

УДК 581.9 (470.331)

## **СОПРЯЖЕННЫЙ АНАЛИЗ КОМПОНЕНТОВ ФЛОРЫ КАК МЕТОД ВЫЯВЛЕНИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКИ ПРИРОДНЫХ КОМПЛЕКСОВ РАЗНОГО УРОВНЯ**

**А.А. Нотов**

Тверской государственный университет

Проведен сопряженный анализ сосудистых растений, мхов, печеночников и лишайников Тверской обл. и природных комплексов разного уровня, представленных в пределах ее территории. Он позволил полнее раскрыть ботанико-географическую специфику флор фрагментов физико-географических провинций и районов, в которой представлены урочища с обнажениями карбонатных пород. Высокий уровень специфичности флор природных комплексов обусловлен их особой ролью в процессах флорогенеза.

**Ключевые слова:** флора, сопряженный анализ, физико-географическое районирование, сосудистые растения, мхи, печеночники, лишайники, Тверской область.

### ***Введение***

Оценка уровня специфичности природных комплексов разного уровня имеет большое значение для реконструкции флорогенетических процессов. Как правило, в рамках биогеографического направления изучение различных компонентов флоры и характера их формирования проводят независимо. Однако сосудистые растения, мхи, печеночники, водоросли, лишайники являются составными частями целостных природных систем, пространственное распределение которых обусловлено особенностями единого флорогенетического процесса и отражает специфику биологии и синэкологии этих групп. Сопряженный анализ компонентов флоры будет способствовать реализации системного подхода в биогеографии. Он позволит вывести научные исследования в этой области на качественно новый уровень понимания природных явлений и процессов, механизмов флорогенеза, создаст необходимую базу для комплексного районирования. Публикации, посвященные проблеме сопряженного анализа компонентов флор, пока еще немногочисленны [8; 15; 21; 24; 30]. В этой связи актуально применение этого подхода при изучении модельных регионов с большим уровнем гетерогенности природной среды, в которых проведена комплексная инвентаризация флоры с высокой степенью детальности.

В качестве такого региона можно рассматривать Тверскую обл. [16]. Ее территория имеет значительные размеры и особый статус в гидрологической системе Европы. Регион занимает центральную часть Каспийско-Балтийского водораздела, в пределах которого расположены истоки Волги, Западной Двины, Мсты, притоков Ловати. Около южной границы области находится исток Днепра. Она расположена на стыке крупных ботанико-географических и физико-географических границ [4–6]. Растительный покров характеризуется более высокой по сравнению с другими регионами Центральной России степенью сохранности. Значительная общая площадь территории, неоднородность в геоморфологическом, ландшафтном и флористическом отношениях обусловили разнообразие основных компонентов флоры [10–14; 20; 18; 19; 29 и др.]. В 1982–2012 гг. выполнено комплексное флористическое исследование [3; 14–23]. К настоящему времени достигнут сопоставимый уровень изученности сосудистых растений, мохообразных и лишайников. Проведен сопряженный анализ разных компонентов флоры [16], в рамках которого: 1) выявлен видовой состав сосудистых растений, мхов, печеночников и лишайников; 2) выяснены ботанико-географические особенности основных компонентов флоры; 3) оценен уровень разнообразия и специфичности флор физико-географических провинций и районов; 4) проанализирована флора природных комплексов и урочищ с обнажениями карбонатных пород.

#### ***Общая характеристика региона***

Площадь территории Тверской обл. составляет 84,2 тыс. км<sup>2</sup>. Регион расположен на стыке крупных ботанико-географических и физико-географических границ. Он включает фрагменты 4 физико-географических провинций, которые отличаются климатическими характеристиками, особенностями геоморфологии и геологии, гидрографии, ландшафтной структуры [4;5].

Фрагменты трех провинций сопоставимы по площади. Основу Валдайской (ВП) и Смоленско-Московской (СМП) провинций составляют возвышенности. На них находятся истоки Волги, Западной Двины, Мсты, притоков Ловати, Днепра. Территория ВП ограничена областью максимального распространения последнего покровного оледенения. В пределах ВП расположены сложные системы ледниковых озер, элементы крупнохолмистого рельефа, обычны россыпи гранитных валунов. Растительный покров характеризуется более высокой по сравнению с другими территориями области степенью сохранности. На западе распространены фрагменты коренных широколиственно-еловых лесов и боровые комплексы. Специфику СМП определяют крупные долинные ландшафты с обнажениями карбонатных пород. Основу Верхневолжской провинции (ВВП) составляет равнинная территория,

включающая часть зоны, находившейся под воздействием московского оледенения. В ВВП сохранились крупные болотные массивы, на северо-востоке встречаются фрагменты среднетаежных ельников.

