

**Эколого-ценотические группы видов в фитоценозах ландшафтов
Северного и Приполярного Урала и Приуралья**

© 2008. А.Б. Новаковский, С.В. Дёгтева

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН

На основе массива из 1083 геоботанических описаний, собранных в ландшафтах верхнего и среднего течения р. Печоры, с использованием коэффициента сопряжённости Бравэ методами теории графов выделено пять групп совместно встречающихся видов. Интерпретация данных с использованием экологических шкал и коэффициента индикаторных значений вида показала, что выделенные плеяды могут рассматриваться как эколого-ценотические группы видов. Часть из них достаточно типична для северо-западных и центральных районов России, другие отражают специфику растительного покрова исследованного региона.

Five groups of conjugated species were selected using the graphs theory and conjugation coefficients of Bravé. The data from 1083 relevés obtained by researches in the upper and middle stream of the Pechora river basin were analyzed. Interpretation of the results with ecological scales and constancy coefficient IndVal showed these groups to be coenotic (or eco-coenotic) groups. Some of them seem to be typical for North-West and Central parts of Russia; others reflect the specificity of the investigated region.

Исследования многих поколений специалистов в области науки о растительности привели к формированию представлений о том, что растительное сообщество (фитоценоз) представляет собой в большей степени не случайное, а закономерное сочетание видов. Причины этого явления кроются как в особенностях экологических параметров местообитания (эктопа), так и свойствах видов-эдикаторов, способных их трансформировать с образованием специфичных биотопов. Совокупности видов, характеризующихся сходными экологическими потребностями и приспособленных к определённым биотопам, в современной ботанической литературе [1 – 3] определяются как эколого-ценотические группы («свиты»). Выделение таких групп, имеющих значительную индикаторную роль, сегодня является важным этапом при классификации растительного покрова, особенно с позиций эколого-флористического подхода, и изучении его динамики. Сведения об экологических потребностях и ценотической приуроченности видов традиционно используются в сравнительной флористике. Состав эколого-ценотических групп (ЭЦГ) растений в пределах достаточно крупных географических регионов остаётся достаточно стабильным, поэтому первоначально их выделяли эмпирически [1, 2]. В последние годы для этих целей всё чаще используют методы математической статистики – доказано, что многие виды отличаются высокой степенью взаимной сопряжённости.

К настоящему времени детально разработана типизация ЭЦГ для северо-западных и центральных областей Европейской России [1, 2]. Как справедливо отмечал А.А. Ниценко [1], подобные системы не могут быть универсальными, поскольку индикаторное значение одного и того же вида в разных частях ареала в той или иной степени меняется. В связи с этим выявление ЭЦГ в растительном покрове различных регионов достаточно актуально. Нами была поставлена цель определения экологических потребностей видов и выделения ЭЦГ сосудистых растений на территории европейского северо-востока России, в бассейне верхнего и среднего течения реки Печоры. Здесь проходят границы распространения и накладываются ареалы многих видов растений. Истоки и правые притоки Печоры берут начало в Уральских горах, где ярко выражена высотная поясность растительного покрова – от предгорных лесов до горных тундр. Всё это обуславливает большое разнообразие и региональную специфику флоры и растительности.

Материалы и методы

Материалом для анализа служила база данных, включающая в себя массив из 1083 геоботанических описаний, выполненных по стандартной методике специалистами отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (преимущественно С.В. Дёгтевой, а также В.А. Мартыненко, Ю.А. Дубровским, С.Н. Плюсиным,

И.А. Лавриненко, О.В. Лавриненко) в период с 1987-го по 2006 г. в равнинных, предгорных и горных ландшафтах верхнего и среднего течения р. Печоры и её притоков: Унья, Илыч, Велью, Малый Паток, Большая Сыня.

