени это касается зональной растительности.

Наблюдаемые нами изменения к обратимым не относятся, так как в пределах бореальной зоны

в некоторых случаях восстановление заросших степных участков невозможно. Характерный пример – степная растительность Уктусских гор на окраине г. Екатеринбурга, представленная небольшими фрагментами в окружении остепненных сосновых лесов. С конца 60-х годов XX в. отмечено существенное сокращение как числа, так и площади степных участков: из 11 участков, описанных в 1967 г. (Прокаев, 1968; Прокаев, Карагин, 1980), 4 участка к 1999 г. прекратили свое существование в результате антропогенного воздействия, 3 участка, имеющие небольшую площадь, заросли сосной (Баландин, 2001).

Исследованные нами степные участки находятся на северном пределе распространения, в той или иной степени являются экологическими изолятами, разделенными лесными массивами, а также антропогенно трансформированными территориями, удалены друг от друга на расстояния, препятствующие миграции видов, составляющих основу фиторазнообразия степных сообществ, в связи с чем зарастание каждого из них приводит к сокращению генетического разнообразия степных видов, например таких, как *Stipa pennata* L., широко распространенного в прошлом и уничтоженного на большей части ареала, краевые популяции которого обладают редкими генетическими формами и представляют интерес для реинтродукции и сохранения вида (Wagner et al., 2012). Это определяет несомненную актуальность изучения динамики видового состава и фитоценологического разнообразия данных степных фрагмен-

тов. Уже в 1962–1966 гг. П.Л. Горчаковский и Н.П. Ромахина (1966), изучая степные участки Красноуфимской лесостепи, указывали, что они являются своеобразным геоботаническим репером и представляют большую ценность с точки зрения выявления динамических тенденций современного растительного покрова, а также как объекты дальнейших исследований в области взаимоотношений лесных и степных сообществ (Горчаковский, 1962).

Прямые наблюдения сукцессионных смен затруднены в связи с их немалой продолжительностью, при этом от полноты исходных данных, являющихся отправной точкой многолетних исследований, зависит степень детальности последующих сравнений. Только для двух степных участков Среднего Урала имеются данные, позволяющие оценить изменения, произошедшие за последние 47–125 лет. Так, степная растительность Александровских сопкок у д. Подгорная в пределах Красноуфимской лесостепи была объектом исследования нескольких поколений ботаников: первое краткое описание было дано П.Н. Крыловым (1878); более подробно этот степной участок изучали на протяжении последних 125 лет: в 1886–1987 гг. – С.И. Коржинский (1891), в 1958–1967 гг. – П.Л. Горчаковский и Н.П. Ромахина (Горчаковский, Ромахина, 1966; Горчаковский, 1967). Период исследования второго участка – Елизаветинских горных степей (Уктусские горы в черте г. Екатеринбурга) – менее продолжителен и насчитывает 47 лет: первая подробная характеристика в 1967 г. дана в работе В.И. Прокаева (1968); основные сведения, касающиеся видового и ценотического разнообразия этого участка, содержатся в работах В.И. Прокаева и А.А. Каргашина (1980), С.В. Баландина (2001). Данные предшественников о видовом и ценотическом разнообразии этих участков легли в основу наших исследований, целью которых была оценка изменения структуры степных комплексов Среднего Урала за последние 46–47 лет.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на Среднем Урале – в Красноуфимской лесостепи и на Уктусских горах. Красноуфимская лесостепь располагается в пределах Юрезано-Сылвенской депрессии – крупной тектонической структуры Предуральского прогиба, в основном сложенной песчаниками и сланцами. Встречающиеся местами куполообразные сопки (например, Александровские сопки у д. Подгорная) сложены известняками – это мшанковые рифы артинского возраста. Высота местности в среднем равна 250–350 м над ур. м. (Прокаев, 1963). Среднегодовая температура составляет $+0.7^{\circ}\text{C}$, годовое количество осадков 601 мм (Шакиров, 2011).

Растительность Красноуфимской лесостепи представлена лугами, степями, заболоченными землями, лесами, среди которых преобладают березовые, сосновые занимают меньшую площадь, 68% территории лесостепи было распахано (Горчаковский, 1967). Активное сельскохозяйственное освоение земель, начавшееся здесь в конце XVII в., привело к сокращению площади степной растительности к 1970-м годам с 60 до 4% территории (Никонова и др., 1997). В настоящее время сохранились только степные фрагменты, расположенные на склонах (Золотарева, Подгаевская, 2012).

Уктусские горы – небольшой низкогорный гипербазит-габбровый массив восточного макросклона Среднего Урала, расположенный на южной окраине г. Екатеринбурга. Наибольшая вершина достигает высоты 385 м над ур. м. (Пушкарев, 2000). Среднегодовая температура составляет $+0.9^{\circ}\text{C}$, годовое количество осадков 577 мм (Шакиров, 2011). Уктусские горы находятся в пределах южной подзоны бореально-лесной зоны, их растительность в основном представлена сосновыми и березово-сосновыми лесами, степные участки небольшой площади встречаются по склонам юго-западной экспозиции (Сторожева, 1987; Прокаев, 1968).

Степная растительность в районах исследования представлена луговыми степями, их петрофитными вариантами, зарослями степных кустарников (Золотарева, Подгаевская, 2012). Исследованные фрагменты степей являются коренными, имеют реликтовую природу, что подтверждается степным характером почв в их местообитаниях. Так, под степными сообществами Уктусских гор развиты буроземовидные и черноземовидные почвы (Прокаев, Каргашин, 1980), в то время как фоновыми для этого района являются дерново-подзолистые почвы (Гафуров, 2008); на степных участках Красноуфимской лесостепи – карбонатные черноземовидные на крутых склонах и черноземы на выровненных поверхностях (Горчаковский, Ромахина, 1966), фоновые – серые лесные почвы (Гафуров, 2008).

В течение XX столетия на Урале зафиксировано увеличение среднегодовой температуры воздуха и годового количества осадков. На Среднем Урале период потепления начался с 1900 г. и продолжался до 1930 г., после чего произошло понижение температуры, очередной период повышения температуры начался в 1965 г. На данной территории наблюдается зимний и весенний типы потепления (Шкляев, Шкляева, 2011): наибольшие положительные коэффициенты линейного тренда изменения средней месячной температуры воздуха за каждые 50 лет отмечаются в г. Красноуфимске в декабре, феврале и марте (1.7, 1.5, 1.8°C соответственно), в г. Екатеринбурге – в декабре, январе, феврале и марте (2.8, 1.9, 3.5, 3.9°C соответственно). Вековые изменения годовой

суммы осадков на рассматриваемой территории также характеризовались положительным коэффициентом линейного тренда: для г. Екатеринбурга рост осадков составил 9.6 мм/10 лет, для г. Краснофимска — 9.8 мм/10 лет (Шкляев, Шкляева, 2007).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Вслед за П.Л. Горчаковским и Н.П. Ромахиной (1966) нами в 2013 г. исследованы степные участки на Александровских сопках у д. Подгорная (56°43' с.ш., 57°47' в.д.) и осуществлено описание растительности сопки Большой (366 м над ур. м.) на профиле, проходящем через ее вершину.

