

имеется существенное различие по составу: островные отличаются преобладанием ромбовидных соцветий, а в ценопопуляциях доминируют пирамидальные (классическая форма метелок). Рассматривая ромбовидную форму как отклонение от нормальной структуры (Николаевская, 2000), можно предположить, что условия островной изоляции накладывают свой отпечаток на формирование соцветия, вызывая изменение нормы реакции, появление адаптивных сдвигов и способствуя накоплению структурных отклонений (Николаевская, Олимпиенко, 1980). В целом, изученные местные популяции растений хорошо приспособлены к окружающей среде и обладают высокой генетической пластичностью, в основе которой, возможно, лежат рекомбинации скрытой, не выражающейся фенотипически генетической изменчивости (Меттлер, Грегг, 1972).

ЛИТЕРАТУРА

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1982. С. 38–44.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., Наука. 1984. 424 с.

Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Сер. ботан. ВИНТИ. 1991. № 12. С. 51–175.

Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М., Мир. 1972. 323 с.

Николаевская Т.С. Изменчивость морфологических признаков соцветия в популяциях *Festuca pratensis* Huds. // Бот. журн., 2000. Т. 85. № 3. С. 50–58.

Николаевская Т.С., Олимпиенко Г.С. Изменчивость морфологических признаков соцветий овсяницы луговой // Селекционно-генетические исследования многолетних трав. Петрозаводск. 1980. С. 43–56.

Kusnetzova T.V. Angiosperm inflorescences and different types of their structural organisation // Flora. 1988. Vol. 181. № 1 -2. P. 1–17.

Vegetti A.C., Pensiero J.F. Inflorescence typology in *Setaria poiretiana* (Schultes) Kunth (Poaceae: Paniceae). Beitr. Biol. Pflanzen. 1990. Bd. 65. Hf. 2. P. 313–318.

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВИДОВ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ЛАНДШАФТОВ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ПЕЧОРЫ

Новаковский А. Б., Дегтева С. В.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия.
novakovsky@ib.komisc.ru, degteva@ib.komisc.ru

В науке о растительности на протяжении последних десятилетий сохраняется устойчивый интерес исследователей к изучению сопряженной

встречаемости видов и выделению их эколого-ценотических групп (ЭЦГ). К настоящему времени достаточно детально разработана типизация ЭЦГ для северо-западных и центральных областей европейской России (Ниценко, 1969; Зозулин, 1973; Восточно-европейские леса, 2004). Однако подобные системы не могут рассматриваться в качестве универсальных, 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 выделения ЭЦГ сосудистых растений на территории европейского северо-востока России, в бассейне реки Печора, где проходят границы распространения многих видов растений и ярко выражена высотная поясность растительного покрова – от предгорных лесов до горных тундр. Все это обуславливает большое разнообразие флоры и растительности данного региона.

Для реализации поставленной цели перед нами стояли следующие задачи: выделить группы сопряженных видов; сравнить их экологические характеристики и определить приуроченность к разным типам растительных сообществ; сопоставить полученные результаты с ЭЦГ, известными для других регионов.

Материалом для анализа служил массив из 1083 геоботанических описаний, выполненных с 1987 по 2006 гг. специалистами отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН С.В. Дегтевой, а также В.А.Мартыненко, С.Н.Плюсниным, Ю.А. Дубровским с использованием стандартных методов в равнинных, предгорных и горных ландшафтах верхнего и среднего течения р. Печора и ее притоков. Большая часть рассматриваемой территории относится к Урало-Западно-сибирской провинции Евразийской хвойно-лесной области; темнохвойные и смешанные лиственно-темнохвойные леса равнинной ландшафтной зоны входят в состав Североевропейской провинции. Основные типы растительности – леса равнинных пространств, предгорий и склонов Уральских гор, сформированные преимущественно видами сибирской полидоминантной тайги – прежде всего *Picea obovata*, и в меньшей степени *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, а также болота и горные тундры.