Согласно принятому сегодня ботанико-географическому районированию [4] большая часть рассматриваемой территории относится к Урало-Западносибирской провинции Евразийской хвойнолесной области; тёмнохвойные и смешанные лиственно-тёмнохвойные леса равнинной ландшафтной зоны входят в состав её Североевропейской провинции. Основные типы растительности – леса равнинных пространств, предгорий и склонов Уральских гор, сформированные преимущественно видами сибирской полидоминантной тайги – прежде всего *Picea obovata*¹, и в меньшей степени *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, а также болота и горные тундры. Наряду с описаниями перечисленных типов растительного покрова в обработку поступили описания кустарников, сообществ травянистых многолетников, горных редколесий и нарушенных фитоценозов, в том числе формирующихся в антропогенных местообитаниях.

Список сосудистых растений, зарегистрированных в массиве геоботанических описаний, включал 585 видов. Из него на первом этапе обработки были исключены виды, встретившиеся менее чем в 20 описаниях. Всего в последующий анализ были вовлечены 230 видов. Для них рассчитали значения коэффициента сопряжённости Бравэ [6]. На основе матрицы сопряжённости построили граф, вершинам которого соответствовали рассматриваемые виды (230), а рёбрам – рассчитанные значения коэффициента (более 10000). После этого на графе выделили группы совместно встречающихся видов. При этом исходили из того, что все виды внутри такой группы (плеяды) должны быть положительно сопряжены и не иметь ни одной отрицательной связи. Для автоматизации расчётов величин коэффициента сопряжённости, визуального отображения полученной матрицы в виде графа и выделения плеяд сопряжённых видов использован модуль «GRAPHS», разработанный в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН [7].

С целью интерпретации результатов использовали данные об отношении видов к основным экологическим факторам (влажность, общее богатство и кислотность почв, освещён-

ность), значения которых определяли с использованием экологических шкал [8, 9] и их ценотической приуроченности к тому или иному типу растительности. Ценотическую приуроченность оценивали, применяя коэффициент индикаторных значений вида *IndVal* [3, 10].

Результаты и обсуждение

При обработке материала было выявлено пять плеяд (табл. 1, рис. 1), в которые вошли 154 вида, причём размеры этих групп значительно различались (от 13 до 55 видов). Логично предположить, что виды, составляющие разные плеяды, могут различаться по экологической валентности и экологическому оптимуму. Для того чтобы интерпретировать полученные группы видов с экологической точки зрения, для каждой из них были определены средние значения и стандартное отклонение баллов экологических шкал [8, 9], отражающих потребности видов в увлажнении, общем богатстве, кислотности почв и освещённости (табл. 1). С использованием *t*-критерия Стьюдента показано (табл. 2), что выделенные совокупности видов в большинстве случаев демонстрируют неодинаковое отношение к условиям среды.

Так, по фактору увлажнения, рассчитанному по шкале Л.Г. Раменского [8], статистически достоверно отделилась плеяда 1, для которой средние баллы находятся в пределах от 80 до 100 (увлажнение от сырлугового до болотного). Остальные плеяды по рассматриваемому фактору не показали чёткого различия. Средние значения параметра лежат на уровне 70-75 баллов, что соответствует влажнорлуговой группе ступеней увлажнения. Максимальный размах значений баллов по фактору увлажнения наблюдается для плеяды 4, минимальный – для плеяды 3.

По фактору общего богатства почв виды, входящие в состав плеяд, образуют ряд, включающий растения олиготрофы, олигомезотрофы, мезотрофы, мезоэутрофы и эутрофы. При этом практически между всеми сравниваемыми группами сопряжённых видов наблюдаются статистически достоверные различия. Исключение составляет лишь пара плеяд 1 и 2. Наиболее требовательными к богатству почв оказались виды плеяд 5 и 4, наименее – растения плеяды 1.