В 2010–2013 гг. подробно исследованы видовой и ценотический состав Елизаветинских горных степей (56°44' с.ш., 60°37' в.д.) — наиболее сохранившегося фрагмента степной растительности Уктусских гор, расположенного на правом склоне Елизаветинского лога, в настоящее время — памятника природы (Золотарева, Подгаевская, 2012). Выделены ключевые стадии наблюдаемых сукцессионных смен, в сообществе каждой стадии на 20 пробных площадках размером 50 × 50 см, заложенных рандомизированно, выявлен флористический состав, проективное покрытие (ПП) каждого вида, определен коэффициент участия вида в растительном сообществе, который представляет собой произведение встречаемости на относительное проективное покрытие вида (Понятовская, 1964).

Большое внимание уделялось участию в сложении фитоценозов видов степного и лесостепного флористического комплекса (СЛФК), под которыми мы, как и П.Л. Горчаковский (1967), понимаем виды, тесно связанные в своем распространении со степной и/или лесостепной зонами, где находится их экологический оптимум. По ценотической приуроченности отмеченные нами виды СЛФК относятся к степной, лугово-степной, петрофитно-степной группам. На территории памятника природы “Елизаветинские горные степи” выявлено 44 вида СЛФК (Золотарева, Подгаевская, 2015), что составляет 42% видового состава зарегистрированных здесь сосудистых растений.

Суммарное проективное покрытие видов СЛФК рассчитано суммированием ПП всех видов этой группы на каждой пробной площадке и вычислением среднего значения для 20 пробных площадок, суммарный коэффициент участия видов СЛФК — суммированием коэффициентов участия всех видов этой группы, присутствующих в сообществе.

Сходство фитоценозов, относимых к различным сукцессионным стадиям, с фитоценозом, принимаемым нами в качестве узловой стадии, оценивали с помощью количественного коэффициента Серенсена — C_N (Мэгарран, 1992). Фито-

индикация местообитаний исследованных фитоценозов по фактору увлажнения почвы выполнена с помощью экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983) в программе IBIS 6.0 (Зверев, 2007). Изменения в распределении лесной и степной растительности на исследованных участках выявляли методом повторных ландшафтных фотографий (Шиятов, 2009).

Для оценки степени влияния окружающей древесной растительности на условия местообитания степных фитоценозов в 2013–2015 гг. были проведены снегомерные съемки в период максимальных снегозапасов (с 5 по 8 марта): 10 измерений мощности снежного покрова в каждом исследованном сообществе, в пределах сообщества измерения осуществлялись рандомизированно. Снегомерные съемки выполнены как на степных участках Елизаветинских степей, так и на степном склоне у д. Малое Седельниково, расположенном на 20 км южнее. Этот склон имеет ту же экспозицию, но большую крутизну (20°–28°) и значительно большие размеры (0.9 га), чем Елизаветинские степные участки, находится на окраине населенного пункта и окружен полями, полностью открыт.

Определение глубины почвенного слоя осуществляли косвенным методом, заключающимся в погружении в почву металлической спицы до первого препятствия, обусловленного залеганием крупного камня (Батчаева и др., 2003), в 10-кратной повторности в каждом сообществе. Полученные нами результаты согласуются с данными В.И. Прокаева (1968), который установил, что мощность мелкоземистого слоя в средней части исследуемого степного участка под каменистой степью составляет 10–15 см. В случае присутствия в исследуемых степных сообществах сосны определяли ее возраст: у каждого дерева с диаметром ствола менее 3–4 см — путем подсчета числа мутовок ветвей (Ярмишко, 1995), у деревьев с диаметром ствола более 3–4 см брали буровой образцы древесины максимально близко к корневой шейке и подсчитывали число годичных колец (Методы дендрохронологии, 2000). Латинские названия таксонов приведены по сводке С.К. Черепанова (1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Степи на Александровских сопках. В 1886–1887 гг. склоны сопки Большой (самой высокой из Александровских сопек) в основном были покрыты травяной растительностью, древесной растительностью был занят только северный склон, полоска соснового леса располагалась у подножия южного склона (Коржинский, 1891). Такое же распределение основных типов растительности описано в 1966 г. (Горчаковский, Ромахина, 1966). На фотографии, сделанной П.Л. Горчаковским в 1958 г., виден обширный степной склон с отдельно стоящи-



Рис. 1. Зарастание степного юго-западного склона сопки Большой: а – 1958 г.; б – 1966 г., фото П.Л. Горчаковского; в – 2011 г., вершина и юго-западный склон сопки Большой, данные интернет-ресурса Google Earth (дата снимка 28.04.2011), режим доступа свободный.

ми соснами (рис. 1а); на фотографии, выполненной им же в 1966 г., на склоне появляется достаточно густой подрост сосны именно на том участке, где сейчас сформировался сосновый лес с остепненным травяным покровом (рис. 1б, в). Согласно полученным нами данным о возрасте сосны, ее массовое появление на склоне произошло в 1952–1954 гг. В настоящее время только участок юго-западного склона, на котором в 1966 г. и был заложен профиль, остался незаросшим. К сожалению, в работе П.Л. Горчаковского и Н.П. Ромахиной (1966) отсутствуют описания фитоценозов, зарегистрированных на профиле, но даже имеющаяся информация дает возможность оценить изменения, произошедшие за 47 лет.

В 1966 г. вершина и южный склон были заняты только травяной растительностью, представленной степными фитоценозами, в нижней части склона располагался остепненный луг, кустарниковая растительность отмечалась лишь на северном склоне у вершины (рис. 2). В 2013 г. расти-

тельность профиля претерпела значительные изменения, наиболее существенные отмечены в средней части склона, где перистоковыльная степь заместила молодой разреженный сосновым лесом с остепненным травяным покровом, в котором доминируют *Vincetoxicum hirundinaria* Medik., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce. В 1966 г. вершина и верхняя часть склона были заняты петрофитной степью с доминированием *Echinops crispus* S. Majorov и *Centaurea sibirica* L. В 2013 г. это сообщество потеряло свои территориальную целостность и гомогенность: в его нижней части появился участок с доминированием *Vincetoxicum hirundinaria* и *Filipendula vulgaris* Moench, а на границе с молодым сосновым лесом – подрост сосны высотой 1.5–3 м и ПП 30%, что произошло, согласно нашим данным, в 1993–1998 гг. В средней части склона степная растительность заместила зарослями *Rosa majalis* Herrm. и остепненными лугами с доминированием *Calamagrostis epigei-*

