

## Группы сопряженных видов в растительном покрове ландшафтов бассейна верхнего и среднего течения реки Печоры как индикаторы экотопических и фитоценологических условий

С. В. ДЕГТЕВА, А. Б. НОВАКОВСКИЙ

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН  
167928, Россия, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28  
E-mail: degteva@ib.komisc.ru; novakovsky@ib.komisc.ru*

### АННОТАЦИЯ

На основании анализа межвидовых сопряженностей и использования теории графов в растительном покрове ландшафтов верхнего и среднего течения р. Печоры выделено семь групп видов сосудистых растений. С помощью экологических шкал Г. Элленберга и коэффициента участия В. С. Ипатова показано, что они занимают разное положение в экологическом пространстве и характеризуются четко выраженной ценологической ролью во вполне определенных растительных сообществах. Плеяды сопряженных видов, большинство из которых интерпретированы как эколого-ценологические группы видов, могут использоваться в качестве индикаторов эко- и биотопических условий.

**Ключевые слова:** растительный покров, эколого-ценологические группы, экологические шкалы, сосудистые растения, бассейн р. Печоры.

В отечественной науке о растительности в последние десятилетия активно развиваются представления об эколого-ценологических группах (ЭЦГ) видов. Под ЭЦГ понимают группу сопряженных видов, встречающихся в одинаковых растительных сообществах и имеющих сходную экологическую приуроченность [1, 2]. Подобные устойчивые сочетания видов хорошо индицируют условия среды, поэтому их используют при классификации растительности не только последователи школы Ж. Браун-Бланке, но и геоботаники, применяющие при типизации фитоценозов эколого-фитоценологический подход. В геоботанической литературе немало работ, в которых предлагаются системы ЭЦГ растений как для крупных территорий [2–5], так и для отдельных типов растительности [6–11]. Однако они

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 по-прежнему остается актуальным.

Цель наших исследований – выделить ЭЦГ сосудистых растений в растительном покрове территории бассейна верхнего и среднего течения крупнейшей реки Европейского Севера России – Печоры. Основные зоны, на которые здесь подразделяются ландшафты, – равнинная, предгорная (увалистая) и горная, – контрастны по геоморфологическому строению, климатическим и гидрологическим условиям, рельефу и, как следствие, характеризуются разнообразной растительностью и почвами. Положение данного региона на границе Европы и Азии обуславливает специфику флоры, в которой ве-

Дегтева Светлана Владимировна  
Новиковский Александр Борисович

лика доля сибирских видов. Здесь проходят границы распространения и пересекаются ареалы многих видов растений. Логично предположить, что эти особенности будут накладывать отпечаток на состав ЭЦГ.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Анализ литературы показывает, что существует несколько основных подходов выделения ЭЦГ растений: экспертный – группы видов исследователи определяют на основе личного опыта [3, 4, 9]; классификационный – в процессе классификации растительности выделяют совокупности дифференцирующих видов, которые, по сути, являются эколого-ценотическими группами [6, 7]; на основе метода межвидовых сопряженностей [10, 11]. В своей работе мы избрали последний подход, но при этом полученные результаты прошли экспертную оценку.

Для анализа выбран массив, включающий порядка 1300 геоботанических описаний, выполненных по стандартной методике специалистами Института биологии Коми НЦ УрО РАН в период с 1987 по 2007 г. в ландшафтах Печорской низменности, предгорий и гор Северного и Приполярного Урала. Модельная территория располагается в бассейнах верхнего и среднего течения р. Печоры и ее притоков первого порядка: Унья, Илыч, Велью, Малый Паток, Большая Сыня. Большая ее часть, согласно геоботаническому районированию, входит в состав Урало-Западно-сибирской провинции Евразийской хвойно-лесной области; темнохвойные и смешанные лиственно-темнохвойные леса равнинной ландшафтной зоны относятся к Североевропейской провинции [12]. Облик основных ландшафтов как равнинных пространств, предгорий, так и склонов Уральских гор определяют хвойные леса. Древостои образуют преимущественно виды, типичные для сибирской полидоминантной тайги, прежде всего *Picea obovata*, и в меньшей степени *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*. Сосновые леса занимают в лесном покрове подчиненное положение, приурочены преимущественно к флювиогляциальной равнине и боровым террасам р. Печоры, характерны также болота, а в горах – тундры. Сообщества травяни-

стых многолетников и заросли кустарников играют подчиненную роль в формировании растительного покрова, приурочены к долинам рек и подгольцовому поясу гор. В этих же местообитаниях встречаются первичные лиственные леса, сформированные *Betula pubescens*. В анализируемой выборке представлены описания всех типов растительности, распространенные на исследованной территории.

