

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
КОМИ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР • ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

*С.В. Дегтева, А.Б. Новаковский*

**Эколого-ценотические группы сосудистых растений в  
фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней  
Печоры**

ЕКАТЕРИНБУРГ

2011

УДК 581.524(1-924.91/95)

Дегтева С.В., Новаковский А.Б. **Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры.** Екатеринбург: УрО РАН, 2011.

На основе результатов использования коэффициентов сопряженности Браве и индикаторных значений, с применением экологических шкал Г. Элленберга и последующей экспертной оценки предложена система эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов, формирующих растительный покров равнинных, предгорных и горных ландшафтов бассейна р. Печора в верхнем и среднем течении. Ядра ряда выделенных групп сосудистых растений (таежной лесной, луговой долинной, болотной, сорной) оказались достаточно стабильными для таежной зоны и подзоны хвойно-широколиственных лесов Европейской России. Показано, что для растительности модельного региона характерны специфичные ЭЦГ (горно-тундровая, горно-луговая, тундрово-болотная, петрофитная).

Ответственный редактор  
д.б.н., В.А. Мартыненко

Рецензенты  
д.б.н., проф. В.Г. Зайнуллин  
к.б.н., доцент Н.В. Орловская

## ВВЕДЕНИЕ

В процессе длительной и непрерывной эволюции растительных сообществ происходит адаптация особей растений и образуемых ими ценопопуляций как к экотопическим, так и биотопическим условиям среды. Этим обусловлено закономерное сочетание видов в фитоценозах и растительных сообществах в ландшафтах, на которое геоботаники обратили внимание достаточно давно (Алехин, 1921; Ниценко 1969 а, б; Зозулин, 1970, 1973 и др.).

Данные о подобных устойчивых сочетаниях видов (эколого-ценотических группах видов – ЭЦГ), характеризующихся сходным отношением к условиям среды и встречающихся в однотипных фитоценозах, нашли широкое применение в современных ботанических исследованиях. Они являются основой, или, как минимум, одним из существенных элементов при классификации растительности (Миркин, 1971; Нешатаев, 1971; Сабуров, 1972; Василевич, 1995, 2005, 2007; Бобровский 2004; Кузнецов, 2005, 2007). Сведения об экологических потребностях и ценотической приуроченности видов традиционно используются в сравнительной флористике (Юрцев, 1966; Маслов, 1990; Популяционные и фитоценотические методы..., 2002; Абатуров, Меланхолин, 2004; Бобровский, Ханина, 2004), при изучении динамики и сукцессионного статуса растительности, как в естественных, так и нарушенных ландшафтах (Маслов, 1998; Оценка и сохранение..., 2000; Коробейникова, 2002; Ханина, Смирнов, Бобровский, 2002; Восточноевропейские леса, 2004). На знании связей видов растений со средой базируется практическая фитоиндикация (Маслов, 1990, 1998; Булохов, 1996, 2001; Дидух, Емшанов, Школьников, 1997; Экологическая оценка..., 2005). При этом использование для косвенной оценки экотопических условий групп видов растений, как правило, является более эффективным и чувствительным инструментом, чем применение отдельных видов-индикаторов, поскольку позволяет нивелировать влияние на результат случайных факторов, играющих очень существенную роль в формировании растительного покрова.

К настоящему времени достаточно детально разработаны системы эколого-ценотических групп видов как для северо-западных (Ниценко 1969а, б), и центральных (Зозулин 1955, 1970, 1973; Восточноевропейские леса, 2004) областей европейской России в целом, так и для отдельных типов растительности: лесов (Федорчук, 1974; Маслов, 1990, 1998; Булохов, Соломещ, 2003; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005), болот (Кузнецов, 2005), лугов (Булохов, 2001), степей (Королюк, Намзалов, 1999). Однако с учетом того, что ценотическая роль одного и того же вида в разных частях ареала в той или иной степени меняется (Ниценко, 1969б), выявление ЭЦГ в растительном покрове различных регионов остается сегодня актуальной задачей.

Республика Коми, расположенная на границе двух частей света – Европы и Азии, в сравнении с другими регионами севера европейской России, отличается разнообразием и спецификой флоры и растительности, испытывающих относительно слабое антропогенное воздействие. Наиболее своеобразен растительный покров ландшафтов в верхнем и среднем течении р. Печора, где под влиянием горной страны Урал формируется уникальный спектр экотопических условий. Данная территория, большая часть ландшафтов которой входит в состав объектов природно-заповедного фонда, представляет собой удачный модельный регион для выявления устойчивых сочетаний видов растений, определения их экологического преферендума и ценотической приуроченности.

В монографии, предлагаемой вниманию читателя, рассматривается разработанная нами система из 17 эколого-ценотических групп, включающих 506 таксонов сосудистых растений. Описаны использованные подходы к выделению ЭЦГ, дана их характеристика, проведено сопоставление с системами эколого-ценотических групп, разработанными для других регионов. Показано изменение ценотической роли ряда видов сосудистых растений, состава ЭЦГ и их соотношения в растительном покрове различных ландшафтных зон: на равнине, в предгорьях и горах Урала. Предложенная система ЭЦГ может найти применение при классификации растительности.

В процессе работы с использованием программы TURBOVEG создана база данных описаний фитоценозов различных ландшафтных зон водосбора верхней и средней Печоры. Для автоматизации обработки значительного объема геоботанических данных, использованных в работе, А.Б. Новаковским создан специальный программный модуль «GRAPHS», возможности которого детально охарактеризованы в главе 3. Оригинальный программный модуль не только позволяет в полуавтоматическом режиме выделять плеяды сопряженных видов при помощи теории графов, но и предусматривает возможности анализа флористических данных, классификации растительности. Это ускоряет процесс анализа геоботанического материала. Используемые алгоритмы и методы обработки данных могут найти применение в научных и образовательных целях.

Виды сосудистых растений, встречающиеся в равнинных, предгорных и горных ландшафтных зонах модельного региона, ранжированы по отношению к важнейшим экологическим факторам с использованием экологических шкал Г. Элленберга. Для таксонов, не включенных в эти шкалы, индивидуальные экологические характеристики определены расчетным путем. Полные данные о принадлежности видов к тем или иным экологическим группам помещены в приложение. Здесь же читатель может найти информацию о жизненных стратегиях, которые демонстрируют различные виды в растительном покрове района исследований. Эти сведения могут использоваться при анализе локальных и конкретных флор сосудистых растений, проведении инженерно-экологических изысканий, оценке воздействия промышленных объектов на окружающую среду, выявлении и прогнозе закономерностей антропогенных смен фитоценозов.

Авторы выражают благодарность д.б.н. В.А. Мартыненко, к.б.н. Ю.А. Дубровскому, к.б.н. С.Н. Плюснину, к.б.н. И.А. Лавриненко, к.б.н. О.В. Лавриненко за предоставленные геоботанические описания. Признательны д.б.н. Н.В. Матвеевой и д.б.н. В.Б. Мартыненко за замечания, высказанные в процессе подготовки рукописи к печати.

## ГЛАВА 1. ПОДХОДЫ К ВЫДЕЛЕНИЮ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП ВИДОВ

В науке о растительности на протяжении последних десятилетий сохраняется постоянный интерес исследователей к выделению и изучению устойчивых сочетаний видов в фитоценозах. Отметим, что в литературе существует несколько терминов для их обозначения. Например, Дз. Апаля-Шидлене (1971) и Д.Н. Сабуров (1972) используют в своих работах термин «биоэкогруппы». При этом Дз. Апаля-Шидлене (1971) определяет биоэкогруппу, как группу растений со сходной биологией и экологией, произрастающих в микро-местообитаниях со сходными экотопическими условиями. В.В. Алехин и Е.М. Лавренко (Алехин 1935; Лавренко, 1940; Алехин, Кудряшов, Говорухин, 1961) называли подобные сочетания видов «синузиями». Однако, А.А. Ниценко (1969б) справедливо указывает на то, что использование термина «синузия» у В.В. Алехина является не совсем удачным, поскольку этот термин ранее уже был использован В.Н. Сукачевым (1928), причем в другом смысле. А.А. Ниценко (1969 а, б) и Г.М. Зозулин (1970, 1973) для обозначения таких групп используют термин «свита». А.А. Ниценко (1969б, с. 1002) пишет: «Под свитой подразумевается группа видов, которые обладают сходными требованиями к условиям, а отчасти и сходными биологическими особенностями (ритмами развития, средствами распространения и т.п.), и в силу этого часто встречаются совместно на определенных местообитаниях». Г.М. Зозулин (1970, 1973) дополняет это определение с позиций исторического аспекта в формировании растительного покрова. Так, исторической свитой он называет «...совокупность видов, связанных совместной эволюцией в процессе филоценогенезиса в свиту сообществ с близким структурным сходством в принципиально однородных экологических условиях» (Зозулин, 1970, с. 27).

В дальнейшем специалисты геоботаники чаще всего не рассматривали исторический аспект в формировании группировок видов, поскольку

вопросы, связанные с развитием и миграцией видов и их групп, не всегда представляются полностью решенными, что вызывает затруднения при выделении исторических свит (Восточноевропейские леса..., 2004а). Кроме того, при таком подходе практически не учитывается влияние антропогенного фактора, который оказывает существенное воздействие на структуру и состав растительности. Поэтому в настоящее время геоботаники выделяют группы совместно встречающихся видов исходя из их экологических потребностей и современных ценотических позиций.

А.Д. Булохов (1993, 1996, 2001, 2003) для обозначения подобных сочетаний видов использует термин «экоценогруппа», А.Ю. Королюк (Королюк, Намзалов, 1999) – «эколого-ценотический элемент». Наибольшее же распространение (Юрцев, Петровский, 1971; Миркин, Наумова, 1998; Оценка и сохранение..., 2000; Восточноевропейские леса..., 2004а; Смирнов, 2007 и др.) получил термин «эколого-ценотические группы видов» – ЭЦГ, который мы и будем использовать в дальнейшем.

Под эколого-ценотической группой видов мы вслед за другими исследователями (Миркин, Денисова, Гаврилова, 2001; Восточноевропейские леса..., 2004а) будем понимать устойчивое сочетание видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов, приуроченных к одинаковым местообитаниям и показавших высокую взаимную встречаемость.

У разных авторов системы ЭЦГ заметно различаются как по количеству выделенных групп, так и по числу слагающих их видов. Так, В.Н. Федорчук (1974; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005) для лесов северо-западных районов России (Ленинградская и Новгородская области) выделил 13 групп сопряженных видов, в которые вошло около 160 таксонов сосудистых растений, мхов и лишайников. А.А. Маслов (1990, 1998) для заповедных лесов центральной части России (Московская область) предложил 8 групп сопряженных видов, включающих в себя около 30

таксонов. О.Л. Кузнецов (2005) для болот Карелии выделил 12 ЭЦГ, объединяющих в совокупности более 200 видов.

Остановимся несколько подробнее на системах ЭЦГ, разработанных для территорий отдельных регионов в целом. Г.М. Зозулин (1970, 1973) выделяет 17 исторических свит, объединяющих более 300 видов характерных для растительности лесостепи Европейской части СССР: неморальную, таежную, боровую, березняковую, субксерофильно-дубравную, ольшанниковую, бореально-ивняковую, аллювиально-травянистую, травянисто-болотную, олиготрофно-сфагновую, перигляциально-травянистую, луговую, ковыльниковую, полукустарничково-пустынную, тимьянниковую, псаммофильно-травянистую и антропогенную.

Система А.А. Ниценко (1969 а, б) включает в себя около 420 видов травянистых растений, кустарничков и, в меньшей степени, мхов и лишайников, произрастающих на северо-западе европейской части России (Псковская, Новгородская и Ленинградская области), которые автор подразделяет на 44 свиты. При этом исследователь не рассматривает виды деревьев и кустарников, так как, по его мнению, «они вообще не являются столь чувствительными индикаторами и сочетаются с разнообразными свитами нижних ярусов (тем более что иногда условия сильно меняются на протяжении жизни одного поколения древостоя)» (Ниценко, 1969б, с. 1003). Ученым выделено 4 основные группы свит: 1) лесная и опушечно-полянная, 2) луговая, 3) водно-болотная, 4) сорно-рудеральная. Списки видов для этой системы и некоторых других приведены в прилож. 1.

Система ЭЦГ, предложенная О.В. Смирновой и Л.Б. Заугольной (Популяционные и фитоценотические методы, 2002; Восточноевропейские леса..., 2004а; Биоразнообразие и сукцессионный статус..., 2007), является логическим продолжением и развитием систем, выделенных А.А. Ниценко и Г.М. Зозулиным. Она включает более 1400 видов сосудистых растений, мхов и лишайников. Изначально авторы выделили 18 ЭЦГ: бореальная лесная – *BrF*; бореальная опушечная – *BrEg*; неморальная лесная – *NmF*; неморальная



опушечная – *NmEg*; нитрофильная (ольшанниковая) лесная – *NtF*; нитрофильная опушечная – *NtEg*; боровая лесная *PnF*; боровая опушечная – *PnEg*; группа растений разреженных широколиственных лесов лесостепи – *Ox*; группа растений луговых и настоящих степей – *St*; группа сухих лугов – *MDr*; группа влажных лугов – *MFr*; растения верховых (олиготрофных) болот – *Olg*; группа растений низинных (мезотрофных) болот – *Sw*; прибрежно-водная растительность – *WpA*; растения свежего аллювия – *Al*; группы внутриводных – *InW* и адвентивных растений – *Ad*. Однако при анализе экологической структуры растительного покрова в зависимости от задач исследования авторы обычно используют более крупные объединения предложенных ЭЦГ (Восточноевропейские леса..., 2004 а,б). Это бореальная (*BrF*, *BrEg*), неморальная (*NmF*, *NmEg*), нитрофильная (*NtF*, *NtEg*) и боровая (*PnF*, *PnEg*) группы, а также обобщенная группа лугов и степей (*MFr*, *MDr*, *St*, *Ox*) и обобщенная водно-болотная группа, объединяющая виды верховых и низинных болот, сообществ свежего аллювия, прибрежно-водную и водную растительность (*Olg*, *Sw*, *Al*, *WpA*, *InW*).

Подробную информацию о видовом составе выделенных групп видов можно найти на сайте объединенного центра вычислительной биологии и информатики <http://www.jcbi.ru/ecol/index.shtml>, там же содержится много другой полезной информации, от значений экологических шкал для различных видов, до типов проявляемых ими жизненных стратегий.

Охарактеризованные системы ЭЦГ различаются не только по числу видов и групп, рассматриваемым типам растительности и жизненным формам, но и по методическим подходам, положенным в основу их создания. Изначально выделение подобных групп основывалось исключительно на личном опыте исследователя (Корчагин 1940, 1956; Клеопов, 1941; Ниценко, 1969 а,б; Зозулин, 1970, 1973; Ильинская, Матвеева, 1980). Данный метод используется до настоящего времени (Кузнецов, 2005), поскольку является достаточно эффективным и не утратил свою актуальность. Тем не менее, определенная субъективность в принятии решений ограничивает

возможности его применения. Нередко ЭЦГ, выделяемые разными авторами для одной и той же территории, недостаточно хорошо согласуются. Для преодоления этого недостатка в современной фитоценологии используют более формализованные подходы, опирающиеся на различные признаки растительности. Для одних исследователей определяющим принципом при выделении ЭЦГ является экологическая общность видов, для других – приуроченность к одинаковым растительным сообществам, третьим важна «верность» видов друг другу (т.е. их высокая совместная встречаемость). Кроме того, для выделения групп и уточнения их состава используют различные математические методы: построение графов сходства или сопряженности, прямую и непрямую ординацию, кластерный анализ, статистическую обработку данных.

Коротко остановимся на используемых различными исследователями методах и подходах к выделению ЭЦГ. В качестве примера выделения ЭЦГ на основе ординационного анализа можно привести работы А.А. Маслова (1985, 1990). Классификация видов растений по эколого-ценотическим группам проведена на основе результатов анализа сопряженности – совместной встречаемости видов в одних и тех же местообитаниях. Для оценки степени сопряженности использована непрямая ординация методом главных компонент (Legendre, Legendre, 1983; Факторный анализ..., 1989). Автор исходил из представлений о том, что наибольшую индикаторную ценность имеют виды, более удаленные в пространстве ординации от начала координат. Напротив, положение видов вблизи от начала координат свидетельствует об их индифферентном отношении к ведущим факторам среды (Маслов, 1990). Таким образом, в группы видов, индицирующих определенные экологические и ценотические условия, включают таксоны, занимающие близкое положение и при этом находящиеся на концах ординационной диаграммы.

Другим способом оценить взаимную встречаемость видов является использование коэффициентов сопряженности. Этот метод опирается на широко используемую в статистике четырехпольную таблицу (табл. 1).

Таблица 1

Четырехпольная таблица для анализа сопряженности видов

		2-й вид		
		+	-	
1-й вид	+	$a$	$b$	$(a+b)$
	-	$c$	$d$	$(c+d)$
		$(a+c)$	$(b+d)$	$N$

Примечание:  $a$  – число геоботанических описаний, на которых встречаются вместе 1-й и 2-й вид,  $b$  – число описаний, на которых встречается только 1-й вид,  $c$  – число описаний, на которых встречается только 2-й вид,  $d$  – число описаний, на которых оба вида отсутствуют,  $N$  – общее число площадок (Василевич, 1969; Миркин, 1983; Нешатаев, 1987; Миркин, Наумова, 1998; Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003).

К достоинствам данного метода можно отнести простоту в реализации. В то же время, признак присутствия-отсутствия вида на учетной площадке достаточно четко отражает его реакцию на изменение условий среды и реальную эколого-ценотическую обстановку (Пешкова, Андряшкина, 2007). Изучению межвидовых сопряженностей и различным аспектам их применения в науке о растительности посвящено достаточно большое количество работ (Forbes, 1925; Cole, 1949; Goodall, 1953a; Василевич, 1961, 1969, 1980, 1995; Буш, Аболинь, 1968; Миркин, Денисова, 1970; Миркин, 1971; Нешатаев, 1971, 1987; Курченко, 1972; Мратин 1972; Галанин, 1973, 1974, 1980, 1981; Взаимосвязи компонентов..., 1980; Legendre, Legendre 1983; Бедошвили, 1985; Пешкова, Андряшкина, 2007).

А.В. Галанин (1980) отмечал, что группировка видов методом сопряженностей не позволяет разделить экологические и ценоотические факторы. Неоднородность растительного покрова анализируется в комплексе, поэтому выявленные данным способом группы видов изначально являются эколого-ценоотическими.

При применении метода сопряженностей удобной формой графического представления результатов, позволяющей визуально оценивать полученные закономерности, является использование графов (Герентьев, 1959, 1960; Василевич, 1969; Ребристая, Шмидт, 1972; Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974; Андреев, 1980; Взаимосвязи..., 1980; Галанин 1980, 1981; Теоретико-графовые ..., 1983; Шмидт, 1984; Нешатаев, 1987; Королук, Намзалов, 1999). Вершинам такого графа соответствуют рассматриваемые виды, а ребрам – рассчитанные коэффициенты сопряженности. Применение различных алгоритмов теории графов в сочетании с ручной обработкой позволяет достаточно легко выделять плеяды сопряженных видов (Hopkins, 1957; Fager, 1957; Герентьев 1959, 1960). Подробнее представление данных в виде графов и использование алгоритмов теории графов будет рассмотрено в главе 3.

Другим подходом к выделению ЭЦГ является классификационный метод, основанный на принципе «верности» видов определенным растительным сообществам (Сабуров, 1972; Ишбирдин, Абрамова, 1990; Булохов 1993, 2001; Булохов, Соломещ, 2003). Отметим, что термин «верность» видов (*fidelity*) является одним из основных в западной фитоценологической школе (Goodall, 1953б; Becking, 1957; Баркман, 1991; Determination of diagnostic species..., 2002; Koci, Chytry, Tichy, 2003; Tichy, Chytry, 2006). Именно он лежит в основе выделения характерных и дифференцирующих видов, которые в свою очередь используют при проведении классификации растительности. За основу эколого-ценоотических групп принимают диагностические группы видов, которые формируют при проведении флористической классификации растительности. В одну ЭЦГ

объединяют виды, «верные» определенным синтаксонам, т.е. имеющие в них класс постоянства не ниже III (Баркман, 1991; Булохов, 1996, 2001). Следует обратить внимание на то, что не все диагностические комбинации видов могут быть использованы в качестве основы для выделения ЭЦГ. Так, Б.М. Миркин (Миркин, Наумова, 1998, с. 49) отмечает: «... это возможно только в том случае, если в основе установления синтаксонов лежат характерные виды, т.е. виды, центрированные в синтаксоне, который они диагностируют». В системе флористической классификации чаще всего основу выделения большинства синтаксонов составляют дифференцирующие виды, диагностирующие синтаксоны пограничной частью своего ареала. По этой причине ЭЦГ, как правило, имеют ценотическую приуроченность к нескольким сходным синтаксонам высшего ранга.

Третьим подходом является выделение групп на основании градиентного анализа (Экологическая оценка..., 1956; Раменский, 1971; Уиттикер, 1980; Legendre 1983; Pielou, 1984; Ter Braak, 1986, 1994; Minchin, 1987). Чаще всего для этого используют экологические шкалы. Поскольку одной из целей данной работы было уточнение экологических характеристик видов сосудистых растений, характерных для растительности верхнего и среднего течения р. Печоры, остановимся подробнее на принципах формирования и способах использования экологических шкал.

Методы создания и применения экологических шкал в России были заложены Л.Г. Раменским в начале XX века (Раменский, 1928). Их основные элементы – понятие о функциональном и элективном среднем, построение обобщенных экологических рядов по градиентам отдельных факторов – впервые описаны ученым в 1929 г. Впоследствии предложенная методика была развита как самим исследователем, так и его учениками. Первый вариант экологических шкал был представлен для территории европейской части России (Экологическая оценка..., 1956). В дальнейшем, по мере накопления новых данных, стали создаваться и другие региональные шкалы

(Цаценкин, 1967, 1970; Методические указания..., 1974, 1978; Цыганов, 1983; Селедец 2000; Экологическая оценка..., 2005).

Первоначально идеи, предложенные Л.Г. Раменским, не нашли широкого отклика среди ботаников, и лишь опубликование в 1956 г. уже после смерти ученого коллективной монографии, рукопись которой была подготовлена им в соавторстве с учениками, вызвало достаточно бурную дискуссию по основным вопросам, связанным с разработкой и применением экологических шкал. Общим обзорам экологических шкал, их достоинствам и недостаткам, сравнению между собой посвящена обширная литература (Экологическая оценка..., 1956, 1971; Ниценко, 1957; Работнов, 1958, 1967; Самойлов, 1973; Комарова, Прохоренко, 2001; Селедец, Пробатова, 2003 и др.).

К достоинствам метода экологических шкал, прежде всего, относится стремление связать видовой состав растительности с особенностями конкретного местообитания. Четко прописанная методика их составления и применения позволяет создавать и использовать аналогичные шкалы для других регионов. Анализируя предложенную Л.Г. Раменским методику, А.А. Ниценко (1957) особо подчеркивал, что ее достоинство – учет всего видового состава фитоценозов при определении любых характеристик местообитаний.

В то же время ряд специалистов высказывал существенные замечания по отношению к предложенной Л.Г. Раменским системе шкал. В целом их можно разделить на три основные группы: 1) критика методических приемов, использованных при составлении шкал; 2) отсутствие проверки построенных шкал с помощью точных количественных измерений; 3) указания на ошибки в экологических оценках конкретных видов растений. Остановимся на их анализе более детально.

К вопросам методики составления шкал специалисты геоботаники обращались неоднократно (Ниценко, 1957; Работнов, 1958, 1979 а,б; Ипатов, Кирикова, Самойлов, 1974; Миркин, Розенберг, 1978). Критику вызывает, прежде всего, слабая формализованность метода, требующая от

исследователя интуиции и большого опыта, и даже при этих условиях оставляющая возможность ошибок. В результате методы Л.Г. Раменского, воспринимавшиеся сначала как слишком формально-математические, на современном уровне многим кажутся субъективными.

У большинства авторов вызывало неудовлетворение использование в шкалах Л.Г. Раменского слишком дробных классов проективного покрытия (ПП) в интервале от 0.1 до 8 % в сочетании с широким классом ПП > 8 %, поскольку определение значений данного параметра с такой точностью чрезвычайно проблематично и несовместимо со сбором массового материала. В то же время, при малых величинах ПП, ошибка всего лишь на 0.5–1 % может привести к существенному искажению результата. Кроме того, обилие тех или иных видов растений в сообществе – довольно непостоянный признак. Один и тот же вид при наличии сходных комплексов факторов среды может иметь разное обилие в зависимости от того, с какими соседями он растет, и от фитоценологических свойств последних. В результате имеет место недооценка взаимовлияний растений и переоценка «зеркальности» растительности по отношению к местообитанию, выражающейся в точном соответствии обилий условиям среды (Ниценко, 1957; Работнов, 1958). Неоднократно критике подвергали выделение слишком большого числа градаций (ступеней) факторов и установление разного их числа для разных экологических факторов (по увлажнению почв – 120, богатству-засолению – 30 и пр.), что вызывает чувство ложной точности. Кроме того, шкалы являются неравномерными. Например, в середине экологического ряда значимые различия между соседними синтаксонами могут составлять 3–5 ступеней, а на краях диапазонов различия такого порядка не принципиальны.

Другой упрек, часто высказываемый в адрес Л.Г. Раменского, состоял в том, что при составлении шкал автор не основывался на точных количественных измерениях факторов среды (Ниценко, 1957; Корчагин, 1968). Экологические ряды построены эмпирически, и их качество зависит только от опыта и квалификации самого исследователя. При таком подходе к

составлению шкал разные исследователи могут отнести один и тот же вид к разным экологическим группам, и не существует объективной методики проверки полученных рядов.

О желательности прямого учета экологических режимов писал и сам Л.Г. Раменский (1971), однако, хорошо понимая сложность такого учета, он справедливо отмечал, что естественная растительность и почва в своих признаках подытоживают местные условия за более или менее длинный ряд лет, но надо уметь экологически читать их показания.

К настоящему моменту выполнено большое количество специальных исследований (Прижуков, 1962; Самойлов, 1973; Маслов, 1990; Дидух, Плюта, Какуциев, 1991; Верификация балловых оценок..., 1998; Wali, Krajina, 1973; Schaffers, Sykora, 2000; Validity..., 2002; Smart, Scott 2003; Wamelink, Dobben, Berendse, 2003; Possible interactions..., 2008 и др.), результаты которых свидетельствуют о том, что применение экологических шкал дает результаты, сравнимые с экологическими характеристиками местообитаний, измеренными напрямую инструментальными методами.

Много критики прозвучало в адрес конкретных экологических характеристик тех или иных видов растений (Ниценко, 1957). Это связано с тем, что экология вида и его индикаторное значение не являются постоянными, а изменяются в пределах ареала. Популяции вида в разных частях ареала могут произрастать в разных условиях среды и, следовательно, давать различную информацию об условиях местообитания. Поэтому экологические шкалы носят региональный характер, и их корректно использовать лишь на той территории, для которой они разработаны. Так, А.А. Ниценко (1969б, с. 1003) писал: «Однако дело усложняется тем, что в разных географических областях экология видов меняется, а также меняется и их индикаторное значение, поскольку оно преломляется через конкуренцию с остальными видами, а последние, естественно, в разных областях не одни и те же. Поэтому вообще трудно рассчитывать на



разработку универсальных шкал для больших территорий, и до сих пор разработанные системы имеют преимущественно региональное значение».

На необходимость разработки региональных экологических шкал, в которых четко устанавливаются границы сопряженной взаимосвязи между компонентами растительного покрова и условиями их обитания, указывали многие авторы (Работнов, 1958, 1979б; Викторов, Востокова, Вышивкин, 1962; Корчагин, 1968, 1971; Выявление индикационного значения..., 1971; Дмитриева, Савченко, 1975; Lawesson, Fosaa, Olsen, 2003; Possible interactions..., 2008).

В современной геоботанике наряду со шкалами Л.Г. Раменского наиболее широко используются шкалы Д.Н. Цыганова (1983), а также шкалы, разработанные в европейских странах (Klapp, 1965; Ellenbergh, 1974; Landolt, 1977 и др.).

Сравнивая между собой шкалы Л.Г. Раменского и Г. Элленберга, Т.А. Работнов (1958, 1967, 1979б) указывал, что одним из коренных различий между отечественными и европейскими разработками является используемый формат шкал. Так, в работах Л.Г. Раменского и его последователей, для каждого вида приводят амплитуды на осях факторов для различных обилий. Д.Н. Цыганов (1983) также использует интервальные оценки, однако без учета обилия вида. Это информативно для определения степени эвритопности растений, но вызывает затруднения в оценке оптимальных экологических условий, так как распределение обилия вида в осях, отражающих градиенты факторов среды, не всегда является симметричным. В экологических шкалах западноевропейских исследователей для каждого вида приводится одно значение, показывающее его оптимум на градиенте фактора. Такая форма шкал затрудняет оценку экологической амплитуды, но дает ясную картину об экологических предпочтениях растений (Экологическая оценка..., 2005).

Известны работы (Самойлов, 1973; Дидух, 1994), в которых сделаны попытки численного сравнения разных систем экологических шкал. Было

показано, что шкалы различных западноевропейских исследователей, в сущности, тождественны. Корреляция значений оценок экологических оптимумов одних и тех же видов в шкалах немецких авторов Г. Элленберга и Е. Клаппа, оказалась высокой и прямолинейной; все коэффициенты корреляции превышают 0.90 (Самойлов, 1973). Таким же образом сопоставляли оценки амплитуд, данные Л.Г. Раменским, с оценками этих видов по другим шкалам. Полученные данные еще раз подтвердили вывод о принципиальном сходстве между интервальными шкалами Л.Г. Раменского и точечными шкалами Г. Элленберга и других авторов.

Поскольку учесть все характеристики местообитаний практически невозможно, авторы шкал обычно ограничивались учетом основных экологических факторов, позволяющих выполнить лишь грубое расчленение растительности на сравнительно крупные категории (Прокопьев, 1980, 1993). Например, Л.Г. Раменский и его ученики (Экологическая оценка..., 1956; Цаценкин, 1967) выделяют пять экологических шкал: увлажнения, переменности увлажнения, активного богатства и засоленности почв, аллювиальности, пастбищной дигрессии. Д.Н. Цыганов (1983) разработал 10 шкал: увлажнения, переменности увлажнения, кислотности почвы, освещенности и др. Г. Элленберг (Ellenbergh, 1974) предложил шкалы увлажнения почв, богатства почв азотом, кислотности почв, освещенности-затенения, термоклиматическую и континентальности климата. Таким образом, разные авторы включали в предложенные ими экологические шкалы разные сочетания факторов среды. Практически всегда шкалы содержат характеристики видов по отношению к факторам влажности, трофности и кислотности почв, часто – по отношению к световому режиму, температуре и континентальности климата.

Число ступеней экологических шкал, составленных разными авторами, также сильно различается. Так, максимальное их количество использует Л.Г. Раменский для шкалы увлажнения – 120, другие шкалы, созданные ученым, включают от 10 (для пастбищной дигрессии) до 30 (богатство и засоление)

ступеней. Представители западной геоботанической школы обычно используют при составлении шкал не более 10 ступеней (в среднем около 5). Кроме того, в шкалах, разработанных за рубежом, часто выделяется специальное обозначение, показывающее, что растение индифферентно относится к тому или иному фактору среды.

В литературе, посвященной проблемам фитоиндикации, активно дискутировались вопросы о том, что лучше индицирует среду: отдельное растение или растительное сообщество, и как учитывать вклад различных видов в общую характеристику местообитания.

Первый вопрос – учитывать ли при определении параметров местообитания все виды, или ограничиться несколькими, наиболее представительными (теми, которые имеют максимальное обилие или проективное покрытие и относятся к числу доминантов), – считается решенным. Большинство исследователей полагает, что растительное сообщество в целом является более точным индикатором определенных экологических условий (Викторов, 1955; Ниценко, 1957; Вопросы..., 1960; Виноградов, 1964; Корчагин, 1968, 1971; Матвеева, 1971; Булохов, 1996, 2003).

С вопросом применения конкретных методик для расчета значений экологических параметров местообитаний пока еще не все ясно. Так, Л.Г. Раменский (Экологическая оценка..., 1956) для определения экологических характеристик местообитаний предлагал два метода: засечек и ограничений. Суть обоих методов заключается в том, что для каждого вида, встреченного в геоботаническом описании, находят граничные условия экологических факторов, при которых данный вид может произрастать с наблюдаемым обилием. В случае использования метода засечек, искомой величиной является медиана всех полученных чисел, в случае метода ограничений – точка пересечения максимального числа таких интервалов.

Оба предложенных подхода вызвали критику (Ниценко, 1957; Работнов, 1967; Корчагин, 1971; Цыганов, 1983 и др.). Так, Д.Н. Цыганов

(1983) отмечает, что учет в равной степени всех видов, в том числе и малообильных, находящихся в неблагоприятных условиях, часто приводит к тому, что амплитуды значительного числа видов вообще не перекрываются (например, при значительно варьирующем режиме увлажнения почв). В то же время, виды, находящиеся в условиях, близких к оптимальным (преобладающая часть видового состава фитоценоза), для определения градации фактора используются недостаточно. Аналогичного мнения придерживался и Ю.И. Самойлов (1986, с. 140): «...ориентирование методики индикации преимущественно на такие виды (малообильные), составляющие меньшинство в сообществе, нельзя признать наилучшим решением».

По большому счету, суть критических замечаний сводится к тому, что при определении экологических показателей местообитаний все виды – от наиболее массовых до встретившихся единично, учитывают в равной степени. Поэтому в дальнейшем исследователи стали применять различные способы «взвешивания», т.е. определения вклада вида в конечный результат оценки экологических параметров местообитаний.

Так, в работе Е.И. Бурцевой с соавторами (1978), в качестве меры «взвешивания» использованы экологические амплитуды видов. Чем шире экологическая амплитуда вида, тем ниже его индикаторная роль, и наоборот, максимальным весом при определении характеристик экотопов обладают стенобионтные виды.

Чаще всего, в качестве «веса» вида используют его обилие. Это логично, поскольку, как правило, для значений более высокого покрытия амплитуда возможных экологических условий сужается, что повышает индикаторную роль видов (Викторов, Востокова, Вышивкин, 1962; Виноградов, 1964; Корчагин, 1968, 1971; Самойлов, 1986). Именно подход, основанный на оценке взвешенного среднего, где весом вида является его обилие, получил наиболее широкое распространение, особенно при использовании точечных шкал Г. Элленберга и др. (Jeglum, 1971; Kenkel,

1987; Lawesson, Fosaa, Olsen, 2003). Такой подход достаточно корректно отражает экологические особенности местообитаний и, кроме того, удобен с точки зрения автоматизации расчетов, поскольку метод взвешенного среднего легко поддается алгоритмизации. Кроме того, при использовании данного метода неточности шкалы в отношении отдельных видов нивелируются остальными видами.

Определение взвешенного среднего применимо только для точечных шкал, однако в России чаще всего используют шкалы Раменского и Цыганова, которые являются интервальными. Тем не менее, существует возможность свести интервальные оценки экологических оптимумов к точечным. В простейшем случае можно использовать середину интервала, как его оптимальное значение. Однако это не всегда корректно, поскольку распределение обилия вида в зависимости от значения экологического фактора может быть не симметричным. С учетом этого, в качестве оптимума предлагается использовать середину амплитуды для наибольшего обилия (Ипатов, Тархова, 1969; Работнов, 1979а; Самойлов, 1986; Дидух, Плюта, Какуциев, 1991; Информационно-аналитическая система..., 1995; Оценка и сохранение..., 2000; Экологическая оценка..., 2005).

Экологические шкалы сами по себе являются достаточно эффективным инструментом для анализа растительности и используются для решения большого спектра различных задач флористики и геоботаники. Они хорошо согласуются с современными представлениями о растительности как о непрерывном и плавно изменяющемся континууме переходящих друг в друга растительных сообществ (Раменский, 1924; Gleason, 1926; Александрова, 1969; Nicholson, Marcotte, 1979; Василевич, 1969; Работнов, 1984; Миркин, 1985, 1990; Миркин, Наумова, 1998; Миркин, Наумова, Соломещ, 2001; Матвеева, 1998; Ragan 1997 и др.).

Экологический анализ списка видов может служить основой классификации растительности (Самойлов, 1986; Комарова, Прохоренко, 2001 и др.). Данные экологических таблиц используют либо для первичного

разделения массива описаний на экологически однородные совокупности, которые затем отдельно обрабатывают по методу Ж. Браун-Бланке (Прокопьев, 1980), либо сразу для выделения групп диагностических видов, минуя процедуру табличной обработки (Сабуров, 1984).

Нередко шкалы служат для контроля экологических различий между синтаксонами и экологической однородности внутри них (Ипатов, 1964, 1998; Опыт применения..., 1974; Федорчук, 1976). Возможности экологических шкал широко используют при фитоиндикации. Они позволяют определять такие экологические параметры местообитаний, измерить которые напрямую, зачастую, не представляется возможным (Прижуков, 1962; Ипатов, 1964; Ипатов, Кирикова, Самойлов, 1974; Апаля-Шидлене, 1971; Корчагин, 1971; О способах оценки..., 1978; Голуб, 1983; Дидух, Плютта, 1991; Прокопьев, 1993 и др.). Экологические шкалы являются хорошим инструментом для определения характеристик экотопов, проведения ординации растительных сообществ на градиентах условий среды и выделения ведущих факторов, оказывающих влияние на растительный покров (Goodall, 1954; Whittaker, 1956; Persson, 1981; Schwabea, Kratochwilb, Pignatti, 2007). С помощью шкал можно анализировать процессы динамики растительного покрова (Казанская, Утехин, 1971; Дегтева и др., 2001).

Для нас наиболее важным является то, что шкалы могут быть использованы для определения степени специфичности и обособленности групп сопряженных видов в осях экологических факторов (Миркин, Денисова, Гаврилова, 1970). Необходимо особо подчеркнуть, что группы, полученные на основании градиентного анализа с использованием экологических шкал, отличаются от эколого-ценотических, поскольку последние имеют в своем составе виды не только сходные по требованию к комплексным градиентам среды, но и «верные» синтаксонам определенного ранга. Поэтому экологические шкалы чаще всего используют в совокупности с другими методами выделения ЭЦГ, для проверки и уточнения уже

выделенных групп. Например, Э. ван дер Маарел (E. van der Maarel, 1993) для выделения ЭЦГ использовал эколого-флористическую классификацию растительности и экологические характеристики видов в шкалах Г. Элленберга (Ellenberg, 1974).

В заключение отметим, что, несмотря на использование различных математических методов и формализованных подходов, выделение ЭЦГ – процедура в достаточной степени условная, поскольку распределение видов в растительном покрове в соответствии с принципом экологической индивидуальности носит континуальный характер. Зачастую может оказаться, что выделенные эколого-ценотические группы неоднородны. Кроме того, одни и те же виды в разных ландшафтах, а тем более зонах и провинциях, могут встречаться в разных местообитаниях, изменять свою экологию, ассоциироваться с различными видами (Ниценко, 1969б; Юрцев, Петровский 1971; Сабуров, 1982 и др.). Поэтому, построение систем региональных эколого-ценотических групп видов и экологических шкал является на сегодняшний день достаточно актуальной задачей.

## ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Территория горных, предгорных и равнинных ландшафтов верхнего и среднего течения р. Печора протянулась в меридиональном направлении вдоль Уральских гор с севера на юг почти на 500 км (от 66° до 61.5° с.ш.), и около 150 км с запада на восток от 56° до 60° в.д. На востоке и юге она ограничена административной границей Республики Коми. Здесь находятся крупные особо охраняемые природные территории: Печоро-Илычский государственный природный заповедник и национальный парк «Югыд ва» (Девственные леса Коми., 2005).

Рассматриваемый регион расположен на стыке Русской равнины и Уральских гор. Это является основной причиной, обуславливающей неоднородность природных условий. Отдельные его участки имеют разное геологическое происхождение и сложены различными горными породами, что нашло свое отражение в характере рельефа (Варсановьева, 1940, 1953). Наряду с изменением геологических пород и рельефа, при продвижении с запада на восток (от равнины к горам) меняются климатические параметры: количество осадков, температура воздуха, ветровой режим и т.п. (табл. 2, 3). Все выше перечисленные факторы оказывают огромное влияние на формирование растительности и почвенного покрова данной территории, которые в разных ее частях характеризуются своеобразными чертами.

**Климат.** Бассейн верхнего и среднего течения р. Печоры расположен в относительно высоких широтах на удалении от Атлантического океана, что обуславливает суровость и континентальность климата. Значительная протяженность изучаемой территории с севера на юг, а также разнообразие форм рельефа создают существенную разницу в климатических условиях отдельных ее частей (табл. 3).



Таблица 2

Характеристика природных условий районов исследования (Варсанофьева, 1940, 1953; Юдин, 1954а, б; Атлас..., 1964; Исаченко, Лавренко, 1980; Атлас..., 1997; Флора и растительность..., 1997)

Характеристика	Ландшафтная зона		
	Равнинная	Предгорная	Горная
Геолого-геоморфологическое районирование	Русская платформа. Горизонтальные верхнепермские породы, ледниковые отложения.	Палеозойские породы. В западной части каменноугольные и нижнепермские породы, восточная образована силурийскими и девонскими отложениями.	Складчатое сооружение Уральских гор. Кристаллические породы и метаморфические сланцы кембрийского возраста.
Рельеф	Равнинный	Увалистый. Общий западный уклон.	Горный
Отметки высот, м (над ур. м.)	До 200	200-750	500-1896 м (самая высокая вершина г. Народа)
Тип климата	Умеренно-континентальный	Умеренно-континентальный	Субарктический
Ветровой режим			
Зима	Юг – Юго-Запад	Юг – Юго-Запад	Юг
лето	Север – Северо-Запад	Север – Северо-Запад	Север
Почвы	Аллювиальные почвы и подзолы железистые, песчаные подзолы, болотно-подзолистые и торфяно-болотные почвы.	Горно-подзолистые, торфянисто-дерновые оподзоленные, дерново-карбонатные, глееподзолистые иллювиально-гумусовые почвы.	Горно-тундровые, горные глееподзолистые почвы редколесий, горно-лесные подзолистые, горно-лесные болотно-подзолистые почвы.
Растительность	Сосновые, еловые и лиственнично-еловые леса	Еловые и елово-пихтовые с примесью кедра и лиственницы, лиственнично-еловые леса	Горные леса, темнохвойные леса, еловые, пихтовые, березовые и лиственничные редколесья, заросли кустарников, тундры и гольцовые пустыни

Равнинная ландшафтная зона характеризуется континентальным климатом, с длительной, холодной и многоснежной зимой (средней протяженно-

стью до 5–6 месяцев), которая продолжается с октября до марта. Лето начинается в июне и продолжается около 65–75 дней. Vegetационный период составляет до 90 дней. Среднегодовые температуры колеблются в зависимости от широты. Так, для подзоны средней тайги средняя температура за год составляет 0° севернее, для подзоны крайне-северной тайги, происходит ее уменьшение до -2 – -3°.

Таблица 3

Среднегодовые значения температуры (°С) и осадков (мм) в различных подзонах тайги и ландшафтных зонах бассейна верхнего и среднего течения р. Печора (Атлас..., 1997)

Ландшафтная зона Подзона тайги	Равнинная	Предгорная	Горная
	Крайне-северная	$\frac{-2-3}{550}$	$\frac{-3-4}{650}$
Северная	$\frac{-1-2}{650}$	$\frac{-2-3}{750}$	$\frac{-3-4}{950}$
Средняя	$\frac{0 - -1}{750}$	$\frac{-1-2}{850}$	$\frac{-1-2}{1100}$

Примечание. В числителе – среднегодовая температура, в знаменателе – среднегодовое количество осадков.

В горной части климат заметно суровее, зима длиннее и может продолжаться до середины апреля или даже несколько дольше. Лето начинается позже, длится 50–60 дней, и в целом характеризуется прохладной погодой, с частыми дождями и ночными заморозками. Продолжительность вегетационного периода 50–60 дней. Среднегодовые температуры существенно ниже, чем в равнинной части для той же широты. Так, для территории Северного Урала, среднегодовая температура составляет - 1–2°; для Приполярного Урала – - 6–7°. Это обусловлено резким повышением уровня рельефа и наличием горных хребтов меридионального направления, вдоль которых с се-

вера на юг проникают массы холодного арктического воздуха. В летний период могут происходить весьма существенные перепады температур. Здесь дневная температура может достигать 20°, а ночью и под утро наступает резкое понижение температуры, возможны заморозки (Атлас..., 1964; Горчаковский, 1966; Атлас..., 1997). П.Л. Горчаковский (1966) отмечал, что при увеличении абсолютной высоты местности наблюдается снижение среднегодовой температуры в среднем 0.5°С на каждые 100 м высоты, а для более теплых месяцев (с июня по сентябрь) – 0.7°С.

Годовое количество осадков на равнине составляет около 700 мм, при приближении к Уральским горам оно увеличивается: в предгорной части до 800–900 мм осадков в год, а в горной – 1100 мм и более (Атлас..., 1997). Распределение осадков по сезонам года, неравномерно: большая их часть выпадает в теплые месяцы (апрель – октябрь).

Устойчивый снежный покров образуется в третьей декаде октября – начале ноября. На равнине снег лежит около 200 дней, в горах более – 240, отдельные снежники здесь не тают все лето. В зависимости от характера рельефа мощность снежного покрова заметно варьирует. На Печорской низменности она достигает 1 м, на склонах предгорий и гор – 2 м, в глубоких долинах происходит накопление снежного покрова до 10 м и более (Мартыненко, Дегтева, 2003). Глубина снежного покрова во многом определяет характер растительности, особенно в горной ландшафтной зоне. С одной стороны, снежный покров в условиях высокогорий защищает растения, побеги которых меньше страдают от мороза. С другой, наличие большого объема снега сокращает вегетационный период – в местах, где долго лежит снег, весеннее развитие растений начинается значительно позднее.

В зависимости от времени года изменяется и ветровой режим. Летом на равнине преобладают северо-западные ветры, а в горной части – северные, зимой – соответственно юго-западные и южные (Атлас..., 1997).

**Геоморфология и рельеф.** В геоморфологическом отношении на исследуемой территории выделены три основные части: самая западная – Печорская низменность, восточнее располагается холмистый (увалистый) предгорный район, на крайнем востоке выделяется район Уральских гор (Варсанофьева, 1940; Лавренко, Улле, Сердитов, 1995; Флора и растительность..., 1997; Ильчуков, 2010).

Печорская низменность (равнинная ландшафтная зона), расположенная между Тиманом и Уралом, представляет собой обширную область опускания земной коры, заполненную четвертичными отложениями. Фундамент сложен горизонтальными или изогнутыми палеозойскими и мезозойскими горными породами, выступающими полосами среди широко развитых ледниковых отложений, состоящих в основном из флювиогляциальных песков и моренных суглинков. Отметки абсолютных высот в равнинной зоне не превышают 180-200 м над уровнем моря. Формирование современного рельефа происходило в условиях постепенного погребения материнских пород. В целом, водораздельные пространства бассейна р. Печора имеют плоский слабо пересеченный рельеф. Эрозионные процессы на водоразделах почти отсутствуют (Варсанофьева, 1953; Филенко, 1974).

Увалистая полоса сложена палеозойскими породами, в западной части развиты дислоцированные каменноугольные и нижнепермские породы, среди которых обычны известняки и доломиты. Рельеф довольно однообразный, холмистый. Средние отметки высот не превышают 250 м над ур. м. Увалистая полоса имеет общий западный уклон. Ее восточная половина образована преимущественно силурийскими и девонскими отложениями. В связи с наличием карбонатных пород в ландшафтах часто отмечаются карстовые явления – пещеры, воронки, сухие русла водотоков. Там, где проходят полосы твердых пород (кварциты), поднимаются высокие гряды (так называемые пармы или чугры). На западе самой крупной вершиной является сопка Лунвож (высота 352 м над ур.м.). Чем дальше на восток, тем выше становятся гряды. Наиболее значимые из них: Эбель-Из, Валган-Чугра, Ляга-Чугра.

Самой высокой является гряда Шежим-из, ее вершина расположена на высоте 750 м над ур. м. (Варсанофьева, 1940, 1953).

Область горной полосы Уральского хребта сложена кристаллическими породами и метаморфическими сланцами кембрийского и, возможно, докембрийского возраста. Горы Урала – это древняя складчатая система, неоднократно разрушавшаяся и вновь поднятая в новейшую геологическую эпоху. Окончательное формирование современного складчатого Урала в основном закончилось к началу мезозоя (Варсанофьева, 1940; Атлас..., 1964). Средние отметки высот составляют 750–850 м над ур. м., отдельные вершины поднимаются на высоты 1000 м и более: г. Колокольня – 1721 м, г. Манси-нер – 1779 м, г. Карпинского – 1803 м. Самая высокая гора Уральского хребта – Народа – имеет высоту 1896 м над ур. м.

Основные формы рельефа отражают элементы доледниковой поверхности. В формировании современного рельефа особенно большое значение имела деятельность экзогенных факторов: ледниковой и водно-ледниковой эрозии и аккумуляции, речной эрозии. Отложения четвертичной системы представлены осадками нескольких оледенений: окского (дислоцированы в эрозионных впадинах рельефа на притоках верхней Печоры), днепровского, московского (распространены повсеместно) и валдайского (представлены на Приполярном Урале). Отложения ледниковых эпох – моренные валунные суглинки, флювиогляциальные пески, а межледниковых эпох – аллювиальные и озерно-болотные осадки. Послеледниковые отложения представлены озерными и аллювиальными песчано-глинистыми и торфяными накоплениями по долинам рек (Леса Республики Коми, 1999).

В речных долинах равнинной области, как на севере, так и на юге, подстилающие породы состоят преимущественно из аллювиальных образований, которые хорошо фильтруют и легко впитывают атмосферные осадки. В предгорных и горных районах по берегам рек обычны выходы коренных скальных пород. Развивающиеся здесь почвы являются грубоскелетными,

легко проводят воду и в большой степени повышают грунтовой сток (Варсановьева, 1953).

**Гидрология.** На Урале берут начало одна из крупнейших рек Европы – Печора и многие ее притоки, которые характеризуются многоводностью (это обусловлено накоплением мощных запасов снега зимой и повышенной нормой летних осадков). Бассейн Печоры, длина которой составляет 1814 км, охватывает до 62 % территории Республики Коми. Основные притоки: Унья, Илыч, Велью, Щугор, Малый и Большой Паток, Большая Сыня, Косью, Уса, Ижма, и др.

Печора неоднократно меняет направление своего течения. В верховьях, расположенных в горах Урала, она течет на запад, потом отклоняется к юго-западу. После впадения р. Волосницы Печора поворачивает на север. На 698 и 432 км от устья она образует 2 крупных колена, сначала поворачивая на юго-запад, а затем – прямо на запад. В районе с. Усть-Цильма Печора вновь устремляется к северу и течет в этом направлении до впадения в Печорскую губу (Зверева, 1955). Характер течения реки и особенности формирования ее долины существенно различаются в зависимости от типа рельефа и ориентировки относительно линии простирания горных пород. На всем протяжении реки выделяются три части (области):

- Верхняя Печора – от истока до впадения р. Волосницы, протяжение 234 км (12.8% всей длины реки);
- Средняя Печора – от впадения р. Волосницы до с. Усть-Уса, протяжение 825 км (45.5%);
- Нижняя Печора – от с. Усть-Уса до северной границы Республики Коми, имеет протяженность 537 км (29.5%). Отрезок Нижней Печоры, расположенный за пределами республики составляет 218 км, или 12.2% всей длины реки (Зверева, 1955).

Верхняя Печора пересекает три геоморфологические области: горную, где река прорезает ряд хребтов, вытянутых в меридиональном направлении,

полосу увалов в предгорьях западного склона Урала и Печорскую низменность.

Гидрографическая сеть представлена реками, долины которых часто глубоко врезанные, создают крутосклоновый рельеф поверхности с заметными террасами. Прослеживается до пяти речных террас, различающихся между собой по высоте и строению. Развитие относительно густой сети рек обусловлено значительным количеством осадков, слабой водопроницаемостью коренных пород, значительными уклонами поверхности, способствующими быстрому стоку талых и дождевых вод (Зверева, 1955; Филенко, 1974). Наиболее заметным притоком Печоры в этой части ее бассейна является р. Унья протяженностью 163 км.

Средняя Печора течет почти в меридиональном направлении вдоль западного склона Урала. Бассейн делится на две резко отличные друг от друга части: левобережную равнинную и правобережную, где происходит постепенный переход от равнинных условий к горным. Область водосбора левых притоков, целиком расположенная на Печорской равнине, имеет плоский, выровненный или слабо всхолмленный рельеф; высоты над уровнем моря в среднем 80–100 м, очень редко до 200 м. Область водосбора правых притоков, берущих начало на Урале, по направлению от долины р. Печоры к Уралу характеризуется последовательной сменой трех ландшафтных зон, уже описанных для Верхней Печоры.

**Растительность.** Согласно принятому сегодня ботанико-географическому районированию (Исаченко, Лавренко, 1980) большая часть рассматриваемой территории относится к Урало-Западносибирской провинции Евразийской таежной области. Отличительная черта растительного покрова в пределах провинции – господство темнохвойных лесов, древостои которых сложены преимущественно видами сибирской полидоминантной тайги: прежде

всего *Picea obovata*<sup>\*</sup>, и в меньшей степени *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*.

В равнинной ландшафтной зоне значительные площади занимают сосновые леса (Производительные силы..., 1954; Игошина, 1964; Карпенко, 1980; Флора и растительность, 1997). Они приурочены к борovým террасам р. Печоры и ее притоков, где экотопы характеризуются бедными песчаными почвами, для которых типична провальная фильтрация, и для заболоченных плоских и пониженных участков водораздельных пространств. На борových террасах преобладают сосняки лишайникового и зеленомошно-лишайникового типов. Травяно-кустарничковый ярус сухих боров отличается низким видовым разнообразием, в его составе преобладают олиготрофные виды. Чаще всего доминирует *Vaccinium vitis-idaea*, заметным постоянством, но при меньшем обилии характеризуются *Arctostaphylos uva-ursi*, *Diphasiastrum complanatum*, *Empetrum hermaphroditum*. В напочвенном покрове преобладают кустистые лишайники из рода *Cladonia* (наиболее постоянны и обильны *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. uncialis*), из мхов – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. На заболоченных участках водораздельных пространств обычны сосняки сфагновые. В травяно-кустарничковом ярусе сосновых насаждений сфагнового типа обычны такие кустарнички, как *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, а из травянистых растений – *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*. В напочвенном покрове господствуют сфагновые мхи (*Sphagnum angustifolium*, *S. capillifolium*, *S. centrale*, *S. magellanicum*, *S. warnstorffii*, *S. wulfianum*), обычна небольшая примесь зеленых мхов (*Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Pleurozium schreberi*). По мере продвижения к горам эдификаторная роль *Pinus sylvestris* снижается. В межгорных долинах сосна приурочена исключительно к болотам, в поясе горных лесов изредка отмечены фрагменты сосновых насаждений (Карпенко, 1980; Лавренко, Улле, Сердитов, 1995; Флора и растительность..., 1997).

---

<sup>\*</sup>Латинские названия сосудистых растений приведены согласно сводке С.К. Черепанова (1995).



В среднем течении р. Печора равнинная ландшафтная зона изобилует низинными участками. Здесь, в условиях повышенного увлажнения, нередко имеющего застойный характер, развиваются преимущественно подзолисто-глеевые и торфяные болотные почвы. В растительном покрове преобладают заболоченные еловые и березово-еловые долгомошные и сфагновые леса.

На плоских и слабо пониженных участках водоразделов, а также в неглубоких депрессиях рельефа формируются леса долгомошного типа, в напочвенном покрове которых преобладает *Polytrichum commune*. При этом довольно значительна примесь других зеленых (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) и сфагновых (*Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*) мхов. Из доминантов травяно-кустарничкового яруса наиболее характерны *Equisetum sylvaticum* (в местообитаниях с проточным увлажнением) и *Carex globularis* (на участках, где увлажнение носит застойный характер). Постоянные, но менее обильные компоненты покрова лесов этого типа – *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Rubus chamaemorus* (Юдин, 1954а; Леса Республики Коми, 1999; Де́вственные леса Коми..., 2005).

Заболоченные водораздельные пространства с застойным характером увлажнения и торфяными почвами занимают еловые и елово-березовые сфагновые леса с угнетенным древостоем. Микрорельеф под их пологом неоднородный, что в свою очередь обуславливает мозаичность травяно-кустарничкового яруса. Кустарнички (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* и *V. vitis-idaea*) малообильны и растут только на кочках. В мочажинах обычны травянистые растения – *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*. Мощный моховой покров слагают сфагны (*Sphagnum angustifolium*, *S. balticum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, *S. warnstorffii*). В зависимости от преобладания того или иного вида растений, леса этого типа подразделяются на осоково-сфагновые, хвощево-сфагновые, морошково-сфагновые и осоково-морошково-сфагновые. Наиболее широко распространены хвощево-сфагновые и осоково-сфагновые насаждения. Довольно обычны и кустарничково-сфагновые темно-

хвойные леса, в покрове которых ведущую роль играют *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, в меньшей степени *Empetrum hermaphroditum*. В некоторых сообществах развит кустарниковый ярус, образованный *Betula nana* с примесью *Salix phylicifolia* и *S. lapponum*. Изредка на заболоченных водоразделах Печорской низменности встречаются кустарничково-сфагновые и травяно-сфагновые кедровники (Производительные силы..., 1954; Непомилуева, 1974; Природный парк..., 1977; Непомилуева, Лащенко, 1978; Леса Республики Коми, 1999; Девственные леса Коми..., 2005).