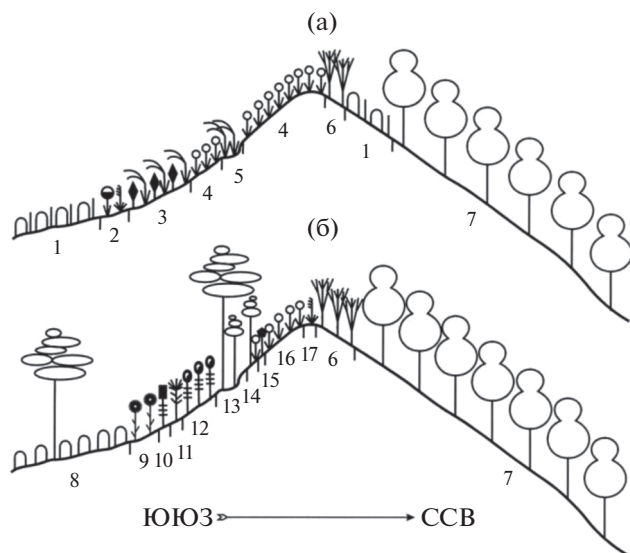


Рис. 2. Профиль, иллюстрирующий распределение растительности на сопке Большой, по азимуту 20°: а – 1966 г. (П.Л. Горчаковский, Н.П. Ромахина), б – 2013 г. (Н.В. Золотарева). Масштаб по горизонтали 1 см : 25 м. 1 – остепненные луга; 2–5 – степи: 2 – типчаково-полынная, 3 – разнотравно-перистоковыльная, 4 – сибирско-васильково-мордовниковая, 5 – перистоковыльная; 6 – заросли спиреи городчатой; 7 – березовые, с примесью сосны леса; 8 – разнотравно-наземнойейниковый луг с одиночными соснами; 9 – наземнойейниково-русско-васильковый остепненный луг; 10 – разнотравно-венгерскокотловниковый остепненный луг; 11 – бояково-венгерскокотловниковый остепненный луг с вишней степной; 12 – заросли шиповника майского с котловником и ластовнем; 13 – остепненная сосновая редица; 14 – мордовниково-сибирско-васильковая степь с подростом сосны; 15 – таволгово-ластовневый остепненный луг; 16 – мордовниковая степь; 17 – выбитый участок с фрагментами типчаковой степи.

os (L.) Roth, *Centaurea ruthenica* Lam., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Nepeta pannonica* L. (см. рис. 2).

Таким образом, за прошедшие 47 лет произошла смена не только фитоценологического состава, но и доминирующих жизненных форм: некогда

ксерофитная травяная растительность на большей части профиля заместилась кустарниковой и древесной. Сосна заняла не только центральную часть профиля – ее подрост встречается и выше по склону в сообществах ксерофитных каменистых степей.

Елизаветинские горные степи. В 1967 г. степной участок имел размеры 30 × 100 м (Прокаев, 1968). Судя по фотографии в этой работе, степной склон был разделен группой из 5 взрослых сосен на две неравные части. В восточной, меньшей по площади, на фоне степной растительности уже виден немногочисленный подрост сосны (рис. 3). Спустя 46 лет размеры степного участка сократились до 30 × 20 м, а вся восточная часть оказалась занята молодым сосновым лесом с разреженным травяным покровом, в котором преобладают *Carex caryophylla* Latourg., *Echinops crispus*, *Veronica spicata* L. Степная растительность сохранилась только в западной, большей по площади, части склона.

За прошедшие 46 лет в пределах этого фрагмента произошли следующие изменения растительности: в 1967 г. верхнюю и среднюю части степного участка на ширину 20–25 м занимала каменистая степь с доминированием *Echinops crispus* и *Festuca valesiaca* Gaudin, которая к 1995–1996 гг. сменилась сибирско-васильково-мордовниковой степью (доминанты *Echinops crispus* и *Centaurea sibirica*) с одиночными деревьями сосны высотой до 90 см (Баландин, 2001). В 2012–2013 гг. некогда единое сообщество распалось: каменистый взлобок занимает петрофитная злаково-мордовниковая степь (с доминированием *Echinops crispus*, *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Koeleria cristata* (L.) Pers.), выровненный участок склона – степь с доминированием *Echinops crispus*, *Koeleria cristata* и подростом сосны, а также расположенная под ней степь с доминированием *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Echinops crispus* и обильным подростом сосны. В 1995–1996 гг. С.В. Баландин отмечал единичные деревья сосны в степном сообществе, сейчас подрост сосны ак-

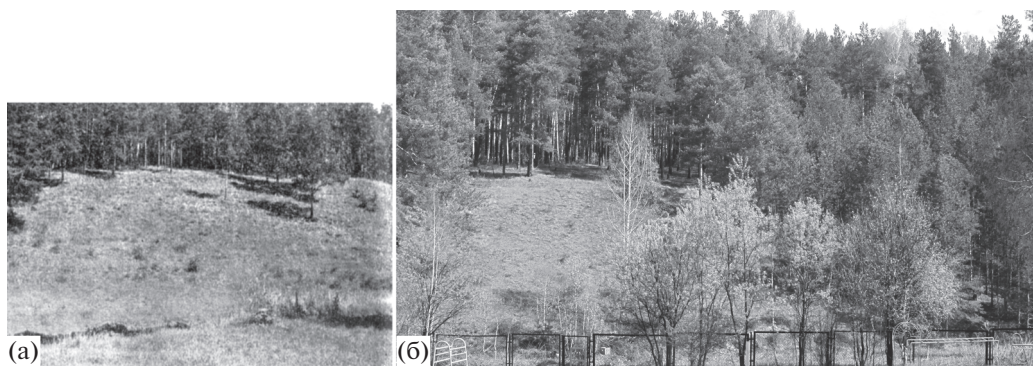


Рис. 3. Зарастание степного склона Уктусских гор: а – 1967 г., фото В.И. Прокаева; б – 2015 г., фото М.П. Золотарева, точка съемки 56°44'0.6" с.ш., 60°37'0.1" в.д.

тивно развивается с восточной стороны сохранившегося степного участка, занимая полосу шириной 5 м и длиной 15 м. Необходимо отметить, что за прошедшие 45 лет видовой состав степного участка существенно не изменился: 88% видов, указанных в 1967 г., и 100% — в 1996 г., отмечены и в 2012 г. (Золотарева, Подгаевская, 2015).

Наличие исходных данных, датированных 1967 г. (Прокаев, 1968), позволило выявить основные этапы зарастания горных степей. В зависимости от эдафических условий экотопа мы выделяем два ряда сукцессионных смен, отличающихся по масштабу времени (по: Миркин и др., 2000): умеренные на крутых каменистых взлобках и быстрые на прямых или вогнутых склонах (табл. 1, обозначены стрелками).