Выделение групп сопряженных видов проходило в два этапа. Первоначально выполнили расчет коэффициента сопряженности Бравэ [1, 13, 14]. В литературе [1, 14] имеются рекомендации при расчете сопряженностей отбрасывать виды, встретившиеся более чем в 70–80 % и менее чем в 10–20 % описаний. В нашем случае из-за широкого диапазона рассматриваемых экологических условий и большого спектра растительных сообществ в выборке не было ни одного вида, показавшего встречаемость выше 70 %. С другой стороны, большой объем материала позволил без потери статистической достоверности результатов расширить список анализируемых видов за счет имеющих встречаемость ниже, чем общепринятый минимальный порог. Всего в обработку включено 245 видов, зарегистрированных более 20 раз (встречаемость 1,5 %). На основании рассчитанных коэффициентов сопряженности построили граф, вершины которого соответствовали рассматриваемым видам, а ребра – значениям коэффициента сопряженности. После этого на графе выделили группы взаимно сопряженных видов и подсчитали число их связей. Виды, имеющие связи преимущественно с таксонами, вошедшими в состав этой же группы, рассматривали как ее ядро, а те, которые имели большое количество связей с видами из разных групп, – как переходные [10]. Для автоматизации всех расчетов, визуального отображения полученной матрицы сопряженностей в виде графа и выделения плеяд сопряженных видов использован оригинальный модуль “GRAPHS” [15].

С целью определения ценотической приуроченности выделенных совокупностей видов проведена классификация имеющегося массива геоботанических описаний по типам

растительности (леса, кустарники, болота, луга, горные редколесья, горные тундры). Поскольку леса являются основным зональным типом растительности, их подразделили на группы формаций: темнохвойную (ельники и пихтарники), светлохвойную (сосняки) и лиственную (березняки и осинники). По типу местообитаний сообщества каждой группы формаций в свою очередь разбили на водораздельные (включая склоновые), особо выделив среди них заболоченные, и долинные (включая приручейные). В особые группы выделены описания фитоценозов нарушенных территорий (вырубки, гари, ветровалы и антропогенно-трансформированные участки), выходов горных пород (скалы, останцы выветривания), водоемов и водотоков. Далее во всех выделенных совокупностях описаний для каждой плеяды сопряженных видов подсчитан коэффициент участия (КУ), предложенный В. С. Ипатовым [16]. Значения этого коэффициента, которые могут варьировать от 0 до 1, определяют на основе данных о встречаемости и удельном обилии вида или их группы в выборке описаний.

Для определения положения видов, формирующих плеяды, в осях экологических факторов (увлажнение, богатство почв азотом, кислотность, освещенность) использованы экологические шкалы Г. Элленберга [17]. Для видов, не представленных в шкалах, экологические характеристики определяли расчетным путем. Сначала по определенному экологическому параметру вычисляли статус каждого описания, содержащего интересующий нас вид, с использованием формулы

$$ST_k = \frac{\sum_{i=1}^N Sp_i \cdot B_{ik}}{\sum_{i=1}^N B_{ik}},$$

где  $ST_k$  – статус  $k$ -го описания,  $Sp_i$  – значение соответствующего экологического параметра  $i$ -го вида,  $B_{ik}$  – балл обилия  $i$ -го вида в  $k$ -м описании,  $N$  – число видов в описании [18, 19].