В отношении фактора кислотности почв сгруппировались плеяды 1 и 2, для которых

¹ – Латинские названия сосудистых растений приведены согласно сводке С.К. Черепанова [5]

Таблица 1

Видовой состав, балльные оценки экологических факторов (среднее значение и стандартная ошибка) выделенных плед

№	Виды	Экологические характеристики				
		Hd	Tr	Rc	Lc	
1	<i>Andromeda polifolia</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Carex limosa</i> , <i>C. pauciflora</i> , <i>C. rostrata</i> , <i>Chamaedaphne coryulata</i> , <i>Eriophorum russeolum</i> , <i>E. vaginatum</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Oxycoccus palustris</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Rubus chamaemorus</i>	90,0±1,9	3,8±0,6	4,1±0,4	2,8±0,2	
2	<i>Анемонаstrum biarmiese</i> , <i>Betula tortuosa</i> , <i>Bistorta major</i> , <i>Carex arctisibirica</i> , <i>C. brunnescens</i> , <i>C. vaginata</i> , <i>Diphasiastrum alpinum</i> , <i>Eriopetrum hermaphroditum</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Hieracium alpinum</i> , <i>Juncus trifidus</i> , <i>Juniperus sibirica</i> , <i>Lorix sibirica</i> , <i>Pachypleurum alpinum</i> , <i>Salix glauca</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i>	72,4±1,5	4,9±0,5	4,5±0,2	3,5±0,2	
3	<i>Abies sibirica</i> , <i>Actaea erythrocarpa</i> , <i>Atragene sibirica</i> , <i>Avenella flexuosa</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>Carex globularis</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> , <i>Dryopteris expansa</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Juniperus communis</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Lycopodium annotinum</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Phegopteris connectilis</i> , <i>Picea obovata</i> , <i>Pinus sibirica</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Rubus arcticus</i> , <i>R. idaeus</i> , <i>R. saxatilis</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Sorbus sibirica</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>	72,7±0,7	6,1±0,2	5,2±0,2	4,9±0,2	
4	<i>Aconitum septentrionale</i> , <i>Adoxa moschatellina</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Angelica archangelica</i> , <i>A. sylvestris</i> , <i>Artemisia vulgaris</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Cacalia hastata</i> , <i>Calamagrostis purpurea</i> , <i>Carex cespitosa</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Chrysosplenium alternifolium</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i> , <i>Crepis paludosa</i> , <i>C. sibirica</i> , <i>Equisetum pratense</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Geranium albidiflorum</i> , <i>G. sylvaticum</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Heracleum sibiricum</i> , <i>Hylotelephium triphyllum</i> , <i>Lactuca sibirica</i> , <i>Lamium album</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>L. vernus</i> , <i>Lonicera pallasi</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Myosotis palustris</i> , <i>Padus avium</i> , <i>Paeonia anomala</i> , <i>Faris quadrifolia</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i> , <i>Pleurospermum uralense</i> , <i>Poa palustris</i> , <i>Ranunculus propinquus</i> , <i>R. repens</i> , <i>Ribes hispidulum</i> , <i>R. nigrum</i> , <i>Salix dasyclados</i> , <i>Senecio nemorensis</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Stellaria bungeana</i> , <i>Tanacetum vulgare</i> , <i>Thalictrum minus</i> , <i>T. simplex</i> , <i>Trollius europaeus</i> , <i>Urtica sondenii</i> , <i>Valeriana wolgensis</i> , <i>Veronica longifolia</i> , <i>Vicia sepium</i> , <i>Viola biflora</i>	73,2±1,4	9,7±0,3	7,2±0,2	3,8±0,1	
5	<i>Achillea millefolium</i> , <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Amoria repens</i> , <i>Caltha palustris</i> , <i>Carex acuta</i> , <i>C. aquatilis</i> , <i>Cerastium holosteoides</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Dianthus superbus</i> , <i>Elymus mutabilis</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Equisetum arvense</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>F. rubra</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Hypericum maculatum</i> , <i>Leontodon autumnalis</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Ligularia sibirica</i> , <i>Oberna behen</i> , <i>Parnassia palustris</i> , <i>Petasites radiatus</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Plantago major</i> , <i>Poa alpina</i> , <i>P. pratensis</i> , <i>Prunella vulgaris</i> , <i>Ranunculus acris</i> , <i>R. polyanthemus</i> , <i>Rumex acetosella</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Stellaria palustris</i> , <i>Tanacetum bipinnatum</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Trifolium medium</i> , <i>T. pratense</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Viola tricolor</i> .	70,1±1,5	11,2±0,4	6,9±0,2	3 ± 0,1	

