

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЦЕНОФЛОР ЛЕСОВ КЛАССА *QUERCO-FAGETEA* НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2010 П.С. Широких¹, А.А. Зверев², В.Б. Мартыненко¹

¹ Институт биологии Уфимского научного центра РАН, г. Уфа

² Томский государственный университет, г. Томск

Поступила 04.03.2008

Анализируются спектры видового состава ценофлор ассоциаций лесной растительности класса *Quercus-Fagetea* Южно-Уральского региона по долготным и широтным группам. Показана экотонная природа изученных сообществ, которые находятся на восточной границе ареала.

Ключевые слова: ботанико-географический анализ, долготная группа, широтная группа, класс *Quercus-Fagetea*, ценофлора, Южный Урал.

Ценофлорой называется совокупность видов, встречаемых во всех сообществах, отнесенных к одному синтаксону. Ценофлора – иерархическое понятие: возможны ценофлоры классов, порядков, союзов, ассоциаций и т.п.

Для анализа 26 ассоциаций широколиственных лесов, входящих в состав класса *Quercus-Fagetea* Южно-Уральского региона (ЮУР) было использовано 792 геоботанических описания [5]. Обработка материала проводилась с помощью специализированного программного пакета IBIS [3]. Каждому виду был составлен определенный класс фактор-множества – биогеографические координаты по долготному типу ареала и широтному геоэлементу.

При определении биогеографических структур виды объединяются на основе широтных и меридиональных границ ареалов в системе биогеографических координат [10]. Этот подход давно применяется при анализе флор более северных территорий, с непрерывным циркумполярным простираем зон (тундровой и таежной). В данной работе авторы применили принцип одномерных координатных элементов, при котором виды последовательно группируются по амплитуде широтных и долготных полос. После этого были получены взвешенные (с учетом проективного покрытия каждого вида) генерализованные таблицы сводных описаний до уровня ассоциаций и построены их спектры.

Для каждого фактор-множества также были рассчитаны матрицы мер сходства Сьеренсена-Чекановского [11, 15], которые были использованы для построения дендрограмм в модуле агломеративного иерархического кластерного анализа программного пакета Statistica for Windows 6.0 (использовался Ward's method).

Широких Павел Сергеевич, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: shirpa@mail.ru; *Зверев Андрей Анатольевич*, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, e-mail: ibiss@sibmail.com; *Мартыненко Василий Борисович*, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией e-mail: vasmart@anrb.ru.

АНАЛИЗ СПЕКТРОВ ПО ПРЕДСТАВЛЕННОСТИ ДОЛГОТНЫХ ГРУПП

В основу системы типов ареалов по характеру долготного распределения видов положены работы Х. Мейзеля с соавторами [12, 13]. Кроме того, учитывалось географическое положение видов в системе фитохорионов, принятых во Флоре СССР [9], Флоре европейской части СССР [7] и Флоре Сибири [8], что позволило составить детальную типизацию ареалов видов.

Для лесов ЮУР были использованы следующие типы ареалов:

Цир – Циркумбореальный. Объединяет группу видов, охватывающих зону бореальных хвойных лесов по всему Северному полушарию. К этой группе в силу малого участия мы присоединили несколько циркумполярных видов, распространенных в зоне тундры.

Еа – Евразийский. Объединяет группу видов с общим распространением в Европе и в обширных территориях Сибири, Дальнего Востока, Монголии и Северного Китая.

Еза – Евро-западноазиатский. Объединяет группу видов распространенных в Европе, в Западной и Средней Сибири, а также в Средней Азии.

Езс – Евро-западносибирский. Объединяет группу видов встречающихся в Восточноевропейской и Североевропейской провинциях, а также в Западносибирской провинции [6].

Ес – Евро-сибирский. Объединяет группу видов, встречающихся в Европе, а также в Западной, Средней и Восточной Сибири.

ВеС – Восточноевропейско-сибирский. Объединяет группу видов, встречающихся в Восточной Европе, а также в Западной, Средней и Восточной Сибири. При этом, как правило, основная часть ареала вида лежит в Сибири.

ВеЗс – Восточноевропейский – Западносибирский. Объединяет группу видов приуроченных к востоку Восточноевропейской провинции и к Западносибирской провинции [6]. При

этом, как правило, основная часть ареала вида лежит в Западносибирской провинции.