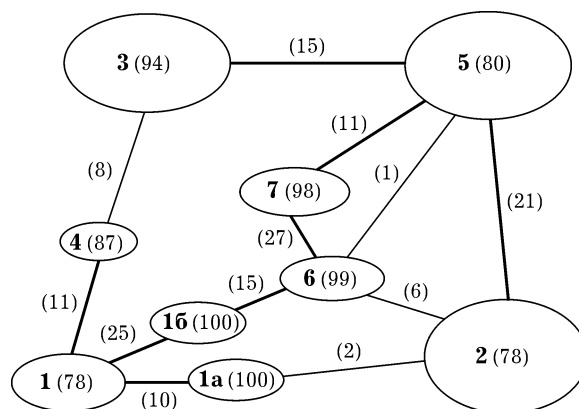
Затем рассчитывали среднее арифметическое статусов описаний, содержащих данный вид. Эту величину принимали за искомое значение экологического параметра для вида.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При обработке материала на графе выявлено семь отчетливо обособившихся ядер и две небольшие переходные группы, которые в совокупности включали 173 вида (см рисунок).

Расчет значений коэффициента участия показал, что сопряженные виды, входящие в состав ядер, выделенных с использованием теории графов, характеризуются отчетливо выраженной приуроченностью к определенным растительным сообществам (табл. 1). Одновременно они отличаются определенными экологическими потребностями, о чем свидетельствуют данные косвенной оценки, полученные с применением шкал Г. Элленберга [17] (табл. 2). С учетом этого логично заключить, что выделенные методом сопряженностей плеяды видов по своей сущности являются эколого-ценотическими группами. Рассмотрим их более детально.

**Плеяду № 1** мы рассматриваем как **болотную ЭЦГ**. Она объединяет виды наиболее сырых и бедных местообитаний: *Andromeda polifolia*, *Carex limosa*, *C. pauciflora*, *C. paupercula*, *C. rostrata*, *Chamaedaphne calyculata*, *Epilobium palustre*, *Eriophorum polystachyon*, *E. russeolum*, *E. vaginatum*, *Ligularia sibirica*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxycoccus palustris*, *Parnassia palustris*, *Rubus chamaemorus*. По отношению к фактору общего богатства почв виды, форми-



Обобщенный граф плеяд сопряженных видов. 1–7 – номера плеяд, 1a, 1b – переходные группы видов. Числа в скобках – доля (%) положительных связей, статистически достоверных на уровне 0,05

Плеяда (ЭЦГ)	Болота	Гари, вырубки, ветровалы	Сообщест- ва антро- погенно- нарушен- ной тер- ритории	Сосняки водораз- дельные незаболо- ченные	Ельники/ пихтарни- ки водо- раздель- ные неза- болоченные	Березня- ки/осин- ники во- дораздель- ные неза- болоченные	Сосняки водораз- дельные заболо- ченные	Число
								102
1. Болотная	<b>6,1</b>	–	–	–	–	–	<b>7,5</b>	
1а. Лесоболотная	0,6	3,9	2,1	<b>42,1</b>	–	1,0	<b>62,0</b>	
2. Таежно-лесная	0,7	<b>5,8</b>	–	4,3	<b>12,4</b>	<b>10,7</b>	3,5	
3. Долинная луговая	–	–	<b>1,6</b>	–	–	–	–	
4. Прибрежноводно-болотная	1,1	–	–	–	–	–	–	
5. Долинная:								
лесолуговая	–	–	–	–	–	–	–	
лугово-лесная	–	–	–	–	–	–	–	
лесная	–	–	–	–	–	–	–	
6. Горно-тундровая	–	–	–	0,9	–	–	0,7	
1б. Тундрово-болотная	<b>10,1</b>	3,5	–	2,5	–	0,8	<b>11,8</b>	
7. Горно-луговая	–	–	–	–	–	–	–	

П р и м е ч а н и е. Прочерк – значение коэффициента участия менее 0,5 %.

рующие данную ЭЦГ, неоднородны (см. табл. 2), поэтому она может быть разбита на подгруппы. Наиболее многочисленны виды олиготрофной подгруппы: *Andromeda polifolia*, *Carex limosa*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum russeolum*, *Oxycoccus palustris* и др. Из видов мезотрофной подгруппы в ядре болотной ЭЦГ оказалось лишь два вида: *Carex rostrata* и *Menyanthes trifoliata*. В качестве переходной можно рассматривать мезоевтрофную подгруппу, виды которой типичны для болот ключевого питания (*Ligularia sibirica*, *Parnassia palustris*, *Trisetum sibiricum*). Данные подгруппы хорошо совпадают с ЭЦГ, эмпирически выделенными О. Л. Кузнецовым [9] для болот Карелии, и болотными свитами А. А. Ниценко [3].