Список сосудистых растений, зарегистрированных в массиве геоботанических описаний, включал 585 видов. В дальнейшем из валовой таблицы для дальнейшего анализа отобрали виды встретившиеся, как минимум, в 20 геоботанических описаниях. Для них построили матрицу значений коэффициента сопряженности, рассчитанного по методу Бравэ. При этом все значения, статистически недостоверно отличающиеся от 0, считали нулем и в дальнейшем не рассматривали. На основе полученной

матрицы построили граф, вершинам которого соответствовали рассматриваемые виды (230), а ребрам – рассчитанные значения коэффициента (более 10000). После этого на графе выделили группы совместно встречающихся видов. При этом исходили из того, что виды внутри группы должны быть положительно сопряжены и между ними не должно быть ни одной отрицательной связи. Для автоматизации расчетов величин коэффициента сопряженности, визуального отображения полученной матрицы в виде графа и выделения плеяд сопряженных видов использовался модуль «GRAPHS», разработанный в Институте биологии Коми НЦ.

Всего было выявлено пять положительно сопряженных групп (рис.), в которые вошли 156 видов, причем размеры плеяд значительно различались (от 13 до 55 видов).

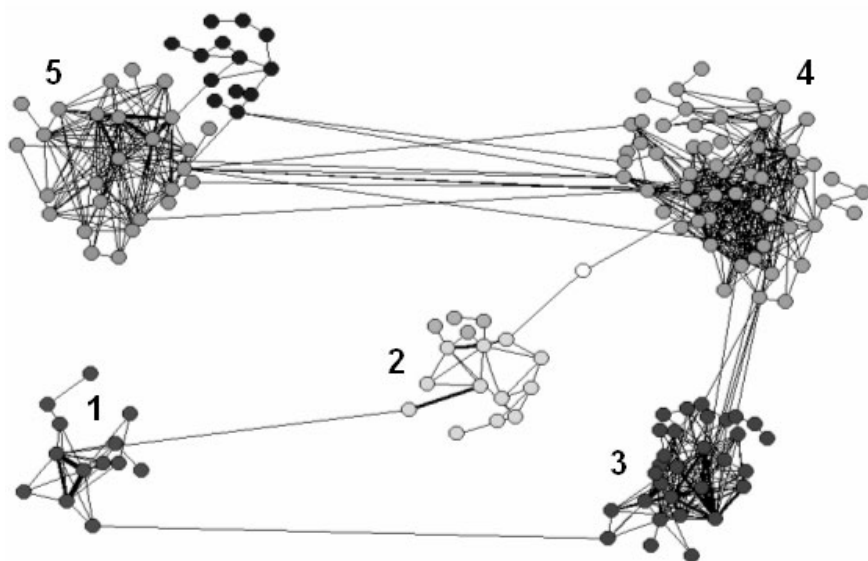


Рис. Выделенные плеяды сопряженных видов

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 (Экологическая оценка..., 1956; Цыганов, 1983), отражающих потребности видов в увлажнении, общем богатстве, кислотности почв и освещенности. С использованием *t*-критерия Стьюдента было показано, что выделенные со-

вокупности видов в большинстве случаев демонстрируют неодинаковое отношение к условиям среды. Это позволило нам рассматривать их как экологические группы.

С учетом того, что в местообитаниях с разными экологическими условиями формируются разные по составу и структуре растительные сообщества, была проанализирована роль видов разных плеяд в формировании ценозов, относящихся к разным типам растительности. Для этого выполнили классификацию геоботанических описаний по типам растительности (болота, леса, кустарники, луга, горные редколесья, горные тундры). Поскольку лесные сообщества в изученном регионе являются основным зональным типом растительного покрова и формируются в широком спектре экологических условий, их подразделили на водораздельные (включая склоновые) и долинные (включая приручейные). В отдельную группу выделили описания антропогенно нарушенных местообитаний, вырубок и ветровалов. Для каждого из видов, вошедших в состав рассматриваемых плеяд, определили его индикаторное значение по коэффициенту *IndVal* (Dufrière M., Legendre P., 1997). Анализ полученных результатов показал, что виды, входящие в состав плеяд, характеризуются значимой ценотической ролью во вполне определенных растительных сообществах.

Так, по ценотической приуроченности абсолютное большинство видов плеяды 1 оказалось типичным для болот. В плеяду 2 вошли виды, у которых значения коэффициента *IndVal* оказались 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). При этом достаточно отчетливо обособившаяся плеяда 5 включает виды, встречающиеся почти исключительно на лугах и бечевниках, а также на 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 определенным растительным сообществам и встречаются в сходных экологических условиях) их можно трактовать как эколого-ценотические группы. Приведем краткую характеристику ЭЦГ.

Плеяда 1 – группа болотных видов: *Oxycoccus palustris*, *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex pauciflora*, *C. limosa*, *C. rostrata*.