Типологически наиболее разнообразны лесные сообщества предгорий. Это обусловлено сложной структурой ландшафтов, сформировавшихся под влиянием Уральских гор и, как следствие, большим разнообразием экотопов. Кроме того, значительное воздействие на растительность этой зоны оказывают пожары (Флора и растительность..., 1997; Девственные леса Коми..., 2005; Дегтева, 2005). В предгорной ландшафтной зоне, благодаря возвышенному характеру рельефа, лесные сообщества заболочены в меньшей степени, чем на равнине. Для данной территории типичны темнохвойные леса чернично-зеленомошные и чернично-лишайниково-зеленомошные, которые приурочены к увалам (пармам), склонам речных долин, а также нижней части склонов гор Урала. Верхний полог насаждений образуют деревья *Picea obovata*, подчиненные пологи – *Abies sibirica*, обычна примесь *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*. Напочвенный покров представляет собой почти сплошной ковер зеленых мхов – *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*. Среди трав и кустарничков в лесах этих типов господствует *Vaccinium myrtillus*, значительно участие *Avenella flexuosa*. В различных экологических условиях заметного обилия могут достигать и другие виды растений. На более сухих и бедных почвах увеличивается доля *Vaccinium vitis-idaea*; в переувлажненных местообитаниях разрастается *Equisetum sylvaticum*, а при худшей аэрации почв – *Carex globularis*. В бассейне Верхней Печоры в покрове лесных сообществ заметную ценоотическую роль играют *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Moneses uniflora*, к северу возрас-

тает значимость *Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, (Производительные силы..., 1954; Непомилуева, 1992; Природный парк..., 1977; Леса Республики Коми, 1999; Девственные леса Коми., 2005; Биоразнообразии и сукцессионный статус..., 2007).

Древостой пихты, достаточно редкие в равнинной ландшафтной зоне, становятся более обычными в предгорьях и горах Северного и Приполярного Урала. С высотой доля *Abies sibirica* в темнохвойных насаждениях возрастает, в верхней части горно-лесного пояса этот вид постепенно вытесняет ель (Корчагин, 1940; Производительные силы..., 1954; Горчаковский, 1966; Карпенко, 1980; Флора и растительность..., 1997; Леса Республики Коми, 1999; Девственные леса Коми., 2005; Бассейн реки Малый Паток..., 2007; Дубровский, 2009). В елово-пихтовых и пихтовых лесах древесный ярус состоит обычно из трех пологих. Первый полог, как правило, разреженный (сомкнутость крон не более 0.2), сформирован деревьями *Picea obovata* с единичной примесью *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. Во втором и третьем пологих, общая сомкнутость которых достигает 0.5–0.7, преобладает пихта; имеется примесь ели, березы и кедра. Из основных лесообразующих пород наиболее активно возобновляется *Abies sibirica*. Подлесок представлен *Sorbus sibirica*, сомкнутость кустов составляет до 0.2–0.3. К крутым склонам и ложбинам стока приурочены елово-пихтовые и пихтовые леса травяного типа. Для них характерно преобладание в травостое папоротников (*Dryopteris expansa*, *Diplazium sibiricum*, *Athyrium distentifolium*, *Phegopteris connectilis*) либо высокотравья: *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis purpurea*, *Geranium albiflorum*, *G. sylvaticum*. Значительным постоянством, но при меньшем обилии, характеризуются *Gymnocarpium dryopteris*, *Viola biflora*, *Solidago virgaurea*, *Oxalis acetosella*. Напочвенный покров в лесах травяной группы типов обычно развит слабо. На более дренированных участках склонов увалов развиты пихтарники и смешанные елово-пихтовые насаждения чернично-зеленомошные, в которых нижние ярусы формируют те же виды, что и в еловых зеленомошных лесах. К окраинам болотных массивов, располагающихся на слабо дре-

нированных вершинах моренных холмов, приурочены пихтарники сфагновые, в которых облик травяно-кустарничкового яруса определяет *Chamaepericlymenum suecicum*.

Мелколиственные леса, составленные преимущественно березой пушистой (*Betula pubescens*), заметно реже березой повислой (*B. pendula*), а в горах Приполярного Урала – березой извилистой (*B. tortuosa*) в растительном покрове территории, относящейся к бассейну верхнего и среднего течения Печоры играют второстепенную роль (Горчаковский, 1966; Флора и растительность..., 1997; Дегтева, 1992, 2002; Дегтева, Дубровский, 2008; Дегтева, Дубровский, Шубина, 2009). Большинство березовых лесов является производными. Они сформировались в результате зарастания гарей, вырубок и представляют собой одну из стадий восстановления хвойных лесов, господствовавших на этой территории ранее. Травяно-кустарничковый ярус таких лесов отличается большим видовым разнообразием, наиболее ценотически значимыми видам являются *Avenella flexuosa*, *Rubus arcticus*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. В моховом покрове преобладают *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* и *P. juniperinum* (Флора и растительность..., 1997). К первичным лесам относятся березняки в поймах рек, возникшие на сравнительно недавно образовавшихся аллювиальных почвах и сменившие во времени луговую растительность. Первичными можно считать также редкостойные березняки гор Урала, формирующиеся вблизи верхнего предела лесов (Корчагин, 1940; Горчаковский, 1966; Флора и растительность..., 1997; Дегтева, Дубровский, 2008; Дегтева Дубровский, Шубина, 2009). Длительно существующими и, возможно, также первичными, являются березняки, развитые на некоторых гипновых и переходных болотах (Горчаковский, 1966; Леса республики Коми, 1999; Флористическая и ценотическая структура..., 2001). Иногда, особенно в южной части бассейна р. Печоры, в процессе послепожарного или послерубочного восстановления хвойных лесов участвует *Populus tremula*. В более северных районах осина встречается реже и приурочена к наиболее благоприятным условиям местоо-

битаний: долинам рек, южным склонам холмов (Лашенкова, 1954; Леса республики Коми, 1999; Флористическая и ценотическая структура..., 2001; Дегтева, 2002; Дубровский, 2010).

Второе место по площади после лесов занимают болота. Чаще всего они встречаются на равнине, поскольку, в горах, несмотря на большое количество осадков, гораздо лучше развит естественный дренаж, что не позволяет скапливаться большим массивам воды. На равнине площадь болот увеличивается при продвижении на север. Максимальная заболоченность наблюдается в подзонах северной и крайне северной тайги. Наиболее широко распространены олиготрофные (верховые) болота, которые развиваются на слабо дренированных водораздельных территориях, и аапа-болота. Последние типичны для подзон северной и крайне северной тайги. Менее представлены мезотрофные (переходные) болота, встречающиеся преимущественно мелко-контурными участками. Подчиненные площади занимают эвтрофные (низинные) болота, которые приурочены к долинам рек (Юдин, 1954а; Игошина, 1964; Алексеева, 1988, 2009). На микроповышениях верховых и аапа-болот обычны *Betula nana* и кустарнички: *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*. Из трав чаще всего можно встретить *Rubus chamaemorus*, *Carex limosa*, *C. paupercula*, *Eriophorum vaginatum*, *E. russeolum*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*. Травянистые растения более обильны в микропонижениях. На переходных болотах доминирует *Carex rostrata*, иногда *C. rotundata* (к северу чаще). В болотных экосистемах разнообразие сфагновых мхов, выступающих здесь в роли эдификаторов, максимально (Алексеева, 1988). На ключевых болотах возрастает ценотическая роль гипновых мхов. Помимо открытых болот, в разных частях предгорий встречаются и болотные массивы, в той или иной степени облесенные (Юдин, 1954а; Игошина, 1964; Флора и растительность..., 1997; Бассейн реки Малый Паток..., 2007; Биологическое разнообразие Уральского Припечорья, 2009).

Наибольшее своеобразие растительному покрову рассматриваемой территории придает наличие Уральских гор с отчетливо выраженной высотной поясностью (Корчагин, 1940; Игошина, 1952, 1964; Горчаковский, 1966; Лавренко, Улле, Сердитов, 1995; Флора и растительность..., 1997; Мартыненко, Дегтева, 2003 и др.).

В настоящий момент принято разделять растительность горного ландшафта на следующие пояса (Корчагин, 1940; Горчаковский, 1966):

- пояс предгорных лесов (простирается до отметки абсолютной высоты 350 м над ур. м.), облик которого определяют еловые, елово-пихтовые и пихтовые леса;
- подгольцовый пояс (350–650 м), в растительном покрове которого встречаются еловые, пихтовые и елово-пихтовые с примесью березы, реже лиственничные редколесья, заросли кустарников (можжевельника, ивы, березы карликовой) и участки горных лугов;
- горно-тундровый пояс (650–850 м), растительность которого состоит из горных лишайниковых, лишайниково-моховых, моховых, пятнистых и каменистых тундр, нередко с признаками олуговения;
- пояс гольцовых пустынь (выше 850 м) включает каменистые россыпи, практически лишенные растительности.

Наряду с высотой над уровнем моря существенное влияние на смену растительности оказывает широта. В среднем, уменьшение широты на 1° приводит к поднятию верхней границы леса на 90–100 м (Юдин, 1954а). Кроме того, на состав растительности влияет множество других факторов: крутизна склона и его экспозиция, состав подстилающих горных пород и выработанность почвенного слоя, а также причины исторического характера. Тем не менее, в смене растительности с повышением рельефа можно обнаружить ряд общих закономерностей. Так, для лесной растительности, по мере увеличения отметок абсолютных высот, характерно постепенное уменьшение сомкнутости крон и полноты древостоев, высоты деревьев. Состав древесного яруса также претерпевает значительные изменения. В лесах нижних и сред-

них частей склонов господствует ель с примесью березы пушистой и кедра, выше к ним добавляется пихта, которая постепенно начинает господствовать, образуя отчетливо выраженный пояс пихтовых лесов. Еще выше к последней начинает примешиваться береза пушистая, а севернее Щугора – б. извилистая, и пихтовый лес переходит в березово-пихтовый, а затем – в лиственный. По мере продвижения к северу доля пихты и кедра в насаждениях начинает постепенно снижаться, вплоть до полного исчезновения. На смену им приходит лиственница сибирская. Севернее 64 параллели лиственница образует горные леса и редколесья (с примесью ели и березы либо практически чистые), выходит на верхнюю границу леса по склонам массива Сабля, хребтов Саледы, Обеиз, Малды, Росомаха (Производительные силы..., 1954; Природный парк..., 1977; Непомилуева, 1984; Биоразнообразие водных..., 2010).

Верхняя граница леса на Северном Урале (62° с.ш.) проходит на высотах от 550 до 650 м над ур. м., на Приполярном Урале (64–65° с.ш.) опускается до 400 м. Ее положение сильно зависит от экспозиции склона. Отдельные экземпляры ели, пихты и кедра можно обнаружить на отметках высот 700–800 м и более, в небольших ложбинках или в защищенных от ветров местах, где они принимают стелющиеся формы (Корчагин, 1940; Горчаковский, 1966; Флора и растительность..., 1997).

Выше границы леса встречаются сообщества горных кустарников. Они, в зависимости от крутизны склона, наличия каменистых осыпей, характера подстилающих пород образуют полосу шириной 100–250 м. Основными видами кустарников являются *Betula nana*, *Juniperus sibirica* и различные виды ивы (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. lapponum* и др.). Участки редколесий и кустарников могут чередоваться с фрагментами горных луговин. По краям нагорных террас и на горных склонах образуются мелкотравные, разнотравно-злаковые или злаковые луга, основным компонентом которых является *Avenella flexuosa*. К ложбинам стока и участкам нагорных террас с богатыми почвами приурочены разнотравные луга. Весной на них выделяются цветущие растения *Anemonastrum biarmiense*, летом преобладает высокотравье: *Aconitum*

*septentrionale*, *Angelica archangelica*, *Calamagrostis purpurea*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus*, *Veratrum lobelianum*. В нижних ярусах обычны *Alchemilla* sp., *Bistorta major*, *Solidago virgaurea*, *Trollius europaeus*, *Viola biflora* (Корчагин, 1940; Горчаковский, 1966; Природный парк..., 1977; Дегтева, 2008).

Еще выше простираются обширные пространства горно-тундрового пояса. Наиболее характерными для Уральских гор являются лишайниковые и зеленомошные тундры с доминированием *Betula nana* и различных видов ивы, а также разных кустарничков (Юдин, 1954б; Флора и растительность..., 1997). Чаще всего, горные тундры представляют собой двухъярусные сообщества, причем верхний ярус составлен кустарничками с небольшой примесью трав. В тундрах самими обычными видами-доминантами верхнего яруса являются кустарнички: *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*. В более высоких частях пояса господствующими становятся такие растения данной группы, как *Arctous alpina*, *Dryas octopetala*. Из трав наиболее обычны *Diphasiastrum alpinum*, *Carex arctisibirica*, *Festuca ovina* и др. Напочвенный покров хорошо развит, обычно сплошной и составлен лесными зелеными мхами или лишайниками, либо специфическими горно-тундровыми видами (Корчагин, 1940; Юдин, 1954б; Игошина, 1964; Горчаковский, 1966; Лавренко, Улле, Сердитов, 1995; Флора и растительность..., 1997).

Самыми богатыми по числу видов, но наименее распространенными и занимающими сравнительно небольшие площади, являются луговинные тундры. Они формируются в экотопах с пониженным уровнем мерзлоты, постоянным обильным увлажнением проточного характера, приуроченных в горах преимущественно к тем местам, где зимой скапливается снег, стаивающий не ранее июля. Верхний ярус сообществ составлен злаками (*Anthoxanthum alpinum*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis purpurea*), осоками (*Carex arctisibirica*, *C. brunnescens*), а также многочисленными видами разнотравья: *Anemonastum biarmiense*, *Bistorta major*, *Geranium albiflorum*, *Hieracium alpin-*



*um*, *Luzula frigida*, *Ranunculus propinquus*, *Veratrum lobelianum*. Напочвенный покров представлен влаголюбивыми зелеными мхами: *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Dicranum majus* (Горчаковский, 1966; Юдин, 1954б; Флора и растительность..., 1997).

Гольцовый пояс не образует более или менее непрерывной полосы, как другие пояса. На юге его нижняя граница проходит на высоте порядка 1300 м, на севере – около 800 м над ур. м. Для него характерно преимущественное распространение лишенных высшей растительности субстратов: крупнокаменистых осыпей, скал, многолетних пятен снега (т.н. снежников). В этих местах высшие растения или отсутствуют, или встречаются в виде единичных экземпляров; чаще всего это *Arctous alpina*, *Diapensia lapponica*, *Dryas octopetala*, *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, виды родов *Draba*, *Saxifraga*. Из споровых организмов более или менее хорошо представлены накипные лишайники и водоросли (Юдин, 1954б; Игошина, 1964; Горчаковский, 1966).

К долинам рек приурочена интразональная растительность. Крайнее положение на градиенте увлажнения занимают сообщества гелофитов, которые формируются на аллювиальных наносах по берегам рек и озер или на мелководьях. Вследствие экстремальных экологических условий, такие сообщества достаточно бедны по видовому составу. Чаще всего заросли по берегам рек образует *Petasites radiatus*, несколько более редки сообщества *Equisetum fluviatile*, *Caltha palustris*, *Carex aquatilis* (Корчагин, 1940; Флора и растительность..., 1997; Бассейн реки Малый Паток..., 2007; Дегтева, 2008).

В дальнейшем, при повышении береговой линии, на аллювиальных наносах поселяются многолетние травянистые растения. Данный тип местообитания характеризуется резкой сменой экологических условий. Так, во время половодий эти места заливаются водой; летом увлажнение может оставаться повышенным за счет подпитки грунтовыми водами, или же, за счет провальной фильтрации песчаных отложений, здесь ощущается недостаток влаги. Кроме того, во время половодий здесь оседает множество семян и органов

вегетативного размножения растений, произрастающих выше по течению, поэтому видовой состав таких местообитаний отличается большой пестротой и разнообразием. Здесь встречаются *Agrostis tenuis*, *Allium schoenoprasum*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *Juncus filiformis*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum* и многие другие виды, характерно возобновление *Salix dasyclados*, *S. hastata*, *S. phylicifolia* (Корчагин, 1940; Флора и растительность..., 1997; Дегтева, 2008).

Еще дальше от уреза воды на I и II террасах пойм располагаются сообщества пойменных лугов. Луга занимают достаточно небольшие по площади территории и при отсутствии периодического выкашивания довольно быстро зарастают кустарниками и деревьями. Однако, в долинах рек, особенно крупных, в прирусловой части поймы имеются участки и первичных лугов, возникающих на вновь образовавшихся аллювиальных наносах. Отметим, что мы не рассматриваем суходольные луга, поскольку в Республике Коми они чаще всего являются результатом деятельности человека и в изученном нами регионе практически не встречаются. Большинство лугов образовано высоко-травьем. Встречаются крупнозлаковые (вейниковые, канареечниковые и смешанные), злаково-высокотравные, разнотравные и осоковые луга. Основу травостоя могут составлять осоки (*Carex aquatilis*, *C. cespitosa*, *C. juncella*), злаки (*Alopecurus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis purpurea*, *Phalaroides arundinacea*) или разнотравье (*Angelica sylvestris*, *Archangelica officinalis*, *Bistorta major*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium albiflorum*, *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum minus*) (Корчагин, 1940; Хантимер, 1959; Самбук, 1979; Флора и растительность..., 1997; Дегтева, 2008).

При отсутствии антропогенного фактора на месте лугов со временем возникают кустарниковые сообщества с преобладанием ивы и черемухи, а также древовидные ивняки, представленные *Salix dasyclados*, а также *S. myrsinifolia* и *S. viminalis*. Впоследствии им на смену приходят первичные березняки и темнохвойные леса травяной группы типов (Самбук, 1930; Хантимер, 1959; Флора и растительность..., 1997).

**Почвы.** Значительное разнообразие экотопических и биотопических условий в различных ландшафтных зонах бассейна Печоры в верхнем и среднем течении не могло не сказаться на закономерностях формирования почвенного покрова.

В равнинной части рассматриваемого региона в основном встречаются глеевые-среднеподзолистые, иллювиально-гумусовые, подзолистые почвы (Забоева, 1975; Почвы СССР, 1979; Леса Республики Коми, 1999). Наиболее распространены подзолистые почвы, формирующиеся под пологом темнохвойных и производных от них мелколиственных лесов. Вследствие медленного разложения опада, состоящего преимущественно из хвои и остатков мхов, такие почвы характеризуются повышенной кислотностью. Под пологом лишайниковых сосняков на песчаных отложениях, в условиях провальной фильтрации, развиваются подзолы железистые. На слабо дренированных участках водоразделов, в условиях застойного увлажнения, идет процесс накопления торфа и формирования болотно-подзолистых почв. В центральных частях речных пойм, заливаемых в период паводка, развиваются богатые гумусом и минеральными веществами аллювиальные почвы (Забоева, 1975; Леса Республики Коми, 1999; Дегтева и др., 2010).

В увалистой полосе формирование почв происходит в условиях близкого залегания коренных пород и хорошего дренажа. Наибольшее распространение здесь имеют торфянисто-дерновые оподзоленные, дерново-карбонатные, глееподзолистые иллювиально-гумусовые почвы. Под пологом заболоченных лесов формируются болотно-подзолистые почвы (Флора и растительность..., 1997; Мартыненко, Дегтева, 2003). На высотах более 200 м над ур. м. в растительном покрове появляются признаки поясности, что накладывает отпечаток на характер почвенного покрова.

Особой специфичностью отличаются почвы горных ландшафтов. В них можно наблюдать целую гамму переходов от самых начальных стадий почвообразования на каменных россыпях, покрытых лишь накипными лишайника-

ми, до хорошо сформировавшихся относительно плодородных почв, развитых под лесными фитоценозами. Формирование почв в горных ландшафтах тесно связано с разрушением каменных россыпей и накоплением мелкозема.

До отметок высот 500 м над ур. м. наибольшее распространение получили горно-лесные подзолистые и горно-лесные болотно-подзолистые почвы. С повышением рельефа начинают преобладать горные глееподзолистые редколесные почвы подгольцового пояса. Их отличительными особенностями являются кислая реакция почвенного раствора и слабая оподзоленность. На высотах 600–700 м. над ур. м. эти почвы сменяются горно-тундровыми. В горно-тундровом поясе климатические условия очень суровы и деятельность почвенных микроорганизмов ослаблена, поэтому процесс разложения отмерших остатков растений сильно замедлен. Кроме того, в горах потоки воды вымывают минеральные и органические соединения из почвенного покрова. Все это приводит к заметному подкислению почв. Дерновые горно-луговые почвы характерны для лугов подгольцового пояса, они во многом сходны с горно-тундровыми почвами, однако перегнойный горизонт развит лучше и менее оторфован. Эти почвы отличаются меньшей кислотностью. На каменных россыпях и останцах гольцовых вершин формируются примитивные аккумулятивные почвы (Горчаковский, 1966; Лавренко, Улле, Сердитов, 1995; Роль высотного градиента..., 2009; Биоразнообразие водных и наземных экосистем..., 2010).

Таким образом, район исследований характеризуется большим разнообразием природных условий. Основные зоны, на которые здесь подразделяются ландшафты, – равнинная, предгорная (увалистая) и горная – контрастны по геоморфологическому строению, рельефу, климатическим и гидрологическим условиям, что приводит к формированию широкого спектра растительных сообществ и почв.

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходным материалом для анализа служила база данных, включающая в себя массив из 1364 геоботанических описаний, созданная с использованием программного комплекса TURBOVEG (Hennekens, 1996; Hennekens, Schaminee, 2001). Натурные исследования для сбора геоботанического материала проводились в период с 1987 по 2010 гг. в равнинных, предгорных и горных ландшафтах верхнего и среднего течения Печоры и ее притоков: Унья, Илыч, Велью, Малый Паток, Щугор, Большая Сыня, Кожим (рис. 1). Описания растительности выполнены специалистами Института биологии Коми НЦ УрО РАН, преимущественно С.В. Дегтевой, а также В.А. Мартыненко, Ю.А. Дубровским, С.Н. Плюсниным, И.А. Лавриненко, О.В. Лавриненко по стандартным методикам (Сукачев, 1928; Сукачев, Зонн, Мотовилов, 1957; Полевая геоботаника, 1964; Нешатаев, 1987; Ипатов, 1998).

После составления сводного списка, в который вошло 528 видов сосудистых растений, был проведен анализ их отношения к 4 ведущим экологическим факторам среды, оказывающим наиболее выраженное влияние на формирование растительного покрова: влажности, кислотности, богатству почв соединениями азота и освещенности. Характеристики видов по отношению к перечисленным факторам оценивали при помощи экологических шкал Г. Элленберга (Ellenberg, 1974), как получившим наибольшее распространение в мировой практике. Эти шкалы охватывают более 50 % видов, произрастающих на исследуемой территории. Кроме того, используемая в работе методика оценки экологических характеристик видов (Экологическая оценка флоры..., 2005; Королюк, 2007), не представленных ранее в шкалах, разработана для точечных, а не интервальных значений параметров, которые содержатся в наиболее распространенных в России шкалах Л.Г. Раменского (Экологическая оценка..., 1956) и Д.Н. Цыганова (1983).

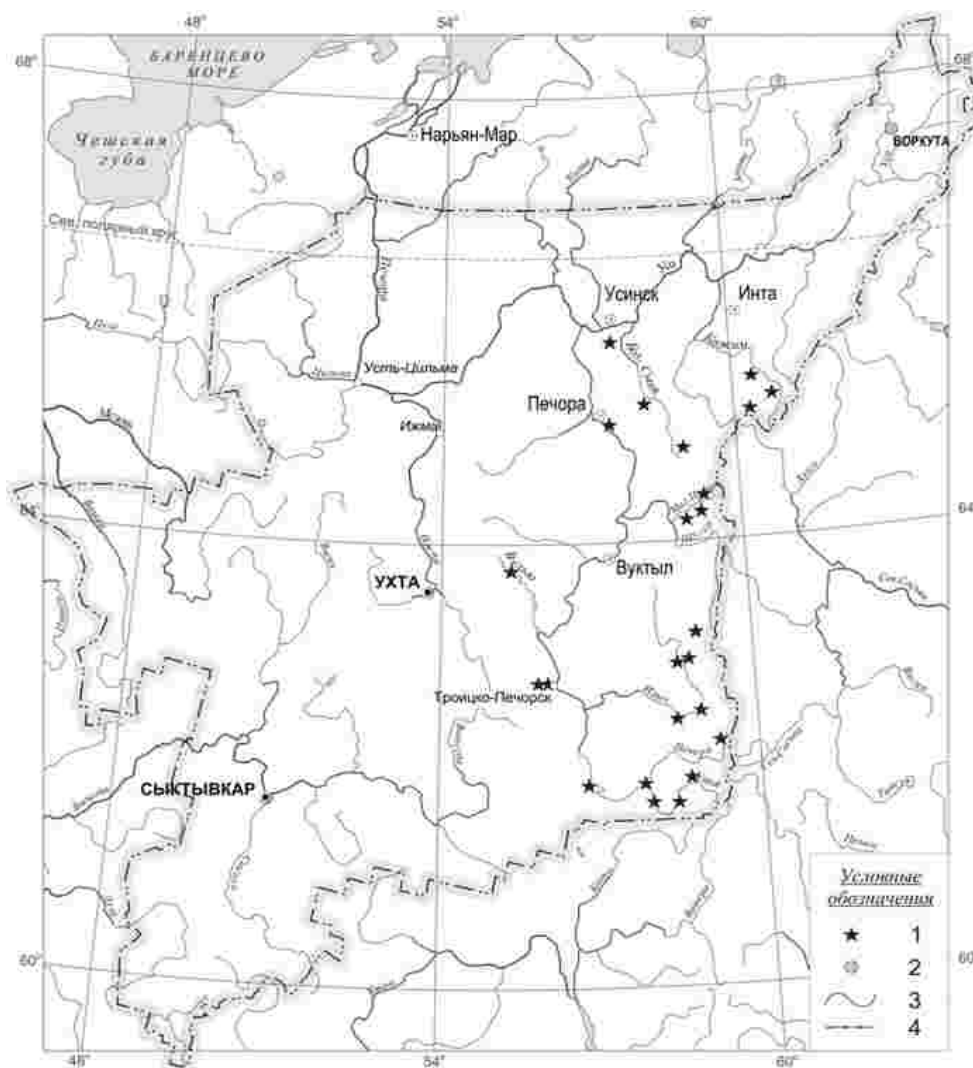


Рис. 1. Местоположение районов проведения экспедиций для сбора геоботанического материала.

Условные обозначения: 1 – места проведения экспедиций, 2 – населенные пункты, 3 – реки, 4 – граница Республики Коми.

Методика определения расчетных экологических характеристик видов состояла из двух этапов. Сначала для каждого геоботанического описания определяли статус по формуле взвешенного среднего:

$$ST_k = \frac{\sum_{i=1}^N Sp_i * B_{ik}}{\sum_{i=1}^N B_{ik}}, \text{ где} \quad (1)$$

$ST_k$  – 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 (Kenkel, 1987).

Затем рассчитывали взвешенное среднее значение статусов описаний, содержащих интересующий вид. Эту величину и принимали за искомое значение экологического параметра для вида.

Краткое описание используемых шкал Г. Элленберга и значения балльных оценок приведены табл. 4.

Таблица 4

Экологическая характеристика значений шкал Г. Элленберга для увлажнения, богатства, кислотности почв и освещенности (Cornwell, Grubb, 2003)

Ступень шкалы	Шкала			
	степени увлажнения почв	богатства почв азотом	кислотности почв	освещенности/затенения
1	На крайне сухих почвах ( <i>Ксерофит</i> )	Только на почвах очень бедных минеральным азотом ( <i>Олиготроф</i> )	На очень кислых почвах ( <i>Гиперацидофил</i> )	Растения глубокой тени, часто менее 1 % от полной дневной освещенности
3	На сухих почвах ( <i>Ксеромезофит</i> )	Более частый на почвах с низким содержанием азота, чем с высоким ( <i>Мезоолиготроф</i> )	В основном на кислых почвах ( <i>Перацидофил</i> )	Растения теневой освещенности, часто менее чем 5 % дневной освещенности
5	На свежих почвах ( <i>Мезофит</i> )	Обычен на почвах со средним содержанием минерального азота ( <i>Мезотроф</i> )	В основном на слабокислых почвах ( <i>Субацидофил</i> )	Полутеневые растения, более 10 %, но обычно менее 50 % от дневной освещенности
7	На влажных, не просыхающих почвах ( <i>Мезогигрофит</i> )	Более часто на почвах богатых минеральным азотом, чем на бедных или нейтральных ( <i>Мезоэутроф</i> )	В основном на нейтральных, но также на кислых и щелочных почвах ( <i>Нейтрофил</i> )	Преимущественно световые растения, в основном произрастают на освещенных участках, но иногда встречаются в затененных местах
9	На сырых, часто плохо аэрируемых почвах ( <i>Гигрофит</i> )	Только на почвах, очень богатых азотом ( <i>Эутроф</i> )	Только на нейтральных или щелочных почвах ( <i>Алкалифил</i> )	Полностью световые растения
11	Водные растения ( <i>Гидрофит</i> )			
12	Подводные растения ( <i>Гидрофит</i> )			

Для выделения эколого-ценотических групп мы использовали метод сопряженностей, основой которого является таблица коэффициентов сходства между всеми парами видов. В литературе (Василевич, 1969; Миркин, 1971; Галанин, 1974, 1980, 1981; Нешатаев, 1987; Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003) упоминается достаточно много коэффициентов сопряженности: Бравэ, Дайеса, Крамера, Чупрова, Галанина, Юла и др. Нами был выбран коэффициент сопряженности Бравэ, который прост для реализации в программном коде. Приведем формулу коэффициента сопряженности Бравэ:

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}}, \text{ где} \quad (2)$$

$a, b, c, d$  – значения четырехпольной таблицы.

Значения коэффициента изменяются в пределах от -1 до 1. Положительное значение означает, что виды образуют устойчивые сочетания, отрицательное – виды встречаются преимущественно в разных растительных сообществах. Значения близкие к нулю показывают на независимость в распределении видов относительно друг друга.

Коэффициент Бравэ находится в прямой связи с классическим критерием хи-квадрат (Василевич, 1969):

$$r = \sqrt{\frac{\chi^2}{N}}, \text{ где} \quad (3)$$

$\chi^2$  – значение критерия хи-квадрат, а  $N$  – число геоботанических описаний.

Благодаря данному свойству рассматриваемого коэффициента можно легко оценивать степень статистической достоверности получаемых результатов (Нешатаев, 1987). В частности, это позволило нам определить пороговые значения, начиная с которых значения коэффициента Бравэ можно считать достоверно отличными от нуля на уровне значимости  $p = 0.05$ .

Согласно В.И. Василевичу (1969), количество степеней свободы четырехпольной таблицы, которая является основой для расчетов коэффициента сопряженности, равно единице. Из статистических таблиц можно найти значение критерия  $\chi^2$  для уровня значимости  $p = 0.05$  и одной степени свобо-



ды:  $\chi^2_{0.05;1} = 3.84$  (Большев, Смирнов, 1983). Учитывая, что  $N = 1364$ , получаем:

$$|r| > \sqrt{\frac{3.84}{1364}} \approx 0.05. \quad (4)$$

Таким образом, значения коэффициента, по модулю не превышающие порог 5 %, мы считали недостоверно отличными от нуля и в дальнейшем, при выделении плеяд сопряженных видов, не рассматривали.

При расчете коэффициентов сопряженности в фитоценологии обычно учитывают виды, встречающиеся в интервале от 10–20 до 70–80 % описаний, т.е. показавшие среднее постоянство (Василевич, 1969, 1995; Миркин, 1971; Пешкова, Андрешкина, 2007). Для имеющегося в нашем распоряжении массива геоботанических описаний максимальная величина постоянства, отмеченная для одного из наиболее распространенных в Республике Коми видов – *Vaccinium myrtillus*, встречающегося как в равнинных, предгорных, так и горных ландшафтах, не превышала 55 %. Для 78 видов значения данного параметра составляли более 10 % (вид встречается как минимум в 136 описаниях). С учетом данного обстоятельства список анализируемых видов был расширен за счет видов, зарегистрированных в 20 и более геоботанических описаниях (постоянство не менее 1.5 %). Такое снижение нижнего порога с учетом имеющегося объема выборки не оказывает заметного влияния на статистическую достоверность полученных результатов. Исходя из данного допущения, в анализ были вовлечены 245 видов, для которых и были рассчитаны значения коэффициента сопряженности Бравэ. В дальнейшем для визуального отображения полученной матрицы сопряженностей методом корреляционных плеяд Терентьева (1959, 1960) был построен граф, на котором выделили группы положительно сопряженных видов.

Суть метода корреляционных плеяд заключается в том, что для графа сходств вводится некоторая пороговая величина, которая отсекает все ребра с меньшим чем она значением. Вначале задают достаточно высокий порог (например, 0.8) и в плеяды объединяют виды, показавшие сопряженность

выше этого значения, затем порог понижают. Естественно, что с понижением пороговой величины плеяды становятся крупнее и начинают постепенно сливаться друг с другом. Окончательно выбирают тот уровень, на котором большинство вершин графа объединены в плеяды, не сливающиеся друг с другом и не имеющие внутри себя отрицательных сопряженностей.

Для автоматизации расчета коэффициентов сопряженности, построения графов и выделения на них групп положительно сопряженных видов был разработан и использован авторский модуль «*GRAPHS*» (Новаковский, 2004, 2006).

В качестве основы для модуля использован программный продукт Microsoft Excel, входящий в состав пакета Microsoft Office. Он нашел широкое применение у специалистов геоботаников и обладает достаточно гибким средством программирования – VBA, позволяющим встраивать элементы, реализующие дополнительные возможности, связанные с обработкой информации и ее визуальным представлением. Кроме того, программный комплекс TURBOVEG, использованный для ввода и хранения исходных геоботанических описаний, позволяет формировать данные в формате, совместимом с программным продуктом Microsoft Excel, что существенно облегчает взаимосвязь между процессами хранения данных и их обработки.

Для работы программного модуля «*GRAPHS*» требуются IBM-PC совместимый компьютер, 64 Mb оперативной памяти, 2 Mb дискового пространства. Установленная система – Windows (98, 2000, XP, Vista) и Microsoft Excel из поставки Microsoft Office (2000, XP, 2003, 2007).

В качестве исходной информации для анализа используется стандартная сводная геоботаническая таблица, записанная в формате Excel. Столбцы таблицы представляют собой перечень геоботанических описаний, строки – список видов (или наоборот столбцы – виды, строки – описания), а в ячейках таблицы ставятся показатели обилия/проективного покрытия (рис. 2).

Поскольку исходная таблица является стандартным файлом Microsoft Excel, ее можно считывать, записывать и обрабатывать любыми средствами, предусмотренными в этом программном продукте.

	A	B	C	D
1	Plotnr	dy05004	dy05005	dy05006
2	Rubus arcticus	1		
3	Linnaea borealis			
4	Cirsium heterophyllum	2	1	
5	Rosa acicularis			
6	Carex globularis			
7	Vaccinium uliginosum			
8	Melampyrum pratense			
9	Oxalis acetosella			
10	Aconitum septentrionale		2	4
11	Empetrum hermaphroditum			
12	Luzula pilosa			1
13	Sorbus sibirica			1
14	Geranium albiiflorum			3
15	Equisetum pratense	1	1	
16	Maianthemum bifolium	1		2
17	Ranunculus propinquus	1	1	2
18	Galium boreale	1		4
19	Filipendula ulmaria	2	1	3
20	Angelica sylvestris			1
21	Geranium sylvaticum			

Рис. 2. Внешний вид валовой таблицы геоботанических описаний и дополнительного пункта меню «Графы».

После установки модуля в Microsoft Excel появляется дополнительный пункт меню «Графы» (рис. 2). Приведем краткую характеристику основных элементов меню:

- «Использовать колонки / строки» – пользователь определяет, для каких объектов будет строиться граф: для геоботанических описаний, когда видовой состав является их характеристикой, или для видов (в этом случае описания являются свойствами видов). В науке о растительности проведение анализа по геоботаническим описаниям принято называть *Q* анализом, по видам – *R* анализом (Legandre, Legandre, 1983).
- «Качественные признаки», «Количественные признаки» – пользователь указывает, какие коэффициенты сходства будут использованы, каче-

ственные или количественные. В последнем случае также определяют, как интерпретировать данные в клетках таблицы: балл обилия либо проективное покрытие в процентах.

- «Строить граф...» – вызывает диалоговое окно «Выбор элементов для построения графов», в котором пользователь задает используемый коэффициент сходства, способ отображения построенного графа и другие параметры. Построенный граф отображается в окне «редактор графов».
- «Отобразить редактор графов...» – вызов пустого окна «редактор графов».
- «Строить граф из таблицы сходства...». Этот пункт выбирают в том случае, если коэффициенты сходства (сопряженности) уже рассчитаны (вручную, с помощью макроса VBA или любым иным способом) и записаны в виде Excel файла. В этом случае также вызывают диалоговое окно «Выбор элементов для построения графов...», в котором пропущен этап выбора коэффициентов сходства (данные берут из таблицы Excel). Все остальное аналогично пункту «Строить граф...».
- «Расчет индексов видового разнообразия...» – вызов диалогового окна для выбора индексов видового разнообразия.
- «О программе» – отображение информации о разработанном модуле.

После выбора команды «Строить граф...» или «Строить граф из таблицы сходства...» автоматически вызывается диалоговое окно выбора данных из первичной таблицы для дальнейшего анализа (рис. 3). Это окно содержит следующие элементы:

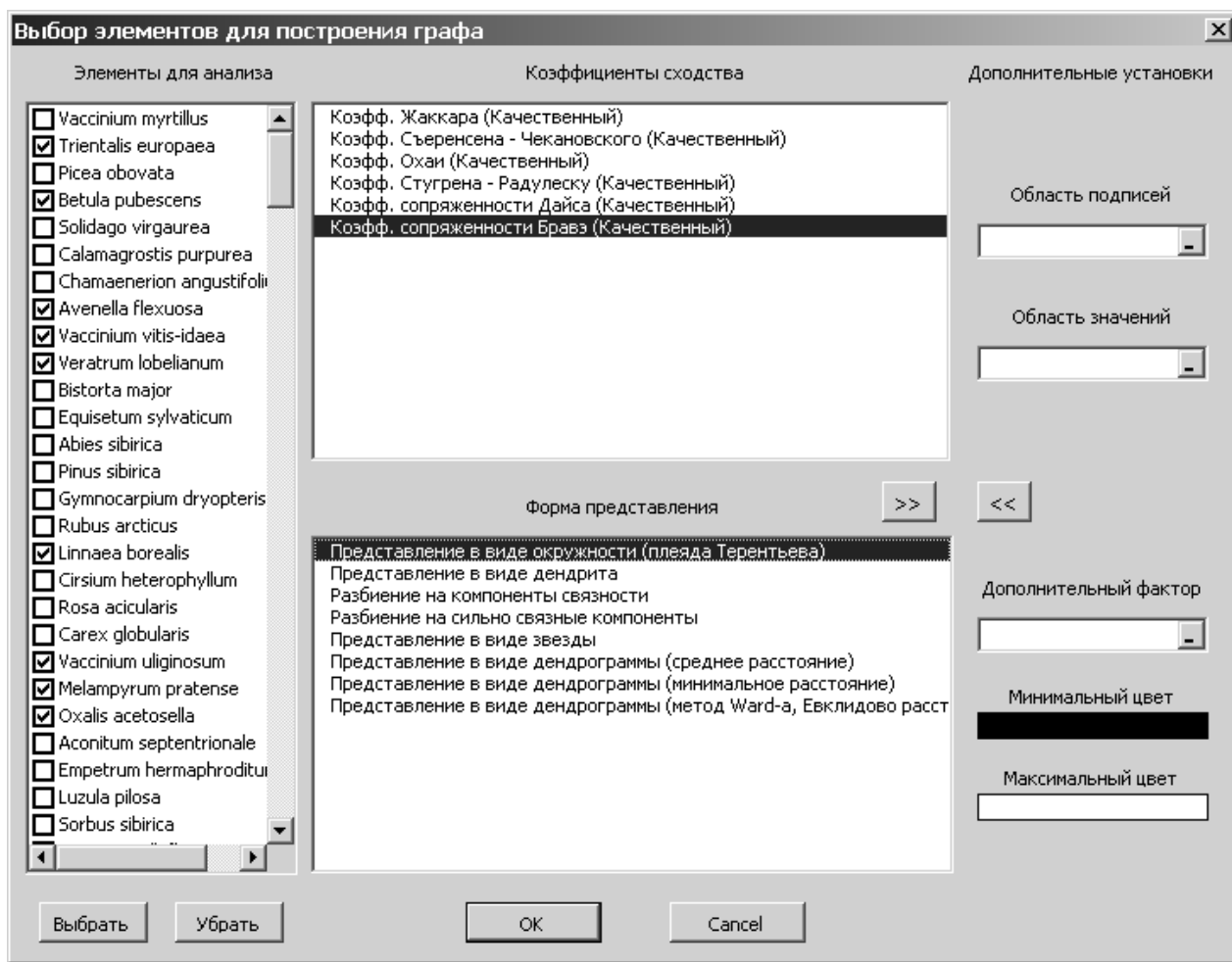


Рис. 3. Диалоговое окно выбора элементов для анализа, используемых коэффициентов сходства и формы представления графов.

- «Элементы для анализа» – отбор среди всей совокупности строк (столбцов) исходной таблицы множества элементов для дальнейшего анализа.
- «Коэффициенты сходства» – выбор коэффициентов для расчета сходства между рассматриваемыми объектами (при выборе команды «Строить граф из таблицы сходства...» список используемых коэффициентов не отображается, поскольку проводить их расчет не требуется).
- «Форма представления» – выбор способа отображения информации, т.е. форму графа представляющего полученные закономерности.
- При нажатии на кнопку «>>», открываются дополнительные настройки:

- «Область подписей» – выбор столбца или строки таблицы, из которой будут браться подписи к вершинам графа.
- «Область значений» – выбор части таблицы, по которой будет определяться сходство элементов.
- «Дополнительный фактор» – область, содержащая выбранный экологический фактор, значения которого отображаются цветом вершин графа.
- «Минимальный цвет, максимальный цвет» – установка цветов для вершин графа, соответствующих минимальному и максимальному значению выбранного дополнительного фактора.

Используемые в современной геоботанике коэффициенты (Василевич, 1969, 1971; Ребристая, Шмидт, 1972; Андреев 1980; Шмидт, 1981; Песенко 1982; Миркин 1983; Теоретико-графовые..., 1983; Лебедева, Криволицкий, 2002; Семкин, 2007 и др.) могут быть разделены на две большие группы: качественные, которые опираются на признак присутствия или отсутствия видов, и количественные, базирующиеся на числовой характеристике присутствия вида. В модуле «*GRAPHS*» реализованы следующие коэффициенты: Жаккара, Сьеренсена–Чекановского, Бравэ, Дайса, взаимного включения, а также коэффициент корреляции Пирсона и ранговой корреляции Кендэла.

Одним из наиболее наглядных способов представления результатов, полученных с использованием коэффициентов сходства (сопряженности), является их графическое представление в виде графов. Вершинам таких графов ставятся в соответствие рассматриваемые объекты, а ребрам – рассчитанные значения коэффициента (рис. 4). Применение различных визуальных эффектов в сочетании с алгоритмами теории графов позволяет графически отображать полученные закономерности, выделять кластеры наиболее сходных объектов и находить существующие тренды.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
1			1	2	3	4	5	6	7	8
2	1	Vaccinium myrtillus		55	42	33	36	11	46	-12
3	2	Trientalis europaea			43	31	44	24	51	-6
4	3	Picea obovata				73	16	27	54	-7
5	4	Betula pubescens					-5	31	53	9
6	5	Solidago virgaurea						30	18	19
7	6	Chamaenerion angustifolium							27	40
8	7	Linnaea borealis								-6
9	8	Cirsium heterophyllum								

**I**

**II**

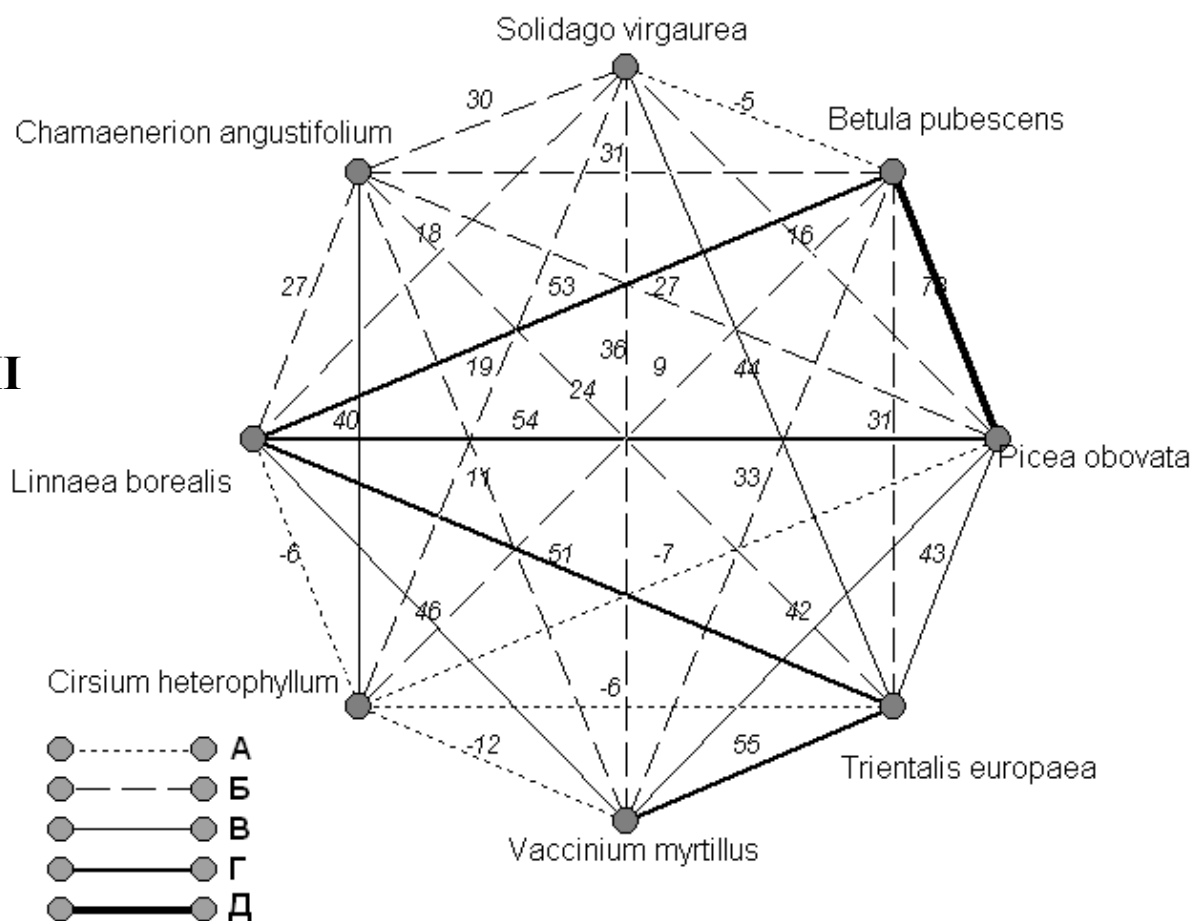


Рис. 4. Табличная форма (I) и ее представление в виде графа (II).

Примечание. Здесь и далее различные стили ребер соответствуют разным диапазонам коэффициентов: А – -100-0, Б – 1-39, В – 40-49, Г – 50-59, Д – 60-100.

Остановимся подробнее на реализованных в модуле «GRAPHS» формах представления и алгоритмах теории графов. Среди визуальных методов наиболее простыми и зачастую достаточно эффективными будут: изменение толщины и длины ребер графа в зависимости от величины сопоставленного им коэффициента (чем больше значение коэффициента, тем толще или короче ребро), изменение цвета вершин в соответствии с выделенными классами и

т.п. Кроме того, отображая те или иные связи, расставляя вершины графа различными способами, вводя дополнительные вершины, можно значительно облегчить интерпретацию информации, полученной на основе коэффициентов сходства.

Существует большое количество работ, в которых даны подробные описания алгоритмов, реализованных в модуле «*GRAPHS*» (Липский, 1988; Свами, 1984; Головач, 1993; Оре, 2002 и др.)

*Представление графа в виде окружности.* Одним из самых простых способов является представление информации в виде окружности, когда вершины графа располагают по окружности через равные интервалы. После этого меняют стили представления ребер для того, чтобы выделить те из них, которые соответствуют наибольшим значениям коэффициента. В геоботанике такая форма представления известна как «плеяды Терентьева» (рис. 5).

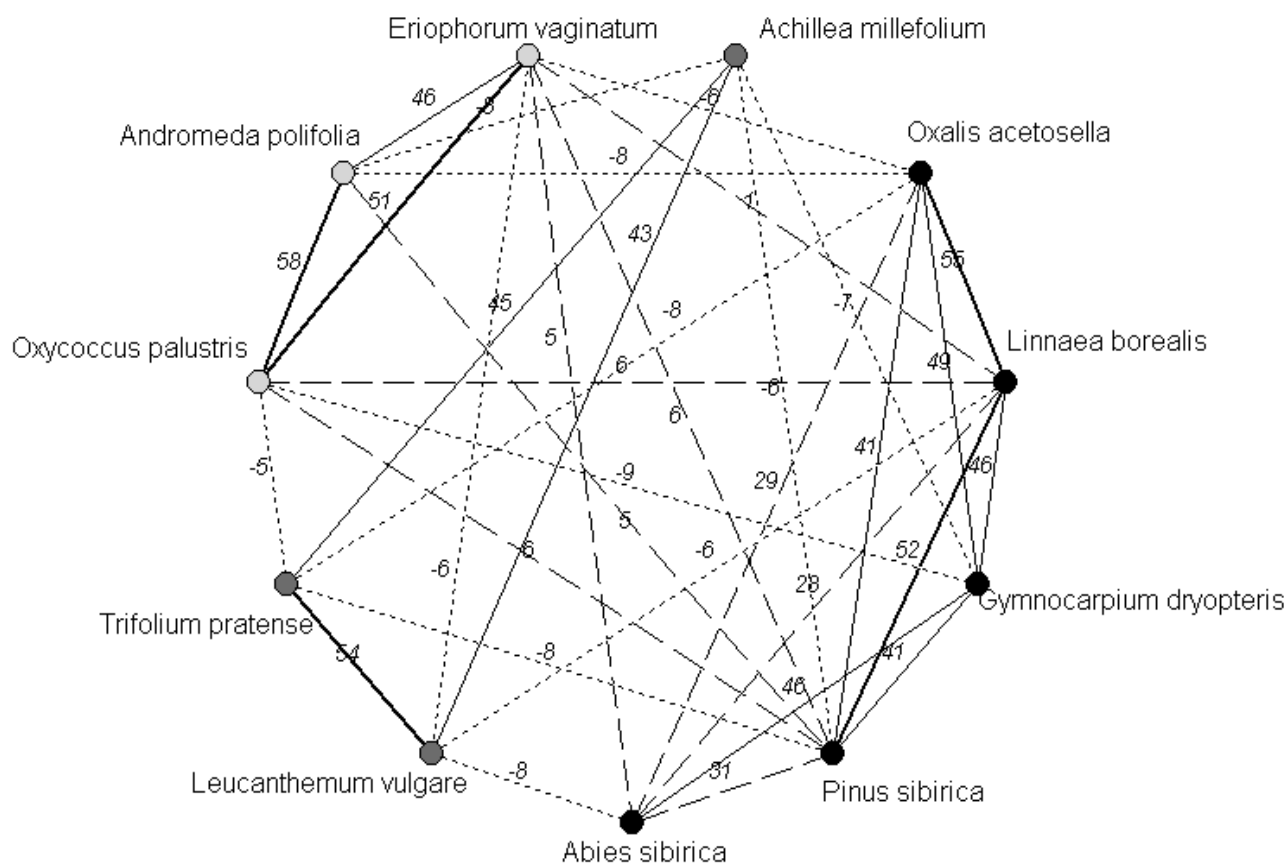


Рис. 5. Пример представления графа в виде окружности (плеяды Терентьева).



К достоинствам такого способа представления данных можно отнести то, что он учитывает все полученные меры сходства и выделяет наиболее сильные связи, к недостаткам – сложности при интерпретации графа, особенно, если анализируется большое количество видов/описаний (более 20-25).

*Представление графа в виде звезды.* Часто бывает достаточно проследить не всю совокупность взаимосвязей между изучаемыми объектами, а отношение всех к одному (центральному). В этом случае для визуального отображения можно использовать графы в виде «звезды» (рис. 6). В центре звезды располагается элемент, относительно которого строятся все остальные связи, отображаемые лучами звезды. Степень сходства элементов с центральным отражается толщиной и длиной ребра.

Использование такой формы представления результатов дает возможность одновременного отображения большого числа объектов и достаточно наглядного представления их взаимосвязей с центром. К недостаткам способа можно отнести отсутствие информации о взаимоотношениях остальных объектов друг с другом.

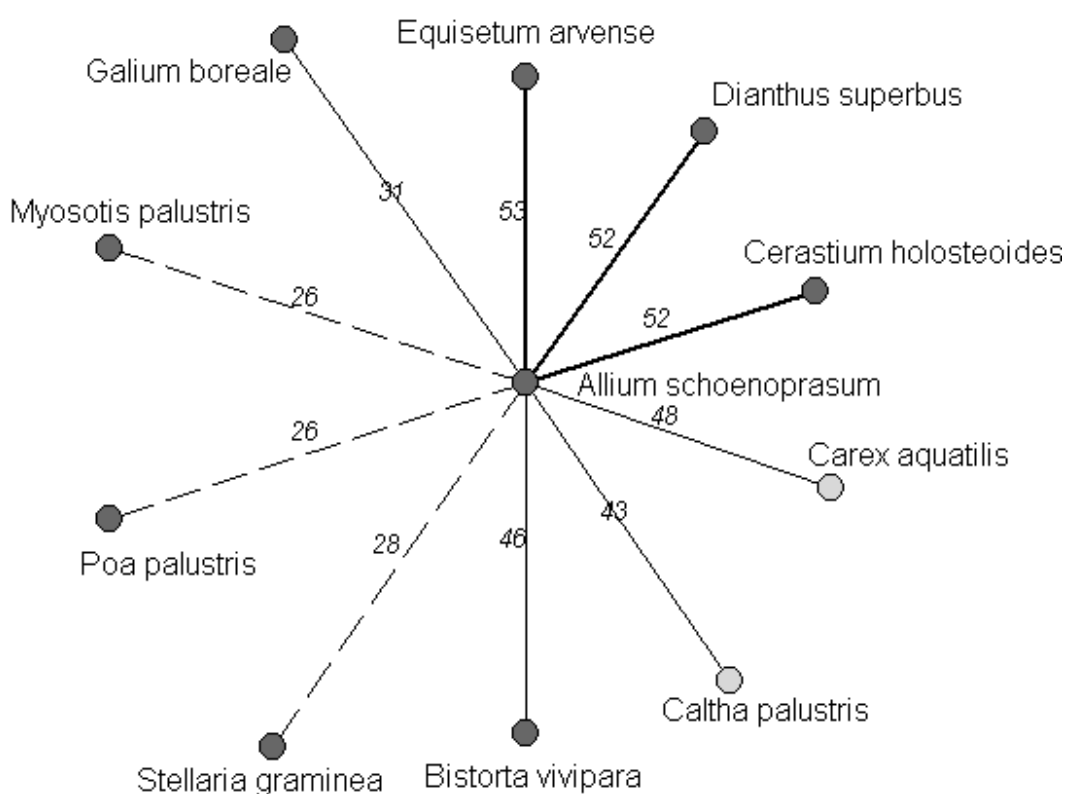


Рис. 6. Представление графа в виде звезды.

Такая форма представления использована нами для отнесения к той или иной ЭЦГ видов, занимающих промежуточное положение по отношению к выделенным ядрам плеяд сопряженности. Интересующий вид ставили в центр звезды и с учетом того, виды какой плеяды оказались ближе к нему, принимали решение об его принадлежности к той или иной совокупности.

*Разбиение графа на компоненты связности.* При выделении плеяд сопряженных видов одним из наиболее часто используемых методов являлось разбиение графа на компоненты связности. Компонентой связности графа называется набор вершин графа, связанных между собой одним, или несколькими ребрами. При разбиении на компоненты связности пользователь вводит пороговое значение, после чего в графе отбрасываются все ребра, соответствующие меньшим значениям коэффициента. Получившиеся группы выделяют цветом или расположением (рис. 7).