Примечание. Условные обозначения экологических факторов: Hd – увлажнение, Tr – богатство-засоление, Rc – кислотность, Lc – освещённость

баллы кислотности в шкалах Д.Н. Цыганова [9] варьируют от 4,1 до 4,5, что соответствует режиму сильнокислых и кислых почв, а также плеяды 4 и 5 со средними значениями показателя 6,9-7,2 балла (слабокислые почвы). Плеяда 3 занимает промежуточное положение.

Анализ отношения обозначившихся групп сопряжённых видов к фактору освещённости, параметры которого рассчитали в шкалах Д.Н. Цыганова [9], показал, что наиболее светлюбивые растения присутствуют в плеядах 1 и 5. Для видов, вошедших в состав плеяд 2 и 4, средние значения показателя достоверно выше, что позволяет рассматривать их как несколько более теневыносливые. Максимально теневыносливые виды отмечены в плеяде 3.

Таким образом, статистически подтверждено, что выделенные совокупности видов характеризуются разными экологическими потребностями, поэтому они могут в принципе рассматриваться как экологические группы.

С учётом того обстоятельства, что растения, прежде всего эдификаторы, в результате жизнедеятельности трансформируют условия

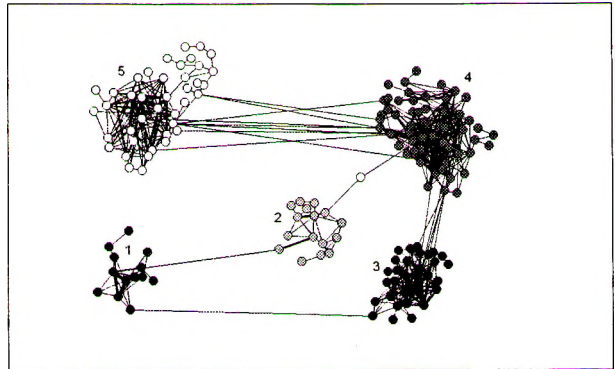


Рис. 1. Граф плеяд сопряжённых видов

среды обитания для себе подобных, при дальнейшей интерпретации плеяд проанализировали роль образующих их видов в формировании ценозов, относящихся к различным типам растительности. Для этого выполнили классификацию имеющегося массива геоботанических описаний по типам растительности (леса, кустарники, болота, луга, горные редколесья, горные тундры). С учётом того, что лесные сообщества в изученном регионе являются основным зональным типом растительного покрова и формируются в широком спектре экологических условий, их подразде-

Таблица 2
Значение *t*-критерия Стьюдента при сравнении средних значений экологических факторов для видов разных плеяд

№ плеяды	2	3	4	5
Увлажнение почв				
1	7,361	10,603	5,701	7,095
2		0,215	0,276	0,924
3			0,226	1,477
4				1,501
Общее богатство почв				
1	1,558	4,934	8,688	9,460
2		2,928	7,857	8,951
3			8,308	10,247
4				2,921
Кислотность почв				
1	0,812	2,679	7,190	6,528
2		2,113	7,300	6,622
3			7,0212	5,903
4				1,120
Освещённость				
1	2,830	6,981	3,275	0,964
2		4,906	0,995	3,347
3			4,917	10,777
4				4,697

Примечание: жирным шрифтом выделены значения *t*-критерия Стьюдента при уровне значимости $P < 0,05$

лили на группы водораздельных (включая склоновые) и долинных (включая приручейные) лесов. В отдельную группу выделили описания растительности нарушенных местообитаний (естественных и антропогенных). Для каждого из видов, вошедших в состав рассматриваемых плеяд, рассчитали величины коэффициента *IndVal* в перечисленных типах растительности. Анализ полученных результатов показал, что виды, входящие в состав плеяд, характеризуются значимой ценотической ролью во вполне определённых растительных сообществах (табл. 3).