В Тверской обл. достаточно широко распространены урочища с обнажениями карбонатных пород. Они концентрируются в районе Карбонового выступа, занимающего центральную часть области [4]. Самые крупные из них расположены в следующих физико-географических районах: Ржевско-Старицкий (РСР), Тверецкий (ТР), Шлино-Цнинский и Верхнемстинский [19]. В ботанических работах первый район нередко называют Ржевско-Старицким Поволжьем, второй обозначают как Вышневолоцко-Новоторжский вал, а два последних объединяют в Мстинский район (МР) [12; 20]. В совокупности эти районы образуют значительную по протяженности (более 280 км) в широтном направлении территорию, пересекающую Валдайскую (МР) и Смоленско-Московскую провинции (ТР, РСР). В каждом из районов встречаются долинные ландшафты с обнажениями карбонатных пород и карстовые элементы. ТР представляет гряду, в формировании которой принимали участие принесенные ледником отторженцы карбонатных пород [25]. По склонам холмов распространены лессовидные суглинки с карбонатами и щебнем известняка. В МР обнажения карбонатных пород встречаются в долине р. Цны. Многие ключевые и минеротрофные болота района являются кальцетрофными, а в озерных котловинах под аллювиальными и водно-ледниковыми отложениями располагаются палеозойские известняки. Разнообразие экотопов позволяет рассматривать эти районы в качестве базовых модельных территории для анализа экстразональных и интразональных элементов [14; 19]

#### ***Общая характеристика флоры Тверской обл.***

*Уровень видового богатства.* В пределах Тверской обл. зарегистрировано 894 аборигенных вида сосудистых растений (1116 с учетом микровидов и гибридов), 682 адвентивных вида сосудистых растений, 282 вида мхов, 98 видов печеночников и 527 видов лишайников [16] (табл. 1). Расположенные на территории области фрагменты физико-географических провинций также характеризуются значительным видовым богатством и высокой флористической репрезентативностью (табл. 1), что обусловлено большими размерами и достаточной гетерогенностью их территорий. Уровни видового богатства аборигенной фракции сосудистых растений без учета микровидов сопоставимы. Больше долевое участие микровидов и гибридов в ВВП определяется лучшей их изученностью на этой территории, особенно микровидов в родах *Pilosella* Hill, *Potamogeton* L., *Ranunculus* L.

Таблица 1

Видовое богатство компонентов флоры Тверской обл.  
и фрагментов физико-географических провинций

Компоненты	Всего видов	ВП	ВВП	СМП
Сосудистые растения	894/1116	774/866 (86,6/77,6)	795/916 (88,9/82,1)	781/851 (87,4/76,3)
Мхи	282	246 (87,2)	202 (71,6)	242 (85,8)
Печеночники	98	92 (93,8)	69 (70,4)	81 (82,7)
Лишайники	527	415 (78,7)	300 (56,9)	337 (63,9)

*Примечание.* Для сосудистых растений после косой черты приведен общий уровень видового богатства с учетом микровидов; в скобках указана доля от общего числа видов анализируемого компонента флоры области в %.

В связи с разной степенью детализации таксономических обработок групп, включающих микровиды и гибриды, недостаточной изученностью их распространения в целом при ботанико-географическом анализе флоры материалы по микровидам и гибридам в спектрах не учтены. В качестве дополнительной информации они использованы при оценке специфичности флоры ВП [3; 16]. В приведенных ниже спектрах исключены из рассмотрения адвентивные растения. Особое внимание уделено выяснению эколого-ценотической и ботанико-географической специфике разных компонентов флоры.