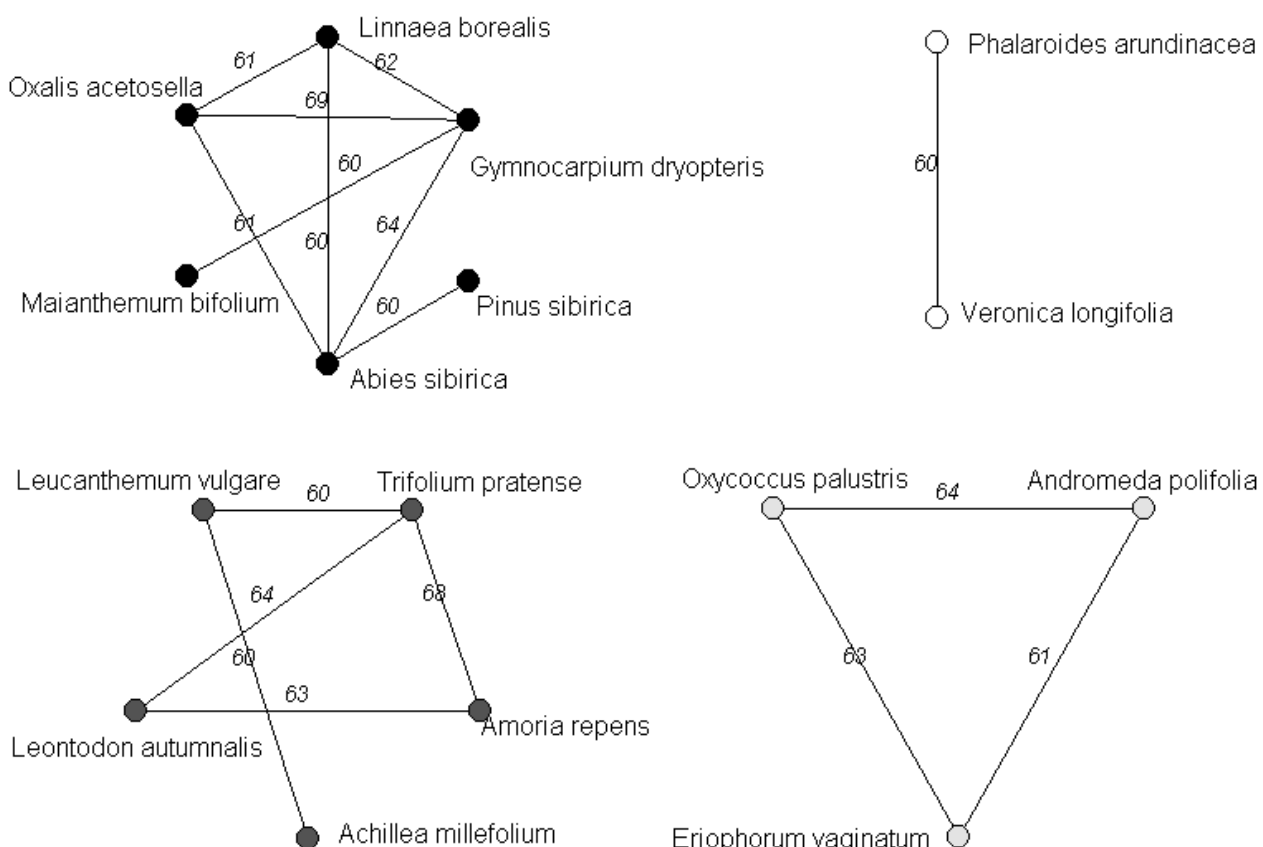


Рис. 7. Разбиение графа сопряженностей на компоненты связности. Виды с заданным пороговым значением коэффициента сопряженности (выше 60 %) выделены в отдельные группы и отображены одним цветом.

К достоинствам метода разбиения на связанные компоненты относится возможность одновременного отображения большого количества объектов, достигаемое за счет автоматической перестановки вершин графа и удаления ребер, соответствующих слабым связям, что облегчает визуальную интерпретацию результатов.

*Представление графа в виде дендрита.* Одним из широко используемых в ботанических исследованиях подходов к визуальному отображению данных является представление их в виде дендрита. Дендрит строят на основе графа сходств, из которого выбирают ребра с максимальными значениями коэффициента сопряженности, до тех пор, пока все вершины графа не будут связаны между собой, но при этом не должно возникать замкнутых циклов. Такое построение часто называется «максимальным корреляционным путем» (Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003). После этого граф перестраивают так, чтобы не было самопересечений ребер. Кроме того, длина ребер обратно пропорциональна величинам коэффициента, которые они отображают, т.е. ребро, соответствующее значению коэффициента 100 % имеет минимальную длину, а ребро, отражающее величину коэффициента 0 % – максимальную (рис. 8).

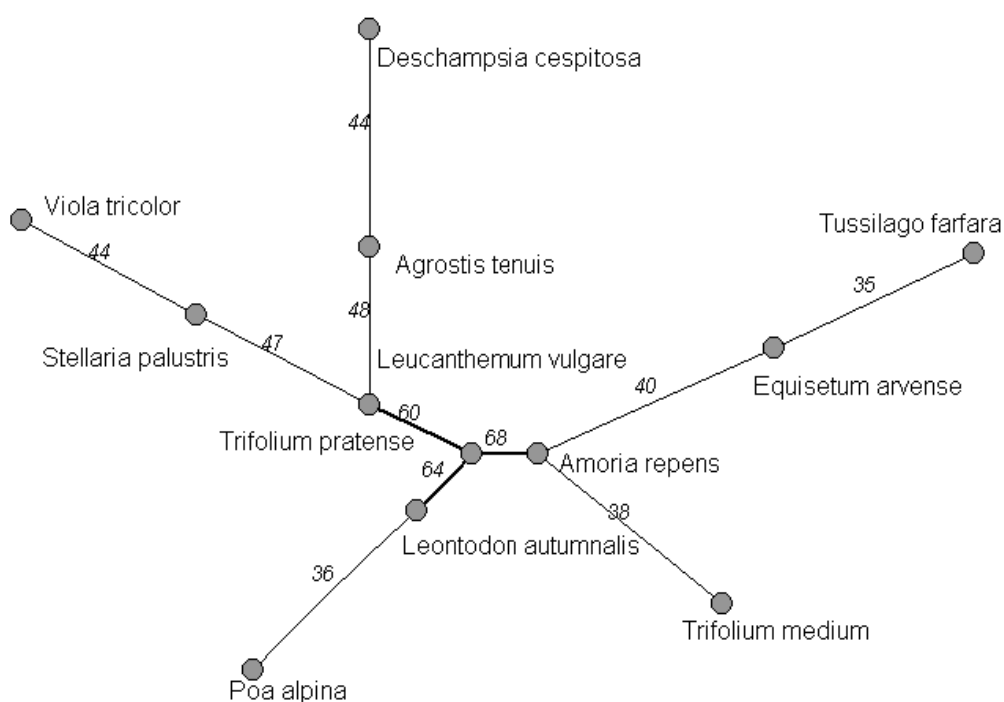


Рис. 8. Пример построения графа в форме дендрита.

К достоинствам такого способа представления данных можно отнести наглядность получаемого графа, легкость выделения слабосвязанных групп и возможность одновременного отображения большого количества элементов (от 50 до 100 объектов), к недостаткам – отбраковку значительной, хотя и менее значимой, части исходной информации.

*Представление графа в виде дендрограммы.* Представление данных в виде дендрограммы относится к методам кластерного анализа, а не теории графов, однако, в результате работы над модулем выяснилось, что их достаточно удобно отображать при помощи «редактора графов». Назначение дендрограммы состоит в объединении рассматриваемых объектов в кластеры (группы) таким образом, чтобы объекты внутри одного кластера показывали большее сходство друг с другом, чем с объектами из других групп. В нашем случае такими объектами являются виды сосудистых растений, которые объединяются в плеяды.

Методам кластерного анализа в целом и построению дендрограмм в частности посвящена обширная литература (Ward, 1963; Василевич, 1969; Ту, Гонсалес 1978; Песенко, 1982; Шмидт, 1984; Уиллиамс, Ланс, 1986; Jongman et. al., 1987; Batagelj, 1988; Мандель, 1988; Факторный анализ..., 1989; Лебедева, Криволицкий, 2002; Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003; Пузаченко, 2004 и др.). Построение дендрограммы начинается с составления матрицы сходства для каждой пары сравниваемых объектов (могут использоваться любые коэффициенты сходства/сопряженности, реализованные в модуле). Затем проводится последовательное объединение объектов в группы по степени их сходства, пока все они не будут включены в одну группу (рис. 9). В модуле реализовано построение дендрограмм методами среднего и минимального расстояния, а также методом Варда (Ward, 1963).

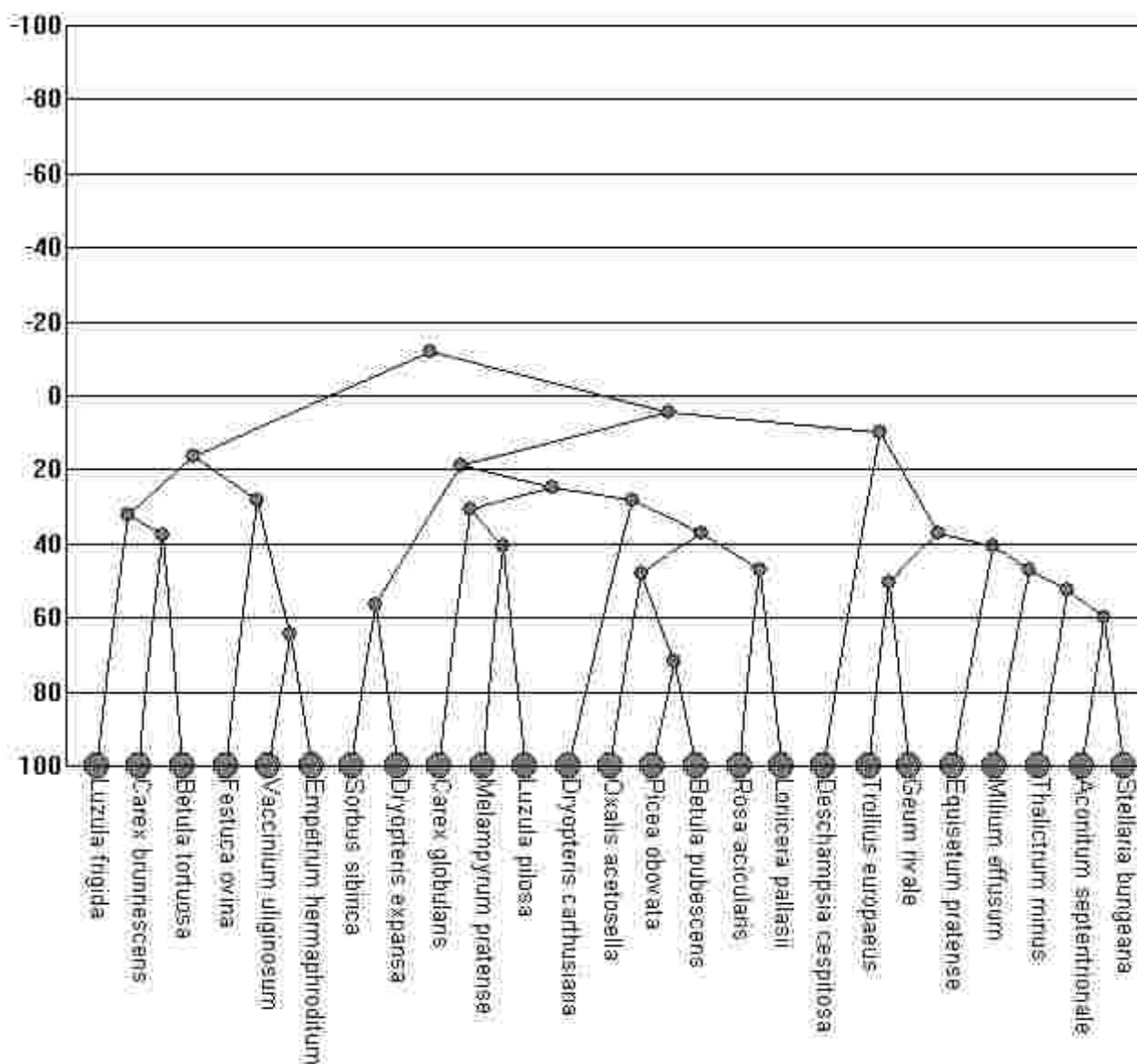


Рис. 9. Представление графа в виде дендрограммы.

Достоинством данного способа представления результатов является легкость визуального выделения групп сходных объектов и их оценки. К недостаткам можно отнести то, что чем выше ранг объединения, тем сильнее усредняются значения коэффициента сходства между группами. Поэтому, результаты, полученные с помощью метода дендрограмм, требуют проверки другими методами.

Для отображения и редактирования графов была разработана компонента «редактор графов» (рис. 10), которая включает в себя следующие возможности: отображение и редактирование графов; добавление вершин и ре-

бер, их удаление, изменение параметров элементов (подписей к вершинам, коэффициентов, размеров, цветов, стилей и толщин ребер). Предусмотрено представление графа в виде таблицы сходства, сохранение в графическом формате WMF, печать, работа с буфером обмена, поиск вершин графа имеющих определенное название, запуск различных алгоритмов теории графов.

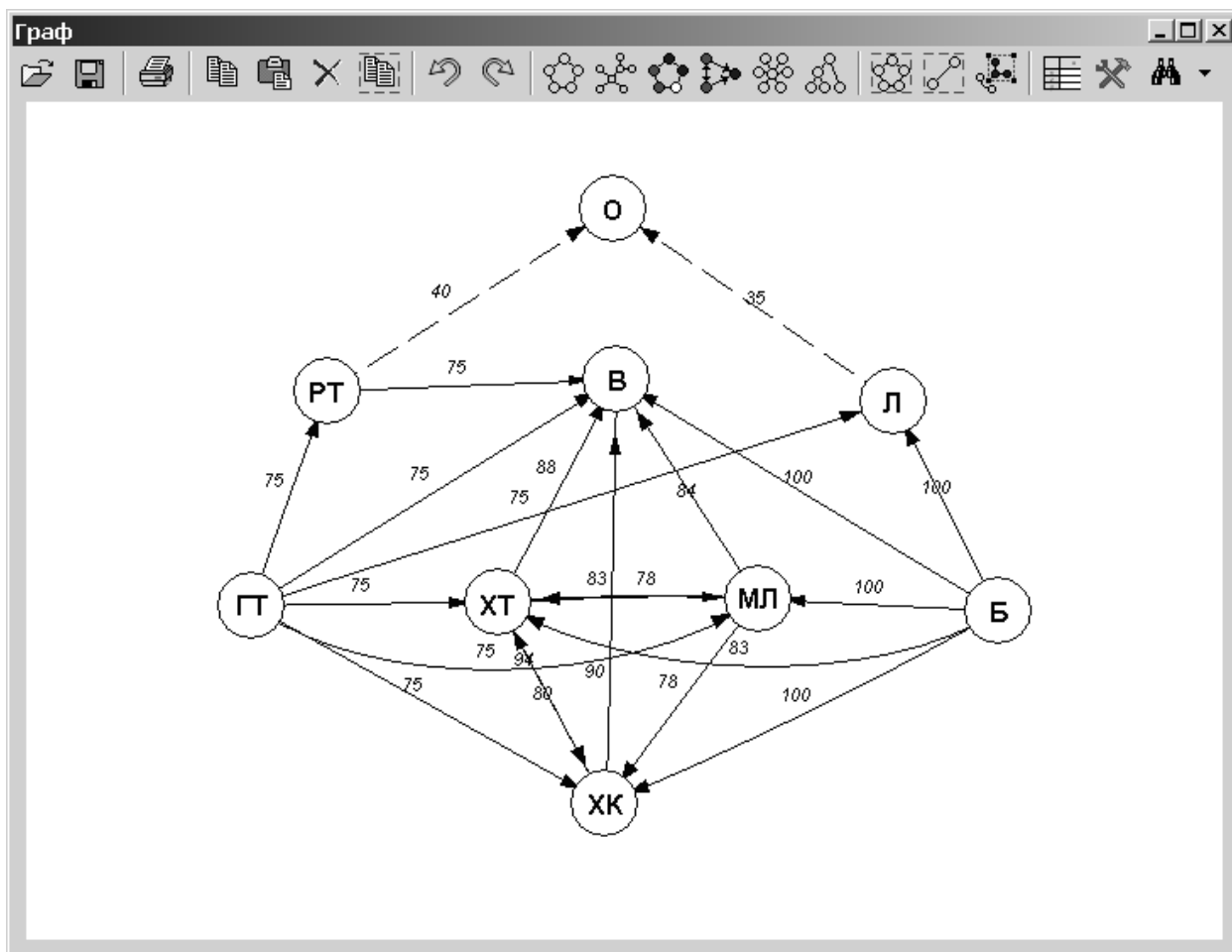


Рис. 10. Внешний вид элемента «Редактор графов».

Для редактирования общих настроек отображения графа используется диалоговое окно «Параметры отображения графа» (рис. 11). Оно позволяет: включать/отключать отображение вершин графа, подписей к ним, ребер, их коэффициентов, стрелок, указывающих направление; изменять стили, размеры и наклон шрифтов, используемых для подписей к вершинам графа и коэффициентам ребер. Это диалоговое окно также дает возможность выбора рисунка в качестве фона для графа, что может использоваться для наложения

результатов обработки данных дистанционного зондирования на графы сходства описаний.

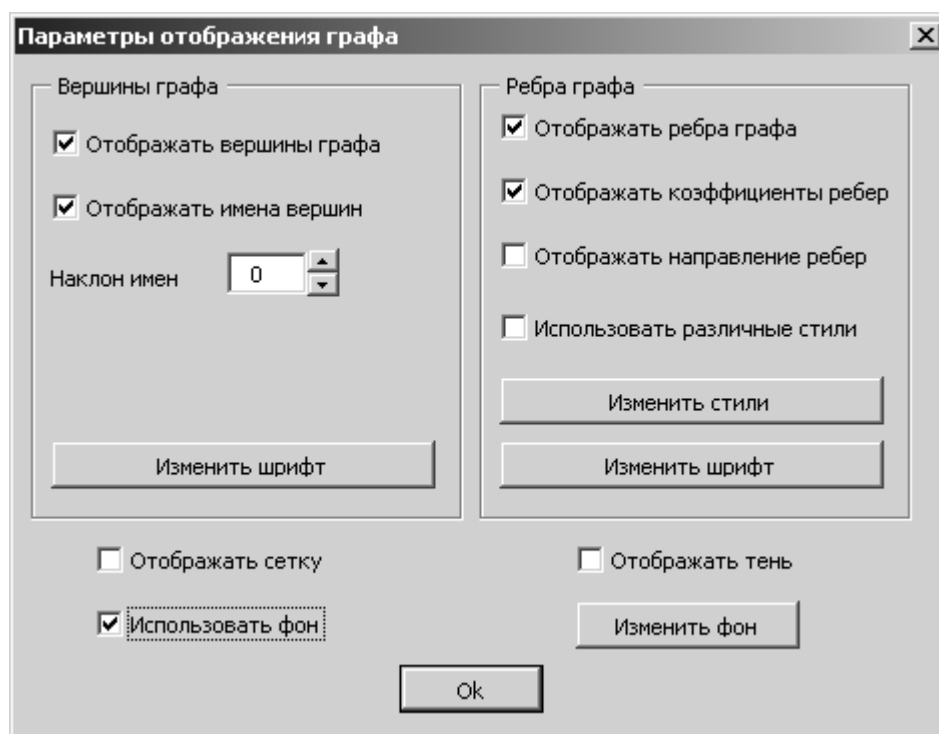


Рис. 11. Диалог общих настроек при отображении графов.

После выделения плеяд сопряженных видов необходимо было проанализировать их отношение экологическим факторам и оценить их ценотические позиции в различных типах растительности.

С целью интерпретации результатов, полученных с использованием метода межвидовых сопряженностей, и отнесения видов, не вошедших в анализ сопряженностей (со встречаемостью менее 1.5 %), к той или иной совокупности, анализировали ценотическую роль таксонов в различных группах описаний растительных сообществ и их экологические потребности. Для определения ценотической роли видов выполнили разбиение имеющегося массива геоботанических описаний по типам растительности (леса, кустарники, болота, луга, горные редколесья, горные тундры). К особым группам были отнесены описания фитоценозов нарушенных территорий (вырубки, гари, ветровалы и техногенно трансформированные участки), выходов горных пород (скалы, останцы выветривания, гольцы), берегов и мелководий во-

доемов, водотоков. Главные зональные растительные сообщества региона – леса, разнообразные по составу видов-эдификаторов, встречаются в широком спектре местообитаний. Для того чтобы более отчетливо выявить роль биотопической составляющей в формировании устойчивых сочетаний видов, описания лесной растительности подразделили по группам формаций: темнохвойной (ельники и пихтарники), светлохвойной (сосняки) и лиственной (березняки и осинники). По типу местообитаний описания сообществ каждой группы формаций в свою очередь разбили на водораздельные (включая склоновые), особо выделив среди них заболоченные, и долинные (включая приручейные).

Ценотическую приуроченность каждого вида, зарегистрированного в массиве геоботанических описаний, оценили, применив коэффициент индикаторных значений *IndVal* (Dufrière, Legendre, 1997; McCune, Grace, Urban, 2002), реализованный в программе *PC-ORD*. В основе данного показателя лежат параметры постоянства и обилия вида в той или иной группе сообществ:

$$IndVal_{jk} = 100 * RA_{jk} * RF_{jk}, \text{ где} \quad (5)$$

*IndVal<sub>jk</sub>* – индикаторное значение вида *j* в группе описаний *k*; *RA<sub>jk</sub>* (*relative abundance* – относительное обилие): отношение среднего обилия вида *j* в группе описаний *k* к среднему обилию по всем описаниям; *RF<sub>jk</sub>* (*relative frequency* – относительная частота): отношение числа описаний, где встретился вид *j* в группе *k* к общему числу описаний в группе *k*.

Положение выделенных групп видов в пространстве экологических факторов определяли как среднее арифметическое значение экологических характеристик слагающих их видов. Для вычисления средних значений и 95 % доверительного интервала использовали программный пакет *Statistica 6.0* (Боровиков, 2003). Данные об экологических потребностях видов использовали для определения подгрупп внутри выделенных ЭЦГ, которые не всегда оказывались достаточно однородными по отношению к ведущим экологическим факторам.



Отметим, что особую сложность представляло определение положения в системе ЭЦГ видов с низким постоянством и достаточно широкой экологической амплитудой. Включение их в состав той или иной ЭЦГ проводили на основании экспертной оценки с привлечением имеющихся в литературе (Флора., 1974, 1976а, б, 1977; Лавренко, Улле, Сердитов, 1995; Мартыненко, Дегтева, 2003) сведений о локальных и парциальных флорах изученного региона и данных экологических шкал.

Для статистической проверки и уточнения корректности разделения видов на эколого-ценотические группы использовали метод экспертно-статистической оценки, предложенный В.Э. Смирновым (Ханина, Смирнов, Бобровский, 2002; Биоразнообразие и сукцессионный статус..., 2006; Смирнов, 2006, 2007). В основе данного метода лежит использование дискриминантного анализа (Факторный анализ..., 1989). Исходными данными для анализа служили экологические параметры и ценотические характеристики видов.

В качестве экологических параметров видов мы использовали балльные оценки по четырем экологическим шкалам Г. Элленберга, уже упоминавшимся ранее. В качестве ценотических характеристик брали координаты видов в ординационном пространстве. Отметим, что по рекомендации автора методики (Ханина, Смирнов, Бобровский, 2002; Биоразнообразие и сукцессионный статус..., 2006; Смирнов, 2007) координаты видов мы определяли не напрямую, а как средневзвешенные координаты геоботанических описаний, в которых этот вид присутствовал. Как отмечает В.Э. Смирнов, «такой расчет координат видов на основе ординации описаний позволил, в частности, снять вопрос о выборе подходящей меры связи между видами, что само по себе является серьезной теоретической проблемой» (Смирнов, 2007, с. 33).

Ординацию массива геоботанических описаний проводили методом неметрического шкалирования (Non-metric Multidimensional Scaling – NMS) (Shepard, 1962; Kruskal, 1964а, б; Prentice, 1977; Kershaw, Looney, 1985; Kenkel, 1986; Краскэл, 1986; Терехина, 1986; Дэйвисон, 1988; Ципилева,

1989; Clarke, 1993; Гайдышев, 2001; McCune, Grace, Urban, 2002), в качестве меры расстояния использовали коэффициент Брея-Кертиса (Bray, Curtis, 1957). Кроме того, в качестве ценотических характеристик видов, в дополнение к их положению в ординационных осях, учитывали значения индекса *IndVal*, который отражает постоянство и обилие видов в различных растительных сообществах. Это позволило учитывать не только взаимное расположение видов относительно друг друга, но и ввести в дискриминантный анализ информацию об их ценотической роли в различных группах растительных сообществ.

Отметим, что дискриминантный анализ (ДА) накладывает на используемые данные ряд требований. Это же подчеркивает и автор метода (Смирнов, 2008, с. 31): «ДА использовался нами как описательный метод... Такое ограничение связано с тем, что ДА, будучи параметрическим методом, предъявляет к данным определенные требования, которые в экологических исследованиях, как правило, не выполняются». В первую очередь это касается предположения о нормальности распределения данных, что явно не наблюдается в действительности. В качестве примера приведем распределение частот обилия для *Betula nana* – одного из наиболее постоянных видов в анализируемом нами массиве геоботанических данных (рис. 12). Из рисунка явно видно, что распределение вида по его обилию не соответствует нормальному закону.

С учетом изложенного, для оценки качества построенной системы ЭЦГ с позиций математической статистики, нами в дополнение к методу дискриминантного анализа, использован метод MRPP (Multi-response Permutation Procedure) (McCune, Grace, Urban, 2002). Этот метод практически не накладывает никаких ограничений на анализируемые данные, поскольку является непараметрическим. Его суть заключается в том, чтобы оценить насколько среднее сходство внутри выделенных групп больше (или меньше), чем среднее сходство внутри групп, сформированных из тех же элементов, но взятых случайным образом. При обработке происходит процедура «перемешивания» данных, и каждый раз вычисляются средние значения сходства внутри «пере-

мешанных» групп. Процедура повторяется достаточно большое число раз, что позволяет построить статистическое распределение этих величин и сравнить их между собой. Если среднее значение для изначально выделенных групп достоверно выше, чем среднее для «перемешанных» групп, то делается вывод о корректности построенной классификации.

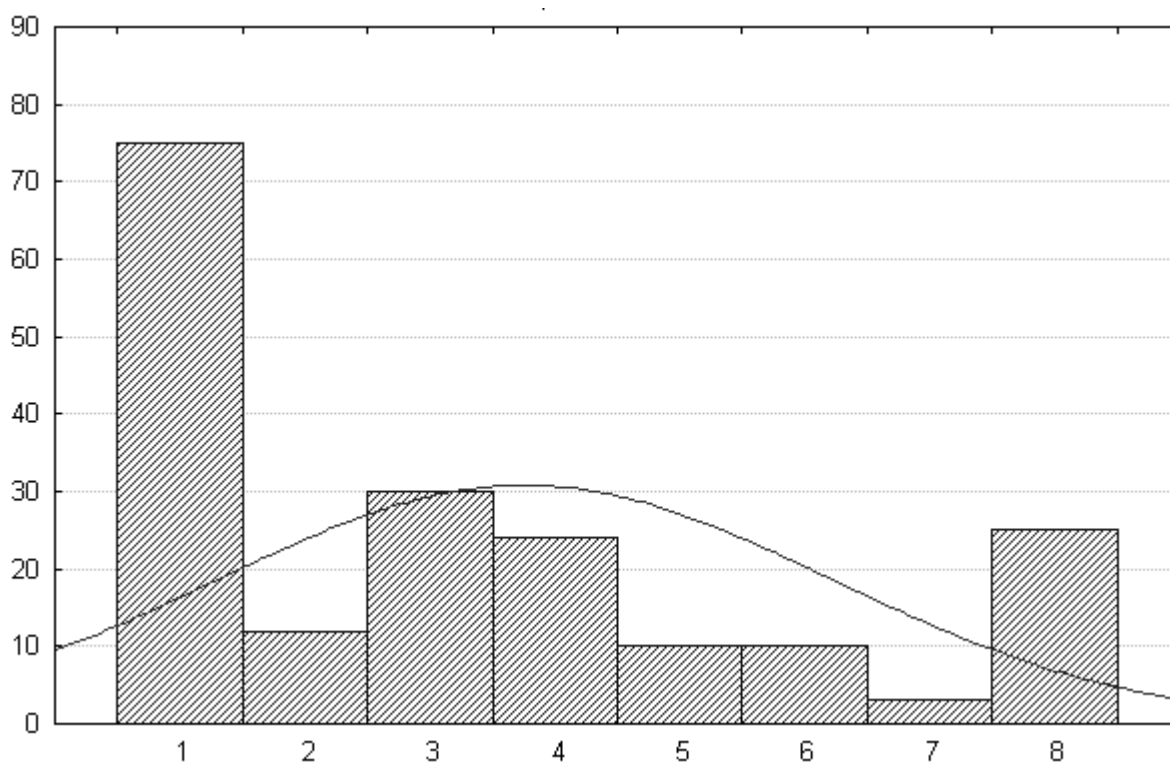


Рис. 12. Гистограмма распределения числа описаний в которых встретилась *Betula nana*, в зависимости от обилия. По оси абсцисс– баллы обилия по шкале В.С. Ипатова (1998); по оси ординат количество описаний, в которых встретился вид с данным обилием; непрерывная линия – ожидаемое нормальное распределение.

Результатом применения метода является следующий набор характеристик:  $\Delta_{набл}$  – среднее значение сходства (расстояния) внутри выделенных групп;  $\Delta_{ожд}$  – ожидаемое среднее, вычисленное как усредненное значение для «перемешанных» групп;  $T$  – значение тестовой статистики, описывающей разделимость между группами (чем ее величина ниже, тем сильнее отличаются средние значения сходства для выделенных и «перемешанных» групп);  $p$  – уровень статистической достоверности;  $A$  – внутригрупповая однородность. Последний показатель по сути аналогичен  $T$  статистике, но яв-

ляется нормированным (не может превышать единицы). Именно его мы рассматривали как основной при определении качества проведенного разбиения видов на группы. Если  $A < 0$ , то однородность внутри выделенных групп ниже, чем в «перемешанных». Это означает, что такое разделение видов на группы нельзя назвать корректным. В качестве порогового значения авторы метода предлагают использовать  $A = 0.1$ . Если значение параметра больше этого порога, то можно говорить о существенном превышении сходства между элементами внутри выделенных групп, по сравнению с их случайными наборами, а в случае  $A = 0.3$  – об очень высоком.

Использованные в работе методы достаточно корректно отображают существующую действительность. Экспертная оценка и различные статистические приемы позволили с разных сторон проанализировать имеющийся обширный материал и получить достаточно объективные результаты.

## ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛАНДШАФТОВ ВЕРХНЕГО И СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ПЕЧОРА

Сводный список высших сосудистых растений, зарегистрированных в геоботанических описаниях, выполненных для территории бассейна верхнего и среднего течения р. Печора, включал 528 таксонов, что составляет около 65 % от совокупной флоры рассматриваемого региона (Лавренко, Улле, Сердитов, 1995; Флора и растительность..., 1997; Мартыненко, Дегтева, 2003; Мартыненко, Груздев, 2008). Отметим, что виды, не вошедшие в список, чаще всего встречаются с низким постоянством и относятся к числу малолюбимых, в силу чего не оказывают существенного влияния на структуру растительности. Кроме того, в сводный список не включены виды водных местообитаний.

Как уже было отмечено, экологический анализ растительности проводили по отношению к четырем экологическим факторам, оцененным с помощью шкал Г. Элленберга (Ellenberg, 1974): увлажнению, богатству азотом, кислотности почв и освещенности.

Для части видов, особенно относящихся к северным широтным группам, экологические характеристики в шкалах Г. Элленберга отсутствуют, поэтому на первом этапе мы рассчитали недостающие значения по методике, предложенной А.Ю. Королюком (Экологическая оценка..., 2005). В табл. 5 приведено соотношение числа видов с известными характеристиками в каждой из рассматриваемых шкал Г. Элленберга, и рассчитанных нами на основе имеющегося массива геоботанических описаний.

Отметим, что для одного таксона – *Saxifraga nivalis*, нам не удалось рассчитать эти значения, поскольку данный вид отмечен лишь в одном геоботаническом описании, в котором нет ни одного вида, имеющего характеристики в экологических шкалах Г. Элленберга, что не позволило определить статус этого описания. Параметр кислотности почв не был вычислен также для *Arctophila fulva* и *Glyceria lithuanica*.

Таблица 5

Соотношение числа видов, имеющих характеристику в экологических шкалах Г. Элленберга, и таксонов, для которых экологические параметры определены расчетным путем

Название шкалы	Число видов, имеющих характеристику	Доля, %	Число рассчитанных значений*	Доля, %	Число видов, для которых значения не определены	Доля, %
Увлажнение почв	275	52.2	252(103)	47.6 (19.4)	1	0.2
Богатство почв азотом	267	50.7	260(105)	49.1 (19.8)	1	0.2
Кислотность почв	215	40.8	310(124)	58.6 (23.4)	3	0.6
Освещенность / затенение	294	55.8	233(97)	44.0 (18.3)	1	0.2

\* Примечание. В скобках приведено число видов, характеристики которых определены по небольшому числу описаний (менее 5) и требуют дальнейшего уточнения.

Значения экологических оптимумов для всех видов сосудистых растений, встретившихся в массиве геоботанических описаний, приведены в приложении 2 (табл. 1–4).

Поскольку методика расчета опирается на определение среднего арифметического, для наиболее редких видов вероятность возникновения ошибки достаточно велика. В связи с этим для части видов, встретившихся менее чем в 5 геоботанических описаниях, экологические характеристики следует рассматривать как предварительные и требующие дальнейшего уточнения.

При анализе конкретных и локальных флор исследователи, определяя соотношение различных экологических групп видов, обычно учитывают все виды в равной степени. При экологическом анализе ценофлор, на наш взгляд, следует учитывать не только присутствие вида той или иной экологической группы, но и его роль в формировании растительного сообщества. Это позволяет более отчетливо показать особенности биотопов, что наиболее важно при анализе растительных сообществ, сформировавшихся в местообитаниях

со сходными экологическими условиями, и фитоценозов, представляющих различные этапы сукцессий.

В качестве примера, подтверждающего справедливость данного утверждения, рассмотрим соотношение различных экологических групп, выделяемых по отношению к фактору освещенности, для растительности, представляющей собой динамический ряд. Он включает фитоценозы, формирующиеся на начальных стадиях зарастания участков гарей, ветровалов, а также сообщества лиственных и темнохвойных лесов (рис. 13).

На рис. 13 А показано соотношение в сообществах различного сукцессионного статуса долей светолюбивых и теневыносливых видов без учета их «веса» (ценотической роли). При таком подходе различия между долями видов с различными экологическими потребностями в лесных фитоценозах и сообществах ранних стадий демулационной сукцессии не выявляются. Однако если провести «взвешивание» этих долей на коэффициент ценотической роли видов – *IndVal*, в основу которого положены показатели встречаемости и среднего обилия (рис. 13 Б), то начинают отчетливо проявляться различия, отражающие изменение биотопических условий (увеличение сомкнутости крон, доли видов хвойных деревьев в составе насаждений и связанное с этим снижение освещенности) по мере восстановления лесной растительности. В частности, доля светолюбивых видов в сообществах, представляющих собой начальные стадии зарастания участков гарей и ветровалов, оказывается заметно выше, чем в сформированных лесных фитоценозах, особенно хвойных.

С учетом изложенного, при определении долей экологических групп видов в различных совокупностях описаний фитоценозов, каждый вид взвешивали на его ценотическую роль, оцененную при помощи коэффициента *IndVal*.

Территория бассейна верхнего и среднего течения р. Печора характеризуется избыточным увлажнением. В силу климатических особенностей среднегодовое количество осадков здесь превышает величину испаряемости (Атлас Коми АССР, 1964). Для почв характерен промывной режим, в депрессиях

рельефа происходит их заболачивание. Это находит отражение в экологической структуре растительного покрова. По отношению к фактору увлажнения среди зарегистрированных таксонов сосудистых растений преобладают виды, предпочитающие экотопы с нормальным (мезофиты) и повышенным (мезогигрофиты и гигрофиты) увлажнением (табл. 6).

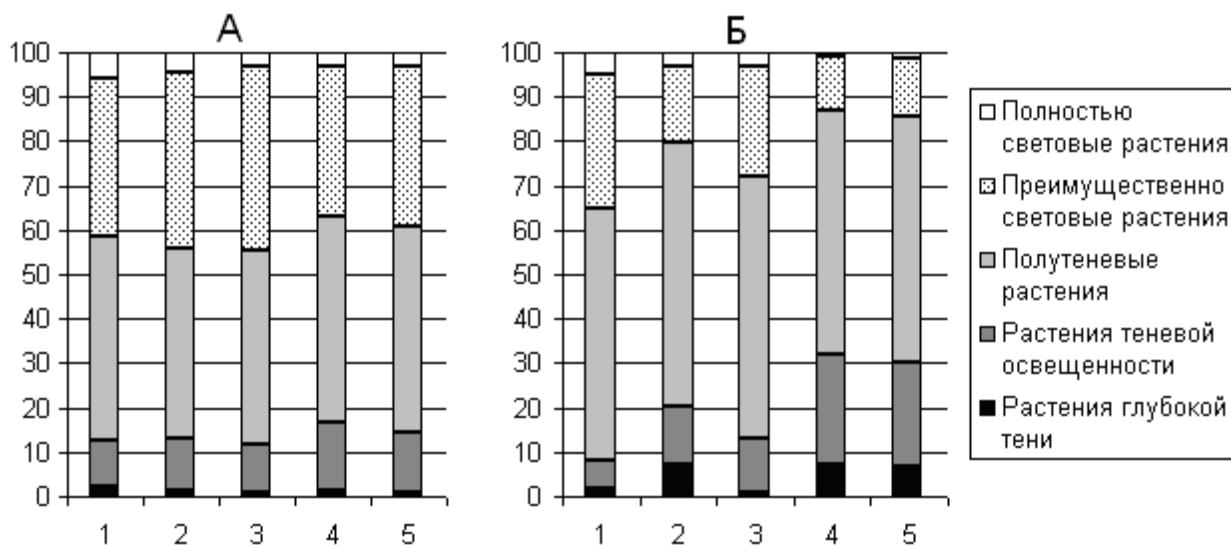


Рис. 13. Соотношение экологических групп видов по отношению к фактору освещенности: А – все виды имеют одинаковый «вес», Б – в качестве «весов» используется коэффициент ценотической роли видов. По вертикали: доли экологических групп (%), по горизонтали: 1 – фитоценозы участков гарей, ветровалов; 2 – березняки / осинники водораздельные незаболоченные; 3 – березняки / осинники долинные; 4 – ельники / пихтарники водораздельные незаболоченные; 5 – ельники / пихтарники долинные.

Мезофиты определяют облик хвойных и мелколиственных незаболоченных лесов (*Abies sibirica*, *Avenella flexuosa*, *Dryopteris expansa*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Picea obovata*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*), типичны для горных тундр (*Draba sibirica*, *Harrimanella hypnoides*, *Luzula confusa*, *Phyllodoce coerulea*, *Thalictrum alpinum*), пойменных лугов (*Agrostis tenuis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Hypericum maculatum*, *Poa pratensis*, *Ranunculus acris*, *Trifolium medium*), фитоценозов свежего аллювия (*Astragalus subpolaris*, *Chamaenerion latifolium*, *Hedysarum alpinum*, *Oberna behen*) и антропогенно нарушенных территорий (*Chenopodium album*, *Cirsium setosum*, *Stellaria me-*



*dia, Tripleurospermum perforatum*) (рис. 14). Всего данная группа включает более половины от общего числа выявленных таксонов (табл. 6).

Таблица 6

Распределение видов по отношению к увлажнению почв

Степень шкалы Г. Элленберга	Экологическая группа	Число видов	Доля, %
1	Ксерофит	0	0
3	Ксеромезофит	10	1.9
5	Мезофит	306	57.9
7	Мезогигрофит	146	27.7
9	Гигрофит	65	12.3
11	Гидрофит	0	0
	Не определена	1	0.2
	Всего	528	100

Около 40% видов относятся к группам мезогигрофитов и гигрофитов. Мезогигрофиты в основном приурочены к экотопам с повышенным увлажнением. Характерны для горных редколесий (*Bistorta major*, *Nardus stricta*), лугов (*Allium schoenoprasum*, *Sanguisorba officinalis*, *Veratrum lobelianum*) и кустарников (*Salix lanata*), заболоченных водораздельных темнохвойных и лиственных лесов (*Calamagrostis purpurea*, *Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Equisetum sylvaticum*, *Listera cordata*), долинных кустарников (*Bromopsis inermis*, *Cerastium davuricum*, *Impatiens noli-tangere*, *Phalaroides arundinacea*, *Salix dasyclados*, *Senecio nemorensis*, *Urtica sondenii*). Около 12 % выявленных видов относятся к группе гигрофитов. Они обитают в экотопах с наиболее влажными почвами, обычны на болотах (*Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxycoccus palustris*, *Scheuchzeria palustris*), в заболоченных сосняках (*Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*) и березняках (*Carex appropinquata*, *Cicuta virosa*, *Stellaria crassifolia*), сообществах свежего аллювия (*Eleocharis palustris*, *E. quinqueflora*, *Juncus alpino-articulatus*) и прибрежно-водных фитоценозах (*Caltha palustris*, *Carex aquatilis*, *Equisetum fluviatile*).

В составленном нами сводном списке почти нет видов, характерных для сухих почв. Не выявлены представители группы ксерофитов. К группе ксеромезофитов отнесены лишь 10 видов, которые встречаются на лугах (*Achillea millefolium*, *Carex praecox*, *Dianthus deltoides*, *Pimpinella saxifraga* и др.), в сосняках лишайниковых (*Arctostaphylos uva-ursi*) и растительных сообществах, формирующихся на скалах (*Epipactis atrorubens*, *Viola rupestris*).

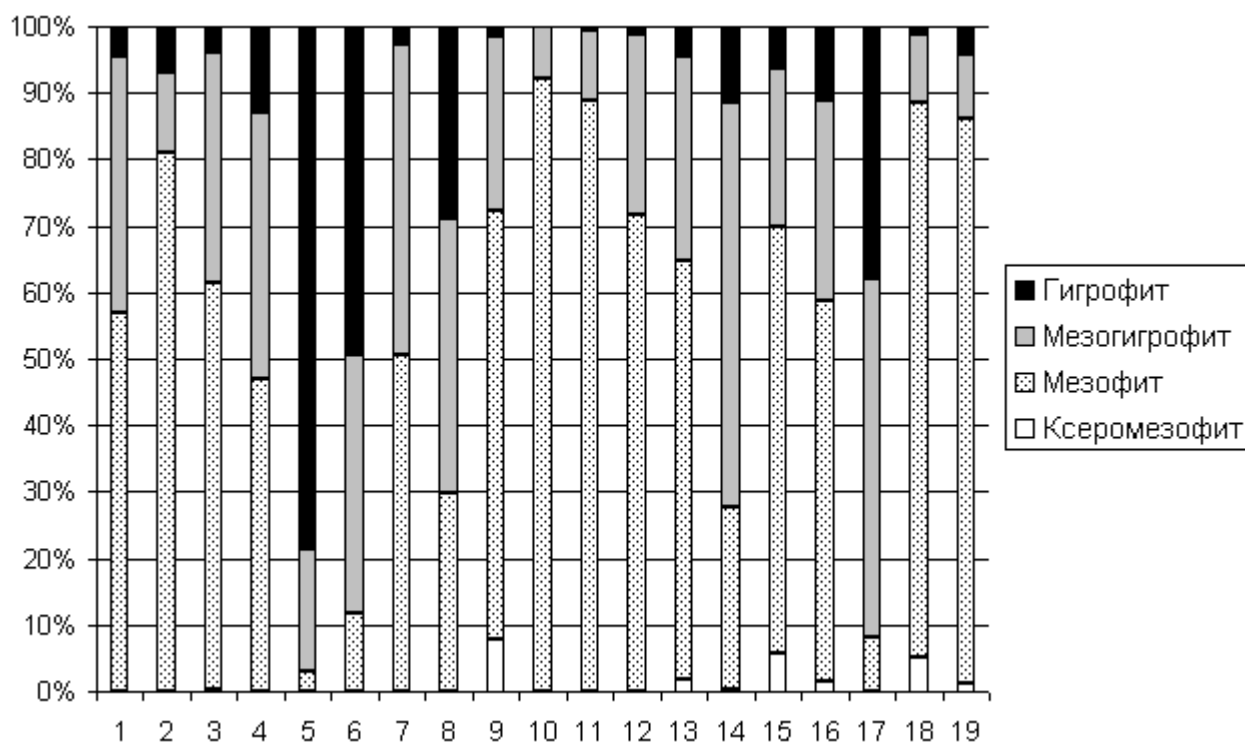


Рис. 14. Соотношение экологических групп видов, выделенных по отношению к фактору увлажнения почв, для отдельных совокупностей геоботанических описаний растительности ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Здесь и далее 1 – горные редколесья, 2 – горные тундры; 3 – горные луга; 4 – горные кустарники; 5 – болота; 6 – сосняки сфагновые; 7 – ельники / пихтарники сфагновые; 8 – березняки сфагновые; 9 – сосняки водораздельные незаболоченные (боры); 10 – ельники / пихтарники водораздельные незаболоченные; 11 – березняки / осинники водораздельные незаболоченные; 12 – ельники / пихтарники долинные; 13 – березняки / осинники долинные; 14 – кустарники (ивняки); 15 – пойменные луга; 16 – сообщества свежего аллювия; 17 – сообщества прибрежно-водной растительности; 18 – сообщества скал; 19 – сообщества техногенно нарушенных территорий. По вертикали – доля экологических групп видов «взвешенных» на их ценофитическую роль в разных растительных сообществах, выраженную через коэффициент *IndVal*.

Прежде, чем перейти к рассмотрению отношения видов к факторам богатства и кислотности почв, отметим, что проведенный корреляционный ана-

лиз имеющегося массива данных показал, что между шкалами кислотности и богатства почв азотом наблюдается значимая положительная корреляция на уровне 0.40. Ранее взаимосвязь рассматриваемых параметров была отмечена отечественными исследователями (Верификация..., 1998; Оценка и сохранение..., 2000). Для стран Европы подобная зависимость не характерна (Wamelink, Goedhart, Dobben, 2004).

Почвы изученного региона довольно бедны элементами минерального питания (Атлас почв..., 2010). Это связано с промывным режимом увлажнения, характером растительного опада (в зональных сообществах он состоит преимущественно из плохо разлагающихся хвои и отмерших частей мхов) и относительно невысокими температурами, тормозящими активность функционирования грибов и бактерий, разлагающих органические соединения. Указанные особенности обуславливают преобладание в растительных сообществах видов, не предъявляющих больших требований к содержанию в почвах соединений азота – мезотрофов и мезоолиготрофов. К перечисленным экологическим группам, относится почти 90% от видового состава (табл. 7). Доли олиготрофов, мезоэутрофов и эутрофов существенно меньше.

Наибольшее участие олиготрофов (рис. 15) отмечено в заболоченных лесах, преимущественно сосновых, и болотных сообществах (*Andromeda polifolia*, *Carex pauciflora*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum vaginatum*), а также в фитоценозах горных тундр (*Hieracium alpinum*, *Lloydia serotina*, *Loiseleuria procumbens*, *Silene acaulis*). Мезоолиготрофы преобладают в фитоценозах горных тундр и редколесий, зарослей кустарников (*Antennaria dioica*, *Bistorta major*, *Carex arctisibirica*, *Diphasiastrum alpinum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Juncus trifidus*, *Juniperus sibirica*, *Salix reticulata*), различных типах водораздельных незаболоченных (*Avenella flexuosa*, *Dryopteris carthusiana*, *Lycopodium annotinum*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*) и заболоченных (*Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Listera cordata*) лесов.

Наиболее плодородные почвы в изученном регионе встречаются, главным образом, в речных долинах. В лесах травяной группы типов, чаще приуроченных к долинным экотопам, увеличивается доля видов, более требовательных к богатству почв азотом, прежде всего мезотрофов (*Aconitum septentrionale*, *Actaea erythrocarpa*, *Athyrium filix-femina*, *Cortusa mathioli*, *Stellaria bungeana*). Другие растительные сообщества пойменных местообитаний: фитоценозы свежего аллювия, луга и кустарники, характеризуются относительно высокой долей мезотрофов (*Aster sibiricus*, *Astragalus subpolaris*, *Bistorta vivipara*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus acris*, *Trifolium medium*, *Veronica longifolia*) и присутствием мезоэутрофных (*Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Glechoma hederacea*, *Festuca pratensis*), а также эутрофных (*Angelica archangelica*, *Lamium album*) видов. Растительность антропогенно преобразованных и техногенно нарушенных территорий отличается от естественных фитоценозов преобладанием видов, требовательных к обеспеченности почв азотом – мезоэутрофов (*Chenopodium album*, *Galeopsis speciosa*, *Stellaria media*, *Urtica dioica*) и эутрофов (*Alopecurus aequalis*, *Carduus crispus*).

Таблица 7

Распределение видов по отношению к фактору богатства почв

Степень шкалы Г. Элленберга	Экологическая группа	Число видов	Доля, %
1	Олиготроф	16	3.0
3	Мезоолиготроф	224	42.4
5	Мезотроф	245	46.4
7	Мезоэутроф	36	6.9
9	Эутроф	6	1.1
	Не определена	1	0.2
	Всего	528	100

По отношению к фактору кислотности наибольшую долю составляют виды, приуроченные к слабокислым почвам (табл. 8). К группе субацидофилов относятся многие эдификаторы, доминанты лесных фитоценозов (*Abies*

*sibirica*, *Populus tremula*, *Aconitum septentrionale*, *Diplazium sibiricum*, *Equisetum sylvaticum*, *Geranium albiflorum*, *Gymnocarpium dryopteris*), кустарниковых и луговых сообществ речных долин (*Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Filipendula ulmaria*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa pratensis*, *Trifolium medium*), ключевых и низинных болот (*Carex rhynchophylla*, *Comarum palustre*, *Ligularia sibirica*, *Parnassia palustris*, *Saxifraga hirculus*).

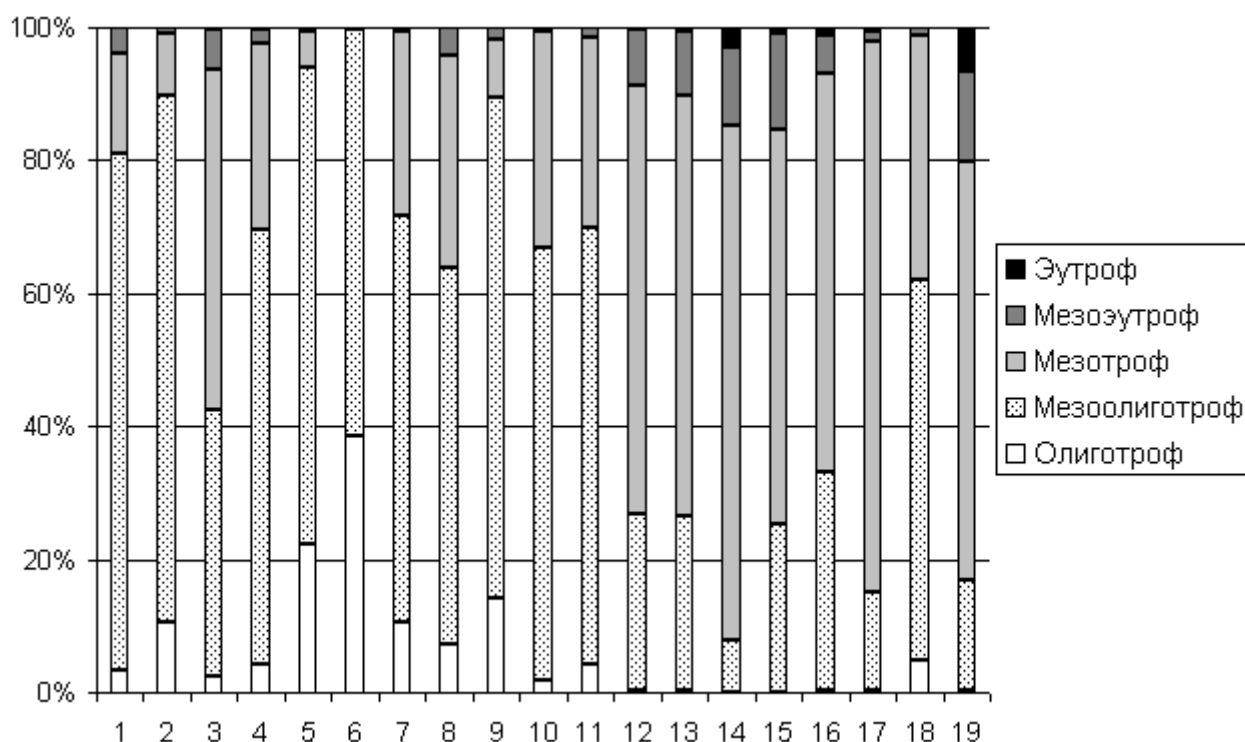


Рис. 15. Соотношение экологических групп видов, выделенных по отношению к фактору богатства почв, для отдельных совокупностей геоботанических описаний растительности ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Условные обозначения см. на рис. 14.

Доли перацидофильных видов, способных расти на кислых почвах, наибольшие в сообществах болот и сосновых лесов (*Carex limosa*, *Carex rostrata*, *Drosera anglica*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Pinus sylvestris*, *Rubus chamaemorus*), горных редколесий (*Betula tortuosa*, *Carex arctisibirica*, *Diphasiastrum alpinum*, *Larix sibirica*, *Nardus stricta*). В темнохвойных и мелколиственных лесах водораздельных пространств участие видов рассматриваемой группы снижается (рис. 16), но их доли несколько

больше, чем доли субацидофилов, или примерно равные. Для ельников, пихтарников и производных от них березняков и осинников типичны такие перацидофилы, как *Avenella flexuosa*, *Carex globularis*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. Гиперацидофильные виды немногочисленны (*Andromeda polifolia*, *Betula nana*, *Carex pauciflora*, *Drosera rotundifolia*, *Hieracium alpinum*). Это типичные обитатели болот, горных тундр и редколесий.

В долинных экотопах и на антропогенно нарушенных территориях участие ацидофильных видов в формировании фитоценозов заметно ниже, чем в других местообитаниях. Однако и здесь доли видов, предпочитающих нейтральные почвы (*Adoxa moschatellina*, *Cirsium oleraceum*, *Festuca pratensis*, *Galium boreale*, *Geranium pratense*, *Stellaria media*, *Tussilago farfara*, *Veronica longifolia*), составляют не более 25 %. В растительных сообществах, сформировавшихся на выходах карбонатных пород, суммарное число нейтрофильных (*Cryptogramma stelleri*, *Epipactis atrorubens*, *Saxifraga oppositifolia*, *Selaginella selaginoides*, *Tofieldia pusilla*) и алкалифильных (*Astragalus frigidus*, *A. danicus*, *Polygala amarella*, *Salix reticulata*) видов максимально.

Таблица 8

Распределение видов по отношению к фактору кислотности почв

Степень шкалы Г. Элленберга	Экологическая группа	Число видов	Доля, %
1	Гиперацидофильная	5	1.0
3	Перацидофильная	82	15.5
5	Субацидофильная	334	63.2
7	Нейтрофильная	97	18.4
9	Алкалифильная	7	1.3
	Не определена	3	0.6
	Всего	528	100

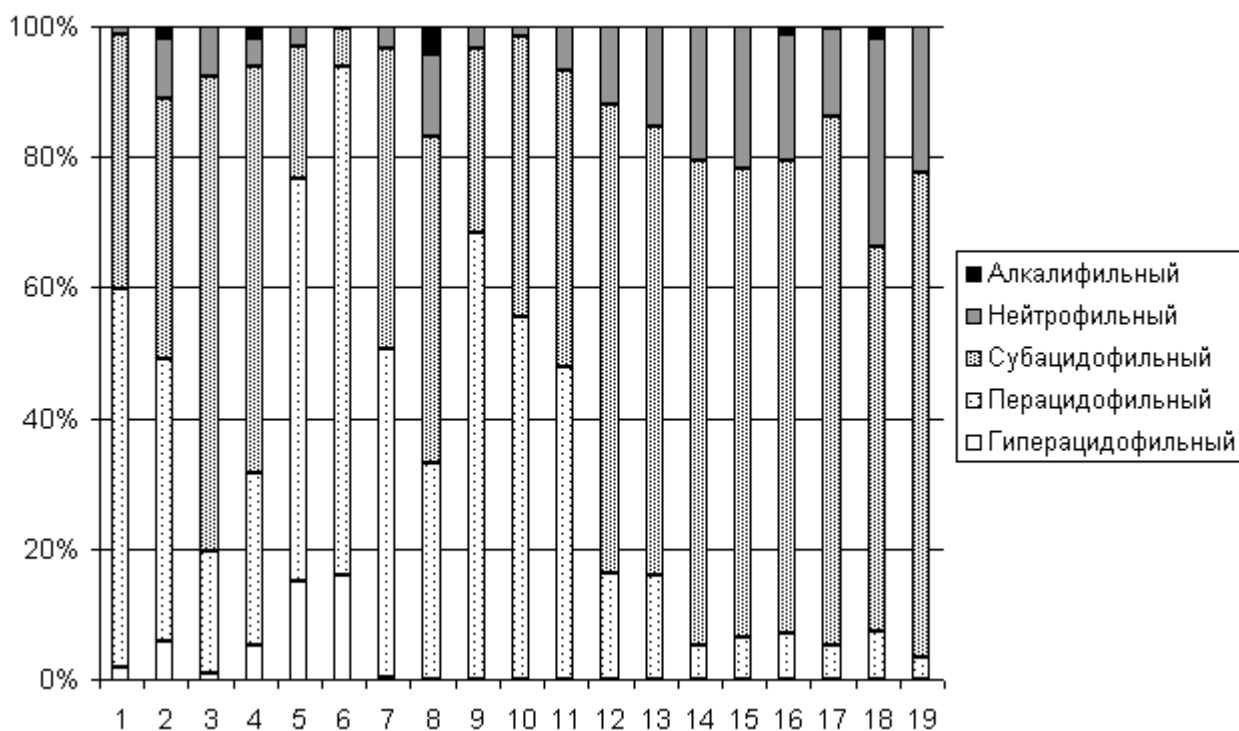


Рис. 16. Соотношение экологических групп видов, выделенных по отношению к фактору кислотности почв, для отдельных совокупностей геоботанических описаний растительности ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Условные обозначения см. на рис. 14.