По ценотической приуроченности абсолютное большинство видов плеяды 1 оказалось типичным для болот и в меньшей степени для заболоченных сосняков водоразделов. В плеяду 2 вошли виды, у которых значения коэффициента *IndVal* были наибольшими в горных редколесьях и тундрах. В плеяду 3 преимущественно сгруппировались виды, характерные для лесов. Самой многочисленной оказалась плеяда 4, которая объединила виды, обычные для растительных сообществ, формирующихся в пойменных ландшафтах (лугов, кустарников и лесов). Плеяда 5 включает виды, встречающиеся почти исключительно на лугах и антропогенно нарушенных территориях. Таким образом, полученные плеяды можно рассматривать как ценотические группы видов.

Учитывая, что виды выделенных совокупностей характеризуются разными требованиями к экологическим условиям, следуя

принципу тройной верности (виды верны друг другу, приурочены к определённым растительным сообществам и встречаются в сходных экологических условиях) их можно трактовать как эколого-ценотические группы. Условно их можно обозначить следующим образом: плеяда 1 – болотная ЭЦГ, 2 – ЭЦГ горных тундр и редколесий, 3 – лесная ЭЦГ, 4 – ЭЦГ долинных экотопов, плеяда 5 – ЭЦГ луговых и прибрежно-водных видов.

Сравнение состава выделенных нами плеяд и эколого-ценотических групп видов, сведения о которых имеются в литературе [1, 3], показало, что он в той или иной мере сходен. Так, основные «ядра» болотной, лесной и луговой плеяд совпадают с ЭЦГ, выделенными для северо-западных (совпало 85% от видового состава, рис. 2) и центральных (80%, рис. 3) районов России. Наибольший интерес, на наш взгляд, представляет плеяда, объединившая виды долинных местообитаний. Растения, вошедшие в неё, в других регионах Европейской России включены в широкий спектр ЭЦГ. При этом обращает на себя внимание тот факт, что большая их часть в центральном регионе отнесена к группам неморальных и нитрофильных видов. Такие результаты, по-видимому, объясняются тем, что виды указанных ЭЦГ являются требовательными к общему богатству почв, а в условиях Севера наиболее благоприятные условия для их существования формируются преимущественно в долинных местообитаниях, почвы которых характеризуются повышен-

Таблица 3

Усредненные величины коэффициента *IndVal* выделенных плеяд в разных типах растительности водораздельных и долинных экотопов

№ плеяды	Болога	Водораздел							Долина				
		Горные редколесья	Горные тундры	Гари, вырубки, ветровалы	Нарушенные территории	Сосняки	Березняки / осинники	Ельники / пихтарники	Березняки / осинники	Ельники / пихтарники	Кустарники	Пойменные луга	Бечевники
1	26,2	0,1	0,3	1,2	0,2	11,5	0,2	0,5	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2
2	0,7	18,3	15,9	1,2	0,2	1,4	0,3	0,3	0,5	0,3	0,1	0,1	0,1
3	0,4	4,5	1,2	4,2	0,3	2,0	7,8	10,2	4,5	11,7	0,3	0,1	0,1
4	0,1	0,1	0,0	0,4	0,7	0,0	0,7	0,1	9,0	4,7	12,7	5,0	1,3
5	0,4	0,0	0,2	0,0	5,9	0,0	0,1	0,0	0,4	0,0	1,0	7,4	7,8
<i>N</i>	84	35	101	22	36	47	77	174	46	121	46	157	81

Примечание. *N* – количество геоботанических описаний. Жирным шрифтом выделены наибольшие значения коэффициента *IndVal*