ВеА – Восточноевропейско-азиатский. Объединяет группу видов, встречающихся в Восточной Европе и в обширных территориях Сибири, Дальнего Востока, Монголии и Северного Китая.

ВеЗа – Восточноевропейский-западноазиатский. Объединяет группу видов, встречающихся в Восточной Европе, в Западной и Средней Сибири, а также в Средней Азии.

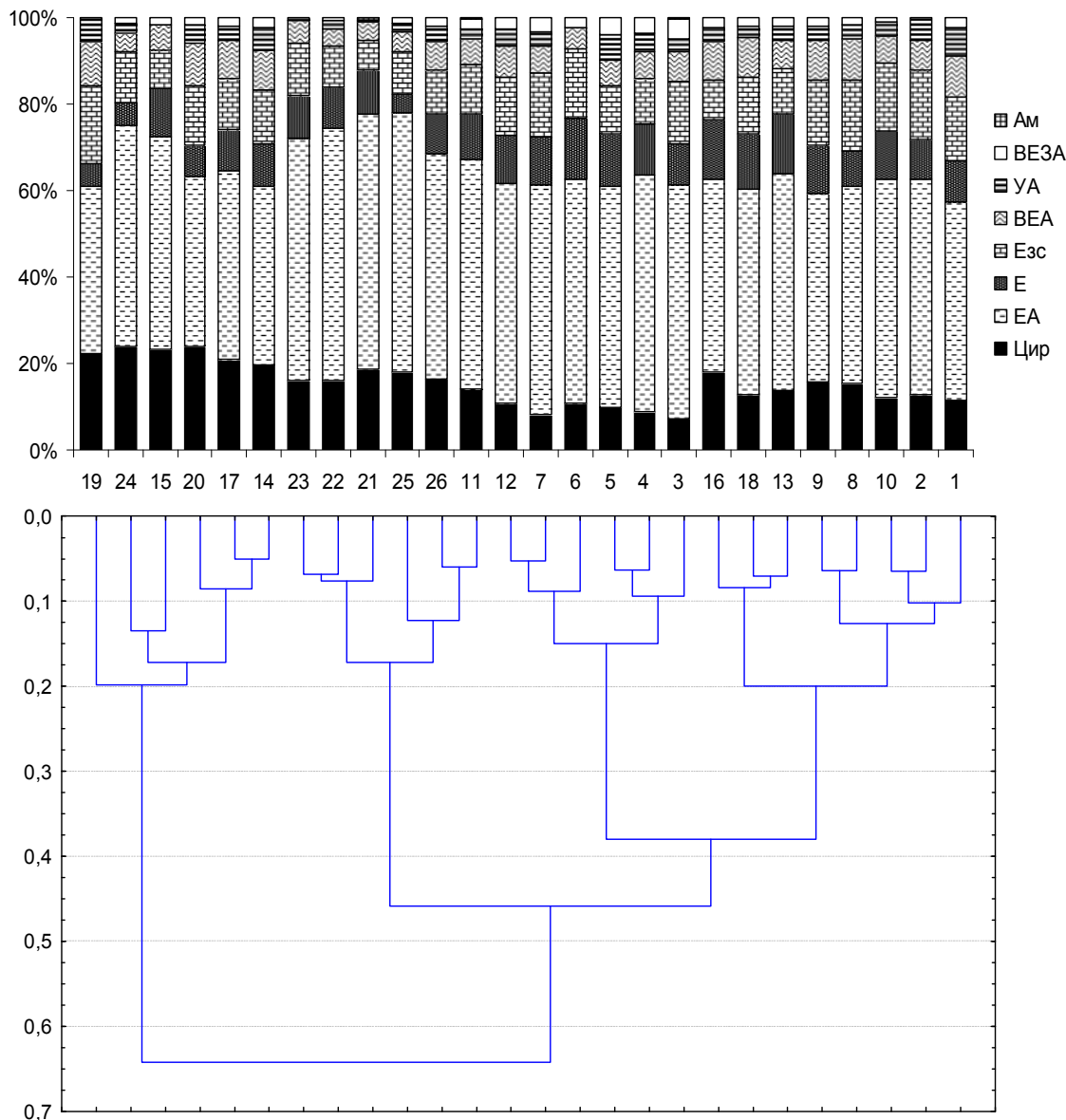


Рис. 1. Спектр ценофлор и дендрограмма сходства ассоциаций по долготным типам ареала
 Ассоциации: 1 – *Aconogono alpini-Quercetum roboris*¹, 2 – *Calamagrostio epigei-Quercetum roboris*, 3 – *Filipendulo vulgari-Quercetum roboris*, 4 – *Omphalodo scorpioidis-Quercetum roboris*, 5 – *Carici macrourae-Quercetum roboris*, 6 – *Lasero trilobii-Quercetum roboris*, 7 – *Brachypodio pinnati-Quercetum roboris*, 8 – *Tilio cordatae-Pinetum sylvestris*, 9 – *Euonymo verrucosae-Pinetum sylvestris*, 10 – *Galio odorati-Pinetum sylvestris*, 11 – *Carici arnellii-Pinetum sylvestris*, 12 – *Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae*, 13 – *Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae*, 14 – *Violo collinae-Piceetum obovatae*, 15 – *Carici rhizinae-Piceetum obovatae*, 16 – *Frangulo almi-Piceetum obovatae*, 17 – *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae*, 18 – *Brachypodio sylvatici-Abietetum sibiricae*, 19 – *Lathyro gmelinii-Laricetum sukaczewii*, 20 – *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae*, 21 – *Alnetum incanae*, 22 – *Aconito lycoctonum-Alnetum incanae*, 23 – *Ficario vernae-Alnetum glutinosae*, 24 – *Calamagrostio obtusatae-Alnetum incanae*, 25 – *Ribeso nigri-Alnetum incanae*, 26 – *Crepido sibiricae-Alnetum incanae*

¹ Поскольку работа не носит синтаксономического характера, авторство синтаксонов не указывается.

Е – Европейский. Объединяет группу видов с общим распространением в Европе, включая западный макросклон Южного Урала. Сюда же включены виды Восточноевропейского типа ареала, встречающиеся в Восточной Европе (включая Урал), но не распространенных далее в Сибирь.

Уа – Урало-азиатский. Объединяет группу видов с общим распространением в обширных территориях Сибири, Дальнего Востока, Монголии и Северного Китая, а также встречающихся на Урале.