По отношению к фактору освещенности в анализируемом списке преобладают светолюбивые виды (табл. 9). Их участие наибольшее (рис. 17) на болотах (*Baeothryon alpinum*, *Carex paupercula*, *Eriophorum scheuchzeri*), в горных тундрах (*Arctous alpina*, *Harrimanella hypnoides*, *Hieracium alpinum*, *Luzula parviflora*, *Phyllodoce coerulea*, *Silene paucifolia*, *Thalictrum alpinum*), на пойменных лугах (*Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Hypericum maculatum*, *Trifolium pratense*), в фитоценозах прибрежно-водной растительности (*Caltha palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Petasites radiatus*), аллювиальных наносов (*Aster sibiricus*, *Astragalus danicus*, *Bistorta vivipara*, *Petasites spurius*, *Silene tatarica*), антропогенно нарушенных и техногенно трансформированных территорий (*Alopecurus aequalis*, *Erigeron acris*, *Hordeum jubatum*). Луга и растительность аллювиальных наносов, благодаря самому благоприятному световому режиму и оптимальному сочетанию других экологических факторов местообитаний, наиболее богаты видами (294 и 270 таксонов соответственно). В зональных сообществах темнохвойных ле-

сов, преобладающих на исследованной территории, видовое богатство заметно ниже (157 таксонов в водораздельных и 242 в долинных ельниках и пихтарниках). Это главная причина того, что в анализируемом списке доля теневыносливых видов (*Circaea alpina*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Moneses uniflora*, *Oxalis acetosella*, *Viola mirabilis*) оказалась менее значительной, чем светлюбивых (36 и 64 % от общего числа видов соответственно). Участие теневыносливых видов закономерно увеличивается в сообществах кустарников, мелколиственных лесов, достигая максимума в насаждениях ели и пихты (рис. 17).

Таблица 9

Распределение видов по отношению к фактору освещенности/затенения

Степень шкалы Г. Элленберга	Экологическая группа	Число видов	Доля, %
1	Растения глубокой тени	1	0.2
3	Растения теневой освещенности	11	2.1
5	Полутеневые растения	176	33.3
7	Преимущественно световые растения	305	57.8
9	Полностью световые растения	34	6.4
	Не определена	1	0.2
	Всего	528	100

Наличие значительного массива геоботанических описаний, в дополнение к экологическому анализу, позволило провести оценку жизненных стратегий видов, используемых ими в конкурентной борьбе. Для этого мы опирались на систему жизненных стратегий Раменского-Грайма, согласно которой виды подразделяются на 3 типа: виоленты (львы, конкуренты, *S*-стратегия), пациенты (верблюды, стресс-толернаты, *S*-стратегия) и эксплеренты (шакалы, рудералы, *R*-стратегия) (Раменский, 1935; Grime, 2001; Миркин, Наумова, Соломещ, 2001).



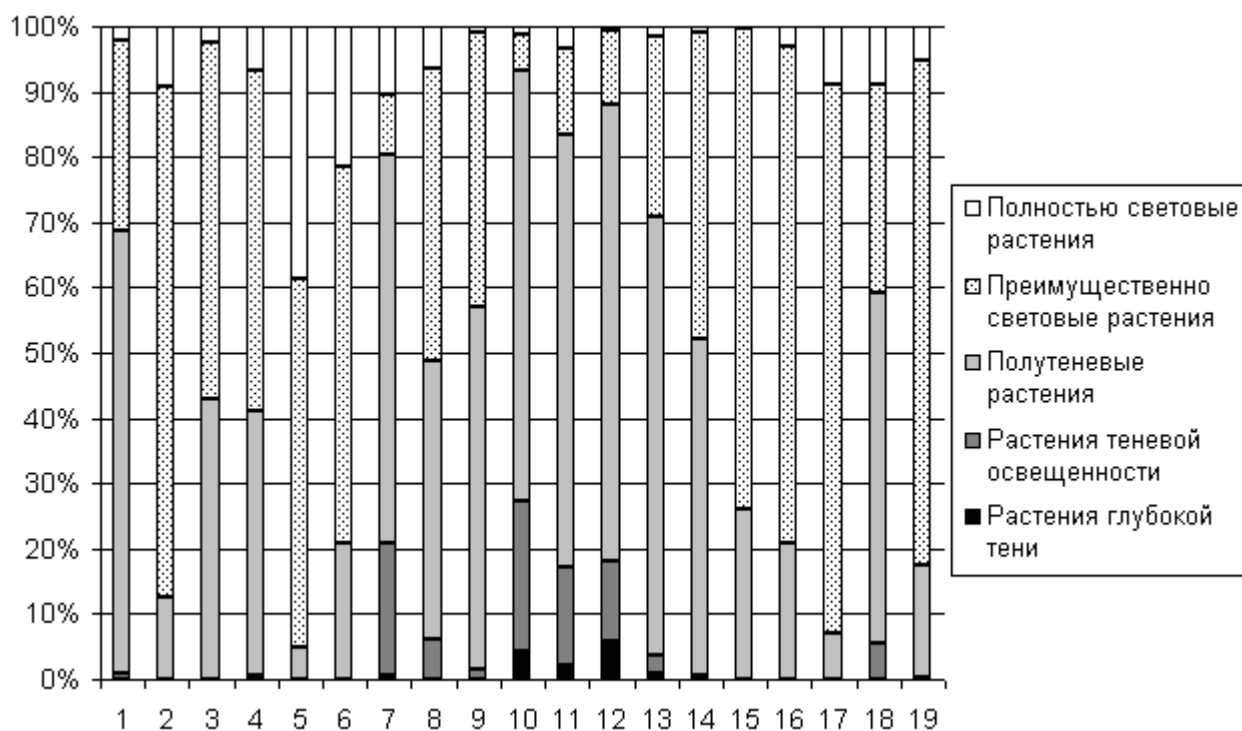


Рис. 17. Соотношение экологических групп видов, выделенных по отношению к фактору освещенности/затенения, для отдельных совокупностей геоботанических описаний растительности ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Условные обозначения см. на рис. 14.

Виоленты обладают наиболее высоким конкурентным потенциалом, благодаря высокой энергии роста, мощности и стойкости побегов. Чаще всего это деревья, кустарники или высокие травы, с мощной корневой системой и хорошо развитой листовой поверхностью. Их массовое произрастание отражает приближение условий местообитания к оптимальным. Кривая распределения обилий по градиенту среды не широкая, с резко выраженной вершиной. Объемы реализованной и фундаментальной экологической ниш близкие. Пациенты проявляют выносливость к неблагоприятным условиям среды. Чаще всего это многолетние травы, но встречаются среди растений этой группы деревья, кустарнички, суккуленты. Их конкурентоспособность низкая. Это стенобионтные виды, у которых объемы реализованной и фундаментальной экологической ниш примерно одинаковые. Для растений данной стратегии характерны 2–3-х вершинные кривые обилия. Эксплеренты быстро занимают местообитания, временно освободившиеся в результате нарушения растительности и почв, но в процессе сукцессий также быстро вытесняются

растениями других, более конкурентно-способных видов. Большинство эксплерентов – травянистые однолетники с высокой репродуктивной способностью. Черты R-стратегии проявляют также многолетние травы с вегетативным размножением, мелколиственные деревья с высокой скоростью роста, успешно размножающиеся как семенным, так и вегетативным путем. Эксплеренты имеют широкие экологические ниши. При этом объем реализованных ниш у них существенно меньше, чем фундаментальных.

При определении типов жизненной стратегии к растениям, проявляющим черты виолентов, мы отнесли все таксоны деревьев, некоторые кустарники, а также виды кустарничков и многолетних трав, демонстрирующие высокие баллы удельного обилия (5-8), хотя бы в нескольких описаниях. Виды, зарегистрированные в фитоценозах, приуроченных к экотопам с неблагоприятными условиями (олиготрофные болота, горные тундры, сообщества скальных обнажений), мы рассматривали как стресс-толерантные. Таксоны, у которых ценотическая роль повышалась в сообществах нарушенных местообитаний (гари и вырубки, мусорные места, населенные пункты, техногенно трансформированные территории), относили к проявляющим элемент R-стратегии. При этом учитывали, что согласно современным представлениям в природе редко встречаются виды, демонстрирующие один тип стратегии. Для большинства таксонов характерно сочетание нескольких типов жизненных стратегий, причем в разных частях ареала они могут в той или иной степени меняться (Grime, 2001).

Данные о распределении зарегистрированных в районе исследований видов к первичным (C, R, S) и вторичным (CR, CS, CS, CRS) типам жизненных стратегий приведены в табл. 10. Во флоре по числу явно преобладают виды-пациенты, устойчивые к стрессовым условиям окружающей среды. К ним относятся, например, *Coeloglossum viride*, *Drosera anglica*, *D. rotundifolia*, *Lagotis uralensis*, *Rhodiola rosea*. В противоположность этому, меньше всего видов (всего три – *Abies sibirica*, *Aconitum septentrionale*, *Phalaroides arundinacea*) отнесено нами к группе чистых виолентов (C-стра-

тегия). Это вполне закономерно, поскольку «чистый виолент – редкость, в природе чаще встречаются вторичные типы» (Миркин, Наумова, Соломещ, 2001, с. 43). Всего же видов, так или иначе проявляющих элемент С-стратегии (С, CR, CS, CRS) достаточно много (около 30 % от общего числа). Часть из них показывает высокую степень доминирования на лугах (*Festuca rubra*, *Hypericum maculatum*, *Thalictrum simplex*), в сообществах, формирующихся на антропогенно трансформированных и техногенно нарушенных территориях (*Amoria repens*, *Tussilago farfara*, *Urtica dioica*), и относится к группе видов, демонстрирующих CR-стратегию. Другие (*Pinus sylvestris*, *Betula nana* и пр.) в силу слабой конкурентоспособности имеют высокое обилие в неблагоприятных условиях (на болотах, в горных тундрах и т.п.) и включены нами в группу видов с CS-стратегией. Интересной представляется группа видов, использующих все три типа жизненных стратегий – CRS. В нее вошли виды эдификаторы и доминанты различных типов растительности. К ней, в частности относятся: *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Empetrum hermaphroditum*, *Populus tremula*, *Urtica sondenii*, *Vaccinium uliginosum* и др. Сведения о жизненных стратегиях видов, зарегистрированных при геоботаническом обследовании территории бассейна верхней и средней Печоры, приведена в приложении 2 (табл. 5).

Таблица 10

Распределение видов по используемой жизненной стратегии

Тип стратегии	Число видов	Доля, %
С	3	0.6
R	33	6.3
S	300	56.8
CR	14	2.6
CS	116	22.0
SR	19	3.6
CRS	43	8.1
Всего	528	100

Группы описаний фитоценозов разных типов растительности характеризуются примерно одинаковым соотношением видов, демонстрирующих те или иные типы жизненной стратегии (рис. 18). Исключение составляют рас-

тельность скальных обнажений, где около половины видов относится к группе стресс-толерантов, а также растительные сообщества нарушенных (в т.ч. техногенных) местообитаний, где увеличивается доля видов с *R*-стратегией. С учетом слабой степени преобразованности ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры закономерно, что в других группах фитоценозов видов чистой *R*-стратегии практически нет.

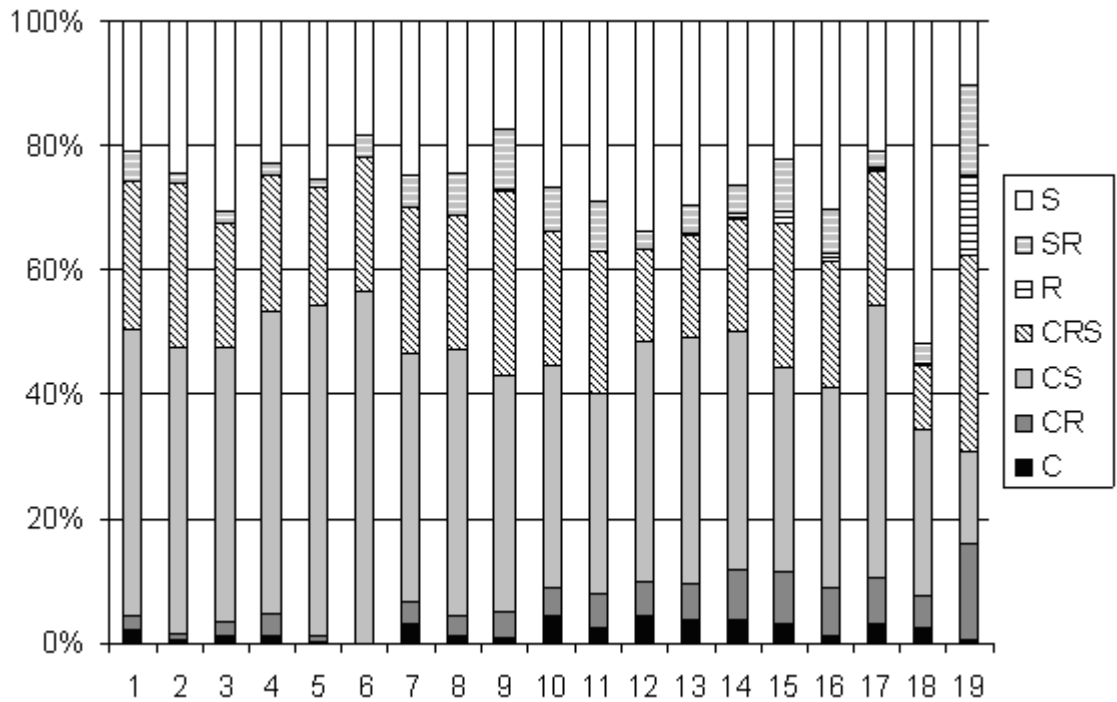


Рис. 18. Распределение видов по используемым жизненным стратегиям для отдельных совокупностей геоботанических описаний растительности ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Условные обозначения см. на рис. 14.

Таким образом, растительность ландшафтов бассейна р. Печора в верхнем и среднем течении сформирована, в основном, видами, типичными для местообитаний с влажными и сырыми, бедными азотом почвами с повышенной кислотностью, проявляющими *S*, *CS* или *CRS* стратегии. Это отражает физико-географические особенности региона исследований. Обработка значительного по объему массива геоботанических описаний с применением шкал Г. Элленберга позволила выполнить их существенное дополнение. Эти сведения могут найти применение при проведении региональных флористических исследований.

## ГЛАВА 5. СИСТЕМА ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛАНДШАФТОВ ВЕРХНЕГО И СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ПЕЧОРЫ

### 5.1. Построение системы эколого-ценотических групп видов

Первым этапом построения системы эколого-ценотических групп сосудистых растений было выделение групп (плеяд) сопряженных видов, на основании матрицы значений коэффициента сопряженности, рассчитанных для каждой пары видов.

В анализ сопряженностей вошло 245 видов сосудистых растений, встретившихся более чем в 20 геоботанических описаниях. Всего было рассчитано  $\frac{245 * (245 - 1)}{2} = 29890$  значений коэффициента Бравэ, из которых статистически достоверно отличными от нуля на уровне значимости  $p = 0.05$  были 12369 (не значимо – 17521), из них положительных – 8300, отрицательных – 4069.

На основе матрицы значений коэффициента сопряженности был построен граф с 245 вершинами, соответствующими рассматриваемым видам, и 12369 ребрами, соответствующими значениям коэффициента Бравэ, отличным от 0. В дальнейшем с привлечением различных методов теории графов и ручной обработки на графе по методу корреляционных плеяд П.В. Терентьева (1959, 1960) было выделено семь ядер и три небольшие переходные группы, которые в совокупности включали 166 таксонов. Остальные виды не вошли ни в одну из плеяд. Результирующий граф взаимного расположения выделенных ядер и переходных групп приведен на рис. 19.

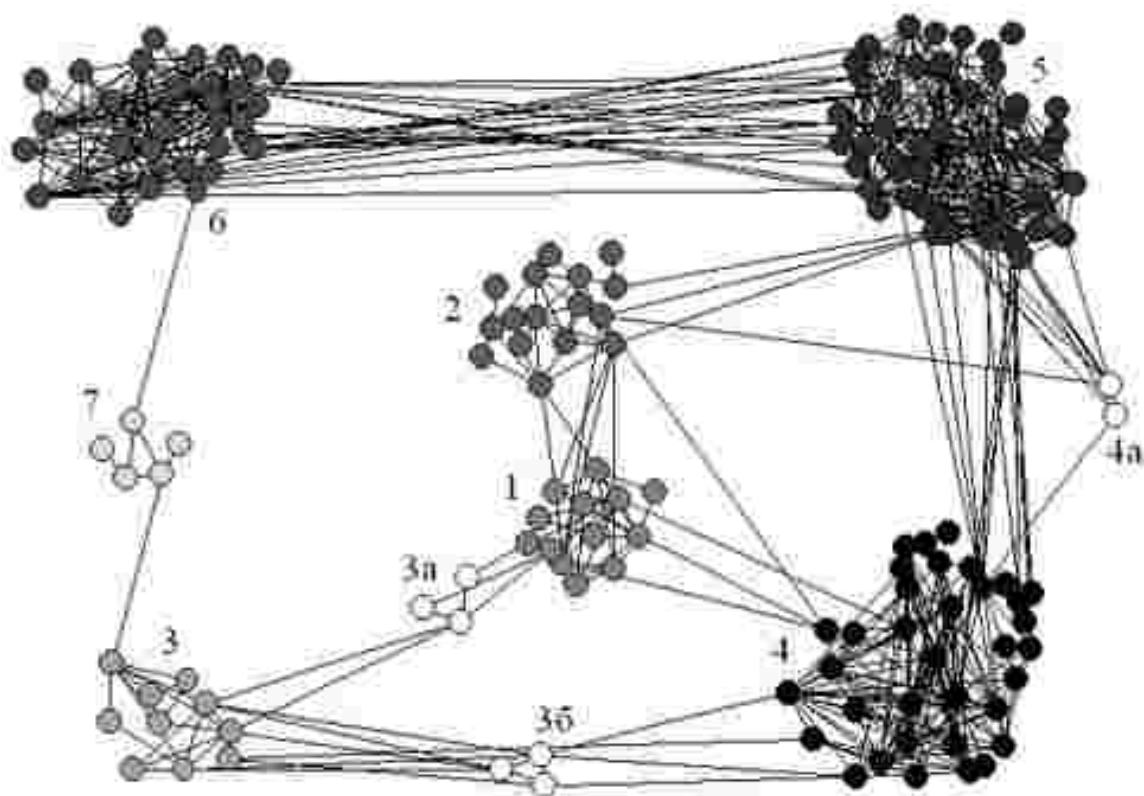


Рис. 19. Граф выделенных плеяд сопряженных видов и переходных групп. Условные обозначения: 1-7 – номера плеяд, 3а, 3б, 4а – обозначение переходных групп. Линиями отображены положительные значения коэффициента сопряженности выше 0.35.

Логично предположить, что виды, составляющие разные плеяды, могут различаться по экологической валентности и экологическому оптимуму. Для того чтобы интерпретировать полученные совокупности сопряженных видов с экологической точки зрения, для каждой из них были определены средние значения и стандартные ошибки баллов экологических шкал Г. Элленберга (Ellenberg, 1974), отражающих потребности видов в увлажнении почв, их обеспеченности минеральным азотом, кислотности, а также освещенности. Средние значения баллов перечисленных шкал для выделенных плеяд приведены на рис. 20.

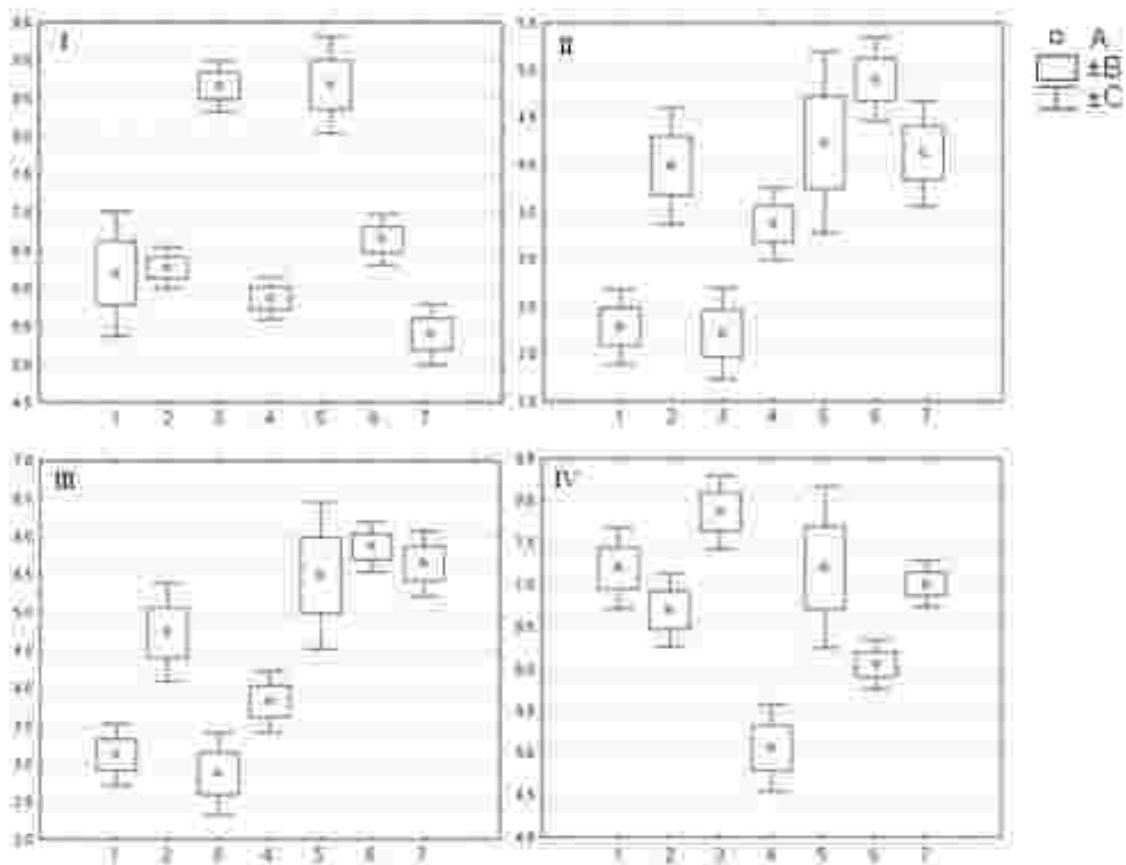


Рис. 20. Экологические характеристики выделенных плеяд, рассчитанные с использованием шкал Г. Элленберга. I – увлажнение почвы; II – богатство почвы азотом; III – кислотность почвы; IV – шкала освещенности.

По вертикали – баллы по шкалам Г. Элленберга; по горизонтали – номера выделенных плеяд сопряженных видов; А – среднее значение экологического фактора, В – стандартная ошибка средней, С – 95 % доверительный интервал для среднего значения.

Так, по фактору увлажнения, четко выделяются плеяды 3 и 5, для которых средние значения баллов увлажнения находятся на уровне 8.7. Это соответствует условиям местообитаний с сырыми плохо аэрируемыми почвами. Остальные плеяды по рассматриваемому фактору не показали четкого различия. Средние значения параметра лежат на уровне 5.5–6.5 баллов, что соответствует экотопам с нормально увлажненными почвами.

Анализ распределения видов по градиенту богатства почв азотом показал, что в плеядах 1 и 3 преобладают виды, типичные для олиготрофных и мезоолиготрофных местообитаний. Средние значения баллов для данных плеяд – 2.2 и 2.3 балла соответственно. В остальных плеядах существенно

выше доля мезотрофных видов, есть мезоэутрофные и эутрофные виды. Максимальное значение среднего – 4.9 балла, выявлено для плеяды 6.

По отношению к фактору кислотности наблюдается сходная картина. Так, минимальные значения средних баллов шкалы кислотности Элленберга (от 2.9 до 3.1), соответствующие режиму сильнокислых и кислых почв, отмечены для плеяд 1 и 3. Максимальное значение параметра (средний балл 5.9), которое соответствует на градиенте кислотности середине интервала между слабокислыми и нейтральными почвами, зарегистрировано для плеяды 6.

Анализ отношения выделенных групп сопряженных видов к фактору освещенности, выявил, что наиболее светолюбивые растения присутствуют в плеяде 3 (среднее значение балла шкалы освещенности/затенения 7.9). Незначительно ниже показатель для плеяд 1, 5 и 7 (7.3, 7.0 и 7.2 соответственно). Максимально теневыносливые виды (средний балл 5.1) отмечены в плеяде 4.

Использование *t*-критерия Стьюдента показало (табл. 11), что выявленные различия между средними значениями в большинстве случаев являются статистически значимыми. Таким образом, можно сделать вывод, что выделенные совокупности объединяют виды, характеризующиеся разными экологическими потребностями.



Значение *t*-критерия Стьюдента при сравнении средних значений баллов экологических шкал Элленберга для видов разных пляед

№ пляеды	2	3	4	5	6	7
<b>Шкала увлажнения почв</b>						
1	0.192	<b>5.839**</b>	0.94	<b>3.475**</b>	1.11	1.923
2		<b>10.835**</b>	1.759	<b>7.768**</b>	1.18	<b>2.954**</b>
3			<b>11.559**</b>	0.054	<b>6.195**</b>	<b>10.476**</b>
4				<b>7.056**</b>	<b>3.202**</b>	1.94
5					<b>3.590**</b>	<b>6.195**</b>
6						<b>4.563**</b>
<b>Шкала богатства почв минеральным азотом</b>						
1	<b>4.205**</b>	0.212	<b>3.175**</b>	<b>4.422**</b>	<b>5.664**</b>	<b>3.974**</b>
2		<b>4.380**</b>	1.73	0.379	<b>2.112*</b>	0.296
3			<b>3.489**</b>	<b>3.914**</b>	<b>6.260**</b>	<b>4.374**</b>
4				1.573	<b>4.829**</b>	<b>2.211*</b>
5					0.901	0.149
6						<b>2.147*</b>
<b>Шкала кислотности почв</b>						
1	<b>3.841**</b>	0.688	1.944	<b>5.238**</b>	<b>7.734**</b>	<b>6.753**</b>
2		<b>4.300**</b>	<b>2.443*</b>	1.124	<b>3.237**</b>	<b>2.337*</b>
3			<b>2.667*</b>	<b>4.606**</b>	<b>8.781**</b>	<b>7.479**</b>
4				<b>2.890**</b>	<b>7.705**</b>	<b>5.998**</b>
5					0.671	0.266
6						0.799
<b>Шкала освещенность/затенение</b>						
1	1.497	2.001	<b>4.656**</b>	0.017	<b>3.574**</b>	0.719
2		<b>3.693**</b>	<b>3.994**</b>	1.045	<b>2.237*</b>	1.265
3			<b>6.697**</b>	1.37	<b>6.168**</b>	<b>3.462**</b>
4				<b>2.964**</b>	<b>3.546**</b>	<b>6.335**</b>
5					<b>2.309*</b>	0.512
6						<b>4.388**</b>

Примечание. (\*) – значения *t*-критерия Стьюдента на уровне значимости  $P < 0.05$ ; (\*\*) – значения *t*-критерия Стьюдента на уровне значимости  $P < 0.01$ .

С учетом того обстоятельства, что растения, прежде всего эдификаторы, в результате жизнедеятельности трансформируют условия среды обитания, при дальнейшей интерпретации пляед проанализировали роль образующих их видов в различных совокупностях геоботанических

описаний. Для этого использовали коэффициент индикаторных значений видов *IndVal*. Анализ полученных результатов показал, что виды, входящие в состав плеяд, характеризуются значимой ценотической ролью во вполне определенных группах растительных сообществ (табл. 12).

В плеяду 1 вошли виды, у которых значения коэффициента *IndVal* достигают максимальных величин в сообществах, характерных для верхних высотных поясов Урала: горных тундрах, кустарниках и редколесьях, а также фитоценозах горных лугов. Большинство видов плеяды 2 оказалось типичным только для горных лугов. В плеяду 3 сгруппировались виды, типичные для болот и заболоченных лесов (преимущественно сосняков). Виды плеяды 4 оказались характерными для водораздельных и долинных ельников, пихтарников и березняков. Самая многочисленная плеяда 5 объединила виды, обычные для растительных сообществ (лугов, кустарников и лесов), формирующихся в ландшафтах речных долин. У видов плеяды 6 значения коэффициента *IndVal* наиболее высоки в сообществах гелофитов и фитоценозах свежего аллювия. Плеяду 7 слагают виды, приуроченные к пойменным лугам и антропогенно нарушенным территориям.

Таблица 12

Усредненные величины коэффициента *IndVal* для выделенных плеяд сопряженных видов в совокупностях геоботанических описаний

Группа геоботанических описаний	Горные редколесья	Горные тундры	Горные луга	Горные кустарники	Болога	Леса								Кустарники долинные	Луга долинные (пойменные)	Сообщества свежего аллювия	Сообщества гелофитов	Сообщества скал и голцов	Сообщества антропогенно нарушенных территорий
						водораздельные						долинные							
						заболоченные			не заболоченные										
						Сосняки	Ельники / пихтарники	Березняки	Сосняки	Ельники / пихтарники	Березняки / осинники	Ельники / пихтарники	Березняки / осинники						
Плеяда																			
1	<b>10.1</b>	<b>14.5</b>	<b>8.1</b>	<b>5.5</b>	+	0.5	+	+	0.8	+	+	+	+	0	+	+	0	+	0
2	2.2	1.2	<b>20.9</b>	2.1	+	0	+	+	0	+	0	0.9	0.9	+	+	<b>3.6</b>	+	0	0
3	0	0	+	1.0	<b>13.3</b>	<b>13.7</b>	1.8	2.3	0	0	0	0	+	0.5	0	1.4	+	+	+
4	2.2	0.9	1.1	0.8	+	1.1	<b>5.1</b>	<b>2.6</b>	1.3	<b>7.4</b>	<b>5.7</b>	<b>8.1</b>	<b>4.5</b>	+	+	+	0	2.7	+
5	+	0	1.1	0.5	+	0	+	+	0	+	+	<b>3.7</b>	<b>6.8</b>	<b>11.5</b>	<b>4.1</b>	2.4	+	0.8	+
6	+	0	+	0.6	1.8	0	0	1.8	0	0	0	0	+	<b>4.4</b>	0	<b>8.8</b>	<b>23.8</b>	0	0
7	0	+	0.7	+	0	0	+	+	0	0	+	0	+	0.6	<b>9.4</b>	<b>5.3</b>	+	+	<b>7.5</b>

Примечание. «+» – значение коэффициента *IndVal* менее 0.5. Для наглядности, наибольшие значения выделены жирным шрифтом.

Поскольку, указанные группы сопряженных видов достаточно четко дифференцированы в пространстве экологических факторов и характеризуются значимой ценотической ролью во вполне определенных совокупностях растительных сообществ, мы можем рассматривать большинство плеяд видов, выделенных методом сопряженностей, как «ядра» эколого-ценотических групп (Новаковский, Дегтева, 2008). Исключение составляет самая многочисленная плеяда 7, которая объединила таксоны, приуроченные к различным типам растительности речных долин. Ее мы рассматриваем как комплекс ЭЦГ, для последующего выделения которых использовали, в первую очередь, коэффициент индикаторных значений видов – *IndVal*, характеристики видов в пространстве экологических факторов, а также экспертную оценку.

Таким образом, использование различных методов теории графов позволило визуализировать взаимосвязи между видами сосудистых растений и выделить плеяды сопряженных видов, которые являлись основой для построения системы ЭЦГ. Последующее применение коэффициента индикаторных значений для видов с постоянством менее 1.5% (встретились меньше чем в 20 геоботанических описаниях), которые на первом этапе обработки данных не были включены в анализ, дало возможность расширить состав ЭЦГ, «ядра» которых отчетливо обособились при использовании методов теории графов, и выделить несколько дополнительных ЭЦГ.

Всего на региональном материале выделено 17 эколого-ценотических групп сосудистых растений. В их состав вошло 506 видов, что составляет 96% от общего числа таксонов, зарегистрированных в массиве геоботанических описаний. Названия выделенных групп, число видов, слагающих их и входящих в «ядро» ЭЦГ (если таковое имеется), приведены в табл. 13.

Число видов в выделенных эколого-ценотических группах

Название ЭЦГ	Общее число видов	Число видов в «ядре»
I. Горно-тундровая	64	13
II. Горно-луговая	25	16
III. Тундрово-болотная	5	3
IV. Болотная	38	11
V. Лесо-болотная	11	3
VI. Боровая	3	–
VII. Таежно-лесная	51	35
VIII. Таежная лугово-лесная	4	2
IX. Долинная темнохвойно-лесная	12	–
X. Долинная лесная	19	12
XI. Долинная лугово-лесная	30	13
XII. Долинная лесо-луговая	49	23
XIII. Долинная луговая	64	31
XIV. Аллювиальная	53	–
XV. Прибрежно-водная	14	5
XVI. Петрофитная	27	–
XVII. Сорно-рудеральная	37	–
Итого	506	167

Завершающим этапом построения системы эколого-ценотических групп видов для ландшафтов верхнего и среднего течения р. Печора было подразделение наиболее крупных ЭЦГ на подгруппы, которые выделяли по отношению видов к экологическим факторам среды. В табл. 14 приведен полный список ЭЦГ и слагающих их таксонов.

Таблица 14

Система эколого-ценотических групп сосудистых растений в растительном покрове ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры

№	ЭЦГ	Подгруппа	Список видов
I	Горно-тундровая	–	<i>Acomastylis glacialis</i> , <b><i>Anemonastrum biarmiense</i></b> , <i>Antennaria dioica</i> , <i>Arctous alpina</i> , <i>Armeria scabra</i> , <i>Artemisia norvegica</i> , <i>Athyrium distentifolium</i> , <b><i>Betula tortuosa</i></b> , <b><i>Bistorta major</i></b> , <i>Calamagrostis lapponica</i> , <i>Castilleja arctica</i> , <b><i>Carex arctisibirica</i></b> , <b><i>C. brunnescens</i></b> , <b><i>C. rupestris</i></b> , <i>C. sabyensis</i> , <b><i>C. vaginata</i></b> , <i>Diapensia lapponica</i> , <b><i>Diphasiastrum alpinum</i></b> , <i>Draba sibirica</i> , <i>Dryas octopetala</i> , <b><i>Empetrum hermaphroditum</i></b> , <i>Eritrichium villosum</i> , <b><i>Festuca ovina</i></b> , <i>Gastrolychnis apetala</i> , <i>Harrimanella hypnoides</i> , <i>Hedysarum arcticum</i> , <i>Hieracium agg. vulgatum</i> , <b><i>H. alpinum</i></b> , <i>Hierochloe alpina</i> , <i>H. arctica</i> , <i>Huperzia selago</i> , <b><i>Juncus trifidus</i></b> , <b><i>Juniperus sibirica</i></b> , <i>Lagotis minor</i> , <i>Larix sibirica</i> , <i>Ledum decumbens</i> , <i>Lloydia serotina</i> , <i>Loiseleuria procumbens</i> , <i>Luzula confusa</i> , <b><i>L. frigida</i></b> , <i>L. parviflora</i> , <i>L. wahlenbergii</i> , <i>Lycopodium lagopus</i> , <i>Myosotis asiatica</i> , <i>Nardus stricta</i> , <i>Omalotheca supina</i> , <i>Pedicularis oederi</i> , <i>Phlojodicarpus villosus</i> , <i>Phyllodoce caerulea</i> , <i>Pinguicula villosa</i> , <i>Potentilla crantzii</i> , <i>Pyrola grandiflora</i> , <i>Rhodiola quadrifida</i> , <i>Salix lanata</i> , <i>S. nummularia</i> , <i>S. polaris</i> , <i>S. reticulata</i> , <i>Silene acaulis</i> , <i>S. paucifolia</i> , <i>Tephroses atropurpurea</i> , <i>T. heterophylla</i> , <i>T. tundricola</i> , <i>Thalictrum alpinum</i> , <i>Valeriana capitata</i>
II	Горно-луговая	–	<b><i>Allium schoenoprasum</i></b> , <b><i>Alopecurus alpinus</i></b> , <b><i>Anthoxanthum alpinum</i></b> , <i>Carex caucasica</i> , <i>Cerastium arvense</i> , <i>Coeloglossum viride</i> , <i>Deschampsia glauca</i> , <b><i>Dianthus superbus</i></b> , <i>Euphrasia frigida</i> , <i>Hieracium hypoglaucum</i> , <b><i>Lagotis uralensis</i></b> , <b><i>Omalotheca norvegica</i></b> , <b><i>Pachypleurum alpinum</i></b> , <b><i>Pedicularis compacta</i></b> , <b><i>Phleum alpinum</i></b> , <b><i>Rhodiola rosea</i></b> , <b><i>Rumex acetosa</i></b> , <i>R. lapponicus</i> , <b><i>Sanguisorba officinalis</i></b> , <i>Sibbaldia procumbens</i> , <b><i>Tanacetum bipinnatum</i></b> , <b><i>Tephroses integrifolia</i></b> , <b><i>Trisetum sibiricum</i></b> , <b><i>Veratrum lobelianum</i></b> , <i>Viola biflora</i>
III	Тундрово-болотная	–	<i>Betula nana</i> , <i>Carex redowskiana</i> , <i>Salix lapponum</i> , <i>S. glauca</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i>

Таблица 14 (продолжение)

№	ЭЦГ	Подгруппа	СПИСОК ВИДОВ
IV	Болотная	а.Олиготрофная	<i>Andromeda polifolia</i> , <i>Carex pauciflora</i> , <i>Drosera rotundifolia</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Oxycoccus palustris</i> , <i>Rubus chamaemorus</i>
		б.Мезоолиготрофная	<i>Baeothryon alpinum</i> , <i>B. cespitosum</i> , <i>Carex chordorrhiza</i> , <i>C. dioica</i> , <i>C. heleonastes</i> , <i>C. lasiocarpa</i> , <i>C. limosa</i> , <i>C. paupercula</i> , <i>C. rostrata</i> , <i>C. rotundata</i> , <i>Cirsium palustre</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>Corallorrhiza trifida</i> , <i>Drosera anglica</i> , <i>Epilobium palustre</i> , <i>Eriophorum latifolium</i> , <i>E. polystachyon</i> , <i>E. russeolum</i> , <i>E. scheuchzeri</i> , <i>Galium uliginosum</i> , <b><i>Menyanthes trifoliata</i></b> , <i>Oxycoccus microcarpus</i> , <i>Pedicularis palustris</i> , <i>Salix myrtilloides</i> , <i>Saxifraga hirculus</i> , <i>Scheuchzeria palustris</i>
		в.Мезотрофная	<i>Carex elongata</i> , <i>C. rhynchophysa</i> , <i>C. vesicaria</i> , <i>Ligularia sibirica</i> , <i>Listera ovata</i> , <i>Parnassia palustris</i>
V	Лесоболотная	а.Мезоолиготрофная	<i>Carex cinerea</i> , <i>C. juncella</i> , <b><i>Chamaedaphne calyculata</i></b> , <i>Equisetum palustre</i> , <b><i>Ledum palustre</i></b> , <b><i>Pinus sylvestris</i></b> , <i>Stellaria crassifolia</i>
		б. Мезотрофная	<i>Carex appropinquata</i> , <i>Cicuta virosa</i> , <i>Petasites frigidus</i> , <i>Thelypteris palustris</i>
VI	Боровая	–	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Carex ericetorum</i>
VII	Таежно-лесная	а.Мезоолиготрофная	<b><i>Avenella flexuosa</i></b> , <b><i>Betula pubescens</i></b> , <b><i>Carex globularis</i></b> , <i>Chamaepericlymenum suecicum</i> , <i>Diphasiastrum complanatum</i> , <b><i>Dryopteris carthusiana</i></b> , <b><i>D. expansa</i></b> , <i>Goodyera repens</i> , <b><i>Juniperus communis</i></b> , <b><i>Linnaea borealis</i></b> , <i>Listera cordata</i> , <b><i>Lycopodium annotinum</i></b> , <i>L. clavatum</i> , <b><i>Maianthemum bifolium</i></b> , <b><i>Melica nutans</i></b> , <b><i>Melampyrum pratense</i></b> , <b><i>Orthilia secunda</i></b> , <b><i>Picea obovata</i></b> , <b><i>Pinus sibirica</i></b> , <i>Platanthera bifolia</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Pyrola chlorantha</i> , <i>P. media</i> , <i>P. minor</i> , <i>P. rotundifolia</i> , <b><i>Rubus arcticus</i></b> , <b><i>Solidago virgaurea</i></b> , <b><i>Sorbus sibirica</i></b> , <b><i>Trientalis europaea</i></b> , <b><i>Vaccinium myrtillus</i></b> , <b><i>V. vitis-idaea</i></b>
		б. Мезотрофная	<b><i>Abies sibirica</i></b> , <b><i>Atragene sibirica</i></b> , <i>Betula pendula</i> , <i>Calypso bulbosa</i> , <b><i>Diplazium sibiricum</i></b> , <b><i>Equisetum sylvaticum</i></b> , <b><i>Fragaria vesca</i></b> , <b><i>Gymnocarpium dryopteris</i></b> , <b><i>Hieracium altipes</i></b> , <b><i>Lonicera pallasii</i></b> , <b><i>Luzula pilosa</i></b> , <b><i>Oxalis acetosella</i></b> , <b><i>Paeonia anomala</i></b> , <b><i>Phegopteris connectilis</i></b> , <b><i>Rosa acicularis</i></b> , <b><i>Rubus idaeus</i></b> , <b><i>R. saxatilis</i></b> , <i>Salix caprea</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Stellaria holostea</i>

Таблица 14 (продолжение)

№	ЭЦГ	Подгруппа	Список видов
VIII	Таежная лугово-лесная	—	<i>Calamagrostis obtusata</i> , <i>C. purpurea</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Vicia sylvatica</i>
IX	Долинная темнохвойно- лесная	—	<i>Carex disperma</i> , <i>C. loliacea</i> , <i>C. rhizina</i> , <i>Cinna latifolia</i> , <i>Circaea alpina</i> , <i>Moneses uniflora</i> , <i>Ranunculus lapponicus</i> , <i>Rubus humulifolius</i> , <i>Salix jenisseensis</i> , <i>Saussurea parviflora</i> , <i>Viola mirabilis</i> , <i>V. selkirkii</i>
X	Долинная лесная	—	<i>Aconitum septentrionale</i> , <i>Actaea erythrocarpa</i> , <i>A. spicata</i> , <i>Adoxa moschatellina</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Cacalia hastata</i> , <i>Chrysosplenium alternifolium</i> , <i>C. tetrandrum</i> , <i>Cortusa mathioli</i> , <i>Crepis paludosa</i> , <i>Daphne mezereum</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>Ribes rubrum</i> , <i>Saxifraga aestivalis</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Stellaria bungeana</i>
XI	Долинная лугово-лесная	а. Мезофильная	<i>Cardamine pratensis</i> , <i>Crepis sibirica</i> , <i>Delphinium elatum</i> , <i>Equisetum pratense</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Geranium albiflorum</i> , <i>G. sylvaticum</i> , <i>Hieracium aurantiacum</i> , <i>H. laevigatum</i> , <i>Myosotis sylvatica</i> , <i>Pleurospermum uralense</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Primula pallasii</i> , <i>Ranunculus propinquus</i> , <i>Thalictrum minus</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Vicia sepium</i> , <i>V. mauritii</i>
		б. Мезогигрофильная	<i>Angelica sylvestris</i> , <i>Cardamine macrophylla</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i> , <i>C. oleraceum</i> , <i>Corydalis bulbosa</i> , <i>Moehringia lateriflora</i> , <i>Poa remota</i> , <i>Ribes hispidulum</i> , <i>Salix pyrolifolia</i> , <i>Trollius europaeus</i> , <i>Valeriana wolgensis</i> , <i>Viola epipsila</i>
XII	Долинная лесо-луговая	а. Мезофильная	<i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Anthriscus sylvestris</i> , <i>Artemisia vulgaris</i> , <i>Carum carvi</i> , <i>Centaurea jacea</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , <i>Heracleum sibiricum</i> , <i>Hylotelephium triphyllum</i> , <i>Lamium album</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Lysimachia nummularia</i> , <i>Ranunculus auricomus</i> , <i>Rosa majalis</i> , <i>Salix acutifolia</i> , <i>Tanacetum vulgare</i> , <i>Viola canina</i>
		б. Мезогигрофильная	<i>Alnus incana</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Cerastium davuricum</i> , <i>Conioselinum tataricum</i> , <i>Duschekia fruticosa</i> , <i>Elymus caninus</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Galium trifidum</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Lactuca sibirica</i> , <i>Matteuccia struthiopteris</i> , <i>Mentha arvensis</i> , <i>Myosotis palustris</i> , <i>Padus avium</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i> , <i>Ranunculus repens</i> , <i>Rumex aquaticus</i> , <i>R. pseudonatronatus</i> , <i>Salix dasyclados</i> , <i>S. myrsinifolia</i> , <i>S. viminalis</i> , <i>Senecio nemorensis</i> , <i>Stellaria nemorum</i> , <i>Urtica sondenii</i> , <i>Veronica longifolia</i>



Таблица 14 (продолжение)

№	ЭЦГ	Подгруппа	Список видов
XIII	Долинная луговая	а. Ксеромезофильная	<i>Achillea millefolium</i> , <i>Carex praecox</i> , <i>Dianthus deltoides</i> , <i>Pimpinella saxifraga</i> , <b><i>Rumex thyrsiflorus</i></b>
		б. Мезофильная	<i>Agrostis tenuis</i> , <i>Amoria repens</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Botrychium multifidum</i> , <i>Carex lachenalii</i> , <i>C. pallescens</i> , <i>Centaurea phrygia</i> , <b><i>Cerastium holosteoides</i></b> , <i>Chaerophyllum prescottii</i> , <i>Coccyganthe flos-cuculi</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Elymus fibrosus</i> , <i>E. mutabilis</i> , <b><i>Elytrigia repens</i></b> , <b><i>Equisetum arvense</i></b> , <b><i>Festuca pratensis</i></b> , <b><i>F. rubra</i></b> , <i>Galium mollugo</i> , <b><i>Geranium pratense</i></b> , <i>Hieracium umbellatum</i> , <b><i>Hypericum maculatum</i></b> , <i>Knautia arvensis</i> , <b><i>Leontodon autumnalis</i></b> , <b><i>Leucanthemum vulgare</i></b> , <i>Linaria vulgaris</i> , <b><i>Omalotheca sylvatica</i></b> , <b><i>Phleum pratense</i></b> , <b><i>Plantago major</i></b> , <i>P. media</i> , <b><i>Poa alpina</i></b> , <b><i>P. pratensis</i></b> , <i>Polemonium caeruleum</i> , <i>Potentilla anserina</i> , <b><i>Prunella vulgaris</i></b> , <b><i>Ranunculus acris</i></b> , <i>R. monophyllus</i> , <i>R. polyanthemos</i> , <b><i>Rhinanthus serotinus</i></b> , <b><i>Rumex acetosella</i></b> , <i>Stellaria graminea</i> , <b><i>Taraxacum officinale</i></b> , <b><i>Thalictrum simplex</i></b> , <b><i>Trifolium medium</i></b> , <b><i>T. pratense</i></b> , <i>Turritis glabra</i> , <b><i>Veronica chamaedrys</i></b> , <b><i>Vicia cracca</i></b> , <b><i>Viola tricolor</i></b>
		в. Мезогигрофильная	<i>Agrostis gigantea</i> , <i>Barbarea stricta</i> , <b><i>Deschampsia cespitosa</i></b> , <i>Filaginella uliginosa</i> , <i>Galium physocarpum</i> , <i>Hierochloe odorata</i> , <i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Ptarmica vulgaris</i> , <i>Rumex crispus</i> , <b><i>Stellaria palustris</i></b>
XIV	Аллювиальная	а. Мезофильная	<i>Agrostis borealis</i> , <i>Arabis alpina</i> , <i>Artemisia tilesii</i> , <i>Aster sibiricus</i> , <i>Astragalus danicus</i> , <i>A. norvegicus</i> , <i>A. subpolaris</i> , <i>Bistorta vivipara</i> , <i>Bromopsis pumpelliana</i> , <i>Castilleja hyparctica</i> , <i>Cerastium jenisejense</i> , <i>Chamaenerion latifolium</i> , <i>Erigeron silenifolius</i> , <i>Euphorbia borodinii</i> , <i>Gypsophila uralensis</i> , <i>Hedysarum alpinum</i> , <i>Linaria acutiloba</i> , <i>Lotus peczoricus</i> , <i>Oberna behen</i> , <i>Oxyria digyna</i> , <i>Oxytropis sordida</i> , <i>Pedicularis verticillata</i> , <i>Pentaphylloides fruticosa</i> , <i>Primula stricta</i> , <i>Salix hastata</i> , <i>Silene tatarica</i> , <i>Taraxacum ceratophorum</i>
		б. Мезогигрофильная	<i>Agrostis borealis</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Bartsia alpina</i> , <i>Calamagrostis neglecta</i> , <i>Carex bicolor</i> , <i>Carex capillaris</i> , <i>Epilobium hornemannii</i> , <i>Hieracium timanense</i> , <i>Inula salicina</i> , <i>Lathyrus palustris</i> , <i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i> , <i>Pinguicula vulgaris</i> , <i>Ranunculus reptans</i> , <i>Rorippa palustris</i> , <i>Stellaria fennica</i> , <i>Stellaria longifolia</i> , <i>Viola epipsiloides</i>
		в. Гигрофильная	<i>Bidens tripartita</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Eleocharis quinqueflora</i> , <i>Glyceria lithuanica</i> , <i>Juncus alpino-articulatus</i> , <i>Ranunculus flammula</i> , <i>Triglochin palustre</i>

Таблица 14 (окончание)

№	ЭЦГ	Подгруппа	СПИСОК ВИДОВ
XV	Прибрежно-водная	–	<i>Alisma plantago-aquatica</i> , <i>Arctagrostis latifolia</i> , <i>Arctophila fulva</i> , <i>Butomus umbellatus</i> , <b><i>Caltha palustris</i></b> , <i>Carex acuta</i> , <b><i>C. aquatilis</i></b> , <i>Equisetum fluviatile</i> , <b><i>Galium palustre</i></b> , <b><i>Juncus filiformis</i></b> , <i>Naumburgia thyrsoflora</i> , <i>Persicaria amphibia</i> , <b><i>Petasites radiatus</i></b> , <i>Scirpus sylvaticus</i>
XVI	Петрофитная	–	<i>Aster alpinus</i> , <i>Astragalus frigidus</i> , <i>Carex alba</i> , <i>C. digitata</i> , <i>C. media</i> , <i>Campanula rotundifolia</i> , <i>Cryptogramma stelleri</i> , <i>Cypripedium calceolus</i> , <i>C. guttatum</i> , <i>Cystopteris dickieana</i> , <i>Dendranthema zawadskii</i> , <i>Dryas punctata</i> , <i>Epipactis atrorubens</i> , <i>Equisetum scirpoides</i> , <i>Gymnocarpium robertianum</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> , <i>Pinguicula alpina</i> , <i>Polygala amarella</i> , <i>Rhizomatopteris montana</i> , <i>Saussurea alpina</i> , <i>Saxifraga cespitosa</i> , <i>S. nivalis</i> , <i>S. oppositifolia</i> , <i>Selaginella selaginoides</i> , <i>Thymus talijevii</i> , <i>Tofieldia pusilla</i> , <i>Viola rupestris</i> , <i>Woodsia glabella</i>
XVII	Сорно-рудеральная	а. Мезотрофная	<i>Amoria hybrida</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Cirsium setosum</i> , <i>Crepis tectorum</i> , <i>Fallopia convolvulus</i> , <i>Galeopsis bifida</i> , <i>Hordeum jubatum</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>J. nodulosus</i> , <i>Lepidotheca suaveolens</i> , <i>Melandrium album</i> , <i>Myosotis arvensis</i> , <i>M. micrantha</i> , <i>Persicaria lapathifolia</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Polygonum aviculare</i> , <i>P. humifusum</i> , <i>Puccinellia distans</i> , <i>Rumex confertus</i> , <i>Spergula arvensis</i> , <i>Tripleurospermum perforatum</i> , <i>Tussilago farfara</i> . Олигомезотрофы: <i>Erigeron acris</i> , <i>Hieracium caespitosum</i>
		б. Мезоэуτροφная	<i>Chenopodium album</i> , <i>Erysimum cheiranthoides</i> , <i>Galeopsis speciosa</i> , <i>Poa supina</i> , <i>Poa trivialis</i> , <i>Senecio vulgaris</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Veronica serpyllifolia</i>
		с. Эуτροφная	<i>Alopecurus aequalis</i> , <i>Carduus crispus</i> , <i>Chenopodium rubrum</i> , <i>Ranunculus sceleratus</i>

Примечание. Полужирным шрифтом выделены виды, входящие в «ядра» выделенных ЭЦГ.

Таблица 15

Усредненные величины коэффициента *IndVal* выделенных ЭЦГ в различных совокупностях геоботанических описаний

ЭЦГ	Группа геоботанических описаний	Горные редколесья	Горные тундры	Горные луга	Горные кустарники	Болота	Леса						Кустарники долинные	Луга долинные (пойменные)	Сообщества свежего аллювия	Сообщества гелофитов	Сообщества скал и гольцов	Сообщества антропогенно нарушенных территорий		
							заболоченные			не заболоченные									долинные	
							водораздельные		долинные	заболоченные		долинные								
							Сосняки	Ельники / пихтарники		Березняки	Сосняки	Ельники / пихтарники							Березняки / осинники	Ельники / пихтарники
I. Горно- тундровая	<b>3.3</b>	<b>5.8</b>	1.9	1.9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	
II. Горно-луговая	1.6	0.9	<b>15.0</b>	1.8	+	0	+	+	0	+	0	0.6	0.7	+	+	<b>2.4</b>	+	+	0	
III. Тундрово-болотная	<b>2.6</b>	<b>2.8</b>	1.4	<b>9.6</b>	<b>7.0</b>	<b>4.2</b>	+	0	0.8	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	+
IV. Болотная	0	0	+	+	<b>7.0</b>	<b>5.7</b>	0.7	1.8	0	0	0	0	+	+	0	0.7	+	+	+	+
V. Лесо-болотная	0	0	0	0	0.6	<b>11.2</b>	0.6	<b>3.3</b>	<b>4.9</b>	0	+	0	0	0	0	+	+	+	+	+
VI. Боровая	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>8.3</b>	0	+	0	0	0	0	0	0	0	1.0	<b>4.7</b>
VII. Таежно-лесная	1.4	0.6	0.7	0.6	+	0.7	<b>4.1</b>	<b>2.2</b>	1.3	<b>5.1</b>	<b>4.5</b>	<b>5.7</b>	<b>3.6</b>	+	+	+	0	2.0	+	
VIII. Таежная лугово-лесная	2.0	+	<b>4.0</b>	1.7	0	0	1.3	2,0	0.7	1.0	<b>2.7</b>	<b>3.3</b>	<b>8.0</b>	<b>4.0</b>	<b>2.0</b>	1.0	0	1.3	4	
IX. Долинная темнохвойно-лесная	1.2	0	0	+	0	0	1.0	0	+	0	0	<b>2.9</b>	0	0	0	+	0	1.2	0	
X. Долинная лесная	+	0	+	+	+	0	+	+	0	+	+	<b>5.7</b>	<b>5.5</b>	<b>4.6</b>	0.5	+	0	1.2	0	

Таблица 15 (окончание)

ЭЦГ	Горные редколесья	Горные тундры	Горные луга	Горные кустарники	Болота	Леса								Кустарники долинные	Луга долинные (пойменные)	Сообщества свежего аллювия	Сообщества гелофитов	Сообщества скал и гольцов	Сообщества антропогенно нарушенных территорий
						водораздельные						долинные							
						заболоченные			не заболоченные										
						Сосняки	Ельники / пихтарники	Березняки	Сосняки	Ельники / пихтарники	Березняки / осинники	Ельники / пихтарники	Березняки / осинники						
XI. Долинная лугово-лесная	+	0	1.9	0.6	0	0	+	+	0	+	+	<b>3.0</b>	<b>7.2</b>	<b>3.6</b>	<b>2.1</b>	1.3	+	0.8	+
XII. Долинная лесо-луговая	0	0	+	+	+	0	+	+	0	0	+	0.5	<b>2.4</b>	<b>10.1</b>	<b>3.5</b>	<b>2.7</b>	+	+	0.5
XIII. Долинная луговая	0	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	0	+	+	<b>5.7</b>	<b>3.4</b>	+	+	<b>4.0</b>
XIV. Аллювиальная	0	0	+	+	+	0	+	+	0	0	0	0	+	+	+	<b>5.2</b>	0.5	+	+
XV. Прибрежно-водная	+	0	+	+	0.7	0	0	0.6	0	0	0	0	+	1.9	+	<b>5.5</b>	<b>11.6</b>	0	+
XVI. Петрофитная	0	0	+	+	0	0	0	+	0	0	0	+	+	0	0	+	0	<b>13.6</b>	0
XVII. Сорно-рудеральная	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0.6	0	+	<b>8.1</b>

Примечание. «+» – обозначены значения < 0.5.