Во время первого описания степного участка в 1967 г. большая его часть была представлена каменистой типчаково-мордовниковой степью (Прокаев, 1968). Сообщество занимало как взлобки на склонах, так и сами склоны, исходя из этого, мы принимаем петрофитную злаково-мордовниковую степь, сохранившуюся в настоящий момент только на взлобке, в качестве “узловой стадии” (табл. 1, фитоценоз № 1), а сообщества, сформировавшиеся к 2013 г. на месте типчаково-мордовниковой степи, рассматриваем в качестве последующих сукцессионных стадий, сменивших сообщество “узловой стадии”.

Следующее сообщество в сукцессионном ряду на каменистых взлобках находится в окружении соснового леса возрастом 25–46 лет и представлено мордовниково-пустынноовсецовой кустарниковой степью с раkitником русским (см. табл. 1, фитоценоз № 2). Замыкает рассматриваемый ряд взлобок со степной растительностью, находящийся в окружении редкостойного костянично-тростниково-вейникового соснового леса, имеющего возраст 122–134 года. Наиболее выпуклую часть взлобка занимает перистоковыльно-пустынноовсецовой степь с раkitником русским и одиночными деревьями сосны (табл. 1, фитоценоз № 3), к ней примыкает тростниково-вейниково-пустынноовсецовой кустарниковая степь с раkitником русским (табл. 1, фитоценоз № 4), замыкающая рассматриваемый сукцессионный ряд.

Сукцессионный ряд на склоне представлен следующими сообществами: тонконогово-мордовниковой степью с подростом сосны в верхней части участка (табл. 1, фитоценоз № 5) и расположенной под ней в средней части участка мордовниково-пустынноовсецовой степью с обильным подростом сосны (табл. 1, фитоценоз № 6), замыкает этот ряд молодой сосновый лес с разреженным травяным покровом (табл. 1, фитоценоз № 7).

На первом этапе умеренных сукцессионных смен (табл. 1, фитоценоз № 2) наблюдается уменьшение числа видов СЛФК, но в дальней-

шем этот показатель остается стабильным. Также незначительно снижается и число видов СЛФК на пробную площадку, но при этом суммарное проективное покрытие данных видов в рассматриваемом ряду сокращается почти вдвое, как и суммарный коэффициент их участия (см. табл. 1). Таким образом, в ходе сукцессионных смен на каменистых взлобках разнообразие видов СЛФК сокращается незначительно, однако их участие в сложении сообщества значительно уменьшается, о чем также свидетельствуют низкие коэффициенты Серенсена: так, сходство узлового сообщества № 1 и следующей стадии составляет только 0.36, уменьшаясь к последней стадии до 0.21.

Особенно четко изменение структуры фитоценозов в исследуемом ряду прослеживается на примере фитоценотической роли индикаторной группы видов. В ее состав были включены виды, имеющие в узловом сообществе встречаемость, равную или более 50%: *Carex caryophylla*, *Centaurea sibirica*, *Echinops crispus*, *Euphorbia gmelinii* Steud., *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides*, *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht., *Veronica spicata*, *Vincetoxicum hirundinaria*. В сукцессионном ряду на каменистых взлобках суммарный коэффициент участия видов индикаторной группы уменьшается от узлового сообщества к последнему в рассматриваемом ряду сообществу в 5 раз, что свидетельствует об уменьшении фитоценотического значения видов СЛФК. Происходящие изменения отражаются в смене доминирующих видов и типа фитоценоза: уже через 47 лет петрофитно-разнотравная степь заместила кустарниковую пустынноовсецовой степью с раkitником русским, и на протяжении последующих смен доминантами становились все более мезофильные виды: так, *Echinops crispus* и *Veronica spicata* уступили место обычному лесо-луговому виду *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. Обилие такого стабильного доминанта, как *Helictotrichon desertorum*, в рассматриваемом ряду тоже сокращается — с 50% в сообществе № 2 до 20% — в № 4 (см. табл. 1). В сукцессионном ряду на каменистых взлобках по направлению от узлового сообщества возрастает влагообеспеченность местообитания, что подтверждают значения шкалы увлажнения Цыганова, при этом мощность почвенного слоя почти не изменяется (см. табл. 1).

В отличие от каменистых взлобков, где сукцессионные смены протекают достаточно медленно и степной облик растительности сохраняется длительное время, на что указывает присутствие фрагментов степных сообществ в окружении сосен, имеющих возраст 122–134 года, сукцессионные смены на склонах происходят значительно быстрее и выражаются в замене степной растительности на лесную. На крутых каменистых склонах быстрая (по масштабам времени) смена фитоценоза узловой стадии начинается с поселе-

Таблица 1. Основные характеристики растительных сообществ экстремальных степей Уктусских гор в окрестностях г. Екатеринбург