Плеяда 2 – растения горных тундр и редколесий: *Betula tortuosa*, *Juniperus sibirica*, *Larix sibirica*, *Hieracium alpinum*, и др.

Плеяда 3 – лесные виды: *Picea obovata*, *Betula pubescens*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Abies sibirica*, *Oxalis acetosella* и др.

Плеяда № 4 – виды долинных экотопов. Эта, самая большая по численности группа, по ценотической приуроченности видов неоднородна. Так, некоторые ее предшественники показали высокие индикаторные значения на лугах *Lathyrus pratensis*, *Alopecurus pratensis*, другие – в кустарниках *Urtica sondenii*, *Salix dasyclados*, третьи – в долинных лесах – березняках *Thalictrum minus*, *Crepis sibirica* или ельниках *Ranunculus propinquus*.

Плеяда № 5 определена нами как луговая. Растения, вошедшие в ее состав, показывают максимальные индикаторные значения в сообществах травянистых многолетников. В первую очередь это луговые сообщества, в которых чаще всего встречаются такие виды как: *Achillea millefolium*, *Poa pratensis*, и др. Кроме того, часть видов продемонстрировала высокое индикаторное значение для фитоценозов, сформировавшихся на бечевниках и в прибрежной зоне водотоков: *Caltha palustris*, *Petasites radiatus*, *Carex acuta*, *C. aquatilis* и др.

Сравнение полученных плеяд с эколого-ценотическими группами видов, сведения о которых имеются в литературе (Ниценко, 1969; Восточно-Европейские леса, 2004) показало, что основные «ядра» выделенных нами болотной, лесной и луговой плеяд совпадают с ЭЦГ выделенными для северо-западных и центральных районов России. Наибольший интерес представляет плеяда видов долинных местообитаний. Виды, вошедшие в ее состав, в других регионах России включены в состав разных ЭЦГ, объединяющих преимущественно неморальные и нитрофильные растения. Такие результаты, по видимому, объясняются тем, что они являются требовательными к богатству почв, а в условиях Севера именно долинное местообитание характеризуется повышенным содержанием в почвах биогенных элементов. Плеяда растений горных тундр и редколесий также является специфичной для изученного региона. Ее обособление отражает характерные черты организации растительного покрова в горной ландшафтной зоне Северного и Приполярного Урала (высотную поясность).

Таким образом, в ходе проведенного исследования методами теории графов и статистической обработки в растительных сообществах бассейна Верхней и Средней Печоры выделено пять плеяд сопряженных видов, которые с использованием экологических шкал и данных о ценотической роли видов в различных типах растительности могут быть интерпретированы как эколого-ценотические группы.

Выделенные ЭЦГ не являются полностью однородными внутри себя по экологическим потребностям и ценотической приуроченности видов, что дает нам основания для их дальнейшей дифференциации.

ЛИТЕРАТУРА

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность // Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004. Т. 1. 576 с.

Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. Журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1081–1092.

Ниценко А.А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 1. С. 3–13.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков и др. М., 1956. 472 с.

Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs: 1997. Vol. 67. № 3. P. 345–366.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА В ГОЛОЦЕНЕ

Носова М. Б.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва, Россия.
mashanosova@mail.ru

Центрально-Лесной государственный биосферный природный заповедник (далее – ЦЛГЗ) расположен на территории Нелидовского, Андреапольского и Селижаровского административных районов Тверской области, на водоразделе трех великих рек русской равнины: Волги, Западной Двины и Днепра – на юго-западе Валдайской возвышенности (56°26'–56°31' с.ш. и 32°29'–33°29' в.д.). Особенности местоположения и природные условия заболоченного водораздела привели к формированию своеобразного природного резервата, где, в отличие от земель, лежащих в пределах крупных речных долин, антропогенное воздействие на природу не было столь интенсивным.

Исследования истории растительности ЦЛГЗ проводились более полувека назад Н.Н. Соколовым (1947, 1949), и Н.И. Пьявченко (1953, 1955), носили палеогеографический характер и включали лишь древесную часть спорово-пыльцевых спектров. Таким образом, с 50-х годов XX в. соответствующих современному уровню палеоботанических исследований на территории ЦЛГЗ не проводилось.

Основным методом исследования истории растительности был спорово-пыльцевой анализ, подкрепленный данными ботанического анализа торфа, радиоуглеродного анализа, а также сведениями из гуманитарных источников. Всего исследовано 252 образца торфа и сапропеля из 6 сква-