## 5.2. Характеристика системы ЭЦГ сосудистых растений для бассейна верхней и средней Печоры

Остановимся подробнее на характеристике выделенных ЭЦГ. Наиболее своеобразными по составу и специфичными для района исследований оказались горно-тундровая и горно-луговая ЭЦГ. Большинство видов рассматриваемых групп относятся к числу северных широтных элементов флоры – арктическому, гипоарктическому, арктоальпийскому (рис. 21) и для равнинных ландшафтов центральной России не характерны.

Название **горно-тундровой ЭЦГ** до некоторой степени условно, поскольку в ее составе объединены виды, типичные не только для тундровых фитоценозов, но и для сообществ редколесий подгольцового пояса. Древостои горных редколесий, сформированные в районе исследований *Abies sibirica*, *Betula pubescens*, *B. tortuosa*, *Larix sibirica*, *Picea obovata*, угнетены (сомкнутость крон не превышает 0.3—0.4, высота стволов 2—5 м), поэтому их эдификаторная роль выражена слабо. В связи с этим видовой состав кустарничков и трав в фитоценозах горных редколесий и, расположенных выше, тундровых сообществ отличается мало.

«Ядро» горно-тундровой ЭЦГ (рис. 22) включает 13 таксонов (*Carex arctisibirica*, *C. brunnescens*, *Diphasiastrum alpinum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina*, *Juncus trifidus* и др.). С привлечением данных о ценотической приуроченности ее состав был расширен еще на 51 вид (табл. 14). Некоторые из них (*Artemisia norvegica*, *Diapensia lapponica*, *Omalotheca supina*, *Salix nummularia*, *S. reticulata*) встречаются только в верхней части горно-тундрового пояса и для горных редколесий не характерны. Таксонов, маркирующих сообщества подгольцового пояса, оказалось лишь два – *Betula tortuosa* и *Larix sibirica*. Все представители рассматриваемой ЭЦГ способны существовать в местообитаниях со слабо развитыми почвами и каменистыми субстратами, которые с применением экологических шкал можно оценить как крайне бедные азотом и кислые (табл. 16).

Таблица 16

Средние значения и стандартная ошибка баллов экологических факторов шкал Элленберга для выделенных ЭЦГ

ЭЦГ, подгруппа	Значение балла экологического фактора шкал Элленберга			
	F	N	R	L
Горно-тундровая ( $n = 64$ )	$5.8 \pm 0.12$	$2.7 \pm 0.12$	$4.4 \pm 0.22$	$7.4 \pm 0.13$
Горно-луговая ( $n = 25$ )	$6.1 \pm 0.17$	$3.8 \pm 0.24$	$4.6 \pm 0.28$	$6.7 \pm 0.18$
Тундрово-болотная ( $n = 5$ )	$7.2 \pm 0.64$	$2.6 \pm 0.25$	$3.0 \pm 0.54$	$7.5 \pm 0.25$
Болотная				
Олиготрофная ( $n = 6$ )	$8.8 \pm 0.17$	$1.0 \pm 0.00$	$1.6 \pm 0.28$	$8.2 \pm 0.40$
Мезоолиготрофная ( $n = 26$ )	$8.7 \pm 0.11$	$2.5 \pm 0.10$	$3.6 \pm 0.22$	$8.0 \pm 0.18$
Мезотрофная ( $n = 6$ )	$7.7 \pm 0.47$	$4.9 \pm 0.58$	$5.8 \pm 0.42$	$6.2 \pm 0.47$
Лесо-болотная				
Мезоолиготрофная ( $n = 7$ )	$8.0 \pm 0.33$	$2.7 \pm 0.24$	$3.8 \pm 0.46$	$7.0 \pm 0.37$
Мезотрофная ( $n = 4$ )	$8.6 \pm 0.25$	$4.7 \pm 0.53$	$5.8 \pm 1.07$	$6.7 \pm 0.63$
Боровая ( $n = 3$ )	$4.3 \pm 0.84$	$2.5 \pm 0.46$	$3.6 \pm 0.25$	$5.8 \pm 0.45$
Таежно-лесная				
Мезоолиготрофная ( $n = 31$ )	$5.6 \pm 0.20$	$2.6 \pm 0.11$	$3.5 \pm 0.23$	$5.3 \pm 0.24$
Мезотрофная ( $n = 20$ )	$5.9 \pm 0.12$	$4.4 \pm 0.24$	$4.7 \pm 0.22$	$5.1 \pm 0.38$
Таежная лугово-лесная ( $n = 4$ )	$5.8 \pm 0.61$	$3.7 \pm 0.06$	$5.3 \pm 0.89$	$6.1 \pm 0.33$
Дол. темнохвойно-лесная ( $n = 12$ )	$6.2 \pm 0.22$	$4.0 \pm 0.23$	$4.9 \pm 0.30$	$5.0 \pm 0.22$
Долинная лесная ( $n = 19$ )	$6.2 \pm 0.23$	$5.0 \pm 0.33$	$5.7 \pm 0.32$	$4.7 \pm 0.27$
Долинная лугово-лесная				
Мезофильная ( $n = 18$ )	$5.6 \pm 0.22$	$3.9 \pm 0.37$	$5.3 \pm 0.35$	$6.0 \pm 0.19$
Мезогигрофильная ( $n = 12$ )	$7.1 \pm 0.23$	$4.5 \pm 0.35$	$5.5 \pm 0.39$	$6.5 \pm 0.32$
Долинная лугово-лесная				
Мезофильная ( $n = 16$ )	$5.6 \pm 0.17$	$5.5 \pm 0.48$	$6.2 \pm 0.28$	$6.6 \pm 0.25$
Мезогигрофильная ( $n = 26$ )	$7.2 \pm 0.11$	$5.0 \pm 0.21$	$6.2 \pm 0.16$	$6.2 \pm 0.16$
Гигрофильная ( $n = 7$ )	$9.0 \pm 0.00$	$5.6 \pm 0.75$	$5.9 \pm 0.73$	$6.4 \pm 0.48$
Долинная луговая				
Ксеромезофильная ( $n = 5$ )	$3.0 \pm 0.00$	$2.8 \pm 0.49$	$5.5 \pm 0.66$	$7.8 \pm 0.37$
Мезофильная ( $n = 49$ )	$5.3 \pm 0.12$	$4.1 \pm 0.21$	$5.6 \pm 0.16$	$7.0 \pm 0.09$
Гигромезофильная ( $n = 10$ )	$7.7 \pm 0.30$	$4.5 \pm 0.58$	$5.7 \pm 0.35$	$6.6 \pm 0.28$
Аллювиальная				
Мезофильная ( $n = 28$ )	$5.6 \pm 0.12$	$3.6 \pm 0.13$	$5.9 \pm 0.24$	$7.2 \pm 0.09$
Мезогигрофильная ( $n = 17$ )	$7.4 \pm 0.12$	$3.4 \pm 0.24$	$5.9 \pm 0.39$	$7.2 \pm 0.25$
Гигрофильная ( $n = 8$ )	$9.3 \pm 0.16$	$3.1 \pm 0.85$	$5.9 \pm 0.77$	$8.0 \pm 0.19$
Прибрежно-водная ( $n = 14$ )	$8.7 \pm 0.30$	$4.6 \pm 0.42$	$4.8 \pm 0.33$	$7.2 \pm 0.23$
Петрофитная ( $n = 28$ )	$5.3 \pm 0.23$	$2.8 \pm 0.17$	$6.3 \pm 0.32$	$6.6 \pm 0.30$
Сорно-рудеральная				
Мезотрофная ( $n = 24$ )	$5.6 \pm 0.18$	$5.0 \pm 0.23$	$6.0 \pm 0.24$	$7.3 \pm 0.15$
Мезоэуτροφная ( $n = 9$ )	$5.3 \pm 0.28$	$7.4 \pm 0.18$	$6.3 \pm 0.23$	$6.8 \pm 0.20$
Эуτροφная ( $n = 45$ )	$7.5 \pm 0.87$	$9.0 \pm 0.00$	$6.2 \pm 0.47$	$8.3 \pm 0.48$

Условные обозначения:  $n$  – число видов в ЭЦГ (подгруппе); F – шкала увлажнения; N – шкала обеспеченности почв азотом; R – шкала кислотности; L – шкала освещенности.

Часть видов, отнесенных нами к горно-тундровой ЭЦГ, встречаются не только в горах. Так, в предгорной и равнинной ландшафтных зонах *Bistorta major*, *Luzula frigida* показали достаточно высокую ценоотическую роль в сообществах пойменных лугов и свежего аллювия, а *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina* – в лесах различных формаций (табл. 17).

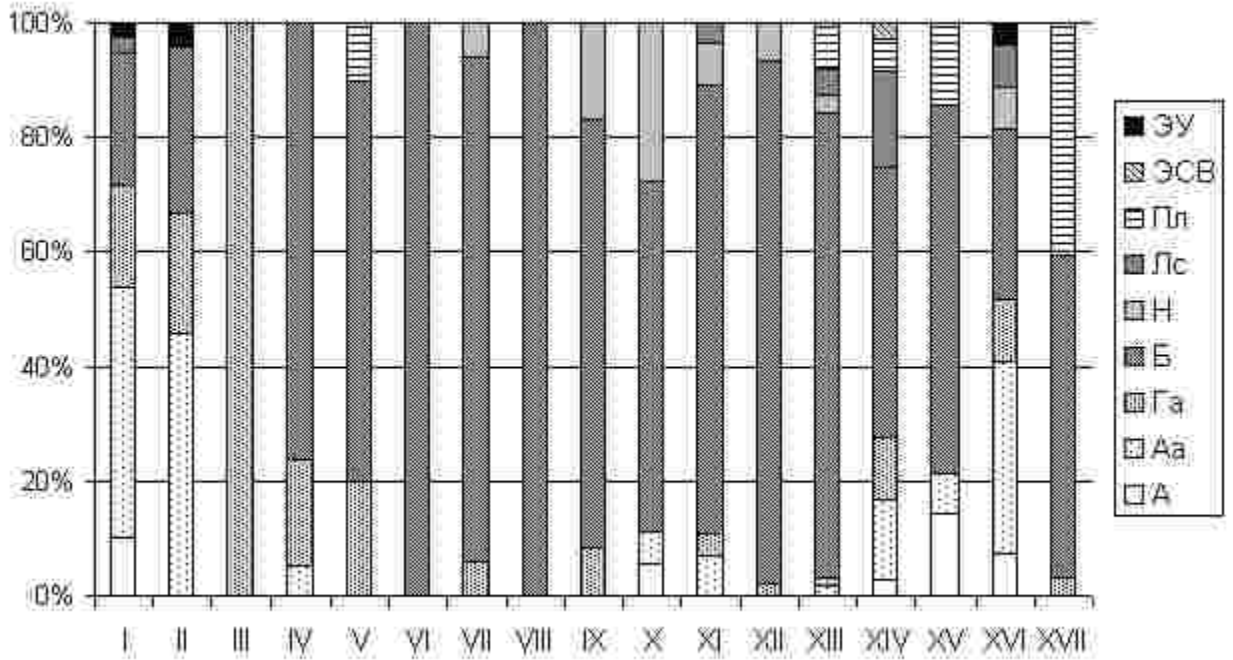


Рис. 21. Распределение видов ЭЦГ по широтным группам. Классификация широтных элементов принята согласно сводке «Флора северо-востока европейской части СССР» (1974, 1976а, б, 1977). Условные обозначения. По горизонтали – ЭЦГ: I – горно-тундровая, II – горно-луговая, III – тундрово-болотная, IV – болотная, V – лесо-болотная, VI – боровая, VII – таежно-лесная, VIII – таежная лугово-лесная, IX – долинная темнохвойно-лесная, X – долинная лесная, XI – долинная лугово-лесная, XII – долинная лесо-луговая, XIII – долинная луговая, XIV – аллювиальная, XV – прибрежно-водная, XVI – петрофитная, XVII – сорно-рудеральная. Широтные группы: А – арктическая, Аа – арктоальпийская, Га – гипоарктическая, Б – бореальная, Н – неморальная, Лс – лесостепная, Пл – плюризональная, ЭСВ – эндемик европейского Северо-Востока, ЭУ – эндемик Урала. По вертикали – доля от общего числа видов, %.

Таблица 17

Значения коэффициента *IndVal* в разных группах фитоценозов и разных ландшафтах для видов, наиболее сильно меняющих свою ценотическую роль

Вид	ЭЦГ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Anemonastrum biarmiense</i>	Горно- тундровая	<b>9*</b>	<b>7</b>	<b>16</b>	<b>7</b>	0	0	0	+	0	+	+	+	<b>2</b>	0	+	<b>2</b>	0	+	0	
		<b>7**</b>	<b>6</b>	<b>13</b>	<b>6</b>	0	0	0	0	0	+	<b>17</b>	1	<b>7</b>	+	0	2	0	1	0	
		<b>0***</b>	0	0	0	0	0	+	4	0	1	+	+	2	0	+	<b>11</b>	0	1	0	
		<b>0****</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Antennaria dioica</i>	Горно- тундровая	<b>2</b>	+	0	0	0	0	0	0	+	+	1	+	+	0	+	1	0	<b>6</b>	1	
		<b>6</b>	+	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	<b>6</b>	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	+	+	0	0	2	0	<b>25</b>	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	+	0	0	+	0	0	0	0	4
<i>Bistorta major</i>	Горно- тундровая	<b>15</b>	<b>14</b>	<b>22</b>	<b>16</b>	+	0	1	<b>3</b>	0	+	0	1	1	+	+	+	0	+	0	
		<b>13</b>	<b>12</b>	<b>18</b>	<b>14</b>	1	0	<b>9</b>	0	0	1	2	4	2	1	1	+	0	0	0	
		0	0	0	0	2	0	3	2	0	0	+	2	3	2	<b>8</b>	4	0	1	0	
		0	0	0	0	+	0	0	<b>31</b>	0	0	+	+	2	0	1	0	0	0	0	
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Горно- тундровая	<b>6</b>	<b>14</b>	+	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>7</b>	1	+	<b>8</b>	1	1	0	0	0	0	0	0	+	0	
		<b>11</b>	<b>24</b>	+	<b>6</b>	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
		0	0	0	0	1	<b>13</b>	1	0	<b>29</b>	+	1	+	0	0	0	0	0	0	1	0
		0	0	0	0	2	11	12	+	<b>10</b>	<b>11</b>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hieracium alpinum</i>	Горно- тундровая	<b>3</b>	<b>16</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	+	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	+	0	+	0	
		3	<b>15</b>	5	2	+	0	0	0	0	+	0	+	0	0	0	0	0	0	2	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Таблица 17 (продолжение)

Вид	ЭЦГ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Hieracium vulgatum</i>	Горно- тундровая	1	1	2	+	0	0	+	0	+	+	1	+	1	0	+	+	0	0	2	
		2	1	4	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	+	0	+	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	+	+	3	1	0	+	+	0	0	16
		0	0	0	0	0	0	+	0	+	1	9	0	3	0	0	+	0	0	0	1
<i>Festuca ovina</i>	Горно- тундровая	2	21	14	4	+	0	+	0	2	+	1	0	+	0	0	0	0	3	+	
		2	24	16	6	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	11	0
		0	0	0	0	+	0	0	0	8	+	2	+	+	0	0	+	0	2	0	0
		0	0	0	0	0	0	+	0	7	1	6	0	1	0	0	0	0	12	1	0
<i>Larix sibirica</i>	Горно- тундровая	18	+	0	0	0	0	0	0	2	1	1	+	+	0	0	0	0	0	+	
		20	+	0	0	0	0	0	0	0	2	8	+	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	11	2	0	+	+	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	2	10	15	+	0	0	0	0	0	0	0	+
<i>Luzula frigida</i>	Горно- тундровая	6	7	12	1	+	0	0	0	0	+	+	0	0	0	+	2	0	0	0	
		4	5	9	1	1	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	+	20	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	3	13	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0
<i>Allium schoenoprasum</i>	Горно- луговая	+	+	4	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	19	3	0	0	
		1	+	11	1	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	52	3	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	1	18	0	0
<i>Dianthus superbus</i>	Горно- луговая	+	+	17	2	+	0	0	+	0	0	0	0	+	0	1	4	+	0	0	
		+	1	27	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	2	30	+	0	0
		0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0

Таблица 17 (продолжение)

Вид	ЭЦГ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		
<i>Pachypleurum alpinum</i>	Горно-луго- вая	<b>+</b>	<b>4</b>	<b>34</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>+</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>		
		1	4	36	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	10	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pedicularis compacta</i>	Горно- луговая	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>9</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>+</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>		
		<b>+</b>	<b>+</b>	<b>4</b>	<b>+</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>+</b>	<b>3</b>	<b>+</b>	<b>5</b>	<b>44</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	
		0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	<b>19</b>	6	0	0	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>5</b>	0	0	0	0	
<i>Rhodiola rosea</i>	Горно-луго- вая	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>		
		<b>+</b>	<b>+</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	16	7	+	30	0	0	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	+	4	0	0	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	Горно- луговая	<b>3</b>	<b>+</b>	<b>20</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>1</b>	<b>16</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>0</b>		
		2	+	<b>18</b>	<b>5</b>	3	0	+	0	0	0	0	0	2	+	1	<b>27</b>	0	0	0		
		0	0	0	0	<b>4</b>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	<b>42</b>	2	+	1		
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	<b>7</b>	<b>7</b>	0	0	0		
<i>Tanacetum bipinnatum</i>	Горно- луговая	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>28</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>10</b>	<b>+</b>	<b>0</b>	<b>0</b>		
		2	2	<b>38</b>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	+	0	0	1	<b>44</b>	+	0	0		
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	+	<b>30</b>	0	0	0		
<i>Veratrum lobelianum</i>	Горно- луговая	<b>11</b>	<b>4</b>	<b>20</b>	<b>3</b>	<b>+</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>6</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>		
		<b>8</b>	3	<b>15</b>	3	+	0	<b>11</b>	0	0	<b>4</b>	3	<b>9</b>	<b>9</b>	3	1	<b>5</b>	0	0	0		
		0	0	0	0	+	0	6	1	0	+	+	<b>10</b>	2	<b>8</b>	<b>13</b>	4	0	0	0		
		0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	<b>5</b>	<b>5</b>	1	<b>5</b>	1	0	0	0		

Таблица 17 (окончание)

Вид	ЭЦГ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Viola biflora</i>	Горно-луговая	<b>3</b>	1	<b>24</b>	<b>6</b>	0	0	+	+	0	+	+	<b>8</b>	<b>2</b>	1	+	+	0	+	0	
		3	1	<b>22</b>	5	0	0	+	0	0	1	0	<b>17</b>	3	2	+	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	+	1	0	+	+	<b>17</b>	4	<b>11</b>	2	+	+	1	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	<b>15</b>	0	+	0	0	0	0
<i>Betula nana</i>	Тундрово-болотная	<b>3</b>	<b>5</b>	1	<b>16</b>	<b>20</b>	<b>3</b>	+	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	
		4	7	1	<b>21</b>	<b>18</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	<b>52</b>	7	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	<b>42</b>	<b>5</b>	2	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Salix lapponum</i>	Тундрово-болотная	<b>3</b>	+	<b>5</b>	<b>15</b>	<b>8</b>	0	+	+	0	0	0	0	+	+	0	0	0	0	0	
		<b>3</b>	+	<b>4</b>	<b>15</b>	<b>14</b>	0	4	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	<b>16</b>	0	0	3	0	0	+	0	+	0	+	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	<b>6</b>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Тундрово-болотная	<b>5</b>	<b>6</b>	+	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>18</b>	<b>2</b>	+	<b>4</b>	+	1	0	0	0	0	+	0	+	1	
		<b>11</b>	<b>15</b>	+	<b>6</b>	<b>9</b>	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
		0	0	0	0	<b>9</b>	<b>24</b>	+	<b>5</b>	<b>4</b>	+	2	0	+	0	0	+	0	1	0	0
		0	0	0	0	4	<b>21</b>	<b>12</b>	0	5	9	3	0	+	0	0	+	0	1	1	1

Примечание. (\*) – значения коэффициента *IndVal* для всей совокупности описаний, (\*\*\*) – для описаний горной ландшафтной зоны (ЛЗ), (\*\*\*\*) – предгорной ЛЗ, (\*\*\*\*\*) – равнинной ЛЗ. Знаком «+» отмечены значения менее 0.5.

1–19 – группы геоботанических описаний. 1 – горные редколесья, 2 – горные тундры, 3 – горные луга, 4 – горные кустарники, 5 – болота, 6 – сосняки сфагновые, 7 – ельники/пихтарники сфагновые, 8 – березняки сфагновые, 9 – сосняки водораздельные незаболоченные, 10 – ельники/пихтарники водораздельные незаболоченные, 11 – березняки/осинники водораздельные незаболоченные, 12 – ельники/пихтарники долинные, 13 – березняки/осинники долинные, 14 – кустарники (ивняки), 15 – пойменные луга, 16 – сообщества свежего аллювия, 17 – сообщества гелофитов (бечевники), 18 – сообщества скальных обнажений, 19 – сообщества антропогенно нарушенных территорий.

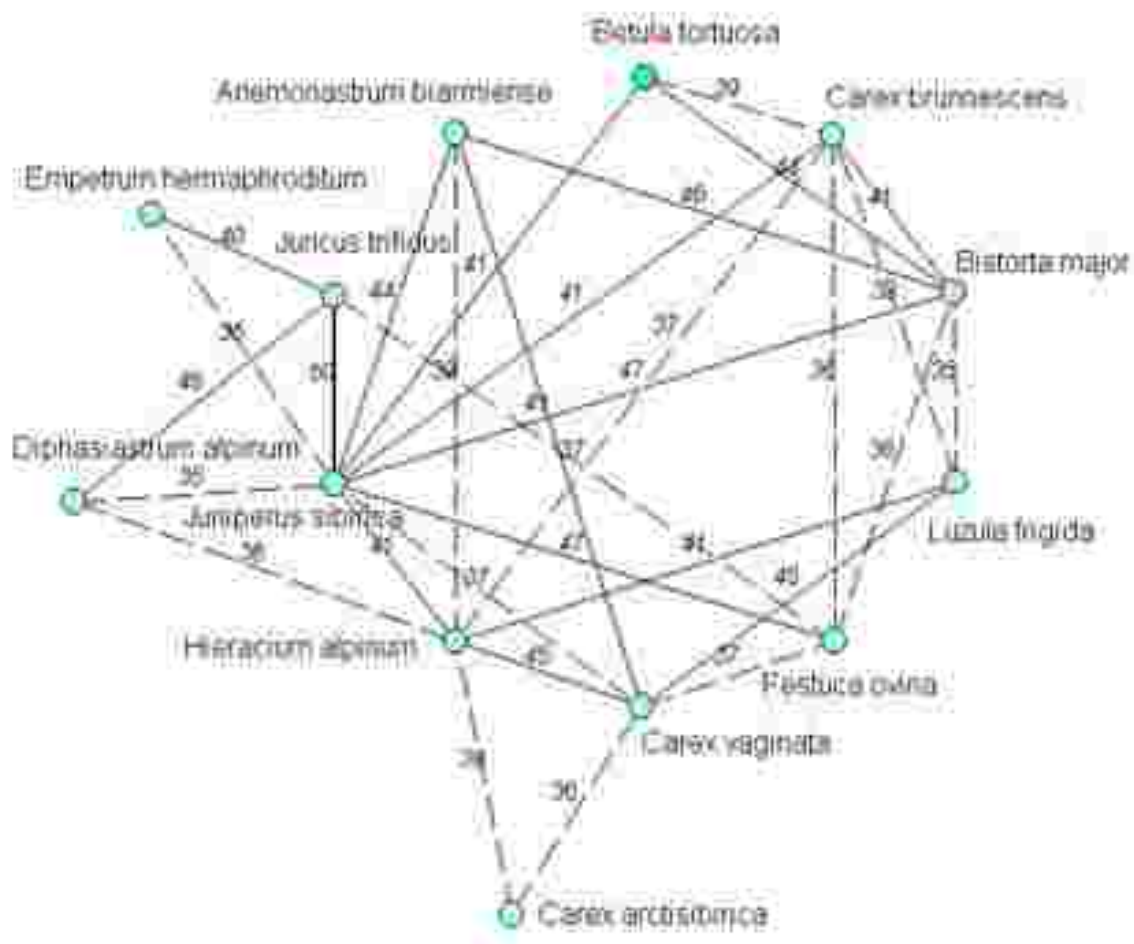


Рис. 22. «Ядро» горно-тундровой ЭЦГ (см. также рис. 19, плеяда 1).  
 Примечание. Соотношение коэффициентов сопряженности и используемых стилей ребер как на рис. 4.

«Ядро» **горно-луговой ЭЦГ** (рис. 23) составляют 16 видов (*Anthoxanthum alpinum*, *Lagotis uralensis*, *Omalotheca norvegica*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum* и др.). В результате применения коэффициента *IndVal* к ней отнесены еще 9 таксонов (табл. 14). С использованием экологических шкал показано (табл. 16), что все они приурочены к экотопам, отличающимся более благоприятными условиями (почвы в них не столь бедные и кислые, как под тундровыми фитоценозами).

Интересно, что в предгорной ландшафтной зоне многие виды, обычные для горных лугов (*Allium schoenoprasum*, *Pachypleurum alpinum*, *Rhodiola rosea*), встречаются на галечных аллювиальных наносах речных долин в сообществах травянистых многолетников, занимающих пойменные террасы

1-го уровня. В эти местообитания их зачатки приносят потоки воды во время половодий. Для типичных пойменных лугов большинство из них не характерно. Исключение составляют *Dianthus superbus*, *Pedicularis compacta*, *Sanguisorba officinalis*, *Veratrum lobelianum*, *Tanacetum bipinnatum*, которые встречаются как на бечевниках, так и пойменных лугах предгорий Урала и Печорской низменности (табл. 17).

Некоторые виды северных широтных групп, принимающие заметное участие в формировании фитоценозов, типичных для верхних поясов гор (*Betula nana*, *Carex redowskiana*, *Salix lapponum*, *S. glauca*, *Vaccinium uliginosum*), в условиях предгорной и равнинной ландшафтной зон, обнаружили отчетливую приуроченность к болотам (табл. 17). На графе эта совокупность видов выделилась в особую переходную группу (см. рис. 19, группа 3а). С учетом значимой роли перечисленных таксонов в нескольких типах растительности (табл. 15) они были отнесены к **тундрово-болотной ЭЦГ**. Исследователи, разрабатывавшие системы эколого-ценотических групп для центральных районов России, рассматривают виды данной группы в составе болотной ЭЦГ (Восточноевропейские леса..., 2004а).

По экологическим характеристикам и положению на графе к переходной группе, соответствующей тундрово-болотной ЭЦГ, оказалась наиболее близка группа видов составляющих ядро **болотной ЭЦГ** (рис. 24). Она объединяет преимущественно стенотопные виды, характерные для местообитаний с наиболее сырыми и бедными почвами (рис. 20, табл. 16).

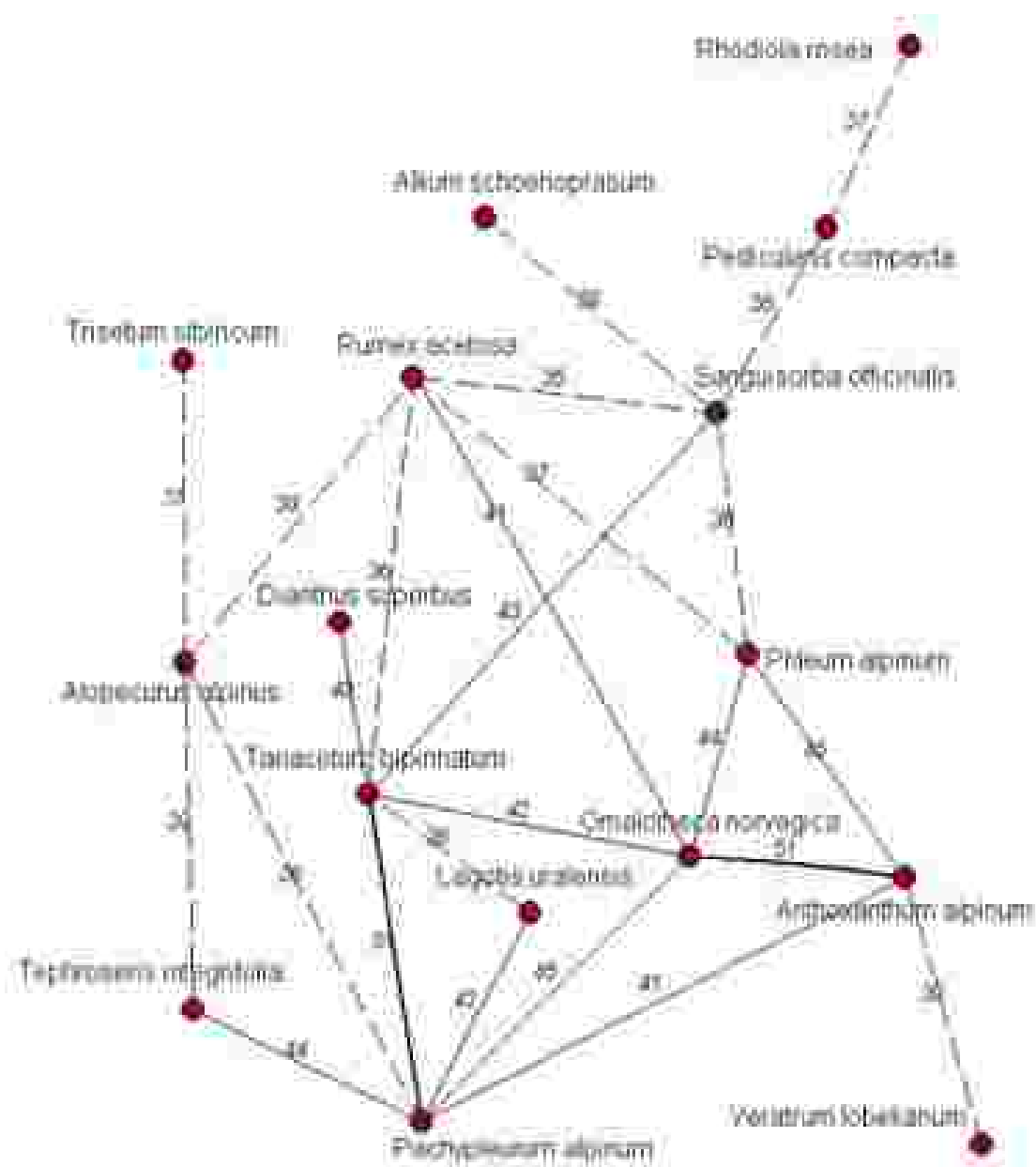


Рис. 23. «Ядро» горно-луговой ЭЦГ (см. также рис. 19, плеяда 2).

Применение коэффициента *IndVal* для видов, не включенных на первом этапе работы в анализ сопряженности из-за низкой встречаемости, позволило выявить ряд таксонов, которые в регионе были зарегистрированы преимущественно на болотах. С учетом данных о ценотической приуроченности в рассматриваемую ЭЦГ входит 38 видов (табл. 14).

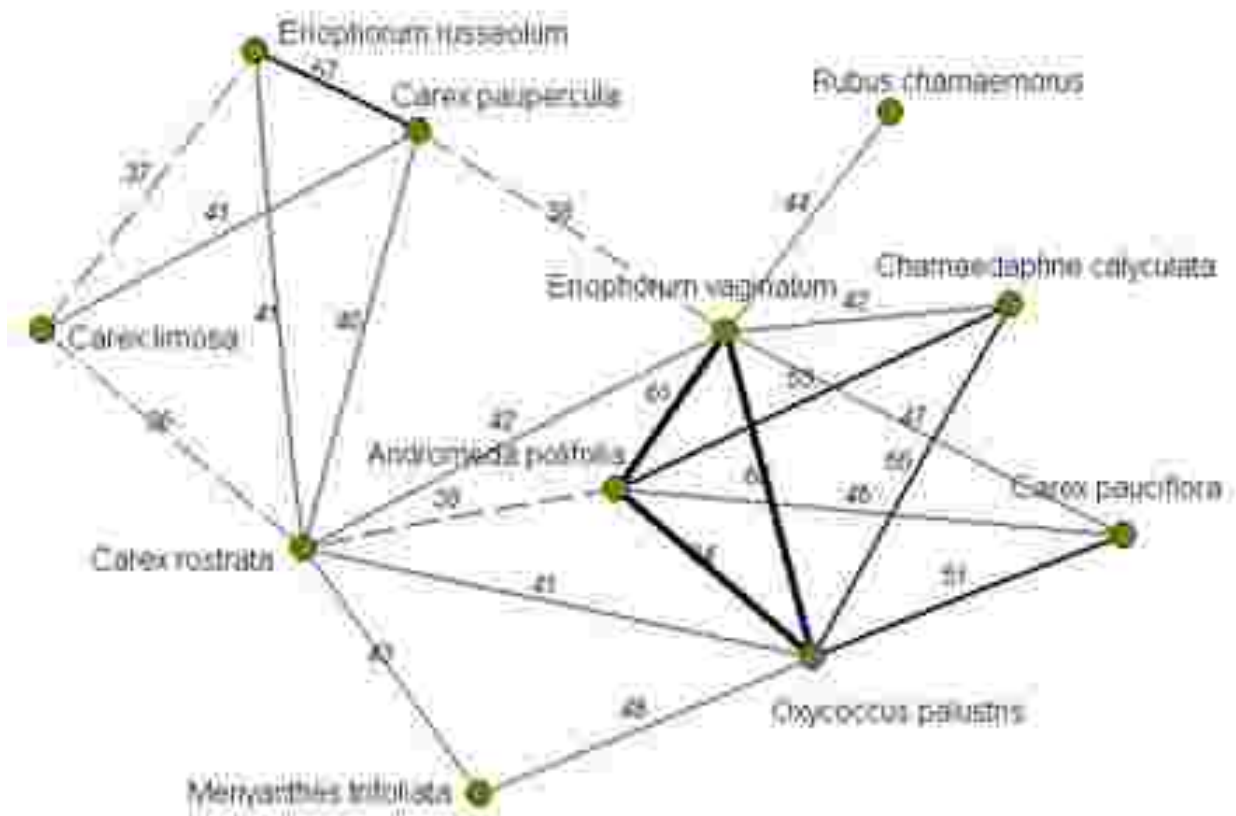


Рис. 24. «Ядро» болотной ЭЦГ (см. также рис. 19, плеяда 3).

Использование экологических шкал показало, что виды, формирующие болотную ЭЦГ, неоднородны по отношению к фактору богатства почв азотом (табл. 16), поэтому ее разбили на три подгруппы. Часть видов, образовавших «ядро» болотной ЭЦГ (*Andromeda polifolia*, *Carex pauciflora*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*), относится преимущественно к олиготрофной подгруппе и типична для верховых болот. Для болотных экосистем с торфяными залежами переходного характера обычны виды мезоолиготрофной подгруппы. Пять из них — *Carex limosa*, *C. paupercula*, *C. rostrata*, *Eriophorum russeolum* и *Menyanthes trifoliata*, входят в «ядро» болотной ЭЦГ. Виды, отнесенные к мезотрофной подгруппе, типичны для низинных болот и заболоченных лугов (*Carex rhynchophysa*, *C. vesicaria*), болотных массивов с ключевым питанием (*Ligularia sibirica*, *Listera ovata*), где условия обеспеченности растений элементами минерального питания достаточно благоприятные.

К болотной ЭЦГ (плеяда 3) на графе тяготеет еще одна переходная группа видов (см. рис. 19, группа 3б), включающая *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre* и *Pinus sylvestris*. Они имеют более широкие экологические амплитуды, чем другие болотные виды и образуют заметное число связей с таксонами плеяды 4, составляющей «ядро» таежно-лесной ЭЦГ. Так, *Pinus sylvestris* формирует древесный ярус и в местообитаниях с избыточным увлажнением застойного характера – на болотах, в заболоченных лесах сфагновой группы типов, и в экотопах с очень сухими и бедными песчаными почвами, приуроченных к борovým террасам рек. Другой вид – *Ledum palustre* встречается преимущественно на болотах и в сфагновых сосняках, но в подзонах северной и крайне северной тайги довольно обычен в незаболоченных водораздельных лесах (Производительные силы..., 1954; Леса Республики Коми, 1999) . Данные мезоолиготрофные виды отнесены нами к **лесо-болотной ЭЦГ**. В состав этой группы, имеющей переходный характер, с учетом данных о ценотической приуроченности можно включить еще ряд видов, произрастающих преимущественно в заболоченных березняках, расположенных в экотопах с проточным увлажнением: *Carex appropinquata*, *Cicuta virosa*, *Thelypteris palustris* и др. По отношению к фактору обеспеченности почв азотом в составе данной ЭЦГ выделены две подгруппы: мезоолиготрофная и мезотрофная.

В «ядро» **таежно-лесной ЭЦГ** вошло 35 таксонов (рис. 25). Применение коэффициента *IndVal* для видов с низкой встречаемостью позволило расширить состав группы еще на 16 таксонов. Ее «ядро» образуют виды, наиболее характерные для плакорных и долинных сообществ темнохвойной тайги и, в меньшей степени, производных лиственных лесов (табл. 14). К их числу относятся 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.) зональных фитоценозов. От таксонов, входящих в состав ранее рассмотренных ЭЦГ, все они, будучи наиболее



теневыносливыми, четко отличаются отношением к фактору освещенности (табл. 16, рис. 20). При этом оптимумы по другим ведущим экологическим факторам у представителей таежно-лесной ЭЦГ различаются. Большинство из них, например, *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, способны расти на довольно бедных кислых почвах и могут быть отнесены к мезоолиготрофной подгруппе. Для экотопов с несколько более богатыми почвами, где формируются леса преимущественно травяной группы типов, характерны мезотрофы: *Abies sibirica*, *Diplazium sibiricum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Phegopteris connectilis*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Stellaria holostea*. Многие мезотрофные виды более типичны для лесов подзоны южной тайги.

Часть видов, отнесенных нами к таежно-лесной ЭЦГ, в бассейне верхней и средней Печоры имеет широкую экологическую амплитуду и встречается в значительном спектре растительных сообществ различных ландшафтных зон. Так, *Avenella flexuosa*, *Rubus arcticus*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* играют существенную ценотическую роль не только в сообществах равнинных, предгорных и горных лесов различных формаций, но и в фитоценозах горных тундр и редколесий, а также горных лугов (табл. 17).

Анализ данных литературы показывает, что сочетание видов, вошедших в рассматриваемую ЭЦГ, достаточно устойчиво для значительной по площади территории севера и центральных областей европейской части России. А.А. Ниценко (1969б) определял его как «свиту ели», Г.М. Зозулин (1970, 1973) – как «таежную историческую свиту» растительности. Сходство видового состава выделенной нами таежно-лесной ЭЦГ и бореальной ЭЦГ, предложенной для центральной России (Восточно-Европейские леса, 2004) составляет 67 %. Однако имеется и некоторая региональная специфика выделенной нами группы сопряженных видов. В нее входят типичные для таежных сообществ Сибири таксоны (*Abies sibirica*, *Atragene sibirica*,

*Calamagrostis obtusata*, *Paeonia anomala*, *Pinus sibirica*, *Sorbus sibirica*), граница сплошных ареалов которых не распространяется к западу далее бассейнов рек Печора и Северная Двина.

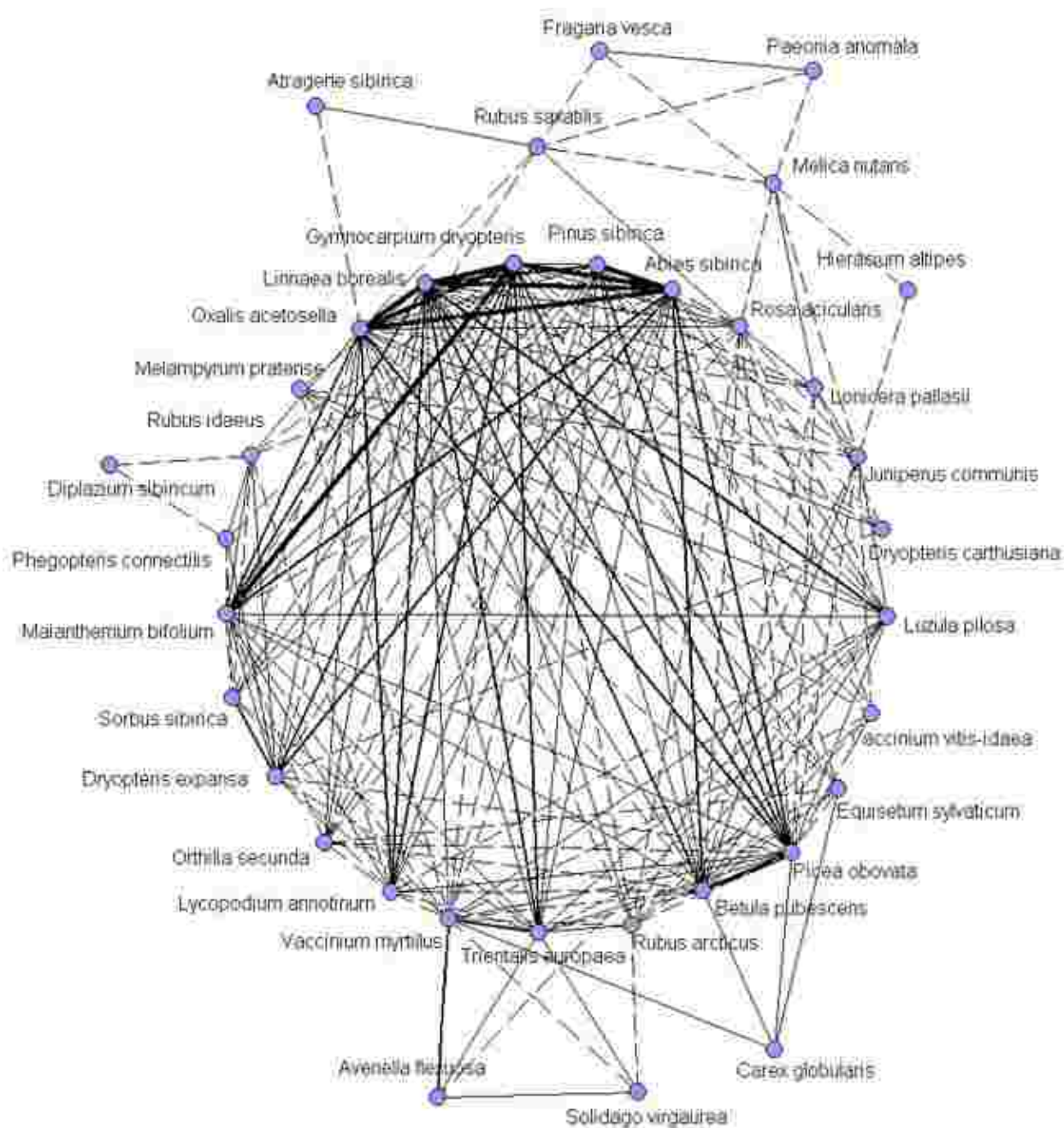


Рис. 25. «Ядро» таежно-лесной ЭЦГ (см. также рис. 19, плеяда 4).

«Ядро» долинной луговой ЭЦГ (см. рис. 19, плеяда 5, рис. 26) включает виды наиболее светлых местообитаний с почвами, довольно богатыми органическими соединениями (*Achillea millefolium*, *Agrostis tenuis*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Ranunculus acris*, *Trifolium medium*, *Vicia cracca* и др., всего 31 таксон). На основе сведений о ценотической приуроченности видов с низкой встречаемостью (менее 1.5%) к рассматриваемой группе были отнесены еще 33 вида (табл. 14). Привлечение к анализу экологических шкал (табл. 16) позволило выявить несколько подгрупп, которые при классификации растительности можно использовать в качестве индикаторов экотопических условий. Наиболее отчетливые различия виды долинной луговой ЭЦГ проявляют по отношению к фактору влажности почв. Большинство из них (*Agrostis tenuis*, *Amoria repens*, *Dactylis glomerata*, *Hypericum maculatum*, *Poa pratensis*, *Thalictrum simplex*, *Vicia cracca* и др.) – типичные мезофиты. Индикаторами экотопов с несколько более сухими почвами являются виды ксеромезофильной подгруппы: *Achillea millefolium*, *Carex praecox*, *Dianthus deltoides*, *Pimpinella saxifraga*, *Rumex thyrsiflorus*. Виды мезогигрофильной подгруппы (*Deschampsia cespitosa*, *Lysimachia vulgaris*, *Ptarmica vulgaris*, *Rumex crispus*, *Stellaria palustris* и др.) приурочены к более увлажненным местообитаниям низких уровней поймы. Состав долинной луговой группы видов более чем на 70 % совпадает со списком таксонов лугово-степной ЭЦГ, выделенной для центральных районов европейской России (Восточноевропейские леса..., 2004а).

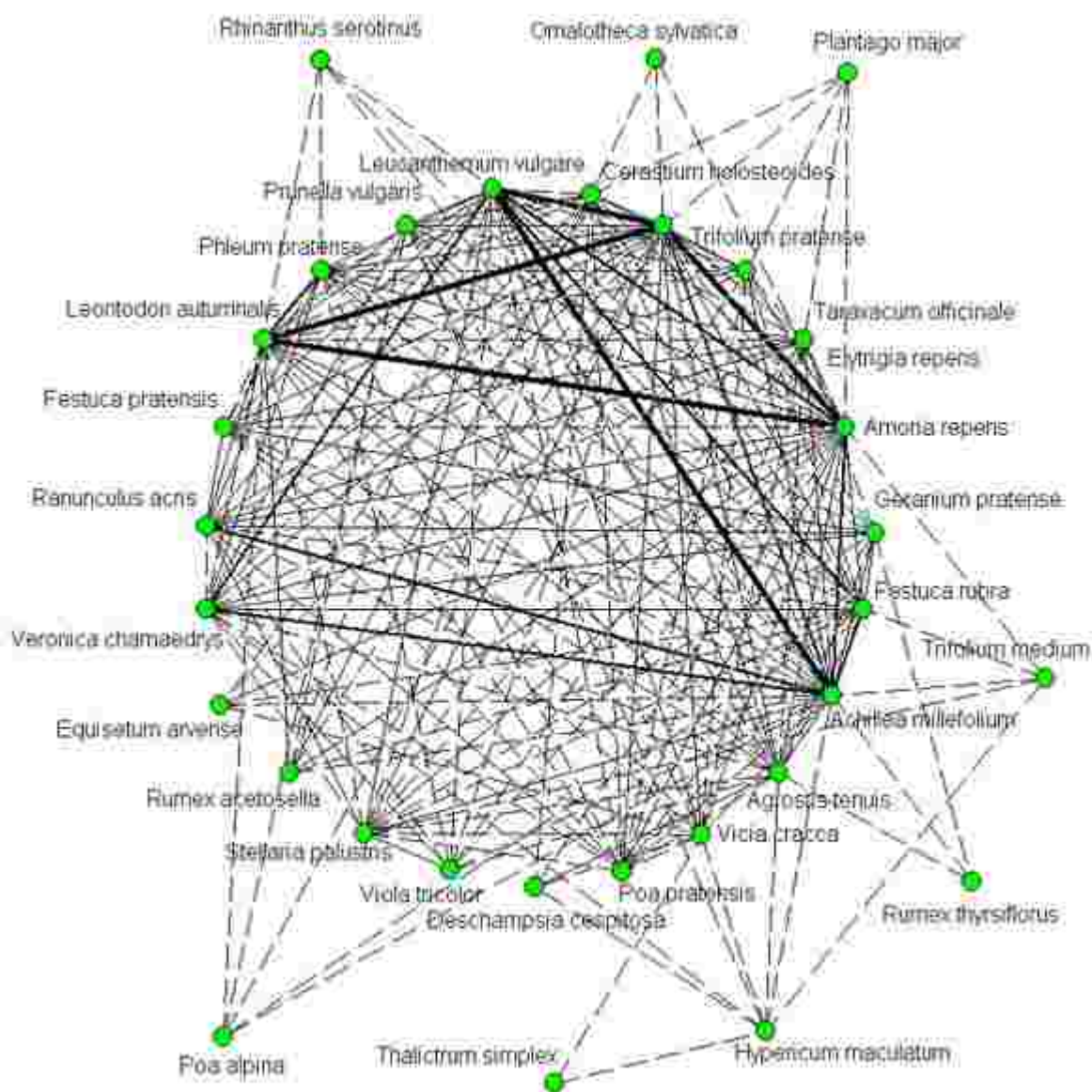


Рис. 26. «Ядро» долинной луговой ЭЦГ (см. также рис. 19, плеяда 5).

**Прибрежно-водная ЭЦГ** (рис. 19, плеяда 6) состоит из светолюбивых видов трав, но ее представители (*Caltha palustris*, *Carex aquatilis*, *Galium palustre*, *Juncus filiformis*, *Petasites radiatus*), в отличие от луговых мезофитов, составляющих «ядро» долинной луговой ЭЦГ, обитают в условиях повышенного увлажнения (табл. 16) на мелководьях и в прирусловой части поймы. С использованием разных методов анализа в состав данной ЭЦГ мы включили 14 таксонов (табл. 14). По составу «ядро» этой группы (рис. 27) во многом сходно с прибрежно-водной группой водно-болотной ЭЦГ, выделяемой для центральной России (Восточноевропейские леса., 2004а) и лугово-болотной «свитой» в понимании А.А. Ниценко (1969б).

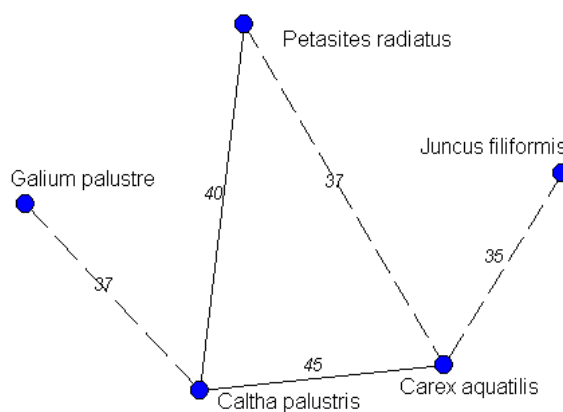


Рис. 27. «Ядро» прибрежно-водной ЭЦГ (см. также рис. 19, плеяда 6).

Здесь будет уместно заметить, что большой пестротой видового состава отличается растительность свежих каменистых аллювиов уральских рек (так называемых бечевников), занимающая в пространстве и времени промежуточное положение между фитоценозами прибрежно-водной полосы и сообществами пойменных лугов. Возможно, этим можно объяснить тот факт, что при расчете коэффициента сопряженности Бравэ таксоны, характерные для данных местообитаний, не образовали отчетливо обособленной совокупности. Последующее применение коэффициента *IndVal* позволило выделить особую **аллювиальную ЭЦГ**, в которую объединили 52 вида (табл. 14). Условия влагообеспеченности на бечевниках значительно варьируют, по отношению к этому экологическому фактору группа разбита на три подгруппы: мезофильную (*Aster sibiricus*, *Astragalus subpolaris*, *Chamaenerion latifolium*, *Euphorbia borodini*, *Silene tatarica* и др.), мезогигрофильную (*Agrostis stolonifera*, *Calamagrostis neglecta*, *Epilobium hornemannii*, *Pedicularis sceptrum-carolinum* и пр.) и гигрофильную (*Eleocharis palustris*, *E. quinqueflora*, *Glyceria lithuanica*, *Juncus alpino-articulatus*, *Triglochin palustre* и др.). Аллювиальная ЭЦГ оказалась весьма специфичной по видовому составу; 44 % из отнесенных к ней таксонов для флор центральных и северо-западных районов европейской России не свойственны. Среди них эндемик европейского северо-востока России (*Lotus peczoricus*), виды высоких широт (*Astragalus subpolaris*, *Pinguicula vulgaris*, *Salix hastata*) и горных регионов (*Carex bicolor*, *Chamaenerion latifolium*,

*Epilobium hornemannii*, *Sagina saginoides*), растения, основная область распространения которых лежит в азиатской части России (*Aster sibiricus*, *Linaria acutiloba*). Часть видов из числа отнесенных нами к аллювиальной ЭЦГ (*Agrostis stolonifera*, *Astragalus danicus*), в других регионах входят в состав луговой (Ниценко, 1969б) и лугово-степной (Восточноевропейские леса..., 2004а) групп.

Как уже было отмечено, при использовании методов сопряженности и теории графов отчетливо обособилась многочисленная группа (см. рис. 19, плеяда 7, рис. 28), объединяющая 48 видов. Растения, вошедшие в ее состав, формируют фитоценозы речных долин, отражающие динамический ряд развития растительности на аллювиальных наносах. Анализ имеющегося геоботанического материала позволяет заключить, что на начальных этапах первичной сукцессии в долинах Печоры и ее притоков формируются открытые группировки, а затем сообщества травянистых многолетников. В их составе определяющую роль сначала играют виды прибрежно-водной, а по мере постепенного формирования пойменной террасы и луговой долинной ЭЦГ. Без регулярного использования (сенокосение, выпас) луга постепенно зарастают кустарниками, прежде всего ивой (*Salix dasyclados*, *S. viminalis*), либо лиственными деревьями (чаще всего *Betula pubescens*), кроны которых постепенно смыкаются.

Возможен и иной сценарий, при котором 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 исследованного региона достаточно 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 происходит постепенно формирование таежных сообществ с доминированием *Picea obovata* и *Abies*



*sibirica* (Самбук, 1930, 1931; Корчагин, 1940; Флора и растительность..., 1997; Дегтева, 2008).

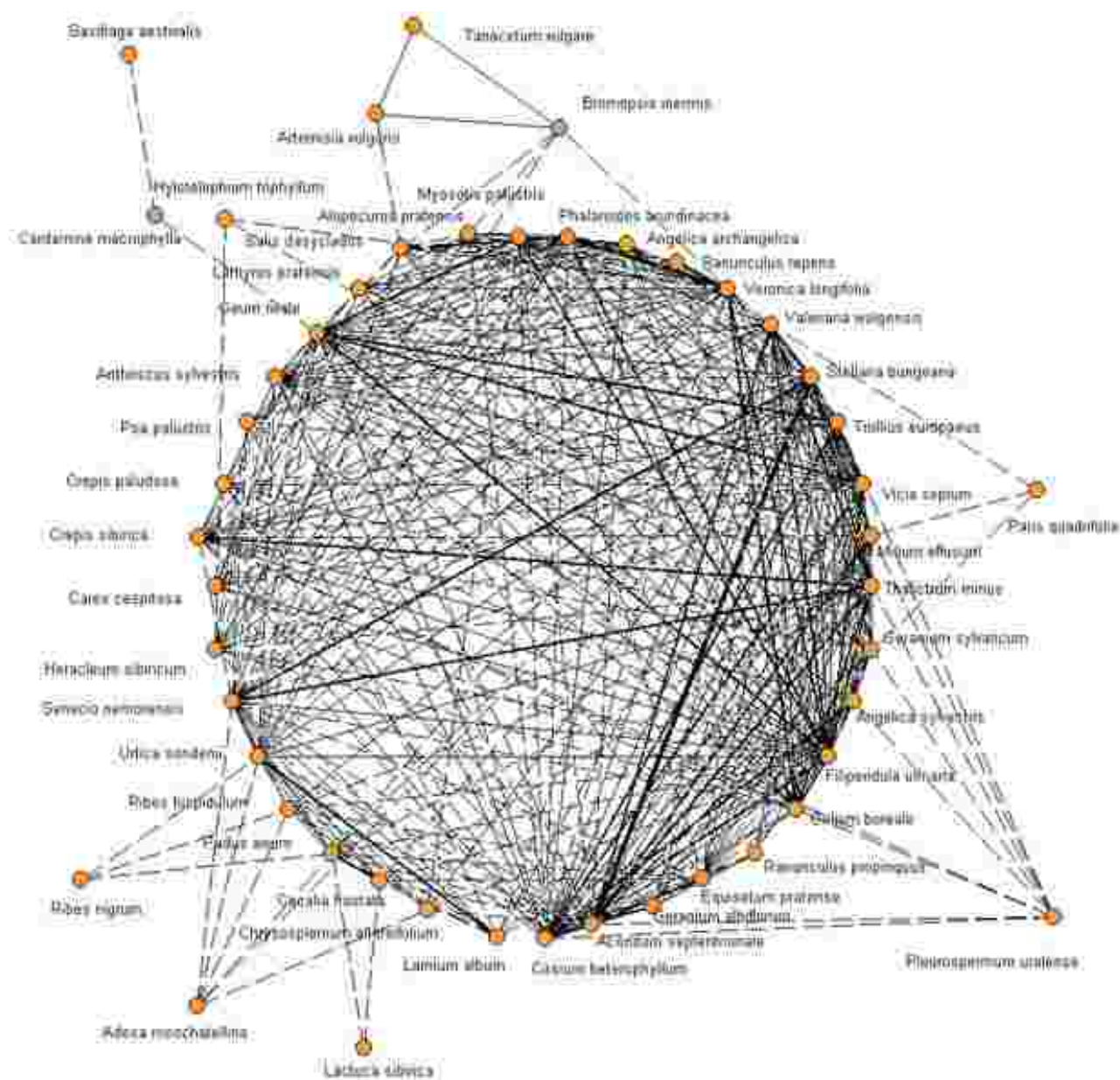


Рис. 28. «Ядро» комплекса ЭЦГ, типичных для экотопов речных долин см. также рис. 19, плеяда 7).