| Параметры экотопа и фитоценоза | № фитоценоза | | | | | | |
|--|----------------------|----------------|----------------|-------------|-----------------|---------------------------------|------------------|
| | 7 | 6 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Экспозиция склона, град/крутизна, град | 210/24 | 200/22 | 200/24 | 205/22 | 210/24 | 210/22 | 240/16 |
| Площадь, м ² | 100 | 28 | 40 | 42 | 21 | 27 | 28 |
| Глубина почвенного слоя*, см | 14.6 ± 1.6 | 15.6 ± 1.5 | 10.2 ± 1.4 | 11.8 ± 1.6 | 11.4 ± 1.0 | 9.7 ± 0.4 | 10.7 ± 0.6 |
| Увлажнение по шкале Цыганова | 9.38 | 8.37 | 8.48 | 8.2 | 8.42 | 8.64 | 9.2 |
| ПП трав./ПП куст. яруса, % | 35/15 | 85/1 | 65/1 | 75/3 | 85/20 | 80/20 | 65/20 |
| Сомкнутость полога деревьев | 0.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.15 | 0.3 ¹ |
| Подрост сосны* h, м/ПП, % | 1.18 ± 0.06/40 | 0.64 ± 0.05/25 | 0.48 ± 0.03/30 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Возраст сосны** в 2013 г. | 36.8 (25–46) | 6.7 (5–13) | 6 (3–11) | 0 | 36.8 (25–46)*** | 50 (41–55)/ 128 (122–134)*** | 128 (122–134)*** |
| Видовое богатство/число видов СЛФК | 40/18 | 27/19 | 28/19 | 40/27 | 22/18 | 32/21 | 34/20 |
| Видовая насыщенность*/число СЛФК на пробных площадках* 0.25 м ² | 11.4 ± 0.5/ | 12.1 ± 0.3/ | 12.2 ± 0.4/ | 11.1 ± 0.4/ | 10.2 ± 0.5/ | 11.9 ± 0.5/ | 10.8 ± 0.4/ |
| Суммарное ПП (%) видов СЛФК на пробных площадках* 0.25 м ² | 8.1 ± 0.4 | 10.0 ± 0.3 | 10.3 ± 0.3 | 10.0 ± 0.3 | 8.9 ± 0.4 | 9.4 ± 0.4 | 7.5 ± 0.3 |
| Суммарный коэффициент участия видов СЛФК | 26.0 ± 3.2 | 76.1 ± 3.9 | 76.2 ± 2.8 | 89.1 ± 3.7 | 85.6 ± 3.6 | 75.8 ± 4.3 | 43.3 ± 4.5 |
| Суммарный коэффициент участия групп видов узлового фитоценоза № 1 | 0.53 | 0.83 | 0.87 | 0.71 | 0.84 | 0.52 | 0.35 |
| Сходство узлового фитоценоза № 1 с остальными, С _N | 0.37 | 0.63 | 0.61 | 0.67 | 0.43 | 0.19 | 0.13 |
| ПП доминантов и содоминантов травяного яруса исследованных фитоценозов, % | 0.26 | 0.54 | 0.54 | 1 | 0.39 | 0.23 | 0.21 |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth | 0.1 | — | — | — | — | 0.1 | 15 |
| <i>Carex caryophyllaea</i> Latourg. | 10 | 18 | 7 | 1 | 15 | 25 | 10 |
| <i>Centaurea sibirica</i> L. | 5 | 3 | 3 | 5 | 1 | 3 | 15 |
| <i>Echinops crispus</i> S. Majorov | 7 | 20 | 20 | 20 | 15 | 10 | 5 |
| <i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski | — | 25 | 0.1 | 1 | 50 | 35 | 20 |
| <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers. | 1 | 7 | 20 | 10 | 1 | 0.1 | 1 |
| <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karst. | 0.1 | 15 | 10 | 15 | 1 | 5 | 3 |
| <i>Stipa pennata</i> L. | 3 | 20 | 0.1 | 0.1 | 2 | 15 | 2 |
| <i>Veronica spicata</i> L. | 7 | 20 | 7 | 20 | 25 | 3 | 1 |
| Экотоп и предполагаемое направление сукцессионных смен | Склон ← | | | | | | |
| направление сукцессионных смен | Каменистый взлобок → | | | | | | |

Примечание: 1 – узловое сообщество – злаково-мордовниковая степь на каменистом взлобке; 2 – мордовниково-пустынноовсецовая кустарниковая степь с ракиитником русским на каменистом взлобке; 3 – перистоковыльно-пустынноовсецовая степь с ракиитником и одиночными деревьями сосны на каменистом взлобке; 4 – грост-никово-мордовниково-пустынноовсецовая кустарниковая степь с ракиитником русским на каменистом взлобке; 5 – тонконогово-мордовниковая степь в верхней части склона с обильным подростом сосны; 6 – мордовниково-пустынноовсецовая степь в средней части склона с обильным подростом сосны; 7 – молодой сосновый лес с разреженным травяным покровом; * – приведено среднее значение ± ошибка среднего; ** – приведено среднее значение (минимальное–максимальное); *** – параметры лесного фитоценоза, окружающего степной.

Таблица 2. Высота снежного покрова в первой декаде марта (приведены средние значения ± ошибка среднего) в местообитаниях экстразональных горных степей в окрестностях г. Екатеринбурга, см

| Год исследования | № фитоценоза | | | | | | | | |
|------------------|--------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| | 8 | 7 | 6 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 9 |
| 2013 | 31.2 ± 1.0 | — | 48.4 ± 0.8 | 42.4 ± 0.6 | 40.5 ± 0.6 | — | 36.7 ± 0.6 | 36.2 ± 0.4 | 21.3 ± 1.0 |
| 2014 | 29.6 ± 0.4 | 30.1 ± 0.8 | 38.6 ± 0.7 | 38.5 ± 0.7 | 34.7 ± 0.3 | 41.2 ± 0.6 | 34.8 ± 0.5 | 33.7 ± 0.6 | 14.6 ± 1.2 |
| 2015* | 16.4 ± 0.4 | 13.7 ± 0.5 | 14.2 ± 0.9 | 14.9 ± 0.9 | 0* | 28.0 ± 1.2 | 19.5 ± 0.6 | 18.0 ± 0.8 | 0* |

Примечание. Номера и названия фитоценозов № 1–7 см. в табл. 1; 8 – костянично-тростниково-вейниковый сосновый лес с ракитником русским в верхней пологой части склона (контроль); 9 – тонконогово-мордовниковая степь в средней части обширного степного склона у д. М. Седельниково; * – в 2015 г. отмечен ранний сход снега.

ния сосны. Появление в степном сообществе подроста сосны, который в настоящее время имеет возраст 5–13 лет и ПП 25–30%, приводит к сокращению числа видов СЛФК, снижению их суммарного проективного покрытия (см. табл. 1, фитоценозы № 5, 6). На следующей стадии на месте степного сообщества формируется молодой сосновый лес с разреженным травяным покровом и кустарниковым ярусом из ракитника русского (см. табл. 1, фитоценоз № 7). Затенение, созданное древесным ярусом и густым подростом сосны, обуславливает низкое ПП травяного яруса, в котором еще присутствует значительное число видов СЛФК, имеющих относительно высокий коэффициент участия. Одновременно с этим в сообществе появляются виды, характерные для окружающих лесных фитоценозов: *Calamagrostis arundinacea*, *Fragaria vesca* L., *Melica nutans* L., *Poa nemoralis* L., *Rubus saxatilis* L., *Solidago virgaurea* L., *Sorbus aucuparia* L. Вероятно, заключительной стадией рассматриваемого сукцессионного ряда станет костянично-тростниково-вейниковый сосновый лес с ракитником русским, описанный в верхней части склона, над степным участком. В данном сообществе также присутствуют виды СЛФК, однако их количество равно 12, а совокупное ПП не превышает 1%.

Как и в случае сукцессионного ряда на взлобках, в сукцессионном ряду на склоне наблюдается уменьшение фитоценотической роли видов СЛФК, составляющих основу степных фитоценозов (см. табл. 1), однако продолжительность таких изменений значительно меньше – 40–50 лет.