К рассматриваемой плеяде тяготеют еще два вида – *Pinus sylvestris* и *Ledum palustre*. Однако они не входят в ее ядро, поскольку имеют заметное число связей с видами, характерными для лесов. *Pinus sylvestris* формирует древесный ярус как в местообитаниях с избыточным увлажнением застойного

характера – на болотах и в заболоченных лесах сфагновой группы типов, так и в экотопах с очень сухими и бедными песчаными почвами, приуроченных к борovým террасам рек. Багульник болотный встречается преимущественно на болотах и в сфагновых сосняках, но в подзоне северной тайги обычен в незаболоченных водораздельных лесах. Данные олиготрофные виды отнесены нами к лесоболотной ЭЦГ.

Ядро плеяды № 2, которую мы идентифицируем как таежно-лесную ЭЦГ, составляют самые теневыносливые виды бедных почв (см. табл. 2). Это растения, наиболее типичные для сообществ темнохвойной тайги и в меньшей степени – производных лиственных лесов: *Abies sibirica*, *Atrage sibirica*, *Avenella flexuosa*, *Betula pubescens*, *Carex globularis*, *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*, *Equisetum sylvaticum*, *Fragaria vesca*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Hieracium altipes*, *Juniperus communis*, *Linnaea borealis*, *Lonicera pallasii*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum*

Т а б л и ц а 1

ные величины коэффициента участия (КУ) для выделенных плеяд (ЭЦГ) в разных типах растительности, %

Растительность											
Ельники/ пихтар- ники заболоч- енные	Берез- няки заболоч- енные	Ельни- ки/пих- тарники долин- ные	Берез- няки/ осинни- ки до- линные	Поймен- ные кус- тарники (ивняки)	Пой- менные луга	Сооб- щества бечев- ников	Горные редколе- ся	Горные тундры	Горные кустар- ники	Гор- ные луга	Сообще- ства скал и гольцов
описаний											
48	14	127	54	45	147	75	97	138	33	35	18
2,2	1,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,6	1,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>11,2</b>	<b>7,0</b>	<b>10,7</b>	<b>7,0</b>	-	-	-	4,1	2,1	1,7	2,2	0,8
-	-	-	-	-	<b>1,6</b>	0,7	-	-	-	-	-
-	1,2	-	-	1,1	-	<b>7,2</b>	-	-	-	-	-
-	-	-	1,6	<b>6,6</b>	2,0	0,7	-	-	-	-	-
-	-	4,3	<b>9,9</b>	<b>7,3</b>	3,6	0,9	-	-	1,3	2,7	-
-	-	<b>3,1</b>	<b>3,2</b>	2,1	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	<b>9,2</b>	<b>7,0</b>	<b>4,3</b>	<b>5,8</b>	-
1,1	-	-	-	-	-	-	<b>4,3</b>	<b>5,7</b>	<b>9,5</b>	1,1	-
-	-	0,8	-	-	-	0,7	1,2	-	0,9	<b>6,9</b>	-

Т а б л и ц а 2

Средние значения и стандартная ошибка средней баллов экологических факторов в шкалах Элленберга для выделенных ЭЦГ

Плеяда (ЭЦГ)	Число видов в плеяде (ЭЦГ)	Шкала			
		F	N	R	L
1. Болотная	15	8,7 ± 0,18	2,1 ± 0,25	2,8 ± 0,28	7,9 ± 0,23
1а. Лесоболотная	2	8,0 ± 1,00	2,1 ± 0,10	2,4 ± 0,35	6,5 ± 0,50
2. Таежно-лесная	35	5,9 ± 0,17	3,4 ± 0,19	3,8 ± 0,21	5,1 ± 0,26
3. Долинная луговая	31	5,4 ± 0,20	4,1 ± 0,29	5,6 ± 0,22	7,0 ± 0,14
4. Прибрежноводно-болотная	5	8,6 ± 0,36	4,2 ± 0,49	5,5 ± 0,49	7,2 ± 0,49
5. Долинная:					
лесолуговая	26	6,8 ± 0,30	5,4 ± 0,32	6,1 ± 0,22	6,4 ± 0,14
лугово-лесная	10	6,8 ± 0,28	4,1 ± 0,55	5,8 ± 0,33	6,5 ± 0,34
лесная	16	6,3 ± 0,22	4,7 ± 0,35	5,6 ± 0,37	5,1 ± 0,26
6. Горно-тундровая	13	6,2 ± 0,42	2,3 ± 0,21	3,1 ± 0,21	7,2 ± 0,25
16. Тундрово-болотная	3	7,2 ± 1,27	2,4 ± 0,37	2,5 ± 0,76	7,7 ± 0,33
7. Горно-луговая	17	6,3 ± 0,14	4,0 ± 0,32	4,7 ± 0,33	6,7 ± 0,22