*Эколого-фитоценотическая структура.* В эколого-фитоценотическом спектре флоры дифференцирующее значение имеют группы луговых, лесных, болотных видов (рис. 1). У сосудистых растений луговые виды объединяют 18,6% флоры. Эта группа очень слабо представлена у мхов (1,1%) и практически не выражена у печеночников и лишайников. В луговых фитоценозах мохообразные чаще приурочены к зарастающим обнажениям субстратов и представляют, как правило, группу видов, характерных для сообществ с несомкнутым покровом и синантропных местообитаний. В совокупности болотные, болотно-лесные и лесные виды у сосудистых растений объединяют 38,4%. У мохообразных и лишайников на их долю приходится более половины видового состава. У печеночников эта фракция включает 80,6% (рис. 1).

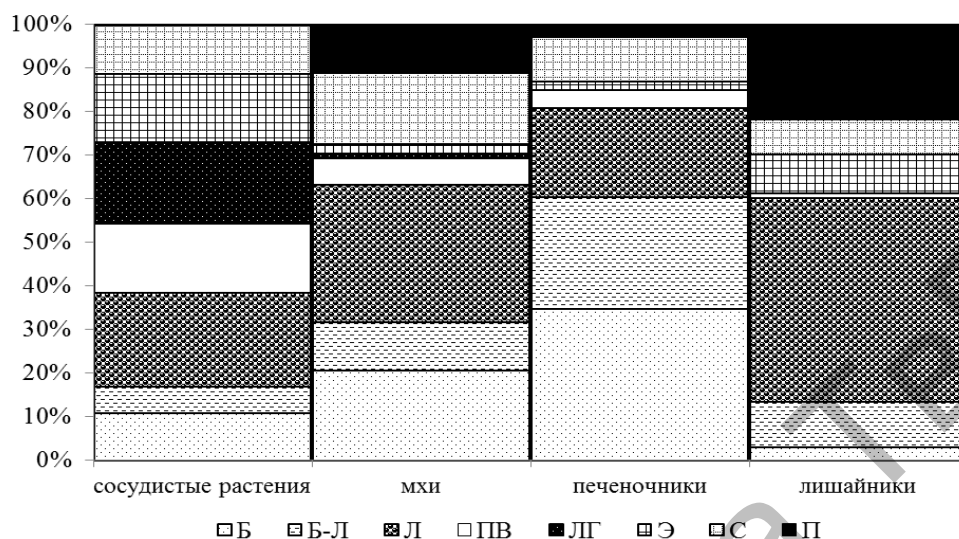


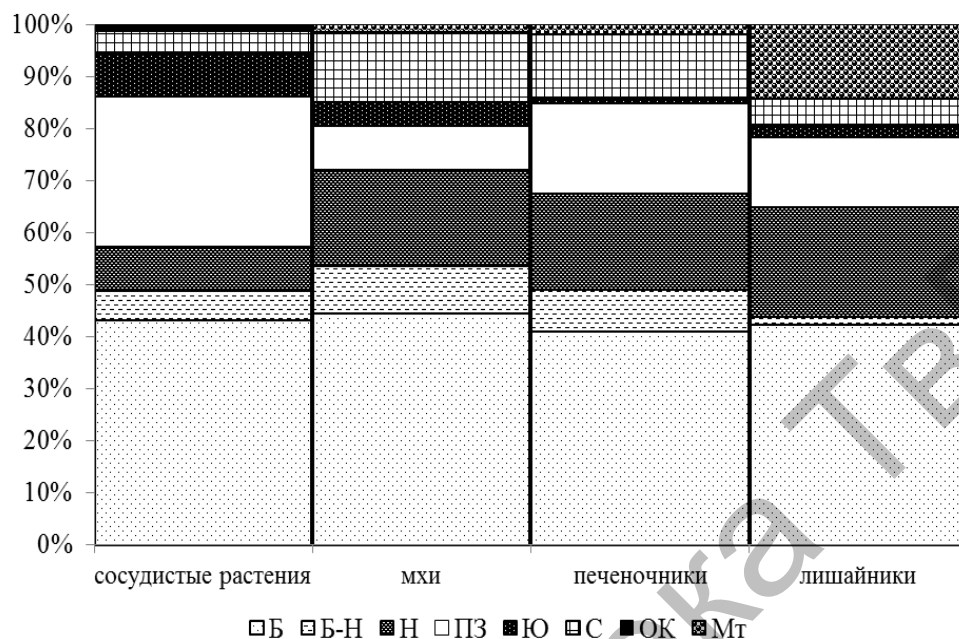
Рис. 1. Эколого-фитоценотический спектр флоры Тверской обл.:  
 Б – болотные; Б-Л – болотно-лесные; Л – лесные; ПВ – водные и прибрежно-водные;  
 ЛГ – луговые; Э – эвритопные; С – виды сообществ с несомкнутым покровом,  
 синантропных местообитаний и сорные; П – виды петрофитных сообществ