Ус – Урало-сибирский. Объединяет группу видов с общим распространением в Восточной, Средней, Западной Сибири и на Урале.

Узс – Урало-западносибирский. Объединяет группу видов с общим распространением в пределах Западносибирской провинции и на Урале.

ЭУ – Эндемы Урала. Группа эндемичных видов, которая локализована в горных районах Южного Урала и отчасти в Предуралье и Зауралье.

Ам – Заносные виды из Северной Америки.

Ряд малочисленных групп были объединены в следующие:

УА – Урало-азиатский. Объединенная группа, которая включает Ус, Узс и ЭУ. Западная граница этих видов ограничена западным макросклоном Урала.

ВЕА – Восточноевропейско-азиатский. Объединяет группы **ВеС** и **ВеА**.

ЕА – объединенная группа видов (**Ес**, **Еза** и **Еа**), имеющая широкий ареал в Европе и Азии.

ВЕЗА – объединенная группа видов, с распространением в Восточной Европе и Западной Сибири (**ВеЗс**), и Восточной Европе и Западной Азии (**ВеЗа**). Результаты обработки показаны на рис. 1.

Из анализа рис. 1. видно, что выделилось несколько групп синтаксонов, тесно связанных между собой.

Группа I включает ассоциации 19, 15, 20, 17 и 14 и имеют максимальную долю участия циркумбореальных видов. Эти сообщества представляют темнохвойные и широколиственные-темнохвойные леса неморального типа в предгорье и центрально-возвышенной части Южного Урала и относятся к союзу **Aconito-Piceion**. Данный союз является переходом между широколиственными лесами класса **Quercus-Fagetea** и бореальными зеленомошными лесами класса **Vaccinio-Piceetea**. Поэтому доля европейских видов (Е) в этой группе заметно снижается по сравнению с другими группами и наблюдается максимальная доля участия циркумбореальных (Цир) и восточноевропейско-азиатских (ВЕА) видов. Это происходит за счет участия в сообществах таежного мелкотравья, сибирского широкоотравья и усиления их ценотических позиций. Ассоциация

Calamagrostio-Alnetum (асс. 24, союз **Alnetum incanae**) попала в эту группу, поскольку объединяет пойменные ольхово-черемуховые уреники по берегам горных речек (в суровых условиях центрально-возвышенной части Южного Урала), которые граничат с сообществами союза **Aconito-Piceion**.