П р и м е ч а н и е. Шкалы: F – увлажнение, N – богатство почвы азотом, R – кислотность, L – освещенность.

*pratense*, *Melica nutans*, *Orthilia secunda*, *Oxalis acetosella*, *Paeonia anomala*, *Phegopteris connectilis*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Rosa acicularis*, *Rubus arcticus*, *R. idaeus*, *R. saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Sorbus sibirica*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. Среди них можно отметить эдификаторы (*Abies sibirica*, *Betula pubescens*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*) и доминанты (*Carex globularis*, *Dryopteris expansa*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и др.). Большинство представителей таежно-лесной ЭЦГ не проявляют больших требований к обеспеченности почв минеральным азотом и мирятся с их высокой кислотностью. Исключение составляют *Diplazium sibiricum*, *Fragaria vesca*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, которые более характерны для лесов подзоны южной тайги, а в районе исследований могут рассматриваться как индикаторы экотопов с почвами, относительно богатыми соединениями азота. Ряд видов, прежде всего *Carex globularis* и *Equisetum sylvaticum*, маркируют лесные сообщества, формирующиеся на бедных кислых почвах в условиях повышенного увлажнения, сопровождающегося ухудшением аэрации.

В целом сочетание видов, вошедших в данную плеяду, весьма устойчиво. Г. М. Зозулин [4] определял его как таежную историческую свиту растительности, А. А. Ниценко [3] – как свиту ели. Установлено, что 67 % видов ядра плеяды № 2 в системе, предложенной для Центральной России [2], могут быть отнесены к бореальной ЭЦГ.

**Плеяда № 3** включает наиболее светолюбивые виды, обычные для пойменных лугов, формирующихся в экотопах с почвами, довольно богатыми органическими соединениями: *Achillea millefolium*, *Agrostis tenuis*, *Amoria repens*, *Cerastium holosteoides*, *Deschampsia cespitosa*, *Elytrigia repens*, *Equisetum arvense*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Geranium pratense*, *Hypericum maculatum*, *Leontodon autumnalis*, *Leucanthemum vulgare*, *Omalotheca sylvatica*, *Phleum pratense*, *Plantago major*, *Poa alpina*, *P. pratensis*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acris*, *Rhinanthus serotinus*, *Rumex acetosella*, *R. thyrsoiflorus*, *Stellaria palustris*, *Taraxacum officinale*, *Thalictrum simplex*, *Trifolium medium*, *T. pratense*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia cracca*, *Viola*

*tricolor*. Мы рассматриваем ее в качестве **долинной луговой ЭЦГ**. Присутствие в составе растительных сообществ некоторых видов данной плеяды (*Festuca pratensis*, *Geranium pratense*, *Poa alpina*, *Taraxacum officinale*) может рассматриваться как косвенное свидетельство богатства почв минеральными формами азота. Большинство видов рассматриваемой ЭЦГ – типичные мезофиты. Индикаторами экотопов с более сухими почвами выступают такие ее представители, как *Achillea millefolium*, *Festuca rubra*, *Leucanthemum vulgare*, *Rumex acetosella*, *R. thyrsoiflorus*, более увлажненными – *Deschampsia cespitosa*, *Stellaria palustris*. Состав данной группы сопряженных видов более чем на 70 % совпадает с составом лугово-степной ЭЦГ, выделенной для центральных районов Европейской России [2].