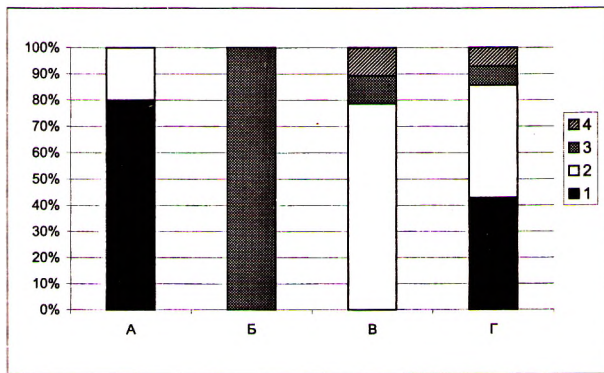


Рис. 2. Меры включения «свит» А.А. Ниценко в выделенные группы сопряжённых видов. 1 – Водно-болотные свиты, 2 – Луговые свиты, 3 – Лесные и опушечно-поляннне свиты, 4 – Сорно-рудеральные свиты; А – Болотная ЭЦГ, В – Лесная ЭЦГ, В – ЭЦГ луговых и прибрежно-водных видов, Г – ЭЦГ долинных экотопов.

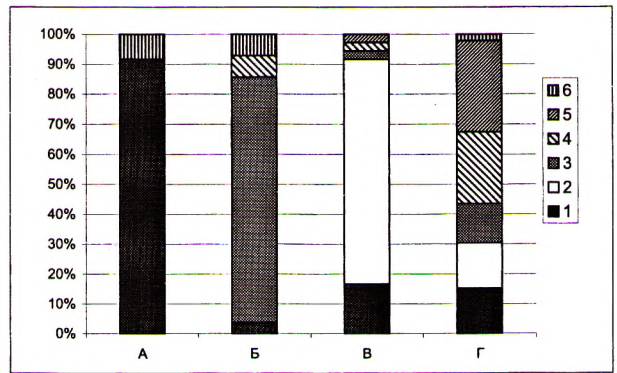


Рис. 3. Меры включения ЭЦГ для центральной России в выделенные группы сопряжённых видов. 1 – Водно-болотные, 2 – Луговые, 3 – Бореальные, 4 – Неморальные, 5 – Нитрофильные, 6 – Боровые виды; А – Болотная ЭЦГ, В – Лесная ЭЦГ, В – ЭЦГ луговых и прибрежно-водных видов, Г – ЭЦГ долинных экотопов.

ным содержанием биогенных элементов. Специфичной для изученного региона является также плеяда растений горных тундр и редколесий. Её обособление отражает характерные черты организации растительного покрова в горной ландшафтной зоне Северного и Приполярного Урала, связанные с высотной поясностью.

Заключение

Таким образом, в ходе проведённого исследования с применением методов теории графов и статистической обработки в растительном покрове бассейна верхнего и среднего течения Печоры выделено пять плеяд сопряжённых видов, которые с использованием экологических шкал и данных о ценотической роли видов в различных типах растительности могут быть интерпретированы как эколого-ценотические группы. Часть из них достаточно типична для северо-западных и центральных районов Европейской России, другие отражают специфику растительного покрова региона, располагающегося на границе двух частей света – Европы и Азии. Выделенные эколого-ценотические группы видов различны по объёму, проявляют определённую степень неоднородности по экологическим и ценотическим свойствам формирующих их видов. В связи с этим поставлена задача их более глубокого анализа.

Литература

1. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002-1013.
2. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1081-1092.
3. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004. 576 с.
4. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10-20.
5. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
6. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
7. Новаковский А.Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS». Сыктывкар, 2004. 28 с. (Научные доклады Коми НЦ УрО РАН. Сер. Автоматизация научных исследований. Вып. 27).
8. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.
9. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
10. Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs. 1997. V. 67. № 3. P. 345-366.