Группа 2 объединила ольхово-черемуховые уреники ассоциаций 23, 22, 21, 25 и 26, представляющих интерзональную растительность. Доля циркумбореальных видов здесь уменьшается незначительно, но увеличивается доля европейских и евразийских видов (ЕА, Е). Сообщества ассоциации **Ribeso-Alnetum** (асс. 25) приурочена к зоне светлохвойный гемибореальных лесов сибирского типа класса **Brachypodio-Betuletea**, поэтому здесь заметно снижена доля участия европейских видов (Е). К этой группе также отнесены сообщества ассоциации **Carici arnellii-Pinetum** (асс. 11), которые представляют пойменные сосновые леса и имеют с урениками сходные почвенные и гидрологические условия.

Группа 3 объединяет ксеромезофитные, дубовые леса континентальных степных и лесостепных областей Восточной Европы, в составе которых обильно встречаются виды лугово-степных и опушечных классов **Festuco-Brometea** и **Trifolio-Geranietea**. В результате, в этой группе наблюдается минимальная доля участия циркумбореальных видов и повышается роль европейских (Е), евразийских (ЕА) видов и видов с распространением в Восточной Европе и Западной Азии (ВЕЗА).

Группа 4 включает ассоциации 16, 18, 13, 9, 8, 10, 2 и 1. Синтаксоны 9, 8 и 10 являются переходными сообществами от широколиственных неморальнотравных лесов класса **Quercus-Fagetea** к гемибореальным светлохвойно-мелколиственным лесам класса **Brachypodio-Betuletea**. Ассоциации 2 и 1 встречаются на северной границе распространения широколиственных лесов на Южном Урале и образуют верхний предел леса. Поэтому роль европейских видов (Е) здесь снижается, но повышается доля участия урало-азиатских (УА) видов. На дендрограмме видно, что сообщества ассоциаций 16, 18 и 13 образуют отдельную ветвь, но входят в выделенную группу. Это связано с тем, что данные синтаксоны содержат в своем составе достаточно большой блок видов сибирского широкоотравья порядка **Abietetalia sibiricae**, имеющих высокий ценотический статус.

Следует отметить, что в спектре ценофлор доля группы видов Езс и ВЕА в разных синтаксонах различается незначительно. Доля урало-азиатской группы видов (УА), ареал которых лежит на Урале и восточнее, очень мала, но именно эти виды имеют большое диагностическое значение при дифференциации евро-

пейских и уральских синтаксонов. Наиболее постоянны они в остепненных дубняках союза *Lathyro-Quercion*.

Доля заносных североамериканских видов практически во всех ценофлорах лесов ЮУР равна нулю. Это свидетельствует о высокой устойчивости зональных коренных лесов к инвазивным видам, что показано в специальной статье Л.М. Абрамовой и В.Б. Мартыненко [1].

АНАЛИЗ СПЕКТРОВ ПО ПРЕДСТАВЛЕННОСТИ ШИРОТНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Для характеристики широтного распространения видов формирующих лесную растительность ЮУР определялась принадлежность каждого вида к широтному элементу. Нами использовано понятие географический элемент в понимании Г. Вальтера и Г. Страка [2, 16, 17], Э. Обердорфера [14] и Ю.Д. Клеопова [4]. Географические элементы отражают не только явления широтного распространения видов, но и их связь с ботанико-географическими регионами.

Для анализа ценофлор лесов ЮУР нами использованы следующие широтные элементы:

Пз – вид полизонального флористического комплекса. Чаще всего этот комплекс сформирован видами классов *Molinio-Arrhenatheretea* и *Trifolio-Geranietea*. Сюда также отнесены единичные виды плурирегионального комплекса и виды, распространение которых связано с несколькими зонами.

Б – бореальный. Объединяет комплекс видов формирующих бореальные темнохвойные и светлохвойные леса.

Н – неморальный. Объединяет комплекс видов формирующих широколиственные леса класса *Quercus-Fagetum*. Ю.Д. Клеопов называл этот элемент европейским с подразделением его на европейский, западноевропейский, центральноевропейский и восточноевропейский. Виды восточноевропейского геоэлемента населяют Восточноевропейскую провинцию в понимании Л.А. Тахтаджяна [6] или Сарматскую провинцию в понимании А. Энглера.