**Плеяда № 4** также состоит из светолюбивых видов, но ее представители (*Caltha palustris*, *Carex aquatilis*, *Galium palustre*, *Juncus filiformis*, *Petasites radiatus*) в отличие от луговых мезофитов, составляющих ядро плеяды № 3, обитают в прирусловой части поймы в условиях повышенного увлажнения, поэтому мы выделяем ее как особую **прибрежно-водно-болотную ЭЦГ**. По составу ядро этой группы во многом сходно с прибрежно-водной группой водно-болотной ЭЦГ, выделяемой для Центральной России [2], и лугово-болотной свитой в понимании А. А. Ниценко [3].

Самой многочисленной оказалась **плеяда № 5**, объединяющая в своем составе виды, приуроченные к долинным экотопам. Они формируют сообщества, относящиеся к разным типам растительности и составляющие разные этапы первичных сукцессий растительности на аллювиальных наносах речных долин. Анализ имеющегося в нашем распоряжении геоботанического материала позволяет заключить, что на начальных стадиях сукцессионных смен в долинах Печоры и ее притоков формируются открытые группировки, а затем фитоценозы травянистых многолетников. В их составе определяющую роль первоначально играют виды прибрежно-водно-болотной, а по мере постепенного формирования пойменной террасы – и луговой долинной ЭЦГ. Без регулярного использования (сенокосение, выпас) луга начинают постепенно зарастать кустарниками, прежде всего видами рода ива (*Salix dasyclados*, *S. vi-*

*minalis*), либо лиственными деревьями (чаще всего *Betula pubescens*), кроны которых постепенно смыкаются. Возможен и иной ход смен растительности, когда на свежем аллювии (преимущественно песчаном) развиваются ивняки, под пологом которых по мере его изреживания формируется хорошо развитый травостой. В результате этих разнонаправленных процессов в долинах рек бассейна Печоры в верхнем и среднем течении обычны древовидные ивняки и березовые леса так называемого “паркового” облика, в которых куртины древесных растений чередуются со значительными по площади луговыми полянами. При дальнейшем изменении режима поемности их постепенно замещают таежные сообщества с доминированием *Picea obovata* и *Abies sibirica*.

Одним из ведущих экологических факторов, определяющих состав фитоценозов, при таких сменах растительности является освещенность. Анализ экологических потребностей видов показал, что таксоны, вошедшие в рассматриваемую плеяду, образуют группы, отражающие градиент изменения светового режима (см. табл. 2). Кроме того, с использованием коэффициента участия выявили, что сопряженные виды плеяды № 5 играют неодинаковую ценотическую роль в разных типах растительности речных долин (см. табл. 1). Эти данные позволили нам подразделить данную плеяду на три ЭЦГ.

Виды, которые мы включаем в состав **долинной лесолуговой ЭЦГ** (*Alopecurus pratensis*, *Angelica archangelica*, *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Bromopsis inermis*, *Carex cespitosa*, *Geum rivale*, *Heracleum sibiricum*, *Hylotelephium triphyllum*, *Lactuca sibirica*, *Lamium album*, *Lathyrus pratensis*, *Myosotis palustris*, *Padus avium*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*, *Ranunculus repens*, *Ribes nigrum*, *Salix dasyclados*, *Senecio nemorensis*, *Tanacetum vulgare*, *Thalictrum minus*, *Urtica sondenii*, *Veronica longifolia*, *Vicia sepium*, *Viola palustris*), судя по значениям баллов освещенности (см. табл. 2), способны переносить затенение в большей степени, чем таксоны, вошедшие в луговую долинную ЭЦГ. Для них максимальные значения коэффициента участия зарегистрированы в фитоценозах не только пойменных лугов, но и кустарников. Часть видов может рассматриваться в качестве инди-

каторов повышенного увлажнения эконопов (*Carex cespitosa*, *Geum rivale*, *Myosotis palustris*, *Poa palustris*, *Ranunculus repens*, *Ribes nigrum*, *Veronica chamaedrys*, *Viola epipsila*), присутствие других (*Alopecurus pratensis*, *Angelica archangelica*, *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Lamium album*) свидетельствует о хорошей обеспеченности почв азотом.