Специфика мохообразных и лишайников по сравнению с сосудистыми растениями проявляется также в большем относительном объеме петрофитной группы. У сосудистых растений она представлена всего тремя видами (*Asplenium viride* Huds., *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., *Polypodium vulgare* L.). У мохообразных и лишайников она объединяет от 3,1 до 22% видового состава. Максимальное доленое участие этой группы выявлено у лишайников, что обусловлено более значительным по сравнению с мохообразными объемом эпилитной фракции. Относительная доля в спектрах водной и прибрежно-водной группы находится в интервале 1,1–15,9%. Максимальное разнообразие этой группы характерно для сосудистых растений. У мхов она включает 6% видового состава. Самое низкое ее доленое участие отмечено у лишайников. Водную группу у них представляют только некоторые виды родов *Verrucaria* Schrad., *Dermatocarpon* Eschw., *Bacidina* Vězda. Таким образом, эколого-фитоценотический спектр у сосудистых растений характеризуется более пропорциональным участием основных групп, значительной ролью луговой, водной и прибрежно-водной групп. В этих сообществах разнообразие споровых растений и лишайников низкое. Большинство печеночников и мхов приурочено к лесным и болотным сообществам, связь с которыми особенно важна для печеночников. Специфику лишайников и мхов определяет также высокое доленое участие петрофитной группы. При более детальном

анализе возможна оценка видов разных компонентов по степени стеноитности или эвритопности.

Для эпилитных лишайников и мхов Центральной и Северо-Западной России характерно разное соотношение базифильных и ацидофильных видов. Большинство эпилитных лишайников в этих регионах приурочено к гранитам и другим породам с кислой реакцией среды. В Тверской обл. из 128 (24,3% всех видов флоры области) эпилитных лишайников 90 видов (70,3% всех эпилитов) встречаются на гранитах или преимущественно на гранитах, 38 (29,7%) – на известняках. Во флоре Тверской обл. отмечено только 25 видов мхов (8,9% от флоры области), являющихся облигатными эпилитами, которые растут непосредственно на каменистых субстратах. Из них 16 видов (64% всех эпилитов) встречаются на известняках и 5 (20%) – на гранитах.

*Спектры географических элементов.* Группы географических элементов, выделяемые для разных компонентов флоры, не всегда сопоставимы. При анализе широтных групп у мохообразных и лишайников в случае, когда приуроченность к горным районам имеет большее значение, чем отношение к определенной ботанико-географической зоне, нередко в составе широтных элементов флоры выделяют монтанную группу [2; 7; 28 и др.]. Уровень связи с горными территориями и с приокеаническими районами имеет количественное выражение и должен являться предметом специального анализа. Однако при сопоставлении разных компонентов флоры территорий, на которых возможно выявление таких связей, выделение монтанной и субокеанической групп в ряде случаев позволяет более детально охарактеризовать специфику состава флоры. При анализе географического спектра флоры нами использован такой подход. В связи с отсутствием четкой обособленности арктовысокогорного (арктоальпийского, арктомонанного), гипоарктического, арктобореального элементов у мохообразных и лишайников мы рассматривали «северную» фракцию видов в целом. В «южную» фракцию сгруппированы степные и лесостепные виды, некоторым аналогом которых являются аридные виды у мохообразных и лишайников.