Сб – суббореальный. Группа видов, которая формирует бореальные темнохвойные и светлохвойные леса, но при этом проникает далеко на юг в область неморального геоэлемента. Многие из этих видов являются лесолуговыми.

Юс – южносибирский. Ю.Д. Клеопов [4] объединил комплекс видов связанных с березовыми и светлохвойными лесами Южной Сибири (южная часть Западно-Сибирской провинции Л.А. Тахтаджяна [6]), а также виды остепненных лугов и разнотравных западносибирских холодных степей в южносибирский геоэлемент. Виды этого элемента формируют зональные мелколиственные осиново-березовые леса, которые через березовые колки постепен-

но переходят в степи. Многие виды этого геоэлемента формируют горные остепненные луга. Как правило, они светолюбивы, холодостойки и очень пластичны. Они проникли в Европу не только на равнину, но и в горы. Являются постоянными компонентами лугов, северных степей и сухих светлых хвойных и широколиственных лесов.

По – понтический. В данной работе объем понятия «Понтический тип геоэлемента» сохранен в понимании Г. Вальтера [16] с разделением его на субпонтический для видов северных луговых степей и собственно понтический – для видов южных степей Причерноморско-Казахстанской степной подобласти.

Сп – субпонтический. Группа видов, формирующих остепненные травяные сообщества и северные луговые степи.

Пр – группа прочих видов. К этой группе отнесены, – арктический (**Аркт**) и арктобореальный (**Аркт-Б**) группы, которые объединяют виды, формирующие зональную растительность арктических широт – тундры и лесотундры (они встречаются в тундроподобных сообществах центрально-возвышенной части Южного Урала и иногда проникают под полог леса), а также группа, участвующая в формировании растительности верхних поясов Уральских гор (некоторые криофильные мезофильные растения субальпийских и альпийских лугов, тундроподобных сообществ и гольцов, а также некоторые петрофиты горных степей). Эти виды являются случайными в лесных сообществах и, как правило, встречаются по скалистым выходам.

Результаты обработки показаны на рис. 2, из которого видно, что все ассоциации объединились в 4 группы.

Группа 1 включает ассоциации 19–26, представляющие интерзональные сообщества ольхово-черемуховых урем. Здесь наблюдается примерно равное участие неморальных и суббореальных видов. Следует отметить, что подгруппа, в которую вошли ассоциации 24 (*Calamagrostio-Alnetum*), 19 и 20 (*Cerastio-Piceetum* и *Lathyro-Laricetum*) объединены вместе, поскольку включают довольно большую долю участия бореальных видов. Это объясняется приуроченностью данных сообществ к центрально-возвышенной части Южного Урала и, соответственно, более холодным климатическим режимом. Поэтому здесь практически полностью отсутствуют субпонтический и понтический широтные элементы. В сообществах ассоциации 23 (*Ficario-Alnetum*), встречающихся в лесостепной зоне, практически исчезает блок видов бореального геоэлемента. Высокая доля видов полизонального комплекса в ценофлорах всей этой группы связана со специфическими экотопами, в которых формируются данные сообщества.