Одним из важных факторов, определяющих скорость облесения экстразональных участков, является их площадь: чем она меньше, тем значительнее влияние на степную растительность окружающего леса. В зимний период это проявляется в большей мощности снежного покрова на маленьких по площади степных участках по сравнению как с окружающими лесными фитоценозами, так и с открытыми обширными степными склонами (табл. 2). Так, измерение высоты снежного покрова в пределах исследованных фитоценозов Елизаветинского степного участка показало,

что его мощность в степных сообществах каждый год выше, чем в сосновом лесу: как в молодом, недавно поглотившем часть степного участка, так и в спелом, располагающемся в более пологой, верхней части склона той же экспозиции с крутизной 12°, который мы в данном случае рассматриваем в качестве контроля. Прослеживается зависимость глубины снежного покрова от площади степного участка: площадь сообщества № 2, целиком занимающего взлобок в окружении молодого соснового леса, равна 21 м², глубина снежного покрова здесь как в 2014 г., так и 2015 г. была выше в 1.2 и 1.4 раза, чем на степных участках большей площади. Летом влияние окружающего лесного массива на степные участки в основном проявляется в затенении.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее точные результаты связи динамики растительности и изменений климатических факторов можно получить лишь при прямых наблюдениях (Аненхонов, 2012). Обычно такие наблюдения осуществляются на площадях долговременного мониторинга при отсутствии антропогенного воздействия, что возможно на территории заповедников. Объекты нашего исследования относятся к наименее охраняемой категории ООПТ – памятникам природы (Природные резерваты..., 2004), на которых не исключено антропогенное воздействие, тем более что оба участка находятся вблизи населенных пунктов и ранее действительно испытывали антропогенную нагрузку (Горчаковский, Ромашина, 1966; Прокаев, Каргашин, 1980). На исследуемых экстразональных степных участках травяная растительность постепенно заместила кустарниковой и древесной так же, как это происходит на степных участках в зональной лесостепи после прекращения выпаса и сенокосения (Кудрявцев, 2007; Новикова, 2009; и др.). Относятся ли наблюдаемые нами изменения растительности к климатогенным или представляют демулационные смены, подробно описанные для зональных степей? Необходимо отметить, что облесение экстразональных степных участков отме-

чено нами и в заповедных условиях, где антропогенное воздействие полностью исключено – на территории Ильменского государственного заповедника: степные сообщества здесь находятся в окружении лесов, занимая крутые щебнистые склоны южных экспозиций, и являются коренными (Золотарева, 2011).

Обсуждая процессы облесения степей, регистрируемые как в лесостепи, так и на экстраординарных степных участках, необходимо отметить, что факторы, обеспечивающие поддержание видового разнообразия и структуры сравниваемых степных фитоценозов, значительно отличаются. Для стабильного существования травяных сообществ степной и лесостепной зон необходимо умеренное антропогенное и зоогенное воздействие, препятствующее разрастанию кустарников и поселению деревьев (Опарин и др., 2004; Боровик, Боровик, 2006; Бобровская, Казанцева, 2012), в то время как существование степных фитоценозов в лесной зоне связано с крутыми склонами южных экспозиций, для которых характерны жесткий радиационный режим, неглубокий почвенный профиль и постоянный смыв мелкозема, препятствующие поселению древесной растительности.

Результаты проведенного исследования позволяют отнести происходящие изменения в растительном покрове степных участков Среднего Урала к климатогенным сменам. Наблюдаемый процесс облесения степных участков является локальным проявлением глобальных изменений климата. В течение XX столетия на Урале зафиксировано увеличение среднегодовой температуры воздуха и годового количества осадков, при этом на Среднем Урале период интенсивного роста температуры воздуха пришелся на 1965–2000 гг., а период увеличения количества осадков – на 1945–1995 гг. (Шкляев, Шкляева, 2011). Именно периоду увеличения количества осадков соответствует по времени массовое появление сосны на степном склоне сопки Большой, произошедшее в 1952–1954 гг., а в 1967–1988 гг. подрост сосны появляется и на степном участке Елизаветинского лога. Примерно в это же время (с 1972 г.) Т.И. Казанцева с соавт. (2008) отмечают активное развитие древесных и кустарниковых видов в Каменной степи (лесостепная зона), что совпадает с возрастанием среднегодовой температуры воздуха, количества осадков и подъемом грунтовых вод на данной территории. Активное поселение сосны в степных сообществах, контактирующих с лесными массивами, на территории Юго-Западного Забайкалья и бортах Баргузинской котловины в период 1988–1993 гг. отмечают А.П. Сизых и В.И. Воронин (2011). По их мнению, наблюдаемое облесение связано с относительным увеличением количества осадков и снижением антропогенных нагрузок.

На Урале повышение количества осадков и среднегодовой температуры воздуха в основном произошло в холодный период года, при этом в летние месяцы наблюдается сближение максимальных и минимальных температур воздуха, что приводит к уменьшению суточных амплитуд (Шкляев, Шкляева, 2007). Изучая влияние изменчивости осадков и температуры воздуха на радиальный прирост сосны обыкновенной в открытом бору степной зоны Южного Урала, Л.И. Агафонов и В.В. Кукарских (2008) пришли к заключению, что для формирования стволовой древесины наибольшее значение имеют осадки холодного периода, которые обеспечивают влагозапас почвы. При этом выявлено лимитирующее влияние температуры на радиальный прирост. Степные фитоценозы, находящиеся в окружении сосновых лесов, постоянно пополняются проростками сосны, которые ранее обычно погибали в течение первых лет жизни под воздействием экстремальных для них условий, существующих на крутых юго-западных склонах, где мощность почвенного слоя не превышает 20 см, а высокая инсоляция на склонах способствовала пересыханию почвенного слоя, в то время как длина главного корня у двухлетнего всхода сосны составляет почти 40 см и ведущим фактором выживания для него в этот период является почвенная влага (Санников, 1976). Однако отмеченные климатические изменения привели к сглаживанию экстремальных условий, существующих в местообитаниях экстраординарной степной растительности, и сделали возможным поселение сосны даже в наиболее ксерофильных степных фитоценозах, как, например, изученные нами ранее петрофитные степи Демидовских сопки в Ильменском заповеднике (Золотарева, 2011).

Скорость облесения степных участков определяется их площадью и близостью лесных массивов. Даже в степной зоне вблизи лесного массива по сравнению с окружающей степью наблюдается наибольшая высота снежного покрова и летний запас влаги в почве, создается относительно влажный и менее континентальный мезоклимат, способствующий дальнейшему распространению лесов (Русанов, 2012). Тем более велико влияние лесных массивов на степные участки в пределах бореальной зоны. Известно, что под пологом хвойных лесов толщина снежного покрова меньше, чем на открытом пространстве, в то же время поляны, находящиеся в лесу, аккумулируют большее количество снега (Golding, Swanson, 1986). В период весеннего снеготаяния небольшие по площади степные участки в окружении леса медленнее освобождаются от снежного покрова по сравнению с открытыми склонами и получают дополнительное увлажнение за счет талых вод из окружающего леса, а в летний период испытывают продолжительное затенение.