На разных этапах охарактеризованных сукцессионных смен, одним из ведущих экологических факторов, определяющих состав нижних ярусов фитоценозов, является освещенность. Применение шкалы освещенности/затенения показало, что таксоны, вошедшие в группу видов долинных экотопов, можно разбить на совокупности, отражающие градиент изменения светового режима. С использованием коэффициента *IndVal*

установили, что они играют неодинаковую ценогическую роль в разных типах растительности речных долин. Эти данные позволили нам подразделить данный комплекс три ЭЦГ: долинную лесо-луговую, долинную лугово-лесную и долинную лесную ЭЦГ.

В градиент, отражающий изменение светового режима в процессе первичных сукцессий в долинах рек, хорошо вписываются ЭЦГ, характерные для более ранних стадий зарастания аллювиальных наносов: прибрежно-водная, аллювиальная и долинная луговая (рис. 29).

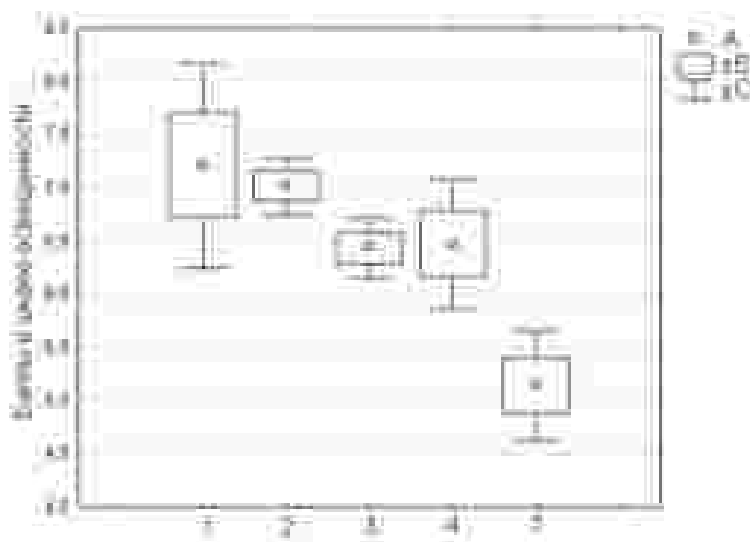


Рис. 29. Отношение к фактору освещенности видов ЭЦГ, отражающих первичную сукцессию растительности на аллювиальных наносах речных долин. Условные обозначения. ЭЦГ: 1– прибрежно-водная, 2 – долинная луговая, 3 – долинная лесо-луговая, 4 – долинная лугово-лесная, 5 – долинная лесная. А – среднее значение экологического фактора, В – стандартная ошибка средней, С – 95 % доверительный интервал для среднего значения.

Виды, которые мы включили в состав **долинной лесо-луговой ЭЦГ** (*Artemisia vulgaris*, *Bromopsis inermis*, *Heracleum sibiricum*, *Tanacetum vulgare*, *Urtica sondenii* и др.), способны переносить затенение в большей степени, чем таксоны долинной луговой ЭЦГ (табл. 14, рис. 29). Для них максимальные значения коэффициента *IndVal* отмечены в фитоценозах пойменных лугов и кустарников (табл. 15). Часть видов можно рассматривать в качестве индикаторов повышенного увлажнения экотопов, это гигрофиты (*Carex cespitosa*, *Poa palustris*, *Geum rivale*, *Ribes nigrum*) и



мезогигрофиты (*Myosotis palustris*, *Ranunculus repens*, *Salix dasyclados*, *Veronica longifolia*, *Viola epipsila*). Другие (*Alopecurus pratensis*, *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Lamium album*, *Lathyrus pratensis*) – типичные мезофиты.

Виды **долинной лугово-лесной ЭЦГ** (*Angelica sylvestris*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium albiflorum*, *Trollius europaeus* и др.) обычны для лугов и ивняков, но наибольшие значения коэффициента *IndVal* у них нередко бывают в фитоценозах пойменных березняков (табл. 15), где освещенность ниже. Также, как и виды долинной лесо-луговой ЭЦГ они преимущественно относятся к числу полусветовых растений (табл. 16). С учетом отношения видов к влажности почвы рассматриваемая ЭЦГ подразделена на мезофильную (*Equisetum pratense*, *Galium boreale*, *Geranium albiflorum*, *G. sylvaticum*, *Hieracium laevigatum*, *Primula pallasii*, *Thalictrum minus*) и мезогигрофильную (*Cardamine macrophylla*, *Cirsium oleraceum*, *Poa remota*, *Ribes hispidulum*, *Trollius europaeus*, *Valeriana wolgensis*, *Viola epipsila*) подгруппы (табл. 14).

Более теневыносливые виды (*Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Lathyrus vernus*, *Melampyrum sylvaticum*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia* и др.) объединяет **долинная лесная ЭЦГ** (табл. 14). Они наиболее типичны для фитоценозов темнохвойных и лиственных лесных формаций, формирующихся на аллювиальных наносах (табл. 15). 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*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludosa*, *Saxifraga aestivalis*. Крайнее положение на градиенте освещенности занимают также таксоны, выделенные с использованием коэффициента *IndVal* в **долинную темнохвойно-лесную ЭЦГ**: *Carex loliacea*, *Circaea alpina*, *Moneses uniflora*, *Rubus humilifolius* и др.

(табл. 14). В остальных совокупностях описаний пойменной растительности они не зарегистрированы.

С привлечением данных литературы установлено, что ряд видов, входящих в состав эколого-ценотических групп долинных экотопов, в исследованном нами регионе, меняет свою ценотическую приуроченность в сравнении с другими частями их ареалов. Так, в системах ЭЦГ, предложенных для северо-западных (Ниценко, 1969б) и центральных (Восточноевропейские леса., 2004а) районов европейской части России, они отнесены к нитрофильной (*Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludosa*, *Cirsium oleraceum* и др.) и неморальной (*Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Poa nemoralis*, *Stellaria nemorum* и др.) группам. Данные виды наиболее требовательны к обеспеченности почв элементами минерального питания, особенно азотом, поэтому в подзонах средней и северной тайги закономерно тяготеют к экотопам долин рек и ручьев, где почвы плодороднее, чем на водоразделах.

Промежуточное положение между комплексом ЭЦГ долинных местообитаний (см. рис. 19, плеяда 7) и таежно-лесной ЭЦГ (плеяда 4) занимают два вида: *Calamagrostis purpurea* и *Chamaenerion angustifolium* (группа 4а). Для них высокие величины коэффициента индикаторных значений выявлены в широком спектре типов растительности: в долинных и водораздельных лесах, кустарниках, на лугах. Кроме того, *Calamagrostis purpurea* встречается в сообществах горных редколесий и горных лугов, где нередко является доминантом или содоминантом, а *Chamaenerion angustifolium* увеличивает постоянство и обилие в производных сообществах, формирующихся на вырубках, гарях, а также в антропогенно нарушенных местообитаниях. С учетом того, что данные виды не вошли ни в одно из ядер ЭЦГ, было принято решение рассматривать их как автономную **таежную лугово-лесную ЭЦГ**. При определении значений коэффициента *IndVal* для видов с низкой встречаемостью и использовании методов дискриминантного

анализа к данной группе были отнесены еще два таксона – *Vicia sylvatica* и *Calamagrostis obtusata*.

Использование коэффициента *IndVal* для видов со встречаемостью менее 1.5 % позволило выделить еще несколько ЭЦГ различного объема. Среди них специфичной для исследованного региона является **петрофитная ЭЦГ**, объединяющая стенотопные виды, растущие на скалах, останцах выветривания, среди каменистых россыпей (табл. 14). Многие из них входят в состав реликтового скального флористического комплекса, сохранились в бассейне Печоры, как остатки исчезнувших флор различных климатических периодов голоцена (Юдин, 1963). В связи с этим в данной эколого-ценотической группе причудливо сочетаются растения северных (*Astragalus frigidus*, *Equisetum scirpoides*, *Rhizomatopteris montana*, *Saxifraga nivalis*, *Selaginella selaginoides*) и южных (*Aster alpinus*, *Carex digitata*, *Dendranthema zawadskii*, *Gymnocarpium robertianum*) широтных групп, присутствуют таксоны, характерные для горных районов (*Cystopteris dickieana*, *Dryas punctata*, *Saussurea alpina*, *Saxifraga oppositifolia*, *Tofieldia pusilla*, *Woodsia glabella*), в частности эндемики Урала (*Thymus talijevii*).

Растительный покров ландшафтов бассейна Печоры в верхнем и среднем течении относительно слабо трансформирован деятельностью человека. Значительная часть территории площадью около 3 млн. га входит в состав природно-заповедного фонда (Таскаев, Дегтева, 1999). В связи с этим число описаний нарушенных экотопов, которыми мы располагали, было невелико. Тем не менее, применив коэффициент *IndVal*, мы выделили характерную для данных местообитаний группу видов сосудистых растений, которую рассматриваем как **сорно-рудеральную ЭЦГ**. В ее состав входят преимущественно плюризональные виды (рис. 21): *Capsella bursa-pastoris*, *Fallopia convolvulus*, *Lepidotheca suaveolens*, *Melandrium album*, *Persicaria lapathifolia*, *Poa annua*, *Urtica dioica* и др. В связи с этим данная группа проявляет большое сходство с сорно-рудеральными «свитами», предложенными А.А. Ниценко (1969б). В системе ЭЦГ, разработанной для

центральной России (Восточноевропейские леса..., 2004а), многие виды, которые мы рассматриваем как сорно-рудеральные, отнесены к лугово-степной (*Cirsium setosum*, *Galeopsis speciosa*, *Rumex confertus*, *Veronica serpyllifolia*) и водно-болотной (*Alopecurus aequalis*, *Ranunculus sceleratus*, *Tussilago farfara*) ЭЦГ. Виды сорно-рудеральной ЭЦГ проявляют неодинаковые потребности к обеспеченности почв азотом (табл. 16), поэтому мы выделили в ее составе три подгруппы (табл. 14): мезотрофную (*Capsella bursa-pastoris*, *Cirsium setosum*, *Galeopsis bifida*, *Lepidotheca suaveolens*, *Melandrium album*, *Polygonum aviculare*, *Spergula arvensis*, *Tripleurospermum perforatum*), мезоэутрофную (*Chenopodium album*, *Erysimum cheiranthoides*, *Galeopsis speciosa*, *Poa supina*, *Stellaria media*) и эутрофную (*Alopecurus aequalis*, *Carduus crispus*, *Chenopodium rubrum*, *Ranunculus sceleratus*). Два вида – *Erigeron acris* и *Hieracium caespitosum* являются олигомезотрофами.

Среди лесных сообществ крайние позиции на градиенте влажности почв занимают сосняки лишайниковые, приуроченные к борovým террасам долины Печоры. Песчаные подзолисто-железистые почвы, развитые под фитоценозами данного типа, характеризуются провальной фильтрацией, в силу чего растения в течение вегетационного сезона нередко испытывают водный дефицит. Одновременно они бедны элементами минерального питания (Атлас почв..., 2010). В связи с этим на борových террасах в нижних ярусах сосновых лесов главенствующая роль нередко принадлежит не сосудистым растениям, а лишайникам и зеленым мхам. Нами выявлено лишь три вида сосудистых растений, которые предпочитают такие экотопы: *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex ericetorum*. Мы рассматриваем их в качестве **боровой ЭЦГ**. Все они входят в состав одноименной группы, выделенной для центральных районов европейской России (Восточноевропейские леса..., 2004а). Отметим, однако, что в других регионах группа борových видов разнообразнее. Некоторые ее представители в бассейне Печоры меняют свою ценотическую приуроченность. Например,

*Antennaria dioica* проявляет большее постоянство в сообществах горных тундр и редколесий, а не в сосновых лесах.

### 5.3. Статистическая оценка предложенной системы ЭЦГ

Последним этапом построения системы эколого-ценотических групп видов верхнего и среднего течения р. Печоры, была оценка выделенных совокупностей видов со статистических позиций. С этой целью нами использован экспертно-статистический подход, предложенный В.Э. Смирновым (2007). Как уже упоминалось в главе 3, основой этого подхода является дискриминантный анализ, который опирается на данные об экологических потребностях видов, их ценотической роли и положении в ординационном пространстве (рис. 30).

Для интерпретации осей ординации был проведен корреляционный анализ между координатами таксонов в ординационном пространстве и их экологическими характеристиками в шкалах Г. Элленберга. Результаты анализа отражены в табл. 18.

Таблица 18

Корреляция между экологическими факторами и осями ординации

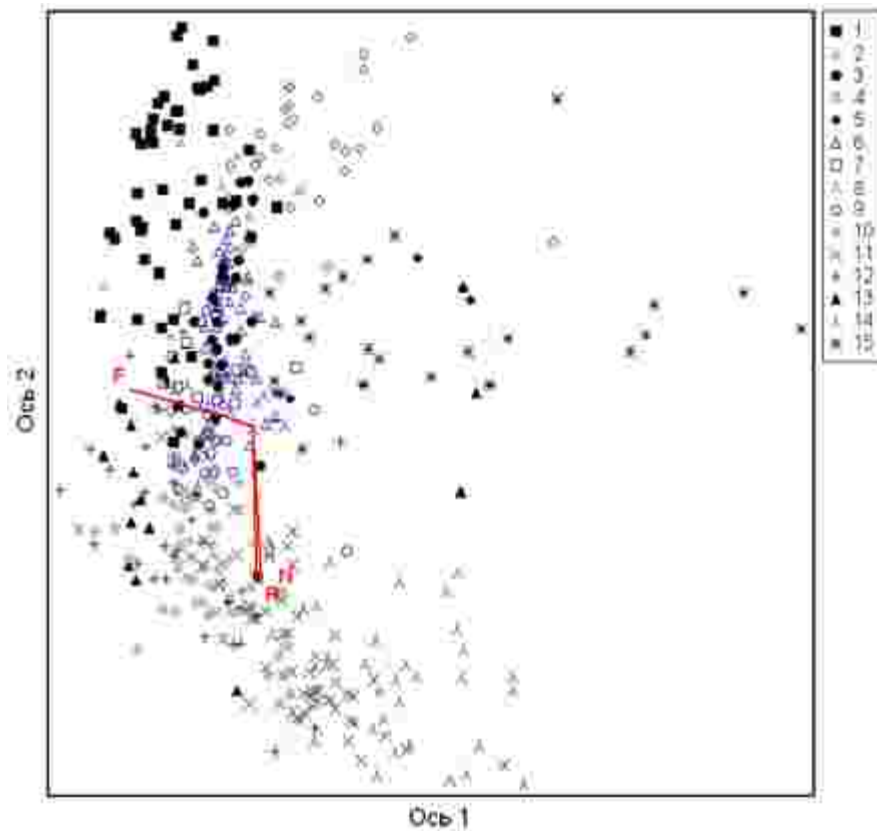
Шкала	Ось 1	Ось 2	Ось 3
Увлажнение (F)	<b>-0.46</b>	0.25	0.28
Богатство почвы азотом (N)	0.08	<b>-0.52</b>	0.23
Кислотность почвы (R)	0.13	<b>-0.52</b>	0.12
Освещенность/затенение (L)	0.11	-0.04	<b>0.53</b>

Примечание: жирным шрифтом выделены максимальные значения коэффициента корреляции.

Установлено, что первая ось показывает тесную связь с градиентом увлажнения, вторая – градиентом кислотности и содержания азота в почве, третья – со световым режимом.

По результатам классификации с использованием метода дискриминантного анализа абсолютное большинство видов (85.3 %) подтвердили свое положение в разработанной системе ЭЦГ, т.е. были отнесены к той же группе. Для 68 таксонов (14.7 %) результаты оказались различными.

А



Б

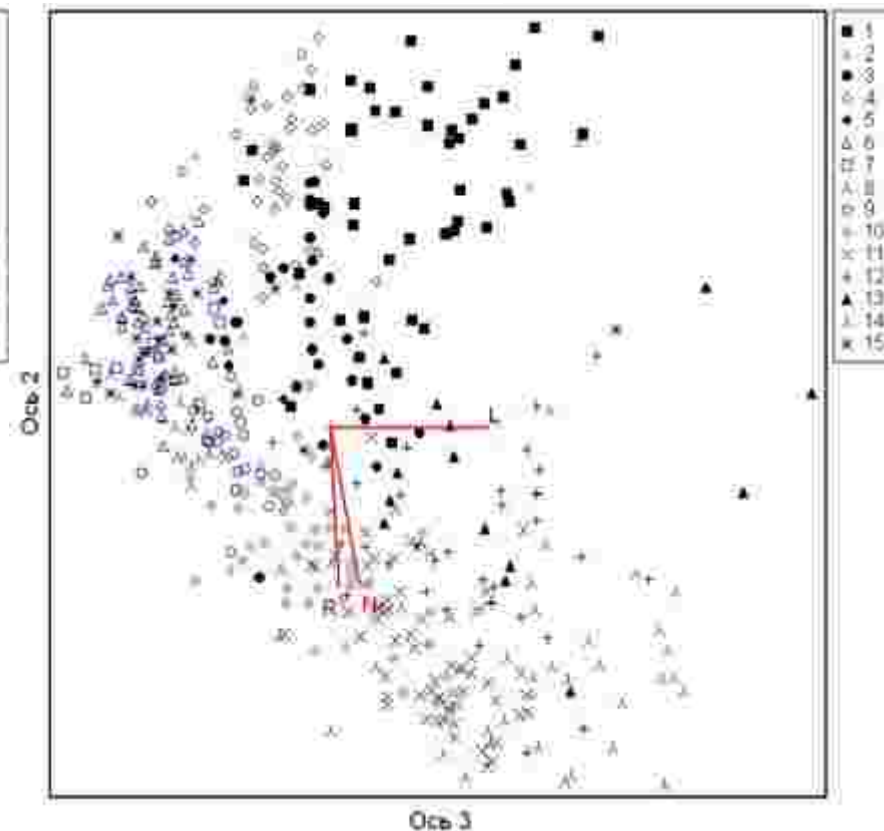


Рис. 30 Ординационная диаграмма. А – 1 и 2, Б – 2 и 3 оси ординации. Цифрами обозначены ЭЦГ: 1 – болотная (и тундрово-болотная), 2 – лесо-болотная, 3 – горно-луговая, 4 – горно-тундровая, 5 – боровая, 6 – таежно-лесная (и таежная лугово-лесная), 7 – долинная темнохвойно-лесная, 8 – долинная лесная, 9 – долинная лугово-лесная, 10 – долинная лесо-луговая, 11 – долинная луговая, 12 – аллювиальная, 13 – прибрежно-водная, 14 – сорно-рудеральная, 15 – петрофитная ЭЦГ. Обозначения экологических факторов такие же, как в табл. 18

Примечание. Вследствие программных ограничений PC-ORD, на ординационной диаграмме может отображаться не более 15 различных групп, поэтому было принято решение на рисунке объединить тундрово-болотную группу с болотной, и таежную лугово-лесную с таежно-лесной группой.

Дискриминантный анализ накладывает ряд ограничений на исходные данные (см. главу 3), поэтому наряду с этим методом, для статистического анализа выделенных совокупностей видов нами опробован и другой подход – MRPP, при применении которого требования, предъявляемые к исходным данным, менее строги. В этом случае в качестве исходных данных использовали тот же набор параметров, что и при проведении дискриминантного анализа: индекс *IndVal*, значения баллов экологических шкал Элленберга и положение видов в ординационном пространстве. В табл. 19 приведены результаты применения метода MRPP для всевозможных комбинаций этих трех показателей.

Таблица 19

Результаты работы метода MRPP для статистического анализа выделенных ЭЦГ

Анализируемые наборы характеристик видов	$\Delta_{набл}$	$\Delta_{ожид}$	<i>T</i>	<i>A</i>	<i>p</i>
<i>Ind, Ell, Ord</i>	0.38	0.50	-106.65	0.25	0.00000
<i>Ind, Ord</i>	0.42	0.67	-142.35	0.37	0.00000
<i>Ind, Ell</i>	0.38	0.51	-105.98	0.25	0.00000
<i>Ell, Ord</i>	0.16	0.20	-51.53	0.21	0.00000
<i>Ind</i>	0.41	0.68	-141.70	0.39	0.00000
<i>Ell</i>	0.39	0.47	-36.75	0.17	0.00000
<i>Ord</i>	0.22	0.53	-81.83	0.59	0.00000

Примечание. Условные обозначения: *Ind* – ценотические характеристики видов, оцененные с помощью индекса *IndVal*, *Ell* – значения экологических шкал Элленберга для видов, *Ord* – координаты таксонов в ординационном пространстве.

Для всех наборов характеристик пороговые значения для параметра *A* оказались выше 0.1, что указывает на корректность выделенных групп со статистических позиций. При этом для переменных, описывающих ценотическую роль видов (*Ind* и *Ord*), значения параметра *A* выше 0.3. Это свидетельствует об очень существенном различии между выделенными группами по данным параметрам. Наименьшее различие, но выше порогового, наблюдается для набора экологических характеристик (*Ell*).

Таким образом, выделенные совокупности видов показали статистически значимые различия по своим экологическим потребностям и роли в формировании растительности.

#### **5.4. Изменение состава ЭЦГ в растительном покрове Печорской низменности, предгорий и гор Приполярного и Северного Урала**

В регионе, где был собран геоботанический материал, в направлении от ландшафтов Печорской низменности к горам Урала проявляется отчетливый градиент изменения условий среды. Этим обусловлено значительное разнообразие растительного покрова. В связи с данным обстоятельством интересно проследить, как изменяется набор ЭЦГ в разных типах (группах формаций, формациях) растительности и насколько стабильным остается состав той или иной ЭЦГ в разных ландшафтных зонах. С учетом того, что в массиве геоботанических описаний, которым мы располагали, описания фитоценозов различных ландшафтов представлены примерно в равных количествах (равнинные ландшафты – 356, предгорные – 407 и горные – 539), такой сравнительный анализ был достаточно корректным.

Наиболее разнообразным спектром ЭЦГ отличаются сообщества свежего аллювия (в разных ландшафтных зонах в их составе зарегистрировано от 15 до 17 ЭЦГ), пойменные луга (13–16 ЭЦГ), долинные темнохвойные (14–16 ЭЦГ) и лиственные (12–16 ЭЦГ) леса (табл. 20). Это, вероятно, обусловлено сукцессионным статусом сообществ, представляющих собой связанные друг с другом этапы первичной сукцессии, в процессе которой по мере изменения экотопических и биотопических условий происходит постепенное изменение флористической композиции и ценотической роли видов. Увеличение разнообразия ЭЦГ в растительном покрове речных долин может также быть связано с наличием здесь



специфичных местообитаний – выходов скал, переносом зачатков растений водными потоками из одной ландшафтной зоны в другую.

Минимальное число ЭЦГ отмечено в заболоченных сосняках (5–7) и сообществах гелофитов (9–12). Мы объясняем это тем, что рассматриваемые фитоценозы встречаются в местообитаниях, занимающих краевое положение на градиентах среды, к условиям которых растения многих ЭЦГ не приспособлены.

В горной ландшафтной зоне отчетливо выражена вертикальная поясность. На отметках абсолютных высот, превышающих 600–650 м над ур. м., развита экстразональная растительность: горные редколесья и тундры. Анализ имеющихся в нашем распоряжении данных показывает, что в сообществах горно-тундрового и подгольцового поясов закономерно меняется соотношение ЭЦГ (табл. 20). С уменьшением высоты над уровнем моря в формировании фитоценозов возрастает роль видов горно-луговой и таежно-лесной ЭЦГ. В сообществах горных кустарников, нередко приуроченных к понижениям, ложбинам стока, заметнее роль тундрово-болотных и болотных видов, а на горных луговинах большее распространение, чем в сообществах горных тундр, редколесий и кустарников, получают виды долинной лугово-лесной и долинной луговой ЭЦГ.

Таблица 20

Соотношение (доли, %) выделенных ЭЦГ в разных растительных сообществах различных ландшафтных зон (ЛЗ)

Растительные сообщества	ЛЗ	ЭЦГ																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Горные тундры	I	<b>63.8</b>	6.4	7.4	0.3	-	-	16.9	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	3.4	-	-	0.4	-
	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Горные кустарники	I	<b>36.3</b>	<b>12.2</b>	16.2	5.2	-	-	12.9	1.6	0.2	0.8	5.9	3.0	2.5	0.3	1.2	1.7	-
	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Горные редколесья	I	<b>53.0</b>	<b>10.3</b>	5.8	0.7	-	-	<b>23.0</b>	2.0	0.6	0.9	1.8	0.3	0.9	-	0.2	0.5	-
	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Горные луга	I	18.1	<b>57.0</b>	1.1	0.3	-	-	6.1	2.0	-	0.8	7.5	0.5	5.5	0.2	0.1	0.6	-
	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Болота	I	3.1	0.9	7.5	<b>79.8</b>	0.1	-	1.2	0.1	-	-	-	0.3	0.7	0.1	5.9	0.1	-
	II	1.8	3.7	12.2	<b>68.4</b>	5.0	-	1.8	-	-	0.8	0.3	1.2	0.3	1.5	1.7	1.2	-
	III	1.0	0.4	13.5	<b>70.4</b>	10.2	-	1.7	0.1	-	-	0.1	0.2	0.2	1.3	0.9	-	-
Сосняки заболоченные	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	II	2.9	-	6.2	<b>55.4</b>	<b>31.6</b>	-	3.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	III	3.0	-	6.9	<b>34.7</b>	<b>36.9</b>	-	<b>18.1</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-
Сосняки водораздельные незаболоченные	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	II	19.2	-	1.7	-	<b>17.2</b>	-	<b>59.7</b>	0.2	-	-	1.5	-	0.5	-	-	-	-
	III	12.7	-	2.8	0.1	<b>20.1</b>	12.1	<b>43.9</b>	2.9	0.8	0.3	0.2	0.1	1.6	2.4	-	0.1	-

Таблица 20 (продолжение)

Растительные сообщества	ЛЗ	ЭЦГ																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Ельники / пихтарники заболоченные	I	1.3	2.3	1.5	<b>10.2</b>	4.6	-	<b>52.4</b>	3.1	4.1	4.0	9.0	4.4	1.4	0.2	1.5	-	-
	II	2.0	2.1	-	<b>10.7</b>	1.5	-	<b>73.7</b>	1.6	2.4	1.1	2.7	0.7	0.2	0.9	0.4	-	-
	III	4.3	0.3	5.4	<b>14.8</b>	2.5	-	<b>62.9</b>	0.5	5.7	0.6	1.5	0.8	0.1	-	0.7	-	-
Ельники / пихтарники водораздельные незаболоченные	I	3.4	1.6	0.1	0.1	0.3	-	<b>89.7</b>	1.5	-	1.7	0.8	-	0.2	-	-	-	0.5
	II	1.2	0.4	0.1	0.2	0.1	0.2	<b>94.8</b>	1.4	-	1.0	0.7	-	0.1	-	-	-	-
	III	8.8	0.3	3.3	0.9	1.8	0.3	<b>78.0</b>	0.9	0.2	3.7	1.4	0.2	0.1	-	-	-	-
Березняки заболоченные	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	II	6.8	0.5	7.1	<b>13.5</b>	5.0	-	<b>52.2</b>	1.7	-	0.6	4.7	3.4	0.1	-	4.3	-	-
	III	8.5	10.7	-	<b>23.9</b>	16.9	-	<b>18.7</b>	1.1	-	4.5	3.8	4.2	0.5	1.9	4.5	0.5	-
Березняки / осинники водораздельные незаболоченные	I	4.7	0.4	-	-	-	-	<b>94.5</b>	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	II	2.0	0.4	0.7	-	0.1	-	<b>83.6</b>	3.1	0.4	4.5	3.6	0.2	1.3	0.1	-	0.2	-
	III	10.5	0.2	0.9	1.0	0.7	1.1	<b>72.7</b>	4.3	-	4.2	1.9	1.1	1.0	0.2	0.1	0.2	-
Ельники / пихтарники долинные	I	1.4	4.4	-	0.1	0.2	-	<b>53.1</b>	4.3	5.3	<b>16.9</b>	<b>11.9</b>	2.0	0.1	0.1	0.1	-	-
	II	1.0	5.4	-	0.6	0.4	0.2	<b>42.7</b>	4.0	7.2	<b>16.7</b>	<b>16.9</b>	3.6	0.3	0.3	0.1	0.7	-
	III	0.2	0.8	-	0.4	-	-	<b>49.4</b>	1.2	3.2	<b>19.6</b>	<b>15.0</b>	9.6	0.3	0.1	0.1	-	0.1
Березняки / осинники долинные	I	1.2	5.2	-	0.4	-	-	<b>18.1</b>	3.5	0.1	<b>10.7</b>	<b>38.2</b>	<b>18.1</b>	3.7	0.5	0.1	-	0.2
	II	1.2	2.2	0.1	1.0	0.1	-	<b>40.1</b>	5.2	0.1	<b>16.7</b>	<b>23.5</b>	<b>6.2</b>	1.0	0.1	0.3	1.8	0.4
	III	1.3	2.5	0.4	0.3	-	-	<b>21.6</b>	3.7	-	<b>8.6</b>	<b>37.5</b>	<b>21.0</b>	2.6	0.4	0.1	-	-
Кустарники (ивняки)	I	0.2	1.8	-	4.6	0.2	-	3.5	2.0	-	<b>11.6</b>	<b>22.4</b>	<b>38.1</b>	4.7	1.8	7.2	-	1.9
	II	0.3	2.3	-	1.8	-	-	0.9	2.6	0.2	<b>12.9</b>	<b>14.4</b>	<b>59.2</b>	2.2	0.8	2.3	-	-
	III	-	0.4	-	1.8	0.1	-	0.7	0.8	-	<b>6.4</b>	<b>9.2</b>	<b>67.9</b>	4.7	2.8	3.8	-	1.5

Таблица 20 (окончание)

Растительные сообщества	ЛЗ	ЭЦГ																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Пойменные луга	I	0.3	3.2	-	0.3	0.1	-	0.9	4.3	-	5.8	<b>18.3</b>	<b>40.1</b>	<b>23.2</b>	1.5	0.3	-	1.6
	II	1.9	6.3	-	0.6	-	-	2.2	3.2	0.1	3.7	<b>19.7</b>	<b>38.7</b>	<b>21.3</b>	0.7	0.9	-	0.6
	III	1.7	3.5	-	-	-	-	0.2	0.1	-	0.2	<b>5.5</b>	<b>15.1</b>	<b>70.6</b>	1.6	0.3	0.1	1.0
Сообщества свежего аллювия	I	2.0	11.3	-	9.2	1.3	-	4.0	1.3	-	2.2	<b>13.3</b>	<b>11.6</b>	<b>19.9</b>	<b>16.3</b>	3.6	0.7	3.2
	II	3.6	17.8	-	3.2	0.2	0.1	1.0	0.4	0.2	0.3	5.1	<b>13.1</b>	<b>17.8</b>	<b>23.7</b>	<b>9.2</b>	1.2	3.2
	III	0.1	5.0	-	0.9	0.9	0.1	0.2	0.1	-	0.1	2.0	<b>7.5</b>	<b>40.9</b>	<b>26.1</b>	<b>11.2</b>	-	4.8
Сообщества гелофитов	I	-	-	-	3.7	4.2	-	0.6	0.8	-	-	0.8	<b>12.2</b>	5.5	<b>27.7</b>	<b>44.4</b>	-	-
	II	0.1	2.5	-	1.5	6.3	-	-	0.2	-	0.5	0.5	6.4	6.8	<b>9.5</b>	<b>65.7</b>	-	0.1
	III	-	4.9	-	10.2	2.1	-	-	0.3	-	-	6.4	9.6	6.6	<b>15.2</b>	<b>43.3</b>	-	1.4
Сообщества скал	I	55.9	2.7	-	-	-	-	1.5	-	-	-	-	-	-	-	-	<b>39.9</b>	-
	II	8.4	0.5	0.1	0.1	0.5	-	25.2	1.7	3.1	7.8	6.7	2.2	2.0	0.7	-	<b>40.6</b>	0.4
	III	1.0	2.2	-	4.3	-	2.1	7.2	1.1	1.0	3.9	1.7	0.5	0.5	4.3	-	<b>70.0</b>	0.2
Фитоценозы антропогенно нарушенных территорий	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	II	1.6	1.3	-	-	-	-	4.1	0.2	-	0.2	3.3	11.4	<b>51.9</b>	0.3	-	-	<b>25.6</b>
	III	1.3	-	0.2	0.8	0.2	2.8	3.3	3.6	-	-	0.5	2.1	<b>31.1</b>	1.5	0.5	0.1	<b>51.9</b>

Примечание. Жирным шрифтом выделены наибольшие значения.

Ландшафтные зоны: I – горная, II – предгорная, III – равнинная. 1 – ЭЦГ горных тундр и редколесий, 2 – горно-луговая, 3 – тундрово-болотная, 4 – болотная, 5 – лесо-болотная, 6 – боровая, 7 – таежно-лесная, 8 – таежная лугово-лесная, 9 – долинная темнохвойно-лесная, 10 – долинная лесная, 11 – долинная лугово-лесная, 12 – долинная лесо-луговая, 13 – долинная луговая, 14 – аллювиальная, 15 – прибрежно-водная, 16 – петрофитная, 17 – сорно-рудеральная.

Естественно, что по направлению от гор к равнине ЭЦГ горных лугов, горных тундр и редколесий становятся менее разнообразными. Так, на равнине отмечено от трети до половины общего числа видов, отнесенных к данным группам (табл. 21, приложение 3). Из видов ЭЦГ горных тундр и редколесий во всех ландшафтных зонах отмечены *Bistorta major*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina*, *Larix sibirica*, *Luzula frigida*, *Salix lanata* и некоторые другие виды (всего 10 или 15 %). В предгорной и равнинной ландшафтной зонах они обычно встречаются в интразональных луговых и болотных сообществах, а также в водораздельных лесах (табл. 20). За пределы горной ландшафтной зоны не распространяются 46 видов (*Arctous alpina*, *Artemisia norvegica*, *Carex arctisibirica*, *Diapensia lapponica*, *Luzula parviflora*, *Omalotheca supina*, *Salix nummularia* и др.). В горах и предгорьях отмечены еще 8 видов (*Athyrium distentifolium*, *Diphasiastrum alpinum*, *Hedysarum arcticum*, *Salix reticulata* и пр.); в предгорной ландшафтной зоне они встречаются на плато наиболее высоких гряд увалистой полосы и скалах.

Менее специфична горно-луговая ЭЦГ. Во всех ландшафтных зонах отмечены 10 видов (40%), отнесенных к этой группе: *Allium schoenoprasum*, *Coeloglossum viride*, *Dianthus superbus*, *Pedicularis compacta*, *Veratrum lobelianum* и пр. За пределами горной ландшафтной зоны они чаще всего также встречаются на лугах, но играют в их формировании меньшую ценоотическую роль (табл. 20). В то же время в составе рассматриваемой ЭЦГ присутствует ряд стенобионтных видов (*Alopecurus alpinus*, *Deschampsia glauca*, *Lagotis uralensis*, *Sibbaldia procumbens*, *Tephrosieris integrifolia* и др.), которые зарегистрированы только в горах. Некоторые виды, типичные для горных лугов (*Hieracium hypoglaucum*, *Pachypleurum alpinum*, *Rhodiola rosea*), в предгорной ландшафтной зоне отмечены на бечевниках, куда их зачатки приносят водные потоки. В равнинную ландшафтную зону они не проникают.

Представленность видов выделенных ЭЦГ в разных ландшафтных зонах

Название ЭЦГ	Общее число видов в ЭЦГ	Ландшафтная зона					
		Горы		Предгорья		Равнины	
		А	Б	А	Б	А	Б
I. Горно-тундровая	64	64	100.0	19	29.7	13	20.3
II. Горно-луговая	25	25	100.0	17	68.0	12	48.0
III. Тундрово-болотная	5	5	100.0	4	80.0	5	100.0
IV. Болотная	38	35	92.1	34	89.5	30	78.9
V. Лесо-болотная	11	3	27.3	10	90.9	11	100.0
VI. Боровая	3	0	0.0	1	33.3	3	100.0
VII. Таежно-лесная	51	44	86.3	49	96.1	49	96.1
VIII. Таежная лугово-лесная	4	3	75.0	4	100.0	4	100.0
IX. Долинная темнохвойно-лесная	12	6	50.0	12	100.0	6	50.0
X. Долинная лесная	19	18	94.7	18	94.7	18	94.7
XI. Долинная лугово-лесная	30	25	83.3	28	93.3	24	80.0
XII. Долинная лесо-луговая	49	29	59.2	45	91.8	47	95.9
XIII. Долинная луговая	64	29	45.3	51	79.7	60	93.8
XIV. Аллювиальная	52	26	49.1	33	62.3	29	54.7
XV. Прибрежно-водная	14	8	57.1	11	78.6	14	100.0
XVI. Петрофитная	28	8	28.6	22	78.6	18	64.3
XVII. Сорно-рудеральная	37	6	16.2	22	59.5	33	89.2

Примечание. А – число видов, Б – доля, %.

Из интразональных сообществ на изученной территории наиболее распространены болота. Особенность болотных экосистем заключается в том, что фитоценозы существуют на сложенных растительными остатками торфяных почвах, которые по сравнению с автоморфными почвами имеют более высокую влажность и, как следствие, менее благоприятный температурный режим, слабую аэрацию, а также низкую объемную массу и высокую кислотность. Все это создает специфические жесткие условия для

существования растений на болотах и приводит к формированию достаточно четко обособленного набора видов.

Из 38 видов болотной ЭЦГ 28 (73.7%) отмечены во всех ландшафтных зонах. Специфика болот горной ландшафтной зоны проявляется в присутствии видов рассматриваемой ЭЦГ, основная область распространения которых лежит севернее таежной зоны: *Baeothryon cespitosum*, *Carex rotundata*. Достаточно широкое распространение в предгорной и горной ландшафтной зонах болотных массивов ключевого питания определяет более высокое разнообразие болотной ЭЦГ, чем на равнине, где преобладают переходные и верховые болота. Именно на ключевых болотах растут *Cirsium palustre*, *Corallorrhiza trifida*, *Eriophorum latifolium*, *Ligularia sibirica*, *Listera ovata*, *Parnassia palustris*. С этим же связано увеличение в спектре ЭЦГ, слагающих растительность болот горных и предгорных ландшафтов, доли видов горно-луговой и прибрежно-водной групп. По мере удаления от гор Урала, в направлении Печорской низменности, в болотных сообществах возрастает роль тундрово-болотных и лесо-болотных видов (табл. 20).

По экологическим условиям к болотным сообществам наиболее близки заболоченные сосняки сфагновые. И в предгорьях Урала, и на Печорской низменности определяющую роль в их сообществах играют виды болотной и лесо-болотной ЭЦГ. В равнинных ландшафтах усиливается роль представителей таежно-лесной ЭЦГ. Наибольшее разнообразие лесо-болотной группы отмечено в предгорьях и на равнине, в горах она существенно обеднена (табл. 20).

Заболоченные темнохвойные и березовые леса отличаются более разнообразными спектрами ЭЦГ, чем сосняки сфагновые. При этом определяющая роль в их формировании принадлежит видам таежно-лесной и, в меньшей степени, болотной ЭЦГ. Это, с большой долей вероятности, обусловлено тем, что обеспеченность почв элементами минерального питания и отчасти условия увлажнения здесь благоприятнее. В березняках

сфагновых, которые могут рассматриваться как одна из завершающих стадий заболачивания еловых лесов (Флористическая и ценотическая структура..., 2001), доля видов болотной и лесо-болотной ЭЦГ оказалась выше, чем в темнохвойных насаждениях рассматриваемой группы типов леса.

В незаболоченных сосновых лесах лишайникового и зеленомошного типов более заметна доля в спектре ЭЦГ видов таежно-лесной и лесо-болотной групп. В сравнении с другими лесными формациями возрастает участие в формировании сообществ борových видов, а также *Antennaria dioica*, которая с учетом ценотической роли в регионе исследований отнесена к ЭЦГ горных тундр и редколесий.

В незаболоченных водораздельных еловых и пихтовых лесах, производных от них березняках и осинниках, а также долинных темнохвойных лесах, наибольшие доли в спектрах приходятся на таежно-лесную ЭЦГ (табл. 20). При этом в долинных еловых и пихтовых насаждениях заметную роль играют виды других ЭЦГ, прежде всего долинной лесной и долинной лугово-лесной, в меньшей степени долинной темнохвойно-лесной, долинной лесо-луговой. В сформировавшихся в долинах рек мелколиственных лесах, которые имеют первичную природу и развиваются в результате зарастания лугов, участие представителей таежно-лесной ЭЦГ оказалось ниже. Одновременно в них более значительны, чем в производных березняках и осинниках водораздельных пространств, доли видов долинной лесной, долинной лугово-лесной, долинной лесо-луговой, а также таежной лугово-лесной ЭЦГ.

Анализ состава таежно-лесной ЭЦГ в различных ландшафтных зонах показал, что он изменяется незначительно, особенно в предгорьях и на равнине (приложение 3). Из 51 вида рассматриваемой группы 42 (82.4 %) отмечены во всех ландшафтных зонах. Стабильность данной ЭЦГ, скорее всего, связана с тем, что она объединяет виды, типичные для зональных климаксовых таежных сообществ, которые являются наиболее устойчивыми. Тем не менее, некоторые отличия все-таки есть. В горах и предгорьях выше



ценотическая роль таких представителей таежно-лесной ЭЦГ, как *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris expansa*, *Phegopteris connectilis*, *Sorbus sibirica*, а на равнине – *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*.

Во всех ландшафтных зонах в сообществах лиственных лесов, кустарников и лугов, приуроченных к долинам рек, по сравнению с темнохвойными лесами происходит дальнейшее снижение доли таежно-лесных видов, на смену которым приходят таксоны долинной лугово-лесной, долинной лесо-луговой и долинной лесной ЭЦГ. Отличительная особенность пойменных ивняков – некоторое увеличение долей представителей прибрежно-водной ЭЦГ. В направлении от гор Урала к Печорской низменности в ивняках и на пойменных лугах происходит закономерное снижение доли видов долинной лугово-лесной ЭЦГ. Одновременно в ивняках возрастает участие видов долинной лесо-луговой группы. В луговых фитоценозах участие видов долинной лесо-луговой ЭЦГ максимально в горной ландшафтной зоне, а представителей долинной луговой ЭЦГ – на равнине. Описанные тенденции изменения соотношения эколого-ценотических групп, возможно, связаны с тем, что в горах и предгорьях луга не регулярно используются для сенокосения и довольно быстро начинают зарастать кустарниками и лиственными деревьями, под пологом которых более светолюбивые растения сменяются полутеневыми.

Состав долинной лесной и долинной лугово-лесной ЭЦГ в разных ландшафтных зонах меняется незначительно. Долинная темнохвойно-лесная группа проявляет заметно менее выраженную стабильность. Наиболее разнообразной она оказалась в предгорьях. Только в этой ландшафтной зоне зарегистрированы такие представители данной ЭЦГ, как *Cinna latifolia*, *Saussurea parviflora*, *Viola mirabilis*, *V. selkirkii*.

Представленность долинной лесо-луговой и долинной луговой ЭЦГ в различных ландшафтных зонах различается в большей степени. При этом они разнообразнее на равнине и существенно обеднены в горных ландшафтах (табл. 21). Так, в горах отсутствуют такие виды долинной лесо-луговой

группы, как *Carum carvi*, *Glechoma hederacea*, *Impatiens noli-tangere*, *Matteuccia struthiopteris*, *Rosa majalis*, *Scutellaria galericulata* и др. (всего 20 таксонов, см. приложение 3) и некоторые представители долинной луговой ЭЦГ: *Amoria repens*, *Carex praecox*, *Leontodon autumnalis*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus polyanthemos*, *Rumex acetosella* и многие др. (всего 35 видов, см. приложение 3). Рассматриваемые ЭЦГ во многом определяют облик фитоценозов, формирующихся на свежих наносах по берегам рек, однако их роль здесь несколько меньше, чем в сообществах пойменных лугов. Лидирующие позиции начинают занимать виды аллювиальной ЭЦГ. В предгорьях на бечевниках встречается заметное количество видов горно-луговой ЭЦГ, а на равнине в данных местообитаниях отмечены более значительные, чем в других ландшафтных зонах, доли представители долинной луговой и прибрежно-водной ЭЦГ.

Весьма специфичные местообитания представляют собой выходы скал, которые нередко встречаются в бассейне верхней и средней Печоры по берегам рек. В этих экотопах складываются наиболее своеобразные условия среды, к которым приспособлена четко очерченная группа видов-петрофитов. В горной ландшафтной зоне ей сопутствуют представители ЭЦГ горных тундр и редколесий, в предгорной и равнинной – таежно-лесной ЭЦГ.

Как уже было отмечено, большая часть изученной территории входит в состав объектов природно-заповедного фонда, поэтому степень антропогенной нарушенности природных экосистем невелика. Наиболее сильно трансформированы деятельностью человека природные комплексы Печорской низменности. Зональное распределение видов сорно-рудеральной группы, приуроченных к нарушенным местообитаниям, отчетливо это иллюстрирует: по мере продвижения от гор к равнине разнообразие данной ЭЦГ возрастает, равно как и доля ее участия в фитоценозах антропогенно преобразованных экотопов (табл. 20, 21). Сопутствуют видам сорно-рудеральной ЭЦГ, как правило, представители долинной луговой ЭЦГ.

Таким образом, с использованием различных математических методов с последующей экспертной оценкой результатов в растительном покрове равнинных, предгорных и горных ландшафтов бассейна р. Печоры в верхнем и среднем течении выделено 17 эколого-ценотических групп сосудистых растений, включающих 506 видов. Четыре из них: горно-тундровая, горно-луговая, тундрово-болотная, петрофитная специфичны для района исследований. При сравнении с системами ЭЦГ, разработанными для других регионов, установлено, что наиболее стабилен состав групп, характерных для зональных лесных сообществ, а также некоторых типов интразональной растительности (болота, луга, прибрежно-водная растительность), сообществ антропогенно трансформированных и техногенно нарушенных местообитаний. Значительное своеобразие видового состава свойственно аллювиальной ЭЦГ.

Растительные сообщества долин водотоков отличаются наибольшим разнообразием ЭЦГ. Это отражает как пространственную организацию растительного покрова речных долин, в котором отчетливо прослеживается экотонный эффект, так и динамический ряд сукцессионных смен фитоценозов на аллювиальных наносах. Минимальное число ЭЦГ отмечено в заболоченных сосняках сфагновых и сообществах гелофитов, занимающих крайние позиции на градиенте увлажнения.

Наибольшую стабильность видового состава в различных ландшафтных зонах составляют типичные для зональной растительности: таежная лесная, долинная лесная и долинная лугово-лесная ЭЦГ, а также болотная ЭЦГ, объединяющая стенобионтные стресс-толерантные виды.

## Заключение

Исследователи, работающие в областях геоботаники, сравнительной флористики, в последние десятилетия широко используют при анализе конкретных, локальных и парциальных флор, структуры и динамики растительности данные об эколого-ценотических группах видов. В отечественной литературе можно найти сведения о системах ЭЦГ, разработанных для северо-западных и центральных районов европейской части России. Республика Коми, естественной восточной границей территории которой является Уральский хребет, отличается от других регионов европейского севера России по составу флоры и степени антропогенного преобразования ландшафтов. Здесь сохранились в неизменном состоянии наиболее крупные в масштабах Европы массивы таежных лесов. Значительная их часть сосредоточена в бассейне Печоры в ее верхнем и среднем течении, в границах крупных особо охраняемых природных территорий федерального значения – Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника и национального парка «Югыд ва». Этот регион, отличающийся значительным разнообразием природных условий, своеобразной флорой и минимальной интенсивностью антропогенного пресса на экосистемы, представляет собой удобный полигон для разработки региональной системы ЭЦГ.

В результате комплексного анализа большого массива геоботанических описаний с использованием экологических шкал Г. Элленберга, различных математических методов с последующей экспертной оценкой результатов нами предложена система из 17 эколого-ценотических групп, включающих 506 таксонов сосудистых растений. Выделенные совокупности видов показали статистически значимые различия по своим экологическим потребностям и роли в формировании растительности. Это позволяет использовать их в качестве индикаторных групп при классификации растительности.

При сравнении с системами ЭЦГ, разработанными для других регионов европейской России, установлено, что наличие на территории района исследований крупной горной системы обуславливает специфику устойчивых со-

четаний видов растений. Она нашла отражение в дифференциации горно-тундровой, горно-луговой, тундрово-болотной, петрофитной эколого-ценотических групп. Значительным своеобразием видового состава отличается совокупность таксонов, объединенных в аллювиальную ЭЦГ. В то же время состав групп сосудистых растений, характерных для лесных сообществ таежной зоны, а также некоторых типов интразональной растительности (болота, луга, прибрежно-водная растительность), сообществ антропогенно нарушенных местообитаний в районе исследований, северо-западном и центральном регионах европейской части России оказался во многом сходным. В результате исследований установлено, что в различных ландшафтных зонах территории бассейна Печоры в верхнем и среднем течении наибольшую стабильность видового состава сохраняют эколого-ценотические группы, типичные для зональной растительности (таежная лесная, долинная лесная и лугово-лесная). Мало менялся на градиенте горы – равнина и состав болотной ЭЦГ, объединяющей стенобионтные стресс-толерантные виды.

В районе исследований минимальное число эколого-ценотических групп отмечено в сосняках сфагновых и сообществах гелофитов, которые занимают крайние позиции на градиенте увлажнения. Наибольшее разнообразие эколого-ценотических групп характерно для растительного покрова долин водотоков. Это обусловлено большой пестротой экотопических условий речных долин, сложной пространственной организацией растительности, отражающей особенности местообитаний и представляющей собой динамический ряд первичных сукцессионных смен на аллювиальных наносах.

В результате обработки массива геоботанических описаний выполнено дополнение шкал Г. Элленберга, определена принадлежность видов к экологическим группам, выделяемым по отношению к важнейшим факторам среды, выполнена типизация их жизненных стратегий в системе Раменского-Грайма. Эти сведения могут найти применение при проведении региональных флористических исследований.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Александрова В.Д.* Классификация растительности: обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 274 с.

*Алексеева Р.Н.* Болота Припечорья. Л.: Наука, 1988. 135 с.

*Алексеева Р.Н.* Болотные заказники бассейна Средней Печоры. Сыктывкар, 2009. 148 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми; Вып. 4).

*Алехин В.В.* Основные черты в распределении растительности Европейской России. М., 1921. 48 с.

*Алехин В.В.* Основные понятие и основные единицы в фитоценологии // Советская ботаника, 1935. № 5. С. 21-34.

*Алехин В.В., Кудряшов Л.В., Говорухин В.С.* География растений с основами ботаники. М.: Учпедгиз, 1961. 532 с.

*Андреев В.Л.* Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с.

*Аналя-Шидлине Дз.* Об индикаторных биоэкогруппах // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 37-43.

Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.

Атлас почв Республики Коми / под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева, И.В. Забоевой. Сыктывкар: Коми Республиканская типография, 2010. 356 с.

Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М., 1997. 120 с.

Бассейн реки Малый Паток: дикая природа / Под ред. В.И. Пономарева. Сыктывкар, 2007. 216 с.

*Бедошвили Д.О.* Группы сопряженных видов в растительных сообществах альпийских лугов района Казбеги (центральный Кавказ) // Бот. журн., 1985. Т. 70, № 11. С. 1523-1528.

*Баркман Я.* Верность и характерные виды: критическая оценка // Бот. журн., 1991. Т. 76, № 7. С. 936-949.

Биологическое разнообразие уральского Припечорья / Под редакцией В.И. Пономарева и Т.Н. Пыстиной. Сыктывкар, 2009. 264 с.

Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России / О.В.Смирнова, М.В. Бобровский, Л.Г. Ханина и др. // Успехи современной биол., 2006. Т. 126, № 1. С. 27-49.

Биоразнообразие и сукцессионный статус темнохвойных лесов Шежим-Печорского и Большепорожного ботанико-географических районов Печоро-Илычского заповедника / О.В. Смирнова, М.В. Бобровский, Л.Г. Ханина и др. // Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. 15. Сыктывкар: Коми НЦ РАН, 2007. С. 28-47.

Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна реки Кожым (северная часть национального парка «Югыд ва»). Сыктывкар, 2010. 192 с.

*Бобровский М.В.* Разнообразие растительности и почв заповедника «Калужские засеки» и его связь с традиционным природопользованием: Дис. ... канд. биол. наук. Пушино, 2004. 231 с.

*Бобровский М.В., Ханина Л.Г.* Количественная оценка разнообразия растительности на локальном уровне по лесотаксационным данным // Лесоведение, 2004. № 3. С. 28-34.

*Большев Л.Н., Смирнов Н.В.* Таблицы математической статистики. М.: Наука, 1983. 416 с.

*Боровиков В.* STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере: Для профессионалов. 2-е изд. СПб., 2003. 688 с.

*Булохов А.Д.* Фитоценология и флористика: анализ флоры в синтаксономическом пространстве // Журн. общ. биол., 1993. Т. 54, № 2. С. 201-209.

*Булохов А.Д.* Экологическая оценка среды обитания методами фитоиндикации. Брянск, 1996. 104 с.

*Булохов А.Д.* Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

*Булохов А.Д., Соломещ А.И.* Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск, 2003. 359 с.

*Бурцева Е.И., Кононов К.Е., Розенберг Г.С.* Статистический анализ растительности солончаковатых лугов поймы реки Лены // Науч. докл. высшей школы: Биол. науки. 1978. № 6. 132-139 с.

*Варсанофьева В.А.* Геологическое строение территории Печорско-Ильчского государственного заповедника // Тр. Печ.-Ильч. гос. заповедника. М., 1940. Вып. I. С. 5-214.

*Варсанофьева В.А.* Геоморфология // Производительные силы Коми АССР. М., 1953. Т. 1. С. 257-323.

*Василевич В.И.* Сопряженность между видами и структура фитоценоза // Докл. АН СССР, 1961. Т. 139, № 4. С. 1001-1004.

*Василевич В.И.* Континуум в хвойно-мелколиственных лесах Карельского перешейка // Бот. журн., 1967. Т. 52, № 1. С. 45-53.

*Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.

*Василевич В.И.* Выделение ассоциаций с помощью математических методов // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 111-124.

*Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с.

*Василевич В.И.* Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн., 1995. Т. 80, № 6. С. 28-39.

*Василевич В.И.* Современное состояние проблемы классификации растительности // Актуальные проблемы геоботаники: Лекции III Всерос. школы-конф. Петрозаводск, 2007. С. 226-240.

Верификация балловых оценок местообитания по некоторым параметрам среды / Л.Б. Заугольнова, С.С. Быховец, О.Г. Баринов, М.А. Барина // Лесоведение, 1998. № 5. С. 48-58.



Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л.: Наука, 1980. 254 с.

*Викторов С.В.* Использование геоботанического метода при геологических и гидрологических исследованиях. М.: Высшая школа, 1955. 199 с.

*Викторов С.В., Востокова В.А., Вышивкин Д.Д.* Введение в индикационную геоботанику. М., 1962. 277 с.

*Виноградов Б.В.* Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М.: Высшая школа, 1964. 328 с.

Вопросы индикационной геоботаники / Под ред. С.В. Викторова. М., 1960. 125 с.

*Воробьев Д.П.* Типы лесов европейской части СССР. Киев, 1953. 450 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004а. Кн. 1. 479 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004б. Кн. 2. 575 с.

Выявление индикационного значения отдельных видов луговых растений как показателей химизма почвы / Г.С. Сабардина, И.Я. Фатере, З.П. Эглите и др. // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 50-55.

*Гайдышев И.* Анализ и обработка данных: специальный справочник. СПб, 2001. 752 с.

*Галанин А.В.* Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ) // Бот. журн., 1973. Т. 58, № 11. С. 1608-1618.

*Галанин А.В.* Послойный метод корреляционного анализа // Количественные методы анализа растительности. Уфа, 1974. С. 87-89.

*Галанин А.В.* К вопросу межвидовой сопряженности // Экология и биология растений в посевах и естественных фитоценозах Европейского Северо-Востока: Межвуз. сб. науч. тр. Сыктывкар, 1980. С. 115-132.

*Галанин А.В.* Математические методы в ботанике. Методические указания к практическим занятиям. Сыктывкар, 1981. Ч. 1. 42 с.

*Головач П.А.* Введение в теорию графов: Методические указания. Сыктывкар: Изд-во СГУ, 1993. Ч.1. 39 с.

*Голуб В.Б.* Опыт использования градиентного анализа при обработке результатов эколого-ботанического профилирования // Бот. журн., 1983. Т. 68, № 2. С. 257-261.

*Горчаковский П.Л.* Флора и растительность высокогорий Урала // Тр. ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1966. 272 с.

Девственные леса Республики Коми. Памятник Всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО / Под ред. А.И. Таскаева. М., 2005. 352 с.

*Дёгтева С.В.* Мелколиственные леса среднего течения р. Илыч // Тр. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 1992. № 126. С. 21-33.

*Дёгтева С.В.* Лиственные леса подзон южной и средней тайги Республики Коми: Дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2002. Т. 1. 473 с.

*Дёгтева С.В.* Параметры экологического пространства и флористическое разнообразие лесных формаций Европейского северо-востока России // Экология, 2005. № 5. С. 180-185.

*Дёгтева С.В.* Растительный покров особо охраняемых ландшафтов в бассейне среднего течения реки Илыч. // Тр. Печ.-Илыч. гос. заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 47-54.

*Дёгтева С.В.* Сообщества травянистых растений Печоро-Илычского заповедника // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. Всерос. конф. Петрозаводск, 2008. С. 77-80.

*Дёгтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П.* Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 269 с.

*Дёгтева С.В., Дубровский Ю.А.* Динамика растительного покрова при восстановительных сукцессиях на гарях темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. 16. С. 35-41.