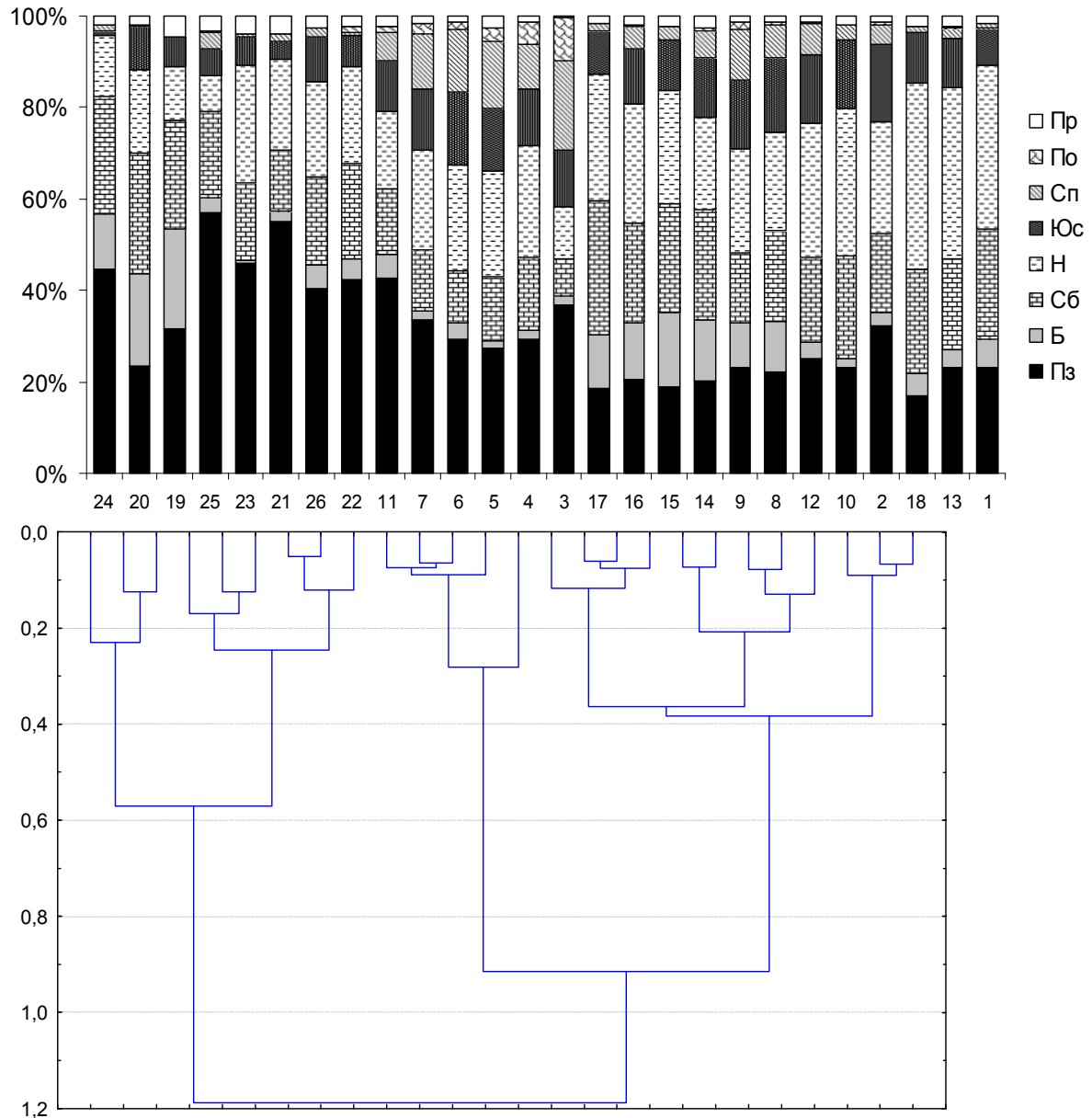


Рис 2. Спектр ценофлор и дендрограмма сходства ассоциаций по широтным элементам (номера синтаксонов соответствуют номерам в рис. 1)

Группа 2 объединяет светлые термофитные дубовые леса союза *Lathyro-Quercion* (асс. 3–7). Данные сообщества граничат с лугово-степными и степными сообществами, поэтому здесь отмечено увеличение доли участия видов субпонтического, понтического (что связано с проникновением под полог древостоя видов классов *Festuco-Brometea* и *Trifolio-Geranietea*) и южно-сибирского флористических комплексов и снижение – бореально-го и суббореального.

Группа 3 включает сообщества подсоюзов *Tilio-Piceenion* (асс. 14–17) и *Tilio-Pinenion* (асс. 8–10, 12). В подсоюзе *Tilio-Piceenion* увеличивается доля участия видов неморального и бореального геоэлементов. Подсоюз *Tilio-Pinenion* объединяет переходные сообщества к классу гемибореальных светлохвойных лесов

Brachypodio-Betuletea, вследствие чего в сообществах ассоциаций этого подсоюза присутствуют виды субпонтического и южносибирского геоэлементов, а доля неморальных видов снижена. Сюда же отнесена ассоциация 12 (*Brachypodio-Tilietum*), которая включает в себя значительную долю суббореальных и южносибирских видов.

Группа 4 включает синтаксоны 18, 13 и 1, в которых уменьшается доля участия полизональных и субпонтических видов и увеличивается доля участия неморальной группы.