Виды **долинной лугово-лесной ЭЦГ** (*Angelica sylvestris*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*, *Equisetum pratense*, *Filipendula ulmaria*, *Galium boreale*, *Geranium albiflorum*, *G. sylvaticum*, *Pleurospermum uralense*, *Trollius euro-raeus*) характерны не только для лугов и ивняков, но и для сообществ с менее благоприятным световым режимом. Нередко виды данной группы демонстрируют высокие значения коэффициента участия в фитоценозах пойменных березняков. Так же, как и представители **долинной лесолуговой ЭЦГ**, они относятся к числу полусветовых растений.

**ЭЦГ долинных лесов** объединяет самые теневыносливые виды (*Aconitum septentrionale*, *Actaea erythrocarpa*, *Adoxa moschatellina*, *Cacalia hastata*, *Cardamine macrophylla*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludosa*, *Lathyrus vernus*, *Melampyrum sylvaticum*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Ribes hispidulum*, *Saxifraga aestivalis*, *Spiraea media*, *Stellaria bungeana*, *Valeriana wolgensis*), наиболее типичные для фитоценозов темнохвойных и лиственных лесных формаций, формирующихся на аллювиальных наносах. В других сообществах, представляющих рассматриваемый динамический ряд, их присутствие заметно меньше. Среди представителей данной группы выделяются виды, характерные для местообитаний с повышенным увлажнением проточного характера: *Aconitum septentrionale*, *Cardamine macrophylla*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludosa*, *Saxifraga aestivalis*, *Valeriana wolgensis*.

Многие виды, характерные для экологическо-ценотических групп долинных местообитаний, А. А. Ниценко [3] включал в нитрофильную (*Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludosa*, *Cirsium oleraceum* и др.), полунеморальную и неморальную (*Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Poa nemoralis*, *Stellaria nemorum* и др.) свиты. Они наиболее требовательны к условиям обеспеченности почв элементами минерального питания, особенно азотом, поэто-

му в условиях подзон средней и северной тайги закономерно тяготеют к экотопам долин рек и ручьев, где почвы более плодородные.

Наиболее своеобразными и специфичными для района исследований оказались **плеяды № 6 и 7**, которые с учетом значений коэффициента участия (см. табл. 1) интерпретированы как **горно-тундровая** и **горно-луговая ЭЦГ** соответственно. Виды, вошедшие в эти группы, относятся преимущественно к числу северных широтных элементов флоры и редко встречаются в равнинных ландшафтах Центральной России. К горно-тундровой ЭЦГ принадлежат такие виды, типичные для тундровых фитоценозов и сообществ редколесий, как *Anemonastrum biarmense*, *Betula tortuosa*, *Bistorta major*, *Carex arctisibirica*, *C. brunnescens*, *C. vaginata*, *Diphasiastrum alpinum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina*, *Hieracium alpinum*, *Juncus trifidus*, *Juniperus sibirica*, *Luzula frigida*. Они способны существовать в местообитаниях с крайне бедными азотом и кислыми субстратами.

Некоторые виды, принимающие заметное участие в формировании фитоценозов, типичных для верхних поясов гор (*Betula nana*, *Salix lapponum*, *Vaccinium uliginosum*), в условиях равнинной ландшафтной зоны обнаруживают отчетливую приуроченность к болотам. Они отнесены нами к переходной **тундрово-болотной ЭЦГ**.

Ядро горно-луговой ЭЦГ составляют *Allium schoenoprasum*, *Alopecurus alpinus*, *Anthoxanthum alpinum*, *Dianthus superbus*, *Lagotis uralensis*, *Omalotheca norvegica*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis compacta*, *Phleum alpinum*, *Rhodiola rosea*, *Rumex acetosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum*, *Tephrosia integrifolia*, *Trisetum sibiricum*, *Veratrum lobelianum*, *Viola biflora*. С использованием экологических шкал показано (см. табл. 2), что они индицируют экотопы, отличающиеся более благоприятными условиями (почвы в них богаче и не столь кислые, как под тундровыми фитоценозами). В предгорьях многие виды, типичные для горных лугов (*Allium schoenoprasum*, *Dianthus superbus*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis compacta*, *Rhodiola rosea*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum*), встречаются на галечных аллювиальных наносах речных долин в сообществах бечевников.