В случае экстразональных степей, особенно представленных участками малой площади, любые климатические изменения в сочетании с локальным микроклиматом, создающие благоприятные условия для развития древесной растительности, приводят к полной утрате степной. На примере Елизаветинских степей можно оценить длительность этого процесса: за 46 лет, прошедших с 1967 г. по 2013 г., три степных участка исчезли, а площадь изученного Елизаветинского степного участка сократилась на 80%. Облесение степного склона сопки Большой на территории Красноуфимской лесостепи произошло за 47 лет. По прошествии этого периода большая часть склона оказалась занята сосновым лесом, на не заросших лесом участках травяные степные фитоценозы заместились остепненными лугами и зарослями кустарников, в наименьшей степени подверглось изменениям наиболее ксерофитное сообщество каменистой вершины.

Для характеристики различий сукцессионных смен степных сообществ на разных элементах рельефа использованы экотопологические ряды сообществ Елизаветинских степей, интерпретируемые нами в качестве пространственно-временных. В качестве таких рядов мы рассматриваем сообщества на склоне и каменистых взлобках. Для оценки динамики степной растительности нами использованы доминирующие виды, к которым в данном случае относятся элементы СЛФК. Сукцессионные смены на склонах и каменистых взлобках отличались по своей продолжительности и структуре. По масштабу времени сукцессионные смены на склонах относятся к быстрым — они длятся несколько десятилетий и начинаются с непосредственного поселения сосны в степном фитоценозе, что в итоге приводит к сокращению числа и роли видов СЛФК в сложении сообщества, внедрению лесных видов. Сукцессионные смены на каменистых взлобках по продолжительности относятся к умеренным и длятся столетия. Участки, составляющие сукцессионный ряд на каменистых взлобках, не отличаются друг от друга мощностью, а также, вероятно, и влагоемкостью почвенного слоя. В данном сукцессионном ряду видовое разнообразие видов СЛФК сокращается незначительно, однако их участие в сложении сообщества заметно уменьшается, происходит смена доминантов — от степных ксерофитов к лесным мезофитам.

В настоящий момент условия для развития древесной растительности благоприятны даже на участках, где степная растительность сохранялась тысячелетиями (Князев и др., 2012). В изменившихся климатических условиях факторы, ранее обеспечивавшие существование степной растительности в ее наиболее северных местообитаниях, по-видимому, теперь не играют ведущей роли. Облесение степных участков на Среднем Урале,

происходящее в настоящее время, может привести к их полной утрате. Экстразональные степные участки являются местообитанием большого числа эндемичных и реликтовых видов, охраняемых растений и, несмотря на свою малую площадь, определяют существенную долю регионального фиторазнообразия (Золотарева, Подгаевская, 2012; Князев и др., 2012; Куликов и др., 2013). Степные участки на северном пределе распространения представляют также большое научно-познавательное значение как местонахождения видов и сообществ степных растений, существующих в отрыве от своего основного ареала, в связи с чем в Свердловской области значительная их часть относится к системе ООПТ (Природные резерваты..., 2004). Все это определяет необходимость мер, способствующих сохранению степной растительности на северном пределе распространения, которые, с нашей точки зрения, в первую очередь должны быть направлены на уничтожение подроста древесных видов на степных участках. Известно, что в условиях экстразональных степей Забайкалья рубки и пожары в лесах, граничащих со степными территориями, сдерживают их облесение (Сизых, Воронин, 2013).

Авторы благодарят П.А. Моисеева и О.О. Моисееву за определение возраста деревьев по кернам. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 13-04-96057) и Правительства Свердловской области (проект № 15-05-05014).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонов Л.И., Кукарских В.В.* Изменения климата прошлого столетия и радиальный прирост сосны в степи Южного Урала // *Экология*. № 3. 2008. С. 173–180. [Agafonov L.I., Kukarskikh V.V. Climate changes in the past century and radial increment of pine in the Southern Ural steppe // *Rus. J. of Ecology*. 2008. V. 39. № 3. P. 160–167.]
- Аненхонов О.А.* Изменение ценофлоры темнохвойных лесов Северного Прибайкалья при современном потеплении климата // *География и природные ресурсы*. 2009. № 4. С. 62–66.
- Аненхонов О.А.* Изучение климатогенной динамики растительного покрова: предпосылки, подходы, перспективы // *Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия "Биология. Экология"*. 2012. Т. 5. № 3. С. 3–7.
- Баландин С.В.* Динамика степной растительности Уктусских гор (Средний Урал) // *Ботан. журн.* 2001. Т. 86. № 5. С. 103–110.
- Батчаева О.М., Захаров А.А., Онищенко В.Г.* Зависимость распространения растений от глубины почвы в альпийских фитоценозах Тебердинского заповедника // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2003. Т. 108. № 4. С. 53–57.
- Бобровская Н.И., Казанцева Т.И.* Трансформация луговых степей под влиянием климатогенных и антропогенных факторов // *Наука в центральной России*. 2012. № 2S. С. 222–227.