Р и с . 2 . Спектр географических элементов флоры Тверской обл.:  
 Б – бореальные; Б-Н – бореально-неморальные; Н – неморальные;  
 ПЗ – полизональные и космополиты; Ю – южные (степные, лесостепные и аридные);  
 С – северные (гипоарктические, арктобореальные и арктовысокогорные);  
 ОК – субокеанические; Мт – монтанные

Географические спектры каждого компонента флоры Тверской обл. имеют характерную для бореальной зоны структуру. Сравнимые компоненты отличаются по относительному объему северной и южной фракций (рис. 2). Южная фракция у сосудистых растений объединяет 8,3% вида. Меньшую роль она играет у мхов (4,6%) и лишайников (2,3%). Эта группа практически не выражена у печеночников. Относительный объем северной фракции варьирует в интервале 4,4–13,1% (рис. 2). Он минимален у сосудистых растений и имеет максимальное значение у мхов. У лишайников многие виды, широко распространенные на севере, представляют скорее монтанный, чем арктовысокогорный элемент. Эколого-фитоценотическая структура северной фракции сосудистых растений, мхов, печеночников отличается от таковой у лишайников. Среди лишайников этой фракции преобладают виды петрофитных сообществ, у сосудистых растений и мохообразных доминируют болотные и болотно-лесные виды. Монтанная группа у сосудистых растений представлена тремя видами (0,3%). У лишайников она объединяет 14,2% видов. Специфику флоры Тверской обл. по сравнению с флорами других областей Центральной России определяет субокеаническая группа, которую представляют *Lobelia dortmanna* L., *Tillaea aquatica* L., *Subularia aquatica* L.

### **Особенности флор природных комплексов разного уровня**

*Фрагменты физико-географических провинций.* Расположенные в пределах Тверской обл. фрагменты провинций характеризуются разным уровнем видового богатства, определенной спецификой структуры спектров по каждому компоненту флоры. По уровню видового богатства компоненты флоры фрагментов провинций распределяются следующим образом: сосудистые растения – ВВП (795), СМП (781), ВП (774); мхи – ВП (246), СМП (242), ВВП (202); печеночники – ВП (92), СМП (81), ВВП (69); лишайники – ВП (415), СМП (337), ВВП (300) (табл. 1). Более высокий относительный уровень видового богатства ВП у мхов, печеночников и лишайников обусловлен лучшей степенью сохранности растительного покрова и фрагментов коренных лесных фитоценозов, разнообразием петрофитных сообществ и синузий. Меньший относительный уровень разнообразия ВП по сравнению с другими провинциями у сосудистых растений связан с отсутствием в ВП многих степных и лесостепных видов, отмеченных в СМП и ВВП. При учете микровидов ВП занимает второе место, что обусловлено встречаемостью восточно-фенноскандских и балтийских видов рода *Hieracium* L., которые распространены в пределах Центральной России только на территории Валдайской возвышенности [26; 27].

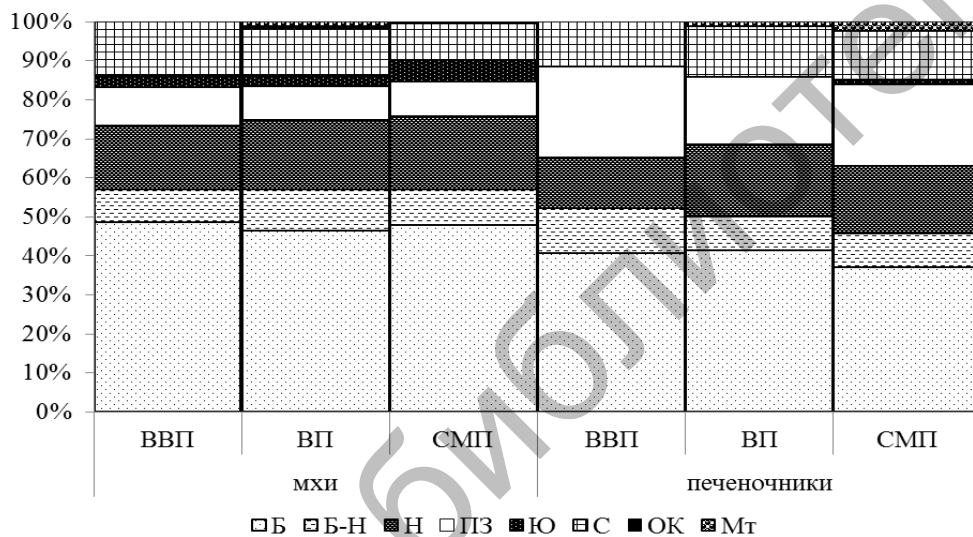