Применение коэффициента участия позволило выделить еще несколько ЭЦГ, которые не были выявлены с использованием метода сопряженностей, поскольку число описаний типов растительности, для которых они характерны, небольшое. Это **сорно-рудеральная** (*Capsella bursa-pastoris*, *Poa annua*, *Tussilago farfara*), **боровая** (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Carex ericetorum*), **водная** (*Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Utricularia vulgaris*) и **петрофильная** (*Dendranthema zawadskii*, *Pinguicula alpina*, *Thymus talijevii* и др.) ЭЦГ. Кроме того, использование данного коэффициента с учетом экспертной оценки, опирающейся на сведения литературы, позволило нам расширить состав плеяд за счет видов с низкой встречаемостью. Всего в результате применения выбранных методов по эколого-ценотическим группам было разнесено более 90 % видов, зарегистрированных в исходном массиве геоботанических описаний.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании расчета значений коэффициента Бравэ с использованием теории графов в растительном покрове ландшафтов бассейна р. Печоры в верхнем и среднем течении выделено семь плеяд и две переходные группы сопряженных видов сосудистых растений. Шесть из них на основе анализа экологических характеристик, вычисленных в шкалах Г. Элленберга, и приуроченности видов к определенным растительным сообществам интерпретировали как эколого-ценотические группы. Кроме того, использование экологических шкал и коэффициента участия позволило разделить плеяду, объединяющую таксоны, типичные для долинных экотопов, на три ЭЦГ, более четко отражающие определенные биотопические условия. Часть выделенных групп типична для северо-западных и центральных районов Европейской России, другие (горно-тундровая, горно-луговая, петрофильная) отражают специфику растительного покрова региона, располагающегося на границе двух частей света – Европы и Азии. С учетом того, что выделенные совокупности сопряженных видов занимают вполне определенное положение в экологическом пространстве, они могут исполь-



зоваться в качестве индикаторов при классификации растительности.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Миркин Б. М. Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1971. С. 141–181.
2. Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Т. 1. 479 с.
3. Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1013.
4. Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности европейской части СССР // Там же. 1973. Т. 58, № 8. С. 1081–1092.
5. Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2006. Т. 111, № 2. С. 36–47.
6. Булохов А. Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.
7. Булохов А. Д., Соломещ А. И. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск, 2003. 359 с.
8. Маслов А. А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. Идентификация осей экологическими факторами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 4. С. 107–117.
9. Кузнецов О. Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Труды Карельского НЦ РАН. Петрозаводск, 2005. Вып. 8. С. 15–46.
10. Королюк А. Ю., Намзалов Б. Б. Эколого-ценотические элементы степной флоры гор Южной Сибири // Сиб. экол. журн. 1999. № 5. С. 495–500.
11. Федорчук В. Н., Нешатаев В. Ю., Кузнецова М. Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России. Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб.: СПбНИИЛХ, 2005. 382 с.
12. Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1980. С. 10–20.
13. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1969. 232 с.
14. Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 192 с.
15. Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля "GRAPHS". Сыктывкар, 2004. 31 с. (Сер. Автоматизация науч. исследований / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 27).
16. Ипатов В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.
17. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen: Goltze, 1974. 97 p.
18. Kenkel N. C. Trends and interrelationship in boreal wetland vegetation // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 12–22.
19. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии / А. Ю. Королюк, Е. И. Троева, М. М. Черосов и др. Якутск, 2005. 108 с.

## Conjugated Species Groups in the Vegetation of Landscapes in the Basin of Upper and Middle Stream of the Pechora River as Indicators of Ecotopic and Phytocoenotic Conditions

S. V. DEGTEVA, A. B. NOVAKOVSKY

*Institute of Biology  
Komi Scientific Center of UrB RAS  
167928, Russia, Republic of Komi, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28  
E-mail: degteva@ib.komisc.ru; novakovsky@ib.komisc.ru*

Seven groups of conjugated vascular plants were marked out in the vegetation of landscapes in the upper and middle stream of the Pechora river basin using the Brave conjugate coefficient and graph theory. It was also revealed using Ellenberg indicator values and Ipatov coefficient that the assemblages of the investigated species occupy different positions in the ecological space and are characterized by clearly exhibited coenotic role in quite definite plant communities. The pleiades of conjugated species, the majority of which was interpreted as ecological-coenotic groups of species, may be used as the indicators of eco- and biotope conditions.

**Key words:** vegetation, ecological-coenotic groups, ecological scales, vascular plants, the basin of the Pechora river.