- Боровик Л.П., Боровик Е.Н.* Проблема режима сохранения степи в заповедниках: пример Стрельцовской степи // Степной бюл. 2006. № 20. С. 29–33.
- Гафуров Ф.Г.* Почвы Свердловской области. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. 396 с.
- Горчаковский П.Л. С.И.* Коржинский и некоторые проблемы фитогеографии Урала // Ботан. журн. 1962. Т. 47. № 6. С. 886–889.
- Горчаковский П.Л.* Красноуфимская лесостепь – ботанический феномен Предуралья // Ботан. журн. 1967. Т. 52. № 11. С. 1574–1591.
- Горчаковский П.Л., Ромахина Н.П.* Северные форпосты степной растительности на предгорьях Урала // Зап. Свердловского отд. Всесоюзного ботан. об-ва. 1966. Вып. 4. С. 37–51.
- Зверев А.А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособ. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
- Золотарева Н.В.* Некоторые аспекты динамики экстремальных степей Южного Урала // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы всерос. конф. СПб., 2011. Т. 2. С. 84–87.
- Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.* Современное состояние горных степей Свердловской области // Экология. 2012. № 5. С. 331–339. [*Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N.* Current state of mountain steppes in Sverdlovsk oblast // *Rus. J. of Ecology*. 2012. V. 43 (5). P. 358–366.]
- Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.* Памятник природы “Елизаветинские горные степи” – итоги 45 лет исследований (Свердловская область) // Изв. Саратовского ун-та. Нов. серия: Химия. Биология. Экология. 2015. Т. 15. № 1. С. 87–92.
- Казанцева Т.И., Бобровская Н.И., Пащенко А.И., Тищенко В.В.* Динамика степной растительности 100-летней степной залежи Каменной степи (Воронежская область) // Ботан. журн. 2008. Т. 93. № 4. С. 620–633.
- Князев М.С., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.* Реликтовые фрагменты лесостепи в Зауралье // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 10. С. 28–44.
- Коржинский С.И.* Северная граница черноземностепной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. II. Фитогеографическое исследование в губерниях Симбирской, Самарской, Уфимской, Пермской и отчасти Вятской // Тр. Общ. естествоисп. при имп. Казанск. ун-те. 1891. Т. 22. Вып. 6. С. 1–201.
- Кривобоков Л.В., Аненхонов О.А.* Тенденции изменения флористического состава степной растительности северного Прибайкалья при потеплении климата // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 2(6). С. 17–21.
- Крылов П.Н.* Материал к флоре Пермской губернии. Вып. 1. Тр. Общ. естествоисп. при имп. Казанск. ун-те. 1878. Т. 6. Вып. 6. С. 1–110.
- Кудрявцев А.Ю.* Восстановительная динамика растительности лесостепного комплекса Среднего Поволжья // Экология. 2007. № 5. С. 323–330. [*Kudryavtsev A.Yu.* Vegetation restoration dynamics in the forest-steppe system of the Middle Volga region // *Rus. J. of Ecology*. 2007. V. 38. № 5. P. 299–305.]
- Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.* Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Изд-во “Гошицкий”, 2013. 612 с.
- Маслов А.А.* Флуктуации и сукцессии в лесных сообществах на фоне изменения климата // Изв. Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1316–1319.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности. М.: Логос, 2000. 264 с.
- Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учеб.-метод. пособ. / Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В. и др. Красноярск: КрасГУ. 2000. 80 с.
- Моисеев П.А., Бартыш А.А., Нагимов З.Я.* Изменения климата и динамика древостоев на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала // Экология. 2010. № 6. С. 432–443. [*Moiseev P.A., Bartysh A.A., Nagimov Z.Y.* Climate changes and tree stand dynamics at the upper limit of their growth in the North Ural mountains // *Rus. J. of Ecology*. 2010. V. 41. № 6. P. 486–497.]
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его изменение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Никонова Н.Н., Фамелис Т.В., Шурова Е.А.* Современное состояние степных сообществ лесостепного Предуралья // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем: Мат-лы междунар. симп. Оренбург, 1997. С. 80–81.
- Новикова Л.А.* Структура и динамика растительности “Островской лесостепи” // Изв. ПГПУ им. В.Г. Беллинского. 2009. № 14(18). С. 17–30.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Цветкова А.А.* Выпас как фактор трансформации наземных экосистем семиаридных регионов // Поволжский экологич. журн. 2004. № 2. С. 183–199.
- Природные резерваты Свердловской области: Справочник / Мамаев С.А., Ипполитов В.В., Князев М.С., Ухналев В.А. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 129 с.
- Понятовская М.Н.* Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3. Л.: Наука, 1964. С. 209–299.
- Прокаев В.И.* Физико-географическая характеристика юго-западной части Среднего Урала и некоторые вопросы охраны природы этой территории // Труды комиссии по охране природы. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1963. Вып. 2. 186 с.
- Прокаев В.И.* Степная растительность Уктусских гор в г. Свердловске // Учен. зап. Свердлов. гос. пед. ин-та. 1968. Сб. 80. Вып. 5. С. 75–86.
- Прокаев В.И., Каргашин А.А.* Ботанический памятник природы “Уктусские горы” на Среднем Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 109–117.
- Пушкарев Е.В.* Петрология Уктусского дунит-клинопироксенит-габбрового массива (Средний Урал). Екатеринбург: УрО РАН, 2000. 291 с.
- Русанов А.М.* Влияние леса на состав и свойства органического вещества степных черноземов прилегающих биогеоценозов // Экология. 2012. № 1. С. 36–42. [*Rusanov A.M.* Effect of forest on the composition and properties of organic matter in steppe chernozem soils of neighboring biogeocoenoses // *Rus. J. of Ecology*. 2012. V. 43. № 1. P. 33–39.]

- Сапанов М.К., Сиземская М.Л.* Климатогенные изменения травянистой растительности на солончаковых солонцах Северного Прикаспия // Поволжский экологич. журн. 2010. № 2. С. 185–194.
- Санников С.Н.* Возрастная биологии сосны обыкновенной в Зауралье // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1976. С. 124–165.
- Сизых А.П., Воронин В.И.* Структурно-динамическая организация растительных сообществ, формирующихся в зоне контакта леса и азональных (экстразональных) степей, а также внутри зональных лесостепей в бассейне оз. Байкал // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия “Биология. Экология”. 2011. Т. 4. № 3. С. 36–40.
- Сизых А.П., Воронин В.И.* Почвенно-геоботаническое профилирование в изучении сообществ контакта “лес–экстразональная степь” и зональной лесостепи (Байкальский регион) // Экология. 2013. № 2. С. 83–89. [*Sizykh A.P., Voronin V.I.* Soil-geobotanical profiling in studies on communities of the forest-extrazonal steppe junction and zonal forest-steppe (the Baikal region) // *Rus. J. of Ecology*. 2013. V. 44. № 2. P. 93–99.]
- Сторожева М.М.* Флора и растительность Уктусских гор (Средний Урал). Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 68 с.
- Харук В.И., Рэнсон К.Д., Им С.Т., Наурызбаев М.М.* Лиственничники лесотундры и климатические тренды // Экология. 2006. № 5. С. 323–331. [*Kharuk V.I., Im S.T., Ranson K.J., Naurzbaev M.M.* Forest-tundra larch forests and climatic trends // *Rus. J. of Ecology*. 2006. V. 37. № 5. P. 291–298.]
- Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
- Шакиров А.В.* Физико-географическое районирование Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 617 с.
- Шиятов С.Г.* Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2009. 216 с.
- Шкляев В.А., Шкляева Л.С.* Оценка изменений температуры воздуха и осадков Среднего и Южного Урала в XX веке // Вестн. Челяб. гос. ун-та. 2011. № 5(220). С. 61–69.
- Шкляев В.А., Шкляева Л.С.* Изменения климатических характеристик, связанных с экстремальными температурами и осадками на Урале в XX веке // Географический вестн. 2007. № 1–2. С. 117–129.
- Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Янтранова Н.В., Сымпилова Д.П., Корсунов В.М.* Эколого-географический анализ контактной зоны тайги и степи Селенгинского среднегорья // География и природные ресурсы. 2008. № 2. С. 179–181.
- Ярмишко В.Т.* Стационарные методы изучения смен растительных сообществ под воздействием промышленного атмосферного загрязнения на Крайнем Севере // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения. С.-Петербург, 1995. С. 97–114.
- Golding D.L., Swanson R.H.* Snow Distribution Patterns in Clearings and Adjacent Forest // *Water resources research*. 1986. V. 22. № 13. P. 1931–1940.
- Wagner V., Treiber J., Danihelka J. et al.* Declining genetic diversity and increasing genetic isolation toward the range periphery of *Stipa pennata*, a Eurasian feather grass // *Int. J. Plant Sci.* 2012. № 173(7). P. 802–811.