Следует также отметить, что практически во всех спектрах ценофлор преобладают виды полизонального флористического комплекса, однако в большинстве своем они являются случайными, имеющими низкое постоянство. Особенно существенное снижение их доли наблю-

дается в теневых темнохвойных и широколиственных лесах союзов *Piceion excelsae* (асс. 19, 20), *Aconito-Tilion* (асс. 12, 13) и *Aconito-Piceion* (асс. 14–17) (теневые леса «не пускают» под свой полог луговые виды).

В классе *Quercio-Fagetea* доля бореального геоэлемента заметно возрастает в ценофлорах темнохвойно-широколиственных и темнохвойных неморальнотравных лесов подсоюзов *Tilio-Piceenion* и *Aconito-Piceenion*.

Таким образом, выявлены общие закономерности ботанико-географической структуры ценофлор ассоциаций лесов класса *Quercio-Fagetea* в ЮУР.

1. Различия спектров ценофлор по составу долготных групп значительно менее выражены, чем по составу широтных геоэлементов, что связано с большей протяженностью широтного градиента в ЮУР от южно-таежных лесов до степи.

2. При анализе по долготным группам во всех ценофлорах преобладают виды, имеющие широкие ареалы (евразийский и евро-сибирский). В то же время имеются группы видов, ареал которых простирается от Урала на запад и, наоборот, от Урала на восток. Именно последняя группа, хотя она и немногочисленная определяет своеобразие неморальных лесов ЮУР в отличие от западных аналогов.

3. Спектры широтных групп закономерно меняются по ряду от широколиственных к широколиственно-темнохвойным лесам. Происходит снижение видов неморального геоэлемента и увеличение бореального.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 09-04-90725-моб_ст и № 07-04-00030-а.

1. *Абрамова Л.М., Мартыненко В.Б.* Экологическая оценка уровня синантропизации лесов Республики Башкортостан // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 2. С. 97-102.
2. *Вальтер Г.* Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 262 с.
3. *Зверев А.А.* Информационные технологии в исследовании растительного покрова: Учебное пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
4. *Клеопов Ю.Д.* Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 351 с.
5. *Мартыненко В.Б.* Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны: Дис. ... докт. биол. наук. Уфа, 2009. 495 с.
6. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
7. Флора европейской части СССР. Т. I-VII / Отв. ред. А.А. Федоров (Т. I-VI), Н.Н. Цвелев (Т. VII). Л.: Наука, 1974-1994.
8. Флора Сибири / Кол. авторов. В 14 томах. Новосибирск: Наука, 1988-2003. Т. 1-14.
9. Флора СССР. М.; Л.: АН СССР, 1934-1965. Т. I-XXX.
10. *Юрцев Б.А., Камелин П.В.* Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 242-266.
11. *Czekanowski J.* «Coefficient of racial likeness» und "durchschnittliche Differenz" // Anthropologisch-zeiger, 1932. V. 9. P. 227-249.
12. *Meusel H., Jøger E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. 1 B. Text, Karten. Jena, 1965. 583 S; 2 B. Text, Karten. Jena, 1978. 418 S.
13. *Meusel H., Jøger E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. 3 B. Bdnde. Gustav Fischer, Jena, 1992. 432 S.
14. *Oberdorfer E.* Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7. Auflage. Stuttgart: Ulmer, 1994. 1050 S.
15. *Surenson T.* A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Biol. Skr., 1948. V. 5. P. 1-34.
16. *Walter H.* Allgemeine Geobotanik. 2. Aufl. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart, 1979. 262 S.
17. *Walter H., Straka H.* Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. 2. Aufl. Stuttgart, 1970. 478 S.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

THE BOTANY-GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF FOREST COENOFLORES OF CLASS QUERCO-FAGETEA ON THE SOUTHERN URALS

© 2010 P.S. Shirokikh¹, A.A. Zverev², V.B. Martynenko¹

¹ Institute of biology Ufa Scientific Centre RAS, Ufa

² Tomsk state university, Tomsk

Spectra of species composition of coenoflores associations of the forest vegetation of class *Quercio-Fagetea* of the South-Ural region on longitudinal and latitudinal to groups are analyzed. The ecotone effect of the investigated communities which are on eastern limit of an area is shown.

Key words: botany-geographical analysis, longitudinal group, latitudinal group, class *Quercio-Fagetea*, coenoflora, Southern Urals.