*Дёгтева С.В., Дубровский Ю.А.* Ценоотическое и флористическое разнообразие берёзовых криволесий и редколесий северной части Печоро-Илычского заповедника // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. III Всерос. науч. конф. Пушино, 2008. С. 164-136.

*Дёгтева С.В., Дубровский Ю.А., Шубина Т.П.* Ценоотическое и флористическое разнообразие берёзовых криволесий и редколесий северной части Печоро-Илычского заповедника // Бот. журн., 2009. Т. 94, № 7. С. 117-136.

*Дёгтева С.В., Лаптева Е.М., Колесникова А.А., Новаковский А.Б.* Анализ первичных сукцессий в пойменных ландшафтах Печоро-Илычского заповедника на примере острова Пуштади // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. 16. С. 42-49.

*Дидух Я.П., Плюта П.Г.* Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал терморегима и эдафических) // Экология, 1994. № 2. С. 34-43.

*Дидух Я.А., Емишанов Д.Г., Школьников Ю.А.* Использование фитоиндикационных оценок при изучении структуры лесных экосистем // Экология, 1997. № 5. С. 353-360.

*Дидух Я.П., Плюта П.Г., Какуцкий Г.Н.* Опыт фитоиндикации экологических режимов экотопов долины р. Ворсклы // Бот. журн., 1991. Т. 76, № 5. С. 699-709.

*Дмитриева С.И., Савченко И.В.* Опыт применения экологических шкал для сравнения условий произрастания растений // Науч. докл. высшей школы: Биол. науки. 1975. № 10. С. 70-74.

*Дубровский Ю.А.* Лесная растительность бассейна р. Илыч в верхнем и среднем течении (в границах Печоро-Илычского заповедника): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 19 с.

*Дэйвисон М.* Многомерное шкалирование: методы наглядного представления данных. М., 1988. 348 с.

*Забоева И.В.* Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 344 с.

*Зверева О.С.* Гидрологическое описание территории // Производительные силы Коми АССР. М., 1955. Т. 2. С. 22-62.

*Зозулин Г.М.* Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центральном-черноземном госзаповеднике // Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника. Курск, 1955. Вып. 3. С. 102-234.

*Зозулин Г.М.* Исторические свиты растительности // Бот. журн., 1970. Т. 55, № 1. С. 23-33.

*Зозулин Г.М.* Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн., 1973. Т. 58, № 8. С. 1081-1092.

*Игошина К.Н.* Растительность субальп среднего Урала // Тр. Бот. Ин-та им. В.Л. Комарова. Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1952. С. 298-354.

*Игошина К.Н.* Растительность Урала // Растительность СССР и зарубежных стран. М.: Наука, 1964. С. 83-230.

*Ильинская С.А., Матвеева А.А.* Леса заказника // Биогеоценологические основы создания природных заказников (На примере заказника «Верхняя Москва-река»). М.: Наука, 1980. С. 64-93.

Ильчуков С.В. Ландшафты Республики Коми. Екатеринбург, 2010. 200 с.

Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ / Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина, А.С. Комаров и др. Пущино, 1995. 50 с.

*Ипатов В.С.* О применении экологических таблиц для оценки типов леса // Вест. ЛГУ. Сер. Биол. 1964. №21. С. 150-152.

*Ипатов В.С., Тархова Т.Н.* Исследования разногодичной изменчивости растительного покрова в таежном лесу // Бот. журн., 1969. Т. 54, № 12. С. 1939-1951.

*Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И.* Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов // Экология, 1974. № 1. С. 13-23.

*Ипатов В.С.* Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.

*Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* Ботанико-географическое районирование // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10-20.

*Ишбирдин А.Р., Абрамова Л.М.* Опыт классификации синантропной флоры с использованием синтаксономии Браун-Бланке // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1990. Т. 95, вып. 3. С. 69-74.

*Казанская Н.С., Утехин В.Д.* Опыт применения экологических шкал Л.Г. Раменского при количественном изучении динамики растительности // Бот. журн., 1971. Т. 56, № 8. С. 1135-1140.

*Карпенко А.С.* Сосновые леса // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 117-119.

*Клеопов Ю.Д.* Основные черты развития широколиственных лесов Европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183-256.

*Комарова Т.А. Прохоренко Н.Б.* Региональные экологические шкалы и использование их при классификации лесов полуострова Муравьев-Амурский // Бот. журн., 2001. Т. 86, № 7. С. 101-114.

*Коробейникова В.П.* Воздействие антропогенных факторов на лесные луга Ильменского заповедника // Изв. Челяб. НЦ РАН, 2002. № 2. С. 79-84

*Королюк А.Ю., Намзалов Б.Б.* Эколого-ценотические элементы степной флоры гор Южной Сибири // Сиб. экол. журн., 1999. № 5. С. 495-500.

*Королюк А.Ю.* Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // Актуальные проблемы геоботаники: Лекции III Всерос. школы-конф. Петрозаводск, 2007. С. 176-197.

*Корчагин А.А.* Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печ.-Илыч. гос. заповедника. М., 1940. Вып. II. 415 с.

*Корчагин А.А.* Еловые леса Западного Притеманья в бассейне р. Мезенской Пижмы (их строение и возобновление) // Ученые записки Ленинградского ун-та. Сер. геогр. наук. 1956. Т. 213, вып. 11. С. 111-239.

*Корчагин А.А.* Некоторые вопросы использования растительного покрова как индикатора среды // Бот. журн., 1968. Т. 53, № 2. С. 203-213.

*Корчагин А.А.* Использование растительных сообществ как индикаторов среды // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 7-15.

*Краскэл Дж.Б.* Многомерное шкалирование и другие методы поиска структуры // Статистические методы для ЭВМ. М.: Наука, 1986. С. 301-347.

*Кузнецов О.Л.* Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Тр. Карельского НЦ РАН. Петрозаводск, 2005. Вып. 8. С. 15-46.

*Кузнецов О.Л.* Основные методы классификации растительности // Актуальные проблемы геоботаники: Лекции III Всерос. школы-конф. Петрозаводск, 2007. С. 241-269.

*Курченко Е.И.* О сопряженности влагалищного лисохвоста и типчака в разных экологических условиях Восточного Крыма // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М.: Наука, 1972. С. 106-120.

*Лавренко Е.М.* Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1940. Т. 2. С. 1-207.

*Лавренко А.Н., Улле З.Г., Сердитов Н.П.* Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 255 с.

*Лащенкова А.Н.* Сосновые леса. // Производительные силы Коми АССР. М.;, 1954. С. 126-156.

*Лебедева Н.В., Кривоуцкий Д.А.* Биологическое разнообразие и методы его оценки. М., 2002. 432 с.

*Леса Республики Коми / Под. Ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева.* М., 1999. 332 с.

*Липский В.* Комбинаторика для программистов. М.: Мир, 1988. 213 с.

*Мандель И.Д.* Кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1988. 176 с.

*Мартыненко В.А., Груздев Б.И.* Сосудистые растения Республики Коми. Сыктывкар, 2008. 136 с.

*Мартыненко В.А., Дёгтева С.В.* Конспект флоры национального парка «Югыд-Ва» (Республика Коми). Екатеринбург, 2003. 108 с.

*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.

*Маслов А.А.* Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с.

*Маслов А.А.* Динамика фитоцено-экологических групп видов и типов леса в ходе природных сукцессий заповедных лесов центра русской равнины // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1998. Т. 103, вып. 2. С. 69-74.

*Матвеева Е.П.* Фитоиндикаторы общего комплекса условий существования, частных особенностей среды обитания и отдельных почвенных горизонтов // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 31-34.

*Матвеева Н.В.* Зональность в растительном покрове Арктики. СПб, 1998. 220 с.

Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 246 с.

Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 302 с.

*Миркин Б.М., Денисова А.В.* Случай неправильного использования формулы Бравэ и Пирсона для расчета межвидовой сопряженности // Бот. журн., 1970. Т. 55, № 1. С. 146-147.

*Миркин Б.М., Денисова А.В., Гаврилова В.В.* Возможности экологической, фитоценологической и биологической интерпретации межвидовых сопряженностей // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1970. Т. 74, вып. 2. С. 87-97.

*Миркин Б.М.* Блок методы выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 141-181.

*Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. С. 212.

*Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.

*Миркин Б.М.* О растительном континууме // Журн. общ. биол., 1990. Т. 51, № 2. С. 316-326.

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности. М., 2001. 263 с.

*Мартин Ю.Л.* О сопряженности между видами в лишайниковых синузиях // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М.: Наука, 1972. С. 96-106.

*Непомилуева Н.И.* Кедр сибирский (*Pinus sibirica Du Tour*) на Северо-Востоке европейской части СССР. Л., 1974. 184 с.

*Непомилуева Н.И.* Темнохвойные леса предгорной ландшафтной зоны в бассейне среднего течения Илыча // Тр. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 1992. № 126. С. 5-20.

*Непомилуева Н.И., Лащенкова А.Н.* Охрана флоры и растительности природного парка Коми АССР // Растительный мир охраняемых территорий. Рига, 1978. С. 43-47.

*Нешатаев Ю.Н.* Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 181-205.

*Нешатаев Ю.Н.* Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 192 с.

*Ниценко А.А. [Рец.]: Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. Гос. изд. с.-х. литер., М., 1956, 1-470 с. // Бот. журн., 1957. Т. 42, №7. С. 1110-1114.



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

*Ниценко А.А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн., 1969б. Т. 54, № 7. С. 1002-1013.

*Новаковский А.Б.* Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS». Сыктывкар, 2004. 31 с. (Сер. Автоматизация науч. исследований / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 27).

*Новаковский А.Б.* Обзор современных программных средств, используемых для анализа геоботанических данных // Журн. растительность России, 2006. № 9. С. 86-96.

*Новаковский А.Б., Дёгтева С.В.* Эколого-ценотические группы видов в фитоценозах ландшафтов Северного и Приполярного Урала и Приуралья // Журн. теоретическая и прикладная экология, 2008. № 1. С. 32-37.

О способах оценки экологических условий местообитаний по шкалам Л.Г. Раменского / В.Б. Голуб, Ю.П. Добрачев, Н.Ф. Пастушенко и др. // Науч. докл. высшей школы: Биол. науки. 1978. № 7. 131-136 с.

Опыт применения комбинированного метода выделения лесотипологических единиц в северной части Карельского перешейка / В.Н. Федорчук, С.А. Дыренков, О.Г. Чертов и др. // Экология, 1974. № 5. С. 49-56.

*Оре О.* Графы и их применение. М., 2002. 168 с.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольной. М.: Научный мир, 2000. 185 с.

*Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

*Пешкова Н.В., Андреяшкина Н.И.* Анализ межвидовых сопряженностей в лиственных лесах и редколесьях Полярного Урала // Бот. журн., 2007. Т. 92, № 2. С. 275-284.

Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. III. 530 с.

Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина и др. // Сохранение и восстановление биоразнообразия. М., 2002. С. 145-194.

Почвы СССР / Т.В. Афанасьева, В.И. Василенко, Т.В. Терешина и др. М., 1979. 380 с.

*Прижуков Ф.Б.* Опыт оценки растительности поймы р. Луги по экологическим таблицам Л.Г. Раменского // Бот. журн., 1962. Т. 47, № 1. С. 92-95.

Природный парк Коми АССР. Сыктывкар, 1977. 177 с.

Производительные силы Коми АССР. М., Т. III. Часть I. Растительный мир. 376 с.

*Прокопьев Е.П.* Опыт экологической классификации растительности поймы Иртыша // Бот. журн., 1980. Т. 65, № 6. С. 795-802.

*Прокопьев Е.П.* Использование метода стандартных экологических шкал в ландшафтной экологии. Методические указания. Томск, 1993. 28 с.

*Пузаченко Ю.Г.* Математические методы в экологических и географических исследованиях. М., 2004. 416 с.

*Работнов Т.А.* Актуальные вопросы экологии растений // Итоги науки и техники. Сер. бот. 1979б. Т. 3. С. 5-70.

*Работнов Т.А.* К методике составления экологических шкал // Бот. журн., 1958. Т. 43, № 4. С. 518-527.

*Работнов Т.А.* Луговедение. М.: МГУ, 1984. 319 с.

*Работнов Т.А.* Некоторые подходы к анализу данных многолетних наблюдений на постоянных квадратах в луговых фитоценозах // Количественные методы анализа растительности. Рига, 1971. С. 230-234.

*Работнов Т.А.* О применении экологических шкал для индикации эдафических условий произрастания растений // Журн. общ. биол., 1979а. Т. 40, № 1. С. 35-42.

(*Работнов Т.А.*) *Robotnov T.A. [Рец.]: Heintz Ellenberg. Vegetation mitteleuropas mit den Alpen. 1963. Ernst Klapp. Grünlandvegetation und Standort nach Bei-*

spielen aus West-, Mittel- und Süddeutschland. 1965 // Бот. журн., 1967. Т. 52, № 1. С. 123-128.

*Раменский Л.Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. (На основании геоботанических исследований в Воронежской губ.) // Вестн. опытно-дел. 1924. С. 37-73.

*Раменский Л.Г.* К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами // Тр. совещания геоботаников-луговедов, созванного Гос. Луговым институтом. Л., 1928. С. 11-36.

*Раменский Л.Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника, 1935. № 4. С. 25-42.

*Раменский Л.Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 335 с.

*Ребристая О.В., Шмидт В.М.* Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции // Бот. журн., 1972. Т. 57, № 11. С. 1353-1363.

Роль высотного градиента в формировании разнообразия основных компонентов охраняемых экосистем Северного Урала / Ю.А. Дубровский, А.А. Дымов, Е.В. Жангуров, В.А.Канев, Т.Н. Пыстина, С.В. Дёгтева // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Матер. VII Всерос. научно-практич. конф. Киров, 2009. Вып.7, ч.2. С. 197-201.

*Сабуров Д.Н.* Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.

*Сабуров Д.Н.* Опыт классификации луговой растительности центральной России по экологическим группам видов // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1984. Т. 89, вып. 1. С. 72-82.

*Самбук В.Ф.* Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Тр. бот. музея АН СССР. Л., 1930. С. 49-145.

*Самбук В.Ф.* Основные типы лугов в пойме Печоры // Тр. бот. музея АН СССР, 1931. Вып. 23. С. 23-145.

*Самбук С.Г.* Материалы по классификации пойменных лугов бассейна верхней Печоры // Бот. журн., 1979. Т. 64, № 6. С. 843-853.

*Самойлов Ю.И.* Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Бот. журн., 1973. Т. 58, № 5. С. 646-655.

*Самойлов Ю.И.* Экологические шкалы Л.Г. Раменского и аспекты их применения // Бот. журн., 1986. Т. 71, № 2. С. 137-147.

*Свами М., Тхуласираман К.* Графы, сети и алгоритмы. М.: Мир, 1984. 454 с.

*Селедец В.П.* Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2000. 248 с.

*Селедец В.П., Пробатова Н.С.* Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего востока России) // Комаровские чтения. Владивосток, 2003. Вып. XLIX. С. 172-212.

*Семкин Б.И.* Количественные показатели для оценки односторонних флоритических связей, предложенные Б.А. Юрцевым // Бот. журн., 2007. Т. 92, № 4. С. 570-583.

*Смирнов В.Э.* Экспертно-статистический подход к выделению эколого-ценотических групп видов сосудистых растений: Дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2007. 110 с.

*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. Сер. Биол. 2006. Т. 111, № 2. С. 36-47.

*Сукачев В.Н.* Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). Л.; М., 1928. 232 с.

*Сукачев В.Н., Зонн С.В., Мотовилов Г.П.* Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. 115 с.

*Таскаев А.И., Дёгтева С.В.* Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми: история формирования и перспективы развития // Урал: наука, экология. Екатеринбург, 1999. С. 78-98.

Теоретико-графовые методы в биогеографических исследованиях / Отв. ред. Б.И. Семкин, В.В. Суханов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. 135 с.

*Терентьев П.В.* Метод корреляционных плеяд // Вест. ЛГУ, 1959. № 9. С. 137-141.

*Терентьев П.В.* Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // Применение математических методов в биологии: Сб. науч. тр. Л., 1960. Т. I. С. 27-36.

*Терехина А.Ю.* Анализ данных методами многомерного шкалирования. М.: Наука, 1986. 168 с.

*Ту Дж., Гонсалес Р.* Принципы распознавания образов. М., 1978. 416 с.

*Уиллиамс У.Т., Ланс Дж.Н.* Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ / Под ред. К. Энслейна, Э. Рэлстона, Г.С. Уилфа. М.: Наука, 1986. С. 269-301.

*Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 325 с.

Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы / Ким Дж.О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. / Под ред. И.С. Енюкова. М., 1989. С. 5-77.

*Федорчук В.Н.* Классификация еловых и лиственно-еловых лесов южной части тихвинской гряды // Исследования по организации лесного хозяйства в лесах Северо-запада РСФСР: Сб. науч. тр. Л., 1974. Вып. 20. С. 49-70.

*Федорчук В.Н.* Совместное использование методов Браун-Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Бот. журн., 1976. Т. 61, № 6. С. 859-868.

*Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л.* Лесные экосистемы северо-западных районов России. Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб.: СПбНИИЛХ, 2005. 382 с.

*Филенко Р.А.* Гидрологическое районирование Севера европейской части СССР. Л., 1974. 223 с.

Флора и растительность Печоро-Ильчского биосферного заповедника / С.В. Дёгтева, Г.В. Железнова, Д.И. Кудрявцева и др. Екатеринбург, 1997. 385 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 274 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976а. Т. 2. 316 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976б. Т. 3. 293 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1977. Т. 4. 311 с.

Флора сосудистых растений и мхов, биота лишайников и аффилофороидных грибов еловых лесов Республики Коми / С.В. Дёгтева, Г.В. Железнова, Д.А. Косолапов и др. Сыктывкар, 2007. 44 с. (Сер. Науч. докл. / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 495).

*Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В.* Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника «Калужские засеки») // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2002. Т. 107, № 1. С. 40-48.

*Хантимер И.С.* Луга поймы р. Печоры // Луга Коми АССР. М.; Л., 1959. С. 173- 265.

*Цаценкин И.А.* Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии Алтая и Урала. Душанбе, 1967. 226 с.

*Цаценкин И.А.* Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. М., 1970. 250 с.

*Ципилева Т.А.* Методы автоматической классификации в сжатии экологической информации // Алгоритмическое и информационное обеспечение систем экоинформации. Томск: СО АН СССР, 1989. С. 23-61.

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

*Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

*Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти, 2003. 463 с.

*Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 287 с.

*Шмидт В.М.* О коэффициентах корреляции, используемых для сравнения систематической структуры флор // Вест. ЛГУ, 1981. № 3. С. 57-67.

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

Экологическая оценка флоры и растительности центральной Якутии / А.Ю. Королюк, Е.И. Троева, М.М. Черосов и др. Якутск, 2005. 108 с.

*Юдин Ю.П.* Растительность // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954а. С. 16-41.

*Юдин Ю.П.* Тундры: горные // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954б. С. 277-322.

*Юдин Ю.П.* Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М., 1963. Вып. 4. С. 493-587.

*Юрцев Б.А.* Комаровские чтения. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения М.; Л.: Наука, 1966. Вып. XIX. 94 с.

*Юрцев Б.А., Петровский В.В.* Об индикационном значении флористических комплексов на Северо-востоке СССР // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 15-31.

*Batagelj V.* Generalized Ward and Related Clustering Problems // Classification and Related Methods of Data Analysis. North-Holland; Amsterdam, 1988. P. 67-74.

*Becking R.W.* The Zürich-Montpellier School of Phytosociology // The botanical review, 1957. Vol. XXIII, № 7. P. 412-488.

*Bray J.R., Curtis J.T.* An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin // Ecological Monographs, 1957. Vol. 27. P. 325-349.

- Chytrý M., Tichý L., Holt J. et al.* Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // *J. Veg. Sci.* 2002. Vol. 13. P. 79-90.
- Clarke K.R.* Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // *Austral. J. Ecol.*, 1993. Vol. 18. P. 117-143.
- Cole C.* The measurement of interspecific association // *Ecology*, 1949. Vol. 30, № 4. P. 411-424.
- Cornwell W.K., Grubb P.J.* Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability // *OIKOS*. 2003. Vol. 100, № 3. P. 417-428.
- 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.
- Ellenberg H.* Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Göttingen: Goltze, 1974. 97 pp.
- Fager E.W.* Determination and analysis of recurrent groups // *Ecology*, 1957. Vol. 38, № 4. P. 586-595.
- Gleason H.A.* The individualistic Concept of the Plant Association // *Bulletin of the Torrey Botanical Club.*, 1926. Vol. 53. P. 7-26.
- Goodall D.W.* Objective method for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation // *Aust. J. Bot.*, 1953a. Vol. 1. P. 39-63.
- Goodall D.W.* Objective method for the classification of vegetation. II. Fidelity and indicator value // *Aust. J. Bot.*, 1953b. Vol. 1. P. 434-456.
- Goodall D.W.* Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis // *Aust. J. Bot.*, 1954. Vol. 2. P. 304-324.
- Grime, J.P.* Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties, 2<sup>nd</sup> ed. Chichester, Wiley publ., 2001. 416 pp.
- Hennekens S.M.* TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. Lancaster, 1996. 59 pp.
- Hennekens S.M., Schaminee J.H.J.* TURBOVEG, a comprehensive database management system for vegetation data // *J. Veg. Sci.*, 2001. № 12. P. 589-591.



*Hopkins B.* Pattern in the plant community // *J. Ecol.*, 1957. Vol. 45, № 2. P. 451-463.

*Koci M., Chytrý M., Tichý L.* Formalized reproduction of an expert-based phytosociological classification: A case study of subalpine tall-forb vegetation // *J. Veg. Sci.* 2003. Vol. 14. P. 601-610.

*Jeglum J.K.* Plant indicator of pH and water level in peatland at Candle Lake, Saskatchewan // *Can. J. Bot.*, 1971. Vol. 49. P. 1661-1667

*Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R.* Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen, 1987. 299 pp.

*Kenkel N.C.* Trends and interrelationship in boreal wetland vegetation // *Can. J. Bot.*, 1987. Vol. 65. P. 12-22.

*Kershaw K.A., Looney J.H.* Quantitative and dynamic plant ecology. London, 1985. 282 pp.

*Klapp E.* Grünlandvegetation und Standort nach Beispielen aus West-, Mittel- und Süddeutschland. Berlin; Hamburg, 1965. P. 1-384.

*Kruskal J.B.* Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a non-metric hypothesis // *Psychometrika*, 1964a. Vol. 29. P. 1-27.

*Kruskal J.B.* Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method // *Psychometrika*, 1964b. Vol. 29. P. 115-129.

*Lawesson J.E., Fosaa A.M., Olsen E.* Calibration of Ellenberg indicator values for the Faroe Islands // *Applied Vegetation Science*, 2003. № 6. P. 53-62.

*Legendre L., Legendre P.* Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier Science BV, 1983. 419 pp.

*McCune B., Grace J.B., Urban D.L.* Analysis of ecological communities. Oregon, 2002. 285 pp.

*Minchin P.R.* An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination // *Vegetatio*, 1987. Vol. 67. P. 1167-1179.

*Mueller-Dombois D., Ellenberg H.* Aims and methods of vegetation ecology. New York: John Wiley and Sons, 1974. 547 pp.

*Nicholson R.A., Marcotte M.G.* Vegetation of the Willa Cather Memorial Prairie // Journal of Range Management, 1979. Vol. 32 (2). P. 104-108.

Possible interactions between environmental factors in determining species optima / *R.J. Pakeman, C.L. Reid, J.J. Lennon et al.* // Journal of Veg. Science, 2008. Vol. 19. P. 201-208.

*Persson S.* Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams // J. Ecol., 1981. Vol. 69. P. 71-84.

*Pielou E.C.* The interpretation of ecological data. A primer on classification and ordination. Wiley; N.Y., 1984. 263 pp.

*Prentice I.C.* Non-metric ordination methods in ecology // Journal of Ecology, 1977. Vol. 65. P. 85-94.

*Ragan M.C* Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept // Ecologia, 1997. Vol. 112. P. 143-149.

*Schaffers A.P., Sykora K.V.* Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements // Journal of Vegetation Science, 2000. № 11. P. 225-244.

*Schwabea A., Kratochwilb A., Pignatti S.* Plant indicator values of a high-phytiversity country (Italy) and their evidence, exemplified for model areas with climatic gradients in the southern inner Alps // Flora, 2007. Vol. 202. P. 339-349.

*Shepard R.N.* The analysis of proximities: multidimensional scaling with an unknown distance function // Psychometrika, 1962. Vol. 27. P. 219-246.

*Smart S.M., Scott W.A.* Bias in Ellenberg indicator values problems with detection of the effect of vegetation type // Journal of Vegetation Science, 2004. № 15. P. 843-846.

*Ter Braak C.J.F.* Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods // Ecoscience, 1994. Vol. 1. P. 127-140.

*Ter Braak C.J.F.* Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // Ecology, 1986. Vol. 67. P. 1167-1179.

- Tichy L., Chytrý M.* Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size // *J. Veg. Sci.* 2006. Vol. 17. P. 809-818.
- Van der Maarel E.* Relations between sociological-ecological species groups and Ellenberg indicator values // *Phytocoenologia*, 1993. Vol. 23. P. 343-362.
- Wali M.K., Krajina V.J.* Vegetation-environment relationships of some sub-boreal spruce zone ecosystems in British Columbia // *Vegetatio*, 1973. Vol. 26, № 4-6 P. 237-381.
- Wamelink G.W.W., Dobben H.F., Berendse F.* Apparently we do need phytosociological classes to calibrate Ellenberg indicator values // *Journal of Vegetation Science*, 2003. Vol. 14. P. 619-620.
- Wamelink G.W.W., Goedhart P.W., Dobben H.F.* Measurement errors and regression to the mean cannot explain bias in average Ellenberg indicator values // *Journal of Vegetation Science*, 2004. Vol. 15. P. 847-851.
- Wamelink G.W.W., Joosten V., Dobben H.F. et al.* Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements // *J. Veg. Sci.*, 2002. Vol. 13. P. 269-278.
- Ward J.H.* Hierarchical grouping to optimize an objective function // *Journal of the American statistical association*, 1963. Vol. 58, № 301. P. 236-244.
- Whittaker R.H.* Vegetation of the Great Smoky Mountains // *Ecol. Monogr.*, 1956. Vol. 26, № 1. P. 1-80.
- Wilson J.B. & Roxburgh S.H.* A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds // *Oikos*, 1994. Vol. 69. P. 267-276.

Экологические параметры и жизненные стратегии сосудистых растений  
верхнего и среднего течения р. Печора

Список видов	Увлажнение		Трофность		Кислотность		Освещенность		Жизненная стратегия	Количество описаний в которых встретился вид
	Балл	Экологическая группа	Балл	Экологическая группа	Балл	Экологическая группа	Балл	Экологическая группа		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11

I. Горно-тундровая ЭЦГ

<i>Acomastylis glacialis</i>	5.7*	МФ	2.8*	меОЛ	6.8*	НТ	8*	прСВ	S	7
<i>Anemonastrum biarmiense</i>	6.1*	МФ	3.1*	меОЛ	3.6*	СА	6.3*	ПТ	CS	230
<i>Antennaria dioica</i>	4	МФ	2	меОЛ	3	ПА	8	прСВ	S	52
<i>Arctous alpina</i>	5.7*	МФ	2*	меОЛ	3.1*	ПА	7.1*	прСВ	CS	29
<i>Armeria scabra</i>	5.7**	МФ	2.8**	меОЛ	7**	НТ	8.3**	прСВ	S	4
<i>Artemisia norvegica</i>	4.6**	МФ	1.7**	меОЛ	2.9**	ПА	7**	прСВ	S	2
<i>Athyrium distentifolium</i>	6	МФ	7	меЭУ	6	СА	5	ПТ	CS	73
<i>Betula tortuosa</i>	6.5*	меГИ	3.1*	меОЛ	3.2*	ПА	6.2*	ПТ	CS	190
<i>Bistorta major</i>	6.6*	меГИ	3.1*	меОЛ	3.5*	СА	6.4*	ПТ	CS	441
<i>Calamagrostis lapponica</i>	7*	меГИ	2.9*	меОЛ	4.1*	СА	7.1*	прСВ	S	21
<i>Carex arctisibirica</i>	6.1*	МФ	2.2*	меОЛ	2.8*	ПА	6.9*	прСВ	CS	69
<i>Carex brunnescens</i>	9	ГИ	1	ОЛ	3	ПА	9	СВ	CRS	239
<i>Carex rupestris</i>	4	МФ	2	меОЛ	6	СА	9	СВ	S	1
<i>Carex sabynensis</i>	6.3**	МФ	3.4**	меОЛ	4.7**	СА	6.1**	ПТ	S	3
<i>Carex vaginata</i>	9	ГИ	2	меОЛ	3*	ПА	8	прСВ	CS	82
<i>Castilleja arctica</i>	5.7**	МФ	2.7**	меОЛ	3.7**	СА	7.2**	прСВ	S	1
<i>Diapensia lapponica</i>	6**	МФ	2.9**	меОЛ	2.9**	ПА	6.7**	прСВ	S	1

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	5.8*	МФ	2.5*	меОЛ	2.8*	ПА	6.7*	прСВ	S	63
<i>Draba sibirica</i>	5.2**	МФ	3.6**	МТ	4.9**	СА	7.3**	прСВ	S	1
<i>Dryas octopetala</i>	4	МФ	4	МТ	8	НТ	9	СВ	CS	3
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	6	МФ	2	меОЛ	4	СА	8	прСВ	CRS	299
<i>Eritrichium villosum</i>	5.2**	МФ	3.1**	меОЛ	5.1**	СА	7.6**	прСВ	S	2
<i>Festuca ovina</i>	4	МФ	2	меОЛ	3	ПА	7	прСВ	CS	215
<i>Gastrolychnis apetala</i>	5.8*	МФ	2.7*	меОЛ	6.4*	СА	8*	прСВ	S	7
<i>Harrimanella hypnoides</i>	5.3*	МФ	2.5*	меОЛ	4.2*	СА	7.5*	прСВ	S	7
<i>Hedysarum arcticum</i>	5.6**	МФ	2.9**	меОЛ	4.8**	СА	6.5**	прСВ	S	4
<i>Hieracium alpinum</i>	5	МФ	1	ОЛ	1	ГА	8	прСВ	S	95
<i>Hieracium vulgatum</i>	6.2*	МФ	3.3*	меОЛ	3.7*	СА	6*	ПТ	S	83
<i>Hierochloe alpina</i>	6*	МФ	2.7*	меОЛ	4.5*	СА	7.7*	прСВ	S	9
<i>Hierochloe arctica</i>	5.6**	МФ	2.1**	меОЛ	4.1**	СА	7.6**	прСВ	S	3
<i>Huperzia selago</i>	6	МФ	5	МТ	3	ПА	4	ПТ	S	17
<i>Juncus trifidus</i>	4	МФ	2	меОЛ	4	СА	8	прСВ	S	89
<i>Juniperus sibirica</i>	6*	МФ	2.7*	меОЛ	3.1*	ПА	6.5*	прСВ	CS	173
<i>Lagotis minor</i>	5.8*	МФ	3*	меОЛ	5.2*	СА	7.7*	прСВ	S	17
<i>Larix sibirica</i>	5.9*	МФ	2.8*	меОЛ	3*	ПА	5.9*	ПТ	CS	79
<i>Ledum decumbens</i>	6.9*	меГИ	1.9*	меОЛ	2.6*	ПА	7.9*	прСВ	CS	17
<i>Lloydia serotina</i>	5	МФ	1	ОЛ	5	СА	9	СВ	S	9
<i>Loiseleuria procumbens</i>	5	МФ	1	ОЛ	3	ПА	9	СВ	S	15
<i>Luzula confusa</i>	5.6*	МФ	3.3*	меОЛ	6.2*	СА	8*	прСВ	S	6
<i>Luzula frigida</i>	6.7*	меГИ	3*	меОЛ	3.5*	СА	6.6*	прСВ	S	133
<i>Luzula parviflora</i>	6.6**	меГИ	3**	меОЛ	3.5**	СА	6.6**	прСВ	S	5
<i>Luzula wahlenbergii</i>	6.8**	меГИ	1.8**	меОЛ	2.5**	ПА	7.3**	прСВ	S	2
<i>Lycopodium lagopus</i>	6.1**	МФ	2.3**	меОЛ	2.9**	ПА	6.9**	прСВ	S	5
<i>Myosotis asiatica</i>	5.9**	МФ	2.2**	меОЛ	4.2**	СА	6.7**	прСВ	S	2
<i>Nardus stricta</i>	7*	меГИ	2	меОЛ	2	ПА	8	прСВ	CRS	41

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Omalotheca supina</i>	6.5**	меГИ	3.3**	меОЛ	3.2**	ПА	6.7**	прСВ	S	5
<i>Pedicularis oederi</i>	5	МФ	2	меОЛ	9	АЛ	9	СВ	S	3
<i>Phlojodicarpus villosus</i>	5.4**	МФ	2.4**	меОЛ	4.1**	СА	6.7**	прСВ	S	2
<i>Phyllodoce caerulea</i>	6.1*	МФ	2.6*	меОЛ	4.1*	СА	7.4*	прСВ	CS	16
<i>Pinguicula villosa</i>	7.2**	меГИ	2.9**	меОЛ	4.8**	СА	8.1**	прСВ	S	2
<i>Potentilla crantzii</i>	5	МФ	2	меОЛ	8	НТ	9	СВ	S	5
<i>Pyrola grandiflora</i>	6.3**	МФ	2.8**	меОЛ	3.5**	СА	6.8**	прСВ	S	4
<i>Rhodiola quadrifida</i>	5.4**	МФ	3.9**	МТ	6.1**	СА	8**	прСВ	S	4
<i>Salix lanata</i>	6.8*	меГИ	3.7*	МТ	4.4*	СА	6.4*	ПТ	CS	51
<i>Salix nummularia</i>	5.4**	МФ	1.9**	меОЛ	2.8**	ПА	6.9**	прСВ	S	3
<i>Salix polaris</i>	6*	МФ	2.3*	меОЛ	4.5*	СА	7.7*	прСВ	S	5
<i>Salix reticulata</i>	6	МФ	3	меОЛ	9	АЛ	8	прСВ	S	2
<i>Silene acaulis</i>	4	МФ	1	ОЛ	8	НТ	9	СВ	S	20
<i>Silene paucifolia</i>	5.7**	МФ	2.7**	меОЛ	3.7**	СА	7.2**	прСВ	S	1
<i>Tephroseris atropurpurea</i>	4.8**	МФ	4**	МТ	6.5**	НТ	8**	прСВ	S	1
<i>Tephroseris heterophylla</i>	5.2**	МФ	3**	меОЛ	7.4**	НТ	8.3**	прСВ	S	3
<i>Tephroseris tundricola</i>	5.2**	МФ	3.1**	меОЛ	5.1**	СА	7.6**	прСВ	S	2
<i>Thalictrum alpinum</i>	5.7*	МФ	2.6*	меОЛ	5.4*	СА	7.9*	прСВ	S	7
<i>Valeriana capitata</i>	5.9**	МФ	2.7**	меОЛ	4.2**	СА	6.5**	прСВ	S	7

II. Горно-луговая ЭЦГ

<i>Allium schoenoprasum</i>	7*	меГИ	2	меОЛ	7	НТ	7	прСВ	CRS	45
<i>Alopecurus alpinus</i>	6.5*	меГИ	4.2*	МТ	4.5*	СА	6.3*	ПТ	CS	24
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	6	МФ	2	меОЛ	2	ПА	7	прСВ	CS	153
<i>Carex caucasica</i>	6.3**	МФ	4.8**	МТ	6.8**	НТ	6.3**	ПТ	S	1
<i>Cerastium arvense</i>	4	МФ	4	МТ	6	СА	8	прСВ	S	5
<i>Coeloglossum viride</i>	4	МФ	2	меОЛ	4	СА	8	прСВ	S	21
<i>Deschampsia glauca</i>	6.9*	меГИ	3.2*	меОЛ	3.6*	СА	6.6*	прСВ	S	41
<i>Dianthus superbus</i>	5	МФ	4	МТ	7	НТ	8	прСВ	S	65

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Euphrasia frigida</i>	5	МФ	2	меОЛ	3	ПА	7	прСВ	S	13
<i>Hieracium hypoglaucum</i>	6.1*	МФ	3.7*	МТ	4.3*	СА	5.9*	ПТ	S	25
<i>Lagotis uralensis</i>	6.3*	МФ	3.1*	меОЛ	3.6*	СА	6.6*	прСВ	S	49
<i>Omalotheca norvegica</i>	6.4*	МФ	3.7*	МТ	3.9*	СА	6.2*	ПТ	S	80
<i>Pachypleurum alpinum</i>	6.1*	МФ	3.2*	меОЛ	3.8*	СА	6.5*	прСВ	S	72
<i>Pedicularis compacta</i>	6.6*	меГИ	4.2*	МТ	5.3*	СА	6.6*	прСВ	S	71
<i>Phleum alpinum</i>	5	МФ	7	меЭУ	6	СА	8	прСВ	S	75
<i>Rhodiola rosea</i>	6	МФ	4*	МТ	4	СА	7	прСВ	S	47
<i>Rumex acetosa</i>	6.7*	меГИ	6	МТ	4.7*	СА	8	прСВ	S	131
<i>Rumex lapponicus</i>	6.2*	МФ	3.8*	МТ	4.5*	СА	5.9*	ПТ	S	21
<i>Sanguisorba officinalis</i>	7	меГИ	3.6*	МТ	4.7*	СА	7	прСВ	CS	199
<i>Sibbaldia procumbens</i>	7	меГИ	4	МТ	2	ПА	7	прСВ	S	11
<i>Tanacetum bipinnatum</i>	6.2*	МФ	3.5*	МТ	4.3*	СА	6.6*	прСВ	CRS	96
<i>Tephrosieris integrifolia</i>	6.3*	МФ	3.5*	МТ	3.9*	СА	6.6*	прСВ	S	21
<i>Trisetum sibiricum</i>	6.9*	меГИ	4.1*	МТ	4.7*	СА	6.4*	ПТ	S	33
<i>Veratrum lobelianum</i>	6.5*	меГИ	3.6*	МТ	4.1*	СА	6.1*	ПТ	CS	445
<i>Viola biflora</i>	6	МФ	6	МТ	7	НТ	4	ПТ	CS	221

III. Тундрово-болотная ЭЦГ

<i>Betula nana</i>	9	ГИ	2	меОЛ	1	ГА	8	прСВ	CS	189
<i>Carex redowskiana</i>	7.4**	меГИ	2.8**	меОЛ	4.2**	СА	7.7**	прСВ	S	2
<i>Salix glauca</i>	7*	меГИ	3.1*	меОЛ	3.6*	СА	6.7*	прСВ	CS	69
<i>Salix lapponum</i>	7.5*	меГИ	3*	меОЛ	3.5*	СА	7.1*	прСВ	CS	125
<i>Vaccinium uliginosum</i>	5	МФ	2	меОЛ	3	ПА	8	прСВ	CRS	312

IV. Болотная ЭЦГ

<i>Andromeda polifolia</i>	9	ГИ	1	ОЛ	1	ГА	9	СВ	S	86
<i>Baeothryon alpinum</i>	8*	меГИ	3.1*	меОЛ	4.1*	СА	7.5*	прСВ	CS	9
<i>Baeothryon cespitosum</i>	8.1*	меГИ	2.3*	меОЛ	2.8*	ПА	7.7*	прСВ	S	26
<i>Carex chordorrhiza</i>	9	ГИ	3	меОЛ	4	СА	9	СВ	S	11

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Carex dioica</i>	9	ГИ	2	меОЛ	3.1**	ПА	9	СВ	S	6
<i>Carex elongata</i>	9	ГИ	6	МТ	7	НТ	4	ПТ	S	6
<i>Carex heleonastes</i>	9	ГИ	3	меОЛ	4	СА	8	прСВ	S	1
<i>Carex lasiocarpa</i>	9	ГИ	3	меОЛ	4	СА	9	СВ	CS	15
<i>Carex limosa</i>	9	ГИ	2	меОЛ	2	ПА	9	СВ	CS	31
<i>Carex pauciflora</i>	9	ГИ	1	ОЛ	1	ГА	9	СВ	S	34
<i>Carex paupercula</i>	9	ГИ	2	меОЛ	3	ПА	8	прСВ	CS	63
<i>Carex rhynchophysa</i>	7.2*	меГИ	4.1*	МТ	5.4*	СА	6.5*	прСВ	S	18
<i>Carex rostrata</i>	10	ГИ	3	меОЛ	3	ПА	9	СВ	CS	122
<i>Carex rotundata</i>	9.1*	ГИ	2.2*	меОЛ	2.4*	ПА	8.5*	СВ	CS	9
<i>Carex vesicaria</i>	9	ГИ	5	МТ	6	СА	7	прСВ	CS	8
<i>Cirsium palustre</i>	8	меГИ	3	меОЛ	4	СА	7	прСВ	S	6
<i>Comarum palustre</i>	8.2*	меГИ	3.3*	меОЛ	4*	СА	7.1*	прСВ	CS	92
<i>Corallorrhiza trifida</i>	7.6**	меГИ	3.3**	меОЛ	4.2**	СА	6.5**	прСВ	S	8
<i>Drosera anglica</i>	9	ГИ	2	меОЛ	3	ПА	8	прСВ	S	5
<i>Drosera rotundifolia</i>	9	ГИ	1	ОЛ	1	ГА	8	прСВ	S	9
<i>Epilobium palustre</i>	9	ГИ	3	меОЛ	3	ПА	7	прСВ	S	71
<i>Eriophorum latifolium</i>	9	ГИ	2	меОЛ	8	НТ	8	прСВ	CS	5
<i>Eriophorum polystachyon</i>	8.5*	ГИ	2.8*	меОЛ	3.5*	СА	7.7*	прСВ	S	32
<i>Eriophorum russeolum</i>	9*	ГИ	2.3*	меОЛ	3*	ПА	8.3*	прСВ	CRS	36
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	9	ГИ	2	меОЛ	4	СА	9	СВ	S	2
<i>Eriophorum vaginatum</i>	9	ГИ	1	ОЛ	2	ПА	7	прСВ	CS	108
<i>Galium uliginosum</i>	8	меГИ	2	меОЛ	5.2*	СА	6	ПТ	S	42
<i>Ligularia sibirica</i>	7.5*	меГИ	3.6*	МТ	4.7*	СА	7*	прСВ	S	69
<i>Listera ovata</i>	6	МФ	7	меЭУ	7	НТ	6	ПТ	S	9
<i>Menyanthes trifoliata</i>	9	ГИ	3	меОЛ	3.3*	ПА	8	прСВ	CS	39
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	7.5**	меГИ	2.1**	меОЛ	2.7**	ПА	7.6**	прСВ	S	5
<i>Oxycoccus palustris</i>	9	ГИ	1	ОЛ	2.6*	ПА	7	прСВ	S	76



ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Parnassia palustris</i>	7.3*	меГИ	3.5*	МТ	4.8*	СА	6.9*	прСВ	S	52
<i>Pedicularis palustris</i>	9	ГИ	2	меОЛ	3.4**	ПА	8	прСВ	S	3
<i>Rubus chamaemorus</i>	8	меГИ	1	ОЛ	2	ПА	9	СВ	CS	223
<i>Salix myrtilloides</i>	9	ГИ	2	меОЛ	4	СА	6	ПТ	S	12
<i>Saxifraga hirculus</i>	9	ГИ	2	меОЛ	4	СА	9	СВ	S	7
<i>Scheuchzeria palustris</i>	9	ГИ	2	меОЛ	3	ПА	9	СВ	CS	12

V. Лесо-болотная ЭЦГ

<i>Carex appropinquata</i>	9	ГИ	4	МТ	9	АЛ	8	прСВ	CS	7
<i>Carex cinerea</i>	7.1*	меГИ	3.3*	меОЛ	4.1*	СА	6.2*	ПТ	S	35
<i>Carex juncella</i>	8.2**	меГИ	3.4**	меОЛ	4.7**	СА	6.9**	прСВ	S	5
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	8	меГИ	2	меОЛ	3	ПА	7	прСВ	CS	41
<i>Cicuta virosa</i>	9	ГИ	5	МТ	5	СА	7	прСВ	S	3
<i>Equisetum palustre</i>	8	меГИ	3	меОЛ	4.8*	СА	7	прСВ	CS	37
<i>Ledum palustre</i>	9	ГИ	2	меОЛ	2	ПА	6	ПТ	CS	61
<i>Petasites frigidus</i>	8.4*	меГИ	3.6*	МТ	4.3*	СА	6.9*	прСВ	S	4
<i>Pinus sylvestris</i>	6.6*	меГИ	2.2*	меОЛ	2.7*	ПА	7	прСВ	CS	153
<i>Stellaria crassifolia</i>	9	ГИ	3	меОЛ	5.2**	СА	9	СВ	S	6
<i>Thelypteris palustris</i>	8	меГИ	6	МТ	5	СА	5	ПТ	CS	1

VI. Боровая ЭЦГ

<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	3	кСМФ	2	меОЛ	2.9*	ПА	6	ПТ	S	9
<i>Calamagrostis epigeios</i>	5.8*	МФ	3.4*	меОЛ	4*	СА	6.5*	прСВ	CRS	36
<i>Carex ericetorum</i>	4	МФ	2	меОЛ	3.6**	СА	5	ПТ	S	6

VII. Таежно-лесная ЭЦГ

<i>Abies sibirica</i>	6.2*	МФ	3.5*	МТ	3.6*	СА	5*	ПТ	C	413
<i>Atragene sibirica</i>	5.8*	МФ	3.8*	МТ	4.7*	СА	5.3*	ПТ	S	79
<i>Avenella flexuosa</i>	6.3*	МФ	3	меОЛ	2	ПА	6	ПТ	CRS	537
<i>Betula pendula</i>	6.2*	МФ	3.5*	МТ	4.1*	СА	7	прСВ	CRS	78
<i>Betula pubescens</i>	8	меГИ	3	меОЛ	3	ПА	7	прСВ	CRS	646

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Calypso bulbosa</i>	5.9**	МФ	3.6**	МТ	4.3**	СА	5.3**	ПТ	CRS	1
<i>Carex globularis</i>	6.8*	меГИ	2.7*	меОЛ	3.1*	ПА	6*	ПТ	CRS	314
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	6.8*	меГИ	3.1*	меОЛ	3.3*	ПА	5.5*	ПТ	CS	38
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	5.8*	МФ	3*	меОЛ	3.2*	ПА	5.4*	ПТ	S	66
<i>Diplazium sibiricum</i>	6*	МФ	4.2*	МТ	4.3*	СА	4.5*	ПТ	CS	23
<i>Dryopteris carthusiana</i>	6.4*	МФ	3	меОЛ	4	СА	5	ПТ	S	140
<i>Dryopteris expansa</i>	6	МФ	2	меОЛ	2	ПА	4	ПТ	CS	243
<i>Equisetum sylvaticum</i>	7	меГИ	4	МТ	5	СА	3	ТО	CRS	414
<i>Fragaria vesca</i>	5	МФ	6	МТ	4.8*	СА	7	прСВ	S	55
<i>Goodyera repens</i>	4	МФ	2	меОЛ	3.4*	ПА	5	ПТ	S	49
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	6	МФ	5	МТ	4	СА	3	ТО	CS	402
<i>Hieracium altipes</i>	5.9*	МФ	3.6*	МТ	4.3*	СА	5.5*	ПТ	S	58
<i>Juniperus communis</i>	4	МФ	2	меОЛ	7	НТ	9	СВ	CS	210
<i>Linnaea borealis</i>	5	МФ	2	меОЛ	2	ПА	5	ПТ	S	378
<i>Listera cordata</i>	7	меГИ	2	меОЛ	2	ПА	3	ТО	S	77
<i>Lonicera pallasii</i>	6.3*	МФ	3.8*	МТ	4.6*	СА	5.6*	ПТ	S	233
<i>Luzula pilosa</i>	5	МФ	4	МТ	5	СА	2	ТО	S	289
<i>Lycopodium annotinum</i>	6	МФ	3	меОЛ	3	ПА	3	ТО	S	203
<i>Lycopodium clavatum</i>	4	МФ	2	меОЛ	2	ПА	8	прСВ	S	7
<i>Maianthemum bifolium</i>	5	МФ	3	меОЛ	3	ПА	3	ТО	S	273
<i>Melampyrum pratense</i>	6.3*	МФ	2	меОЛ	3	ПА	5.9*	ПТ	SR	305
<i>Melica nutans</i>	4	МФ	3	меОЛ	4.7*	СА	4	ПТ	S	111
<i>Orthilia secunda</i>	5	МФ	2	меОЛ	3.8*	СА	4	ПТ	S	153
<i>Oxalis acetosella</i>	5	МФ	6	МТ	4	СА	1	ГТ	CS	302
<i>Paeonia anomala</i>	5.9*	МФ	4*	МТ	5.3*	СА	5.8*	ПТ	S	51
<i>Phegopteris connectilis</i>	6.1*	МФ	3.8*	МТ	3.6*	СА	4.7*	ПТ	CS	76
<i>Picea obovata</i>	6.3*	МФ	3.2*	меОЛ	3.6*	СА	5.5*	ПТ	CS	683
<i>Pinus sibirica</i>	6.3*	МФ	3.1*	меОЛ	3.4*	ПА	5.4*	ПТ	CS	407

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Platanthera bifolia</i>	5	МФ	3.1**	меОЛ	7	НТ	6	ПТ	S	4
<i>Populus tremula</i>	5	МФ	3.3*	меОЛ	3.9*	СА	6	ПТ	CRS	102
<i>Pyrola chlorantha</i>	4	МФ	2	меОЛ	5	СА	5	ПТ	S	1
<i>Pyrola media</i>	4	МФ	2	меОЛ	5	СА	4	ПТ	S	39
<i>Pyrola minor</i>	5	МФ	2	меОЛ	3	ПА	6	ПТ	S	96
<i>Pyrola rotundifolia</i>	6	МФ	3	меОЛ	5	СА	4	ПТ	S	26
<i>Rosa acicularis</i>	6.2*	МФ	3.5*	МТ	4.2*	СА	5.5*	ПТ	S	318
<i>Rubus arcticus</i>	6.3*	МФ	3.1*	меОЛ	3.6*	СА	5.7*	ПТ	CRS	400
<i>Rubus idaeus</i>	6.2*	МФ	6	МТ	4.2*	СА	7	прСВ	CR	181
<i>Rubus saxatilis</i>	6	МФ	4	МТ	7	НТ	7	прСВ	CS	210
<i>Salix caprea</i>	6	МФ	7	меЭУ	7	НТ	7	прСВ	SR	78
<i>Solidago virgaurea</i>	6.4*	МФ	3.3*	меОЛ	3.7*	СА	6.1*	ПТ	CRS	612
<i>Sorbus aucuparia</i>	6.3*	МФ	3.5*	МТ	4	СА	6	ПТ	SR	161
<i>Sorbus sibirica</i>	6.2*	МФ	3.3*	меОЛ	3.4*	ПА	5.5*	ПТ	SR	282
<i>Stellaria holostea</i>	5	МФ	5	МТ	6	СА	5	ПТ	CS	86
<i>Trientalis europaea</i>	6.3*	МФ	2	меОЛ	3	ПА	5	ПТ	S	685
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6.3*	МФ	3	меОЛ	2	ПА	5	ПТ	CS	713
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4	МФ	1	ОЛ	2	ПА	5	ПТ	CS	452

VIII. Тажная лугово-лесная ЭЦГ

<i>Calamagrostis obtusata</i>	6.2*	МФ	3.7*	МТ	4.4*	СА	5.4*	ПТ	CRS	75
<i>Calamagrostis purpurea</i>	6.7*	меГИ	3.9*	МТ	4.6*	СА	6.1*	ПТ	CRS	592
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	6.4*	МФ	3.7*	МТ	4.4*	СА	6*	ПТ	CR	557
<i>Vicia sylvatica</i>	4	МФ	3.7*	МТ	8	НТ	7	прСВ	S	29

IX. Долинная темнохвойно-лесная ЭЦГ

<i>Carex disperma</i>	7**	меГИ	4**	МТ	4.7**	СА	5.8**	ПТ	S	3
<i>Carex loliacea</i>	6.6*	меГИ	4.1*	МТ	4.8*	СА	5.4*	ПТ	S	13
<i>Carex rhizina</i>	5.5**	МФ	3.9**	МТ	4.6**	СА	5**	ПТ	S	10
<i>Cinna latifolia</i>	6**	МФ	4.8**	МТ	4.5**	СА	4.6**	ПТ	S	2

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Circaea alpina</i>	7	меГИ	5	МТ	5	СА	4	ПТ	S	3
<i>Moneses uniflora</i>	5	МФ	2	меОЛ	4	СА	4	ПТ	S	15
<i>Ranunculus lapponicus</i>	6.7**	меГИ	3.5**	МТ	4.2**	СА	5.7**	ПТ	S	4
<i>Rubus humulifolius</i>	6.5*	меГИ	3.8*	МТ	4.4*	СА	5.1*	ПТ	CS	34
<i>Salix jenisseensis</i>	6.9*	меГИ	3.9*	МТ	4.6*	СА	5.9*	ПТ	CS	36
<i>Saussurea parviflora</i>	6.4**	МФ	4.1**	МТ	5.5**	СА	5.8**	ПТ	S	3
<i>Viola mirabilis</i>	5	МФ	3.6**	МТ	8	НТ	4	ПТ	S	3
<i>Viola selkirkii</i>	5.3**	МФ	4.8**	МТ	4.5**	СА	4.5**	ПТ	S	1

Х. Долинная лесная ЭЦГ

<i>Aconitum septentrionale</i>	6.3*	МФ	4.3*	МТ	5*	СА	5.5*	ПТ	C	302
<i>Actaea erythrocarpa</i>	5.8*	МФ	3.8*	МТ	4.5*	СА	5.1*	ПТ	S	27
<i>Actaea spicata</i>	5	МФ	7	меЭУ	6	СА	3	ТО	S	8
<i>Adoxa moschatellina</i>	6	МФ	8	меЭУ	7	НТ	5	ПТ	S	49
<i>Athyrium filix-femina</i>	7	меГИ	6	МТ	4.7*	СА	3	ТО	CS	36
<i>Cacalia hastata</i>	6.4*	МФ	4.4*	МТ	5.5*	СА	5.6*	ПТ	S	58
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	8	меГИ	5	МТ	7	НТ	4	ПТ	S	56
<i>Chrysosplenium tetrandrum</i>	6.7*	меГИ	4.6*	МТ	5.7*	СА	5.6*	ПТ	S	10
<i>Cortusa mathioli</i>	6.1*	МФ	3.7*	МТ	5.1*	СА	5.8*	ПТ	S	27
<i>Crepis paludosa</i>	8	меГИ	6	МТ	8	НТ	7	прСВ	CS	121
<i>Daphne mezereum</i>	5	МФ	5	МТ	7	НТ	4	ПТ	S	19
<i>Lathyrus vernus</i>	5	МФ	4	МТ	8	НТ	4	ПТ	S	44
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	5	МФ	2	меОЛ	2	ПА	4	ПТ	SR	160
<i>Milium effusum</i>	5	МФ	5	МТ	5	СА	4	ПТ	S	221
<i>Paris quadrifolia</i>	6	МФ	7	меЭУ	7	НТ	3	ТО	S	67
<i>Ribes rubrum</i>	8	меГИ	6	МТ	6	СА	4	ПТ	S	13
<i>Saxifraga aestivalis</i>	6.8*	меГИ	4.3*	МТ	5.2*	СА	5.6*	ПТ	S	36
<i>Spiraea media</i>	5.9*	МФ	3.6*	МТ	5.2*	СА	6*	ПТ	S	31
<i>Stellaria bungeana</i>	6.5*	меГИ	4.5*	МТ	5.3*	СА	5.6*	ПТ	CS	191

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
XI. Долинная лугово-лесная ЭЦГ										
<i>Angelica sylvestris</i>	8	меГИ	4*	МТ	4.9*	СА	4	ПТ	S	10
<i>Cardamine macrophylla</i>	6.7*	меГИ	4.4*	МТ	5.3*	СА	7	прСВ	CS	245
<i>Cardamine pratensis</i>	6	МФ	4.1*	МТ	5.6*	СА	6.1*	ПТ	S	21
<i>Cirsium heterophyllum</i>	8	меГИ	6	МТ	5	СА	7	прСВ	CS	321
<i>Cirsium oleraceum</i>	7	меГИ	5	МТ	8	НТ	6	ПТ	S	12
<i>Corydalis bulbosa</i>	6.6**	меГИ	4.1**	МТ	5**	СА	5.9**	ПТ	S	1
<i>Crepis sibirica</i>	6.4*	МФ	4.3*	МТ	5.5*	СА	6.2*	ПТ	CS	141
<i>Delphinium elatum</i>	6.4*	МФ	4.1*	МТ	5.4*	СА	5.9*	ПТ	S	48
<i>Equisetum pratense</i>	6	МФ	2	меОЛ	7	НТ	5	ПТ	CR	276
<i>Galium boreale</i>	6	МФ	1	ОЛ	8	НТ	6	ПТ	CS	263
<i>Geranium albiflorum</i>	6.4*	МФ	4*	МТ	4.7*	СА	5.9*	ПТ	CS	279
<i>Geranium sylvaticum</i>	6	МФ	7	меЭУ	6	СА	6	ПТ	CS	244
<i>Hieracium aurantiacum</i>	5	МФ	2	меОЛ	4	СА	8	прСВ	S	3
<i>Hieracium laevigatum</i>	5	МФ	2	меОЛ	2	ПА	7	прСВ	CRS	58
<i>Moehringia lateriflora</i>	6.5**	меГИ	4**	МТ	5.2**	СА	6.5**	прСВ	S	5
<i>Myosotis sylvatica</i>	5	МФ	7	меЭУ	5*	СА	6	ПТ	S	28
<i>Pleurospermum uralense</i>	6.3*	МФ	4.1*	МТ	5.1*	СА	6*	ПТ	S	68
<i>Poa nemoralis</i>	5	МФ	4	МТ	5	СА	5	ПТ	S	59
<i>Poa remota</i>	7	меГИ	7	меЭУ	8	НТ	5	ПТ	S	18
<i>Primula pallasii</i>	6.3**	МФ	4.6**	МТ	5.1**	СА	6.1**	ПТ	S	1
<i>Ranunculus propinquus</i>	6.4*	МФ	4*	МТ	4.7*	СА	6.1*	ПТ	S	273
<i>Ribes hispidulum</i>	6.5*	меГИ	4.3*	МТ	5.2*	СА	5.7*	ПТ	S	79
<i>Salix pyrolifolia</i>	6.9*	меГИ	4.1*	МТ	5.2*	СА	6.3*	ПТ	S	6
<i>Thalictrum minus</i>	3	ксМФ	3	меОЛ	8	НТ	6	ПТ	CS	226
<i>Trollius europaeus</i>	7	меГИ	5	МТ	6	СА	9	СВ	CS	199
<i>Valeriana wolgensis</i>	6.5*	меГИ	4.3*	МТ	5.2*	СА	5.9*	ПТ	S	182
<i>Veronica officinalis</i>	4	МФ	4	МТ	3	ПА	6	ПТ	S	4

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Vicia sepium</i>	5	МФ	5	МТ	6	СА	6.3*	ПТ	CRS	214
<i>Viola epipsila</i>	9	ГИ	2	меОЛ	3	ПА	8	прСВ	CS	40
<i>Viola mauritii</i>	5.8**	МФ	3.3**	меОЛ	5.3**	СА	6.2**	ПТ	S	3

ХII. Долинная лесо-луговая ЭЦГ

<i>Alnus incana</i>	7	меГИ	4.4*	МТ	8	НТ	6	ПТ	CR	32
<i>Alopecurus pratensis</i>	6	МФ	7	меЭУ	6	СА	6	ПТ	CS	145
<i>Angelica archangelica</i>	9	ГИ	9	ЭУ	5.6*	СА	7	прСВ	CS	150
<i>Anthriscus sylvestris</i>	5	МФ	8	меЭУ	5.8*	СА	7	прСВ	CR	132
<i>Artemisia vulgaris</i>	6	МФ	8	меЭУ	6.1*	СА	7	прСВ	R	38
<i>Bromopsis inermis</i>	6.5*	меГИ	4.6*	МТ	6.4*	СА	6.6*	прСВ	CS	47
<i>Carex atherodes</i>	9	ГИ	5	МТ	7	НТ	8	прСВ	CS	31
<i>Carex cespitosa</i>	9	ГИ	4	МТ	6	СА	6	ПТ	CS	111
<i>Carum carvi</i>	5	МФ	6	МТ	5.6**	СА	8	прСВ	S	3
<i>Centaurea jacea</i>	5.2**	МФ	4.7**	МТ	5.8**	СА	7	прСВ	S	4
<i>Cerastium davuricum</i>	6.6*	меГИ	5*	МТ	6.3*	СА	6.5*	прСВ	S	13
<i>Conioselinum tataricum</i>	6.7*	меГИ	4.2*	МТ	5.5*	СА	6.5*	прСВ	S	53
<i>Duschekia fruticosa</i>	6.9*	меГИ	4.3*	МТ	4.8*	СА	5.7*	ПТ	CS	21
<i>Elymus caninus</i>	6.5*	меГИ	4.5*	МТ	5.8*	СА	6.4*	ПТ	S	30
<i>Filipendula ulmaria</i>	8	меГИ	4	МТ	5.7*	СА	7	прСВ	CS	254
<i>Galium trifidum</i>	7.8**	меГИ	4.3**	МТ	5.4**	СА	6.4**	ПТ	S	1
<i>Geum rivale</i>	8	меГИ	4	МТ	5.6*	СА	6	ПТ	CS	136
<i>Glechoma hederacea</i>	6	МФ	7	меЭУ	5.9*	СА	6	ПТ	S	20
<i>Heracleum sibiricum</i>	6.3*	МФ	4.5*	МТ	6.1*	СА	6.7*	прСВ	SR	97
<i>Hylotelephium triphyllum</i>	6.4*	МФ	4.3*	МТ	5.8*	СА	6.6*	прСВ	S	42
<i>Impatiens noli-tangere</i>	7	меГИ	6	МТ	7	НТ	4	ПТ	S	2
<i>Lactuca sibirica</i>	6.6*	меГИ	4.7*	МТ	5.9*	СА	6.1*	ПТ	S	22
<i>Lamium album</i>	5	МФ	9	ЭУ	6.1*	СА	7	прСВ	CRS	52
<i>Lathyrus pratensis</i>	6	МФ	6	МТ	7	НТ	7	прСВ	CS	140

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Lysimachia nummularia</i>	6	МФ	5.2**	МТ	6.8**	НТ	4	ПТ	S	1
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	8	меГИ	7	меЭУ	7	НТ	5	ПТ	CS	4
<i>Mentha arvensis</i>	8	меГИ	4.2*	МТ	6.1*	СА	7	прСВ	S	32
<i>Myosotis palustris</i>	8	меГИ	5	МТ	5.6*	СА	7	прСВ	S	148
<i>Padus avium</i>	6.6*	меГИ	4.5*	МТ	5.5*	СА	5.7*	ПТ	CS	76
<i>Phalaroides arundinacea</i>	6.9*	меГИ	4.6*	МТ	6.2*	СА	6.7*	прСВ	C	149
<i>Poa palustris</i>	9	ГИ	7	меЭУ	8	НТ	7	прСВ	SR	125
<i>Ranunculus auricomus</i>	6.3**	МФ	4.5**	МТ	7	НТ	5	ПТ	S	7
<i>Ranunculus repens</i>	7	меГИ	4.5*	МТ	5.8*	СА	6	ПТ	CRS	150
<i>Ribes nigrum</i>	9	ГИ	5	МТ	6	СА	4	ПТ	S	24
<i>Rosa majalis</i>	5	МФ	3	меОЛ	8	НТ	7	прСВ	S	10
<i>Rumex aquaticus</i>	8	меГИ	8	меЭУ	7	НТ	7	прСВ	S	7
<i>Rumex pseudonatronatus</i>	7.1**	меГИ	5.2**	МТ	6.4**	СА	7**	прСВ	S	4
<i>Salix acutifolia</i>	6.1**	МФ	3.7**	МТ	6.3**	СА	6.8**	прСВ	CS	1
<i>Salix dasyclados</i>	7*	меГИ	4.6*	МТ	6.2*	СА	6.5*	прСВ	CS	112
<i>Salix myrsinifolia</i>	7	меГИ	6	МТ	8	НТ	7	прСВ	CRS	64
<i>Salix viminalis</i>	8	меГИ	3.8*	МТ	7	НТ	7	прСВ	CS	21
<i>Scutellaria galericulata</i>	9	ГИ	6	МТ	7	НТ	7	прСВ	S	10
<i>Senecio nemorensis</i>	6.7*	меГИ	4.6*	МТ	5.7*	СА	6*	ПТ	S	95
<i>Stellaria nemorum</i>	7	меГИ	7	меЭУ	5	СА	4	ПТ	S	3
<i>Tanacetum vulgare</i>	5	МФ	5	МТ	8	НТ	8	прСВ	SR	39
<i>Urtica sondenii</i>	6.8*	меГИ	4.8*	МТ	6*	СА	6.2*	ПТ	CRS	87
<i>Veronica longifolia</i>	8	меГИ	6	МТ	7	НТ	7	прСВ	CRS	178
<i>Viola canina</i>	4	МФ	2	меОЛ	3	ПА	7	прСВ	S	30
<i>Viola palustris</i>	9	ГИ	3	меОЛ	2	ПА	6	ПТ	CS	64



ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
XIII. Долинная луговая ЭЦГ										
<i>Achillea millefolium</i>	3	кСМФ	2	меОЛ	6	СА	7	прСВ	CRS	112
<i>Agrostis gigantea</i>	8	меГИ	6	МТ	7	НТ	7	прСВ	CRS	61
<i>Agrostis tenuis</i>	5.9*	МФ	4	МТ	4	СА	7	прСВ	CRS	122
<i>Amoria repens</i>	5.7*	МФ	4.2*	МТ	5.7*	СА	6.9*	прСВ	CR	83
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	5.1**	МФ	3.5**	МТ	5	СА	6.8**	прСВ	S	4
<i>Barbarea stricta</i>	7	меГИ	8	меЭУ	7	НТ	8	прСВ	S	3
<i>Botrychium lunaria</i>	4	МФ	2	меОЛ	6.1**	СА	8	прСВ	S	1
<i>Botrychium multifidum</i>	6	МФ	2	меОЛ	4	СА	6	ПТ	S	1
<i>Carex lachenalii</i>	5.7**	МФ	4.4**	МТ	5.5**	СА	7**	прСВ	S	4
<i>Carex pallescens</i>	6	МФ	3	меОЛ	4	СА	7	прСВ	S	3
<i>Carex praecox</i>	3	кСМФ	4	МТ	5.8**	СА	9	СВ	S	1
<i>Centaurea phrygia</i>	5	МФ	4	МТ	5.3**	СА	8	прСВ	S	1
<i>Cerastium holosteoides</i>	5	МФ	5	МТ	5.4*	СА	6	ПТ	SR	66
<i>Chaerophyllum prescottii</i>	5.5**	МФ	4.7**	МТ	5.6**	СА	7**	прСВ	S	2
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i>	6.2**	МФ	4.2**	МТ	5.4**	СА	6.7**	прСВ	S	10
<i>Dactylis glomerata</i>	5	МФ	6	МТ	5.7*	СА	7	прСВ	S	6
<i>Deschampsia cespitosa</i>	7	меГИ	3	меОЛ	5.3*	СА	6	ПТ	CR	230
<i>Dianthus deltoides</i>	3	кСМФ	2	меОЛ	3	ПА	8	прСВ	S	1
<i>Elymus fibrosus</i>	5.6**	МФ	4.2**	МТ	6**	СА	7**	прСВ	S	6
<i>Elymus mutabilis</i>	6.2*	МФ	4.3*	МТ	6.1*	СА	6.8*	прСВ	S	40
<i>Elytrigia repens</i>	6*	МФ	4.6*	МТ	6.1*	СА	6.9*	прСВ	CRS	71
<i>Equisetum arvense</i>	6	МФ	3	меОЛ	5.9*	СА	6	ПТ	CR	101
<i>Festuca pratensis</i>	6	МФ	7	меЭУ	7	НТ	8	прСВ	CRS	41
<i>Festuca rubra</i>	4	МФ	3	меОЛ	5	СА	8	прСВ	CRS	105
<i>Filaginella uliginosa</i>	8.6**	ГИ	4.6**	МТ	5.5**	СА	7.6**	прСВ	S	1
<i>Galium mollugo</i>	4	МФ	3.9*	МТ	7	НТ	7	прСВ	CRS	18
<i>Galium physocarpum</i>	6.5**	меГИ	5.2**	МТ	6.5**	НТ	6.5**	прСВ	S	8



ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Geranium pratense</i>	5	МФ	7	меЭУ	8	НТ	8	прСВ	S	34
<i>Hieracium umbellatum</i>	4	МФ	2	меОЛ	4	СА	6	ПТ	SR	32
<i>Hierochloe odorata</i>	9	ГИ	2	меОЛ	4	СА	6	ПТ	S	4
<i>Hypericum maculatum</i>	6	МФ	2	меОЛ	3	ПА	8	прСВ	CS	97
<i>Knautia arvensis</i>	4	МФ	4	МТ	5.3**	СА	7	прСВ	SR	5
<i>Leontodon autumnalis</i>	5	МФ	5	МТ	5	СА	7	прСВ	SR	43
<i>Leucanthemum vulgare</i>	4	МФ	3	меОЛ	5.8*	СА	7	прСВ	CRS	62
<i>Linaria vulgaris</i>	4	МФ	5	МТ	7	НТ	8	прСВ	R	11
<i>Lysimachia vulgaris</i>	8	меГИ	4.2*	МТ	5.9*	СА	6	ПТ	CS	18
<i>Omalotheca sylvatica</i>	6.1*	МФ	4*	МТ	4.9*	СА	6.6*	прСВ	SR	31
<i>Phleum pratense</i>	5	МФ	6	МТ	5.8*	СА	7	прСВ	CS	46
<i>Pimpinella saxifraga</i>	3	кСМФ	2	меОЛ	5.6*	СА	7	прСВ	S	13
<i>Plantago major</i>	5	МФ	6	МТ	5.8*	СА	8	прСВ	R	27
<i>Plantago media</i>	4	МФ	3	меОЛ	7	НТ	7	прСВ	S	13
<i>Poa alpina</i>	5	МФ	7	меЭУ	5.3*	СА	7	прСВ	S	31
<i>Poa pratensis</i>	6*	МФ	3	меОЛ	5.5*	СА	7	прСВ	CRS	130
<i>Polemonium coeruleum</i>	6.2**	МФ	5.2**	МТ	5.7**	СА	6.5**	прСВ	SR	4
<i>Potentilla anserina</i>	6	МФ	7	меЭУ	5.7*	СА	7	прСВ	S	18
<i>Prunella vulgaris</i>	5	МФ	4.1*	МТ	7	НТ	7	прСВ	CRS	59
<i>Ptarmica vulgaris</i>	6.8**	меГИ	4.6**	МТ	6.5**	НТ	6.8**	прСВ	S	5
<i>Ranunculus acris</i>	6	МФ	4.3*	МТ	5.8*	СА	7	прСВ	S	41
<i>Ranunculus monophyllus</i>	6.4**	МФ	4.5**	МТ	6.3**	СА	7**	прСВ	S	5
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	4	МФ	2	меОЛ	6*	СА	6	ПТ	S	18
<i>Rhinanthus serotinus</i>	6	МФ	2	меОЛ	7	НТ	7	прСВ	R	21
<i>Rumex acetosella</i>	4	МФ	2	меОЛ	2	ПА	8	прСВ	SR	33
<i>Rumex crispus</i>	7	меГИ	5	МТ	5.4*	СА	7	прСВ	SR	18
<i>Rumex thyrsoiflorus</i>	3	кСМФ	4	МТ	7	НТ	8	прСВ	S	43
<i>Stellaria graminea</i>	4	МФ	3	меОЛ	4	СА	6	ПТ	S	19

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Stellaria palustris</i>	9	ГИ	2	меОЛ	4	СА	5	ПТ	S	32
<i>Taraxacum officinale</i>	5	МФ	7	меЭУ	5.6*	СА	7	прСВ	SR	70
<i>Thalictrum simplex</i>	6	МФ	2	меОЛ	8	НТ	8	прСВ	CS	62
<i>Trifolium medium</i>	6.2*	МФ	4.3*	МТ	5.9*	СА	6.9*	прСВ	S	27
<i>Trifolium pratense</i>	5.5*	МФ	4.3*	МТ	5.9*	СА	7	прСВ	CRS	69
<i>Turritis glabra</i>	6.2*	МФ	4.3*	МТ	5.7*	СА	6.7*	прСВ	S	8
<i>Veronica chamaedrys</i>	5	МФ	4.2*	МТ	5.8*	СА	6	ПТ	S	38
<i>Vicia cracca</i>	5	МФ	4.4*	МТ	6*	СА	7	прСВ	SR	126
<i>Viola tricolor</i>	5.7*	МФ	4.3*	МТ	5.8*	СА	6	ПТ	SR	25

XIV. Аллювиальная ЭЦГ

<i>Agrostis borealis</i>	7.2*	меГИ	3.4*	меОЛ	4.2*	СА	7	прСВ	S	1
<i>Agrostis stolonifera</i>	7.4*	меГИ	5	МТ	5.4*	СА	6.9*	прСВ	S	18
<i>Arabis alpina</i>	5	МФ	3	меОЛ	9	АЛ	8	прСВ	S	16
<i>Artemisia tilesii</i>	5.7**	МФ	3.3**	меОЛ	5.1**	СА	7.2**	прСВ	S	3
<i>Aster sibiricus</i>	5.9*	МФ	3.9*	МТ	6.2*	СА	7*	прСВ	S	10
<i>Astragalus danicus</i>	3	кСМФ	2	меОЛ	9	АЛ	8	прСВ	S	5
<i>Astragalus norvegicus</i>	5.5*	МФ	3.2*	меОЛ	5.4*	СА	7.2*	прСВ	S	6
<i>Astragalus subpolaris</i>	6.2*	МФ	3.7*	МТ	6*	СА	7*	прСВ	S	10
<i>Bartsia alpina</i>	8	меГИ	3	меОЛ	7	НТ	8	прСВ	S	7
<i>Bidens tripartita</i>	9	ГИ	8	меЭУ	4.3**	СА	8	прСВ	S	1
<i>Bistorta vivipara</i>	6.4*	МФ	3.8*	МТ	5.5*	СА	6.9*	прСВ	S	32
<i>Bromopsis pumpehiana</i>	5.7*	МФ	3.2*	меОЛ	4.9*	СА	7.3*	прСВ	S	5
<i>Calamagrostis neglecta</i>	8.1**	меГИ	3.4**	меОЛ	5**	СА	7.6**	прСВ	S	4
<i>Carex bicolor</i>	7**	меГИ	3.3**	меОЛ	6.4**	СА	7.1**	прСВ	S	2
<i>Carex capillaris</i>	8	меГИ	2	меОЛ	8	НТ	8	прСВ	S	2
<i>Castilleja hyparctica</i>	5.4**	МФ	3.1**	меОЛ	6.2**	СА	7.2**	прСВ	S	2
<i>Cerastium jensejense</i>	5.3*	МФ	3.3*	меОЛ	4.8*	СА	7.2*	прСВ	S	5
<i>Chamaenerion latifolium</i>	5.9**	МФ	4.5**	МТ	5.8**	СА	7.1**	прСВ	S	4

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Eleocharis palustris</i>	<b>10</b>	ГИ	<b>3.9*</b>	МТ	<b>4.5*</b>	СА	<b>8</b>	прСВ	CS	15
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	<b>9</b>	ГИ	<b>2</b>	меОЛ	<b>7</b>	НТ	<b>8</b>	прСВ	S	1
<i>Epilobium hornemannii</i>	<b>7.2*</b>	меГИ	<b>4**</b>	МТ	<b>4.7**</b>	СА	<b>6.4*</b>	ПТ	S	11
<i>Erigeron silenifolius</i>	<b>5.6**</b>	МФ	<b>3.1**</b>	меОЛ	<b>5.8**</b>	СА	<b>7**</b>	прСВ	S	1
<i>Euphorbia borodinii</i>	<b>5.4**</b>	МФ	<b>4.1**</b>	МТ	<b>5.8**</b>	СА	<b>7.1**</b>	прСВ	S	4
<i>Glyceria lithuanica</i>	<b>10**</b>	ГИ	<b>5**</b>	МТ	<b>5**</b>	МЕТ	<b>8**</b>	прСВ	S	1
<i>Gypsophila uralensis</i>	<b>5.7**</b>	МФ	<b>4.2**</b>	МТ	<b>5.2**</b>	СА	<b>7**</b>	прСВ	S	1
<i>Hedysarum alpinum</i>	<b>6.1**</b>	МФ	<b>4.1**</b>	МТ	<b>5.9**</b>	СА	<b>6.7**</b>	прСВ	S	5
<i>Hieracium timanense</i>	<b>7.1**</b>	меГИ	<b>3.6**</b>	МТ	<b>5.6**</b>	СА	<b>7.2**</b>	прСВ	S	2
<i>Inula salicina</i>	<b>7</b>	меГИ	<b>5</b>	МТ	<b>8</b>	НТ	<b>8</b>	прСВ	S	2
<i>Juncus alpino-articulatus</i>	<b>9</b>	ГИ	<b>2</b>	меОЛ	<b>8</b>	НТ	<b>8</b>	прСВ	S	7
<i>Lathyrus palustris</i>	<b>8</b>	меГИ	<b>3</b>	меОЛ	<b>8</b>	НТ	<b>8</b>	прСВ	S	1
<i>Linaria acutiloba</i>	<b>6.1**</b>	МФ	<b>4.2**</b>	МТ	<b>6.4**</b>	СА	<b>7.1**</b>	прСВ	S	1
<i>Lotus peczoricus</i>	<b>5.6**</b>	МФ	<b>4.1**</b>	МТ	<b>5.1**</b>	СА	<b>7**</b>	прСВ	S	3
<i>Oberna behen</i>	<b>6*</b>	МФ	<b>4.3*</b>	МТ	<b>6.1*</b>	СА	<b>6.9*</b>	прСВ	CS	33
<i>Oxyria digyna</i>	<b>5</b>	МФ	<b>3</b>	меОЛ	<b>3</b>	ПА	<b>8</b>	прСВ	S	3
<i>Oxytropis sordida</i>	<b>5.5*</b>	МФ	<b>2.6*</b>	меОЛ	<b>4.7*</b>	СА	<b>7.5*</b>	прСВ	S	11
<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i>	<b>8</b>	меГИ	<b>2</b>	меОЛ	<b>8</b>	НТ	<b>8</b>	прСВ	S	2
<i>Pedicularis verticillata</i>	<b>5.5*</b>	МФ	<b>2</b>	меОЛ	<b>8</b>	НТ	<b>8</b>	прСВ	S	15
<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	<b>6**</b>	МФ	<b>3.4**</b>	меОЛ	<b>5.3**</b>	СА	<b>7**</b>	прСВ	CS	3
<i>Petasites spurius</i>	<b>6</b>	МФ	<b>5</b>	МТ	<b>7</b>	НТ	<b>9</b>	СВ	CS	6
<i>Pinguicula vulgaris</i>	<b>8</b>	меГИ	<b>2</b>	меОЛ	<b>7</b>	НТ	<b>8</b>	прСВ	S	4
<i>Primula stricta</i>	<b>5.6**</b>	МФ	<b>3.1**</b>	меОЛ	<b>5.8**</b>	СА	<b>7**</b>	прСВ	S	1
<i>Ranunculus flammula</i>	<b>9</b>	ГИ	<b>2</b>	меОЛ	<b>3</b>	ПА	<b>7</b>	прСВ	S	2
<i>Ranunculus reptans</i>	<b>6.9**</b>	меГИ	<b>4.3**</b>	МТ	<b>5.7**</b>	СА	<b>6.8**</b>	прСВ	S	5
<i>Rorippa palustris</i>	<b>7*</b>	меГИ	<b>4.3*</b>	МТ	<b>5.6*</b>	СА	<b>7.2*</b>	прСВ	S	13
<i>Sagina saginoides</i>	<b>6</b>	МФ	<b>4</b>	МТ	<b>5</b>	СА	<b>7</b>	прСВ	S	14

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Salix hastata</i>	6	МФ	4	МТ	7	НТ	7	прСВ	CRS	76
<i>Silene tatarica</i>	5.9**	МФ	4.1**	МТ	6.2**	СА	6.9**	прСВ	CS	5
<i>Stellaria fennica</i>	7.3*	меГИ	3.7*	МТ	5.3*	СА	6.8*	прСВ	S	13
<i>Stellaria longifolia</i>	7	меГИ	2	меОЛ	2	ПА	4	ПТ	S	29
<i>Taraxacum ceratophorum</i>	5.6*	МФ	3.4*	меОЛ	5*	СА	7.1*	прСВ	S	10
<i>Triglochin palustre</i>	9	ГИ	1	ОЛ	5.1**	СА	8	прСВ	S	4
<i>Viola epipsiloides</i>	6.7**	меГИ	3.9**	МТ	5.1**	СА	6.2**	ПТ	S	7

XV. Прибрежно-водная ЭЦГ

<i>Alisma plantago-aquatica</i>	10	ГИ	8	меЭУ	4**	СА	7	прСВ	SR	2
<i>Arctagrostis latifolia</i>	7.3**	меГИ	4**	МТ	5.9**	СА	7**	прСВ	S	3
<i>Arctophila fulva</i>	10**	ГИ	5**	МТ	5**	МЕТ	8**	прСВ	S	1
<i>Butomus umbellatus</i>	10	ГИ	7	меЭУ	3**	ПА	6	ПТ	S	1
<i>Caltha palustris</i>	9	ГИ	3.9*	МТ	5.6*	СА	7	прСВ	CS	104
<i>Carex acuta</i>	8	меГИ	2	меОЛ	3	ПА	8	прСВ	CS	42
<i>Carex aquatilis</i>	9	ГИ	4	МТ	7	НТ	9	СВ	CS	111
<i>Equisetum fluviatile</i>	10	ГИ	5	МТ	4.9*	СА	8	прСВ	CS	61
<i>Galium palustre</i>	9	ГИ	6	МТ	5	СА	6	ПТ	S	46
<i>Juncus filiformis</i>	9	ГИ	3	меОЛ	4	СА	7	прСВ	CS	110
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	8.1*	меГИ	3.8*	МТ	5.2*	СА	7.2*	прСВ	S	18
<i>Persicaria amphibia</i>	6.7**	меГИ	4**	МТ	5.2**	СА	7.2**	прСВ	S	7
<i>Petasites radiatus</i>	8.1*	меГИ	4.2*	МТ	6.1*	СА	7.3*	прСВ	CRS	51
<i>Scirpus sylvaticus</i>	8	меГИ	4	МТ	4	СА	6	ПТ	S	11

XVI. Петрофитная ЭЦГ

<i>Aster alpinus</i>	5	МФ	2	меОЛ	7	НТ	9	СВ	S	4
<i>Astragalus frigidus</i>	4	МФ	2	меОЛ	9	АЛ	8	прСВ	S	2
<i>Campanula rotundifolia</i>	5.7*	МФ	2	меОЛ	5*	СА	7	прСВ	CS	43
<i>Carex alba</i>	4	МФ	2	меОЛ	8	НТ	5	ПТ	S	1

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Carex digitata</i>	5	МФ	4	МТ	5.2*	СА	3	ТО	S	12
<i>Carex media</i>	5.8**	МФ	3.1**	меОЛ	4.4**	СА	5.7**	ПТ	S	2
<i>Cryptogramma stelleri</i>	4	МФ	2	меОЛ	4	СА	9	СВ	S	3
<i>Cypripedium calceolus</i>	4	МФ	4	МТ	8	НТ	5	ПТ	S	5
<i>Cypripedium guttatum</i>	5.9**	МФ	3.3**	меОЛ	4.5**	СА	5.6**	ПТ	S	3
<i>Cystopteris dickieana</i>	5.4**	МФ	3.2**	меОЛ	4.6**	СА	5.2**	ПТ	S	1
<i>Dendranthema zawadskii</i>	5.2**	МФ	2.9**	меОЛ	5.7**	СА	6.2**	ПТ	S	4
<i>Dryas punctata</i>	5.9**	МФ	2.9**	меОЛ	5.6**	СА	6.2**	ПТ	S	1
<i>Epipactis atrorubens</i>	3	кСМФ	2	меОЛ	8	НТ	6	ПТ	S	7
<i>Equisetum scirpoides</i>	5.8*	МФ	3.3*	меОЛ	4.9*	СА	5.9*	ПТ	S	11
<i>Gymnadenia conopsea</i>	7	меГИ	3	меОЛ	8	НТ	7	прСВ	S	6
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	5	МФ	3	меОЛ	8	НТ	7	прСВ	S	5
<i>Pinguicula alpina</i>	5.7**	МФ	2	меОЛ	8	НТ	9	СВ	S	1
<i>Polygala amarella</i>	9	ГИ	1	ОЛ	9	АЛ	9	СВ	S	5
<i>Rhizomatopteris montana</i>	6.1*	МФ	3.5*	МТ	5.1*	СА	5.8*	ПТ	S	8
<i>Saussurea alpina</i>	5.7*	МФ	3*	меОЛ	4.9*	СА	6.1*	ПТ	S	12
<i>Saxifraga cespitosa</i>	6**	МФ	5**	МТ	3.5**	СА	3.5**	ПТ	S	1
<i>Saxifraga nivalis</i>									S	1
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	5	МФ	2	меОЛ	8	НТ	8	прСВ	S	1
<i>Selaginella selaginoides</i>	7	меГИ	3	меОЛ	7	НТ	8	прСВ	S	12
<i>Thymus talijevii</i>	5.8**	МФ	2.9*	меОЛ	5.2**	СА	6.6*	прСВ	S	9
<i>Tofieldia pusilla</i>	8	меГИ	1	ОЛ	7	НТ	8	прСВ	S	3
<i>Viola rupestris</i>	3	кСМФ	2	меОЛ	8	НТ	6	ПТ	S	1
<i>Woodsia glabella</i>	6.2**	МФ	2.9**	меОЛ	4.8**	СА	6.4**	ПТ	S	2

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
XVII. Сорно-рудеральная ЭЦГ										
<i>Alopecurus aequalis</i>	9	ГИ	9	ЭУ	5.1*	СА	7**	прСВ	R	9
<i>Amoria hybrida</i>	5.8**	МФ	5.1**	МТ	6.3**	СА	9	СВ	CRS	20
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	5	МФ	6	МТ	5.9**	СА	7.5**	прСВ	R	1
<i>Carduus crispus</i>	6	МФ	9	ЭУ	7	НТ	7	прСВ	R	5
<i>Chenopodium album</i>	4	МФ	7	меЭУ	5.7**	СА	7	прСВ	R	7
<i>Chenopodium rubrum</i>	6	МФ	9	ЭУ	5.8**	СА	6.9*	прСВ	CR	5
<i>Cirsium setosum</i>	5.9**	МФ	4.5**	МТ	6.2**	СА	8	прСВ	R	1
<i>Crepis tectorum</i>	4	МФ	6	МТ	4.5**	СА	8	прСВ	R	6
<i>Erigeron acris</i>	4	МФ	2	меОЛ	8	НТ	9	СВ	SR	18
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	5	МФ	7	меЭУ	7	НТ	7	прСВ	R	5
<i>Fallopia convolvulus</i>	5	МФ	6	МТ	5.9**	СА	7	прСВ	R	1
<i>Galeopsis bifida</i>	5	МФ	6	МТ	6	СА	7	прСВ	R	4
<i>Galeopsis speciosa</i>	5	МФ	8	меЭУ	5.8**	СА	7	прСВ	R	2
<i>Hieracium caespitosum</i>	7	меГИ	3	меОЛ	7	НТ	8	прСВ	R	11
<i>Hordeum jubatum</i>	6	МФ	6	МТ	7	НТ	9	СВ	R	1
<i>Juncus bufonius</i>	7	меГИ	4	МТ	3	ПА	7	прСВ	R	1
<i>Juncus nodulosus</i>	7.1*	меГИ	4*	МТ	5.3*	СА	7.1*	прСВ	R	4
<i>Lepidotheca suaveolens</i>	5.8**	МФ	5.4**	МТ	5.8**	СА	6.9**	прСВ	CR	2
<i>Melandrium album</i>	5.6**	МФ	5.8**	МТ	6.2**	СА	6.8**	прСВ	R	3
<i>Myosotis arvensis</i>	5	МФ	6	МТ	5.4**	СА	6	ПТ	R	1
<i>Myosotis micrantha</i>	5.3**	МФ	5.7**	МТ	5.8**	СА	7**	прСВ	R	1
<i>Persicaria lapathifolia</i>	6.2**	МФ	3.9**	МТ	6.7**	НТ	7**	прСВ	R	2
<i>Poa annua</i>	6*	МФ	4.9*	МТ	6*	СА	7*	прСВ	CR	17
<i>Poa supina</i>	5	МФ	7	меЭУ	7	НТ	8	прСВ	R	2
<i>Poa trivialis</i>	7	меГИ	7	меЭУ	5.2**	СА	6	ПТ	R	4
<i>Polygonum aviculare</i>	4	МФ	6	МТ	5.8**	СА	7	прСВ	R	3
<i>Polygonum humifusum</i>	6.1*	МФ	4.7*	МТ	6.3**	СА	7*	прСВ	R	5

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Puccinellia distans</i>	<b>6</b>	МФ	<b>4</b>	МТ	<b>7</b>	НТ	<b>8</b>	прСВ	R	4
<i>Ranunculus sceleratus</i>	<b>9</b>	ГИ	<b>9</b>	ЭУ	<b>7</b>	НТ	<b>9</b>	СВ	R	1
<i>Rumex confertus</i>	<b>6.1**</b>	МФ	<b>6.2**</b>	МТ	<b>6.2**</b>	СА	<b>6.8**</b>	прСВ	R	2
<i>Senecio vulgaris</i>	<b>5</b>	МФ	<b>8</b>	меЭУ	<b>5.9**</b>	СА	<b>7</b>	прСВ	R	2
<i>Spergula arvensis</i>	<b>5</b>	МФ	<b>6</b>	МТ	<b>3</b>	ПА	<b>6</b>	ПТ	R	4
<i>Stellaria media</i>	<b>5.7**</b>	МФ	<b>8</b>	меЭУ	<b>7</b>	НТ	<b>6</b>	ПТ	R	7
<i>Tripleurospermum perforatum</i>	<b>5.2**</b>	МФ	<b>6</b>	МТ	<b>6</b>	СА	<b>7</b>	прСВ	R	7
<i>Tussilago farfara</i>	<b>6</b>	МФ	<b>4*</b>	МТ	<b>8</b>	НТ	<b>8</b>	прСВ	CR	42
<i>Urtica dioica</i>	<b>6</b>	МФ	<b>8</b>	меЭУ	<b>7</b>	НТ	<b>6.6*</b>	прСВ	CR	5
<i>Veronica serpyllifolia</i>	<b>5</b>	МФ	<b>7</b>	меЭУ	<b>6</b>	СА	<b>7</b>	прСВ	R	10

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения оптимумов, указанные в шкалах Г. Элленберга, \* - рассчитанные значения, \*\* - рассчитанные значения, требующие уточнения.

Расшифровка используемых обозначений для экологических групп

1. По отношению к увлажнению: ксМФ – ксеромезофит; МФ – мезофит; меГИ – мезогигрофит; ГИ – гигрофит.
2. По отношению к богатству почв азотом: ОЛ – олиготроф; меОЛ – Мезоолиготроф; МТ – мезотроф; меЭУ – мезоэутроф; ЭУ – эутроф.
3. По отношению к кислотности: ГА – гиперацидофильная; ПА – перацидофильная; СА – субацидофильная; НТ – нейтрофильная; АЛ – алкалифильная.
4. По отношению к освещенности / затенению: ГТ – Растения глубокой тени; ТО – Растения теневой освещенности; ПТ – Полутеневые растения; прСВ – Преимущественно световые растения; СВ – Полностью световые растения.

Представленность видов выделенных ЭЦГ в разных ландшафтных зонах

Список видов	ЭЦГ	Равни-ны	Пред-горья	Горы
1	2	3	4	5
<i>Andromeda polifolia</i>	Болотная	+	+	+
<i>Baeothryon alpinum</i>	Болотная	+	+	+
<i>Baeothryon cespitosum</i>	Болотная	-	-	+
<i>Carex chordorrhiza</i>	Болотная	+	+	+
<i>Carex dioica</i>	Болотная	+	+	+
<i>Carex elongata</i>	Болотная	+	+	-
<i>Carex heleonastes</i>	Болотная	-	-	+
<i>Carex lasiocarpa</i>	Болотная	+	+	+
<i>Carex limosa</i>	Болотная	+	+	+
<i>Carex pauciflora</i>	Болотная	+	+	+
<i>Carex paupercula</i>	Болотная	+	+	+
<i>Carex rhynchophysa</i>	Болотная	+	+	+
<i>Carex rostrata</i>	Болотная	+	+	+
<i>Carex rotundata</i>	Болотная	-	-	+
<i>Carex vesicaria</i>	Болотная	+	+	+
<i>Cirsium palustre</i>	Болотная	+	+	+
<i>Comarum palustre</i>	Болотная	+	+	+
<i>Corallorrhiza trifida</i>	Болотная	+	+	+
<i>Drosera anglica</i>	Болотная	+	+	+
<i>Drosera rotundifolia</i>	Болотная	+	+	+
<i>Epilobium palustre</i>	Болотная	+	+	+
<i>Eriophorum latifolium</i>	Болотная	-	-	+
<i>Eriophorum polystachyon</i>	Болотная	+	+	+
<i>Eriophorum russeolum</i>	Болотная	+	+	+
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	Болотная	-	+	+
<i>Eriophorum vaginatum</i>	Болотная	+	+	+
<i>Galium uliginosum</i>	Болотная	+	+	+
<i>Ligularia sibirica</i>	Болотная	-	+	+
<i>Listera ovata</i>	Болотная	+	+	+
<i>Menyanthes trifoliata</i>	Болотная	+	+	+
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	Болотная	-	+	+
<i>Oxycoccus palustris</i>	Болотная	+	+	+
<i>Parnassia palustris</i>	Болотная	+	+	+
<i>Pedicularis palustris</i>	Болотная	-	+	-
<i>Rubus chamaemorus</i>	Болотная	+	+	+
<i>Salix myrtilloides</i>	Болотная	+	+	+
<i>Saxifraga hirculus</i>	Болотная	+	+	-
<i>Scheuchzeria palustris</i>	Болотная	+	+	+



## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Betula nana</i>	Тундрово-болотная	+	+	+
<i>Carex redowskiana</i>	Тундрово-болотная	+	-	+
<i>Salix glauca</i>	Тундрово-болотная	+	+	+
<i>Salix lapponum</i>	Тундрово-болотная	+	+	+
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Тундрово-болотная	+	+	+
<i>Carex appropinquata</i>	Лесо-болотная	+	+	-
<i>Carex cinerea</i>	Лесо-болотная	+	+	+
<i>Carex juncella</i>	Лесо-болотная	+	+	-
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	Лесо-болотная	+	+	-
<i>Cicuta virosa</i>	Лесо-болотная	+	+	-
<i>Equisetum palustre</i>	Лесо-болотная	+	+	+
<i>Ledum palustre</i>	Лесо-болотная	+	+	-
<i>Petasites frigidus</i>	Лесо-болотная	+	+	-
<i>Pinus sylvestris</i>	Лесо-болотная	+	+	+
<i>Stellaria crassifolia</i>	Лесо-болотная	+	+	-
<i>Thelypteris palustris</i>	Лесо-болотная	+	-	-
<i>Allium schoenoprasum</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Alopecurus alpinus</i>	Горно-луговая	-	-	+
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Carex caucasica</i>	Горно-луговая	-	-	+
<i>Cerastium arvense</i>	Горно-луговая	-	-	+
<i>Coeloglossum viride</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Deschampsia glauca</i>	Горно-луговая	-	-	+
<i>Dianthus superbus</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Euphrasia frigida</i>	Горно-луговая	-	+	+
<i>Hieracium hypoglaucum</i>	Горно-луговая	-	+	+
<i>Lagotis uralensis</i>	Горно-луговая	-	-	+
<i>Omalothea norvegica</i>	Горно-луговая	-	+	+
<i>Pachypleurum alpinum</i>	Горно-луговая	-	+	+
<i>Pedicularis compacta</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Phleum alpinum</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Rhodiola rosea</i>	Горно-луговая	-	+	+
<i>Rumex acetosa</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Rumex lapponicus</i>	Горно-луговая	-	-	+
<i>Sanguisorba officinalis</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Горно-луговая	-	-	+
<i>Tanacetum bipinnatum</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Tephrosieris integrifolia</i>	Горно-луговая	-	-	+
<i>Trisetum sibiricum</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Veratrum lobelianum</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Viola biflora</i>	Горно-луговая	+	+	+
<i>Acomastylis glacialis</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Anemonastrum biarmiense</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Antennaria dioica</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Arctous alpina</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Armeria scabra</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Artemisia norvegica</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Athyrium distentifolium</i>	Горн. тундр и редк.	-	+	+
<i>Betula tortuosa</i>	Горн. тундр и редк.	-	+	+
<i>Bistorta major</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Calamagrostis lapponica</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Carex arctisibirica</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Carex brunnescens</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Carex rupestris</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Carex sabyensis</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Carex vaginata</i>	Горн. тундр и редк.	+	-	+
<i>Castilleja arctica</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Diapensia lapponica</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	Горн. тундр и редк.	-	+	+
<i>Draba sibirica</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Dryas octopetala</i>	Горн. тундр и редк.	+	-	+
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Eritrichium villosum</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Festuca ovina</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Gastrolychnis apetala</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Harrimanella hypnoides</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Hedysarum arcticum</i>	Горн. тундр и редк.	-	+	+
<i>Hieracium alpinum</i>	Горн. тундр и редк.	-	+	+
<i>Hieracium vulgatum</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Hierochloe alpina</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Hierochloe arctica</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Huperzia selago</i>	Горн. тундр и редк.	+	-	+
<i>Juncus trifidus</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Juniperus sibirica</i>	Горн. тундр и редк.	-	+	+
<i>Lagotis minor</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Larix sibirica</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Ledum decumbens</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Lloydia serotina</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Loiseleuria procumbens</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Luzula confusa</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Luzula frigida</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Luzula parviflora</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Luzula wahlenbergii</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Lycopodium lagopus</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Myosotis asiatica</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Nardus stricta</i>	Горн. тундр и редк.	-	+	+
<i>Omalotheca supina</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Pedicularis oederi</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Phlojodicarpus villosus</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Phyllodoce caerulea</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Pinguicula villosa</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Potentilla crantzii</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Pyrola grandiflora</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Rhodiola quadrifida</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Salix lanata</i>	Горн. тундр и редк.	+	+	+
<i>Salix nummularia</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Salix polaris</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Salix reticulata</i>	Горн. тундр и редк.	-	+	+
<i>Silene acaulis</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Silene paucifolia</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Tephroseris atropurpurea</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Tephroseris heterophylla</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Tephroseris tundricola</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Thalictrum alpinum</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Valeriana capitata</i>	Горн. тундр и редк.	-	-	+
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	Боровая	+	-	-
<i>Calamagrostis epigeios</i>	Боровая	+	+	-
<i>Carex ericetorum</i>	Боровая	+	-	-
<i>Abies sibirica</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Atragene sibirica</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Avenella flexuosa</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Betula pendula</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Betula pubescens</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Calypso bulbosa</i>	Таежно-лесная	-	+	-
<i>Carex globularis</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Diplazium sibiricum</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Dryopteris carthusiana</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Dryopteris expansa</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Equisetum sylvaticum</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Fragaria vesca</i>	Таежно-лесная	+	+	-
<i>Goodyera repens</i>	Таежно-лесная	+	+	-
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Hieracium altipes</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Juniperus communis</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Linnaea borealis</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Listera cordata</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Lonicera pallasii</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Luzula pilosa</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Lycopodium annotinum</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Lycopodium clavatum</i>	Таежно-лесная	+	+	-
<i>Maianthemum bifolium</i>	Таежно-лесная	+	+	+

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Melampyrum pratense</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Melica nutans</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Orthilia secunda</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Oxalis acetosella</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Paeonia anomala</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Phegopteris connectilis</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Picea obovata</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Pinus sibirica</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Platanthera bifolia</i>	Таежно-лесная	+	-	-
<i>Populus tremula</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Pyrola chlorantha</i>	Таежно-лесная	+	-	-
<i>Pyrola media</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Pyrola minor</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Pyrola rotundifolia</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Rosa acicularis</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Rubus arcticus</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Rubus idaeus</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Rubus saxatilis</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Salix caprea</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Solidago virgaurea</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	Таежно-лесная	+	+	-
<i>Sorbus sibirica</i>	Таежно-лесная	-	+	+
<i>Stellaria holostea</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Trientalis europaea</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Таежно-лесная	+	+	+
<i>Calamagrostis obtusata</i>	Таежная лугово-лесная	+	+	+
<i>Calamagrostis purpurea</i>	Таежная лугово-лесная	+	+	+
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	Таежная лугово-лесная	+	+	+
<i>Vicia sylvatica</i>	Таежная лугово-лесная	+	+	-
<i>Carex disperma</i>	Дол. темнохвойно-лесная	+	+	+
<i>Carex loliacea</i>	Дол. темнохвойно-лесная	+	+	+
<i>Carex rhizina</i>	Дол. темнохвойно-лесная	+	+	-
<i>Cinna latifolia</i>	Дол. темнохвойно-лесная	-	+	-
<i>Circaea alpina</i>	Дол. темнохвойно-лесная	+	+	-
<i>Moneses uniflora</i>	Дол. темнохвойно-лесная	+	+	+
<i>Ranunculus lapponicus</i>	Дол. темнохвойно-лесная	-	+	+
<i>Rubus humulifolius</i>	Дол. темнохвойно-лесная	+	+	+
<i>Salix jenisseensis</i>	Дол. темнохвойно-лесная	-	+	+
<i>Saussurea parviflora</i>	Дол. темнохвойно-лесная	-	+	-
<i>Viola mirabilis</i>	Дол. темнохвойно-лесная	-	+	-
<i>Viola selkirkii</i>	Дол. темнохвойно-лесная	-	+	-
<i>Aconitum septentrionale</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Actaea erythrocarpa</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Actaea spicata</i>	Долинная лесная	+	+	+

ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Adoxa moschatellina</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Athyrium filix-femina</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Cacalia hastata</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Chrysosplenium tetrandrum</i>	Долинная лесная	+	+	-
<i>Cortusa mathioli</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Crepis paludosa</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Daphne mezereum</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Lathyrus vernus</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Milium effusum</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Paris quadrifolia</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Ribes rubrum</i>	Долинная лесная	+	-	+
<i>Saxifraga aestivalis</i>	Долинная лесная	-	+	+
<i>Spiraea media</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Stellaria bungeana</i>	Долинная лесная	+	+	+
<i>Cardamine pratensis</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Angelica sylvestris</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Cardamine macrophylla</i>	Долинная лугово-лесная	-	-	+
<i>Cirsium heterophyllum</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Cirsium oleraceum</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Corydalis bulbosa</i>	Долинная лугово-лесная	-	+	-
<i>Crepis sibirica</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Delphinium elatum</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Equisetum pratense</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Galium boreale</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Geranium albiflorum</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Geranium sylvaticum</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Hieracium aurantiacum</i>	Долинная лугово-лесная	-	+	-
<i>Hieracium laevigatum</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Moehringia lateriflora</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Myosotis sylvatica</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Pleurospermum uralense</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Poa nemoralis</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Poa remota</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Primula pallasii</i>	Долинная лугово-лесная	-	-	+
<i>Ranunculus propinquus</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Ribes hispidulum</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Salix pyrolifolia</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Thalictrum minus</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Trollius europaeus</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Valeriana wolgensis</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Veronica officinalis</i>	Долинная лугово-лесная	-	+	-
<i>Vicia sepium</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+
<i>Viola epipsila</i>	Долинная лугово-лесная	+	+	+

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Viola mauritii</i>	Долинная лугово-лесная	-	+	-
<i>Alnus incana</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Alopecurus pratensis</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Angelica archangelica</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Anthriscus sylvestris</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Artemisia vulgaris</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Bromopsis inermis</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Carex atherodes</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Carex cespitosa</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Carum carvi</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Centaurea jacea</i>	Долинная лесо-луговая	-	+	-
<i>Cerastium davuricum</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Conioselinum tataricum</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Duschekia fruticosa</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Elymus caninus</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Filipendula ulmaria</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Galium trifidum</i>	Долинная лесо-луговая	+	-	-
<i>Geum rivale</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Glechoma hederacea</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Heracleum sibiricum</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Hylotelephium triphyllum</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Impatiens noli-tangere</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Lactuca sibirica</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Lamium album</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Lathyrus pratensis</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Lysimachia nummularia</i>	Долинная лесо-луговая	+	-	-
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	Долинная лесо-луговая	-	+	-
<i>Mentha arvensis</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Myosotis palustris</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Padus avium</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Phalaroides arundinacea</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Poa palustris</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Ranunculus auricomus</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Ranunculus repens</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Ribes nigrum</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Rosa majalis</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Rumex aquaticus</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Rumex pseudonatronatus</i>	Долинная лесо-луговая	+	-	-
<i>Salix acutifolia</i>	Долинная лесо-луговая	+	-	-
<i>Salix dasyclados</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Salix myrsinifolia</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Salix viminalis</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Scutellaria galericulata</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Senecio nemorensis</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Stellaria nemorum</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+

ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Tanacetum vulgare</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	-
<i>Urtica sondenii</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Veronica longifolia</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Viola canina</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Viola palustris</i>	Долинная лесо-луговая	+	+	+
<i>Achillea millefolium</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Agrostis gigantea</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Agrostis tenuis</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Amoria repens</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Barbarea stricta</i>	Долинная луговая	-	-	+
<i>Botrychium lunaria</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Botrychium multifidum</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Carex lachenalii</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Carex pallescens</i>	Долинная луговая	-	+	-
<i>Carex praecox</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Centaurea phrygia</i>	Долинная луговая	-	+	-
<i>Cerastium holosteoides</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Chaerophyllum prescottii</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Dactylis glomerata</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Deschampsia cespitosa</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Dianthus deltoides</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Elymus fibrosus</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Elymus mutabilis</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Elytrigia repens</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Equisetum arvense</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Festuca pratensis</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Festuca rubra</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Filaginella uliginosa</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Galium mollugo</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Galium physocarpum</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Geranium pratense</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Hieracium umbellatum</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Hierochloe odorata</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Hypericum maculatum</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Knautia arvensis</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Leontodon autumnalis</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Leucanthemum vulgare</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Linaria vulgaris</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Lysimachia vulgaris</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Omalotheca sylvatica</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Phleum pratense</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Pimpinella saxifraga</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Plantago major</i>	Долинная луговая	+	+	-

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Plantago media</i>	Долинная луговая	+	-	+
<i>Poa alpina</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Poa pratensis</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Polemonium coeruleum</i>	Долинная луговая	-	+	-
<i>Potentilla anserina</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Prunella vulgaris</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Ptarmica vulgaris</i>	Долинная луговая	+	-	-
<i>Ranunculus acris</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Ranunculus monophyllus</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Rhinanthus serotinus</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Rumex acetosella</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Rumex crispus</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Rumex thyrsoiflorus</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Stellaria graminea</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Stellaria palustris</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Taraxacum officinale</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Thalictrum simplex</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Trifolium medium</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Trifolium pratense</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Turritis glabra</i>	Долинная луговая	+	-	+
<i>Veronica chamaedrys</i>	Долинная луговая	+	+	-
<i>Vicia cracca</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Viola tricolor</i>	Долинная луговая	+	+	+
<i>Arabis alpina</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Agrostis borealis</i>	Аллювиальная	+	+	+
<i>Agrostis stolonifera</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Artemisia tilesii</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Aster sibiricus</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Astragalus danicus</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Astragalus norvegicus</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Astragalus subpolaris</i>	Аллювиальная	-	+	-
<i>Bartsia alpina</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Bidens tripartita</i>	Аллювиальная	+	-	-
<i>Bistorta vivipara</i>	Аллювиальная	+	+	+
<i>Bromopsis pumpelliana</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Calamagrostis neglecta</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Carex bicolor</i>	Аллювиальная	-	+	-
<i>Carex capillaris</i>	Аллювиальная	-	+	-
<i>Castilleja hyparctica</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Cerastium jenisejense</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Chamaenerion latifolium</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Eleocharis palustris</i>	Аллювиальная	+	+	+
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	Аллювиальная	-	+	-
<i>Epilobium hornemannii</i>	Аллювиальная	+	+	+



ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Erigeron silenifolius</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Euphorbia borodinii</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Glyceria lithuanica</i>	Аллювиальная	+	-	-
<i>Gypsophila uralensis</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Hedysarum alpinum</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Hieracium timanense</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Inula salicina</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Juncus alpino-articulatus</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Lathyrus palustris</i>	Аллювиальная	-	+	-
<i>Linaria acutiloba</i>	Аллювиальная	-	+	-
<i>Lotus peczoricus</i>	Аллювиальная	+	-	-
<i>Oberna behen</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Oxyria digyna</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Oxytropis sordida</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i>	Аллювиальная	-	+	-
<i>Pedicularis verticillata</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Petasites spurius</i>	Аллювиальная	+	-	-
<i>Pinguicula vulgaris</i>	Аллювиальная	-	+	+
<i>Primula stricta</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Ranunculus flammula</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Ranunculus reptans</i>	Аллювиальная	+	-	+
<i>Rorippa palustris</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Sagina saginoides</i>	Аллювиальная	+	+	+
<i>Salix hastata</i>	Аллювиальная	+	+	+
<i>Silene tatarica</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Stellaria fennica</i>	Аллювиальная	+	+	+
<i>Stellaria longifolia</i>	Аллювиальная	+	+	+
<i>Taraxacum ceratophorum</i>	Аллювиальная	-	-	+
<i>Triglochin palustre</i>	Аллювиальная	+	+	-
<i>Viola epipsiloides</i>	Аллювиальная	-	+	+
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	Прибрежно-водная	+	-	-
<i>Arctagrostis latifolia</i>	Прибрежно-водная	+	+	-
<i>Arctophila fulva</i>	Прибрежно-водная	+	-	-
<i>Butomus umbellatus</i>	Прибрежно-водная	+	-	-
<i>Caltha palustris</i>	Прибрежно-водная	+	+	+
<i>Carex acuta</i>	Прибрежно-водная	+	+	+
<i>Carex aquatilis</i>	Прибрежно-водная	+	+	+
<i>Equisetum fluviatile</i>	Прибрежно-водная	+	+	+
<i>Galium palustre</i>	Прибрежно-водная	+	+	+
<i>Juncus filiformis</i>	Прибрежно-водная	+	+	+
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	Прибрежно-водная	+	+	+
<i>Persicaria amphibia</i>	Прибрежно-водная	+	+	-
<i>Petasites radiatus</i>	Прибрежно-водная	+	+	+
<i>Scirpus sylvaticus</i>	Прибрежно-водная	+	+	-

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Cirsium setosum</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Alopecurus aequalis</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Amoria hybrida</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Carduus crispus</i>	Сорно-рудеральная	+	+	+
<i>Chenopodium album</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Chenopodium rubrum</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Crepis tectorum</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Erigeron acris</i>	Сорно-рудеральная	+	+	+
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Fallopia convolvulus</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Galeopsis bifida</i>	Сорно-рудеральная	-	+	+
<i>Galeopsis speciosa</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Hieracium caespitosum</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Hordeum jubatum</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Juncus bufonius</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Juncus nodulosus</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Lepidotheca suaveolens</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Melandrium album</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Myosotis arvensis</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Myosotis micrantha</i>	Сорно-рудеральная	-	+	-
<i>Persicaria lapathifolia</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Poa annua</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Poa supina</i>	Сорно-рудеральная	-	+	-
<i>Poa trivialis</i>	Сорно-рудеральная	+	-	+
<i>Polygonum aviculare</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Polygonum humifusum</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Puccinellia distans</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Ranunculus sceleratus</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Rumex confertus</i>	Сорно-рудеральная	-	+	-
<i>Senecio vulgaris</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Spergula arvensis</i>	Сорно-рудеральная	+	-	-
<i>Stellaria media</i>	Сорно-рудеральная	+	+	+
<i>Tripleurospermum perforatum</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Tussilago farfara</i>	Сорно-рудеральная	+	+	+
<i>Urtica dioica</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Veronica serpyllifolia</i>	Сорно-рудеральная	+	+	-
<i>Aster alpinus</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Astragalus frigidus</i>	Петрофитная	-	+	-
<i>Campanula rotundifolia</i>	Петрофитная	+	+	+
<i>Carex alba</i>	Петрофитная	-	+	-
<i>Carex digitata</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Carex media</i>	Петрофитная	-	+	+
<i>Cryptogramma stelleri</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Cypripedium calceolus</i>	Петрофитная	+	+	-

ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (окончание)

1	2	3	4	5
<i>Cypripedium guttatum</i>	Петрофитная	-	+	-
<i>Cystopteris dickieana</i>	Петрофитная	-	+	-
<i>Dendranthema zawadskii</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Dryas punctata</i>	Петрофитная	-	+	-
<i>Epipactis atrorubens</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Equisetum scirpoides</i>	Петрофитная	+	+	+
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Pinguicula alpina</i>	Петрофитная	+	-	-
<i>Polygala amarella</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Rhizomatopteris montana</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Saussurea alpina</i>	Петрофитная	+	+	+
<i>Saxifraga cespitosa</i>	Петрофитная	-	-	+
<i>Saxifraga nivalis</i>	Петрофитная	-	-	+
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	Петрофитная	-	+	-
<i>Selaginella selaginoides</i>	Петрофитная	+	+	+
<i>Thymus talijevii</i>	Петрофитная	+	+	-
<i>Tofieldia pusilla</i>	Петрофитная	+	-	-
<i>Viola rupestris</i>	Петрофитная	+	-	-
<i>Woodsia glabella</i>	Петрофитная	-	+	-

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> .....	3
<b>Глава 1. Подходы к выделению эколого-ценотических групп видов</b> ..	6
<b>Глава 2. Характеристика района исследований</b> .....	24
<b>Глава 3. Материал и методика</b> .....	45
<b>Глава 4. Экологическая оценка растительности ландшафтов верхнего и среднего течения р. Печора</b> .....	69
<b>Глава 5. Система эколого-ценотических групп сосудистых растений ландшафтов верхнего и среднего течения р. Печоры</b> .....	85
5.1. Построение системы эколого-ценотических групп видов.....	85
5.2. Характеристика системы ЭЦГ сосудистых растений для бассейна верхней и средней Печоры.....	101
5.3. Статистическая оценка предложенной системы ЭЦГ.....	125
<b>Заключение</b> .....	140
<b>Список литературы</b> .....	142
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Экологические параметры и жизненные стратегии сосудистых растений верхнего и среднего течения р. Печора</b> .....	164
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Представленность видов выделенных ЭЦГ в разных ландшафтных зонах</b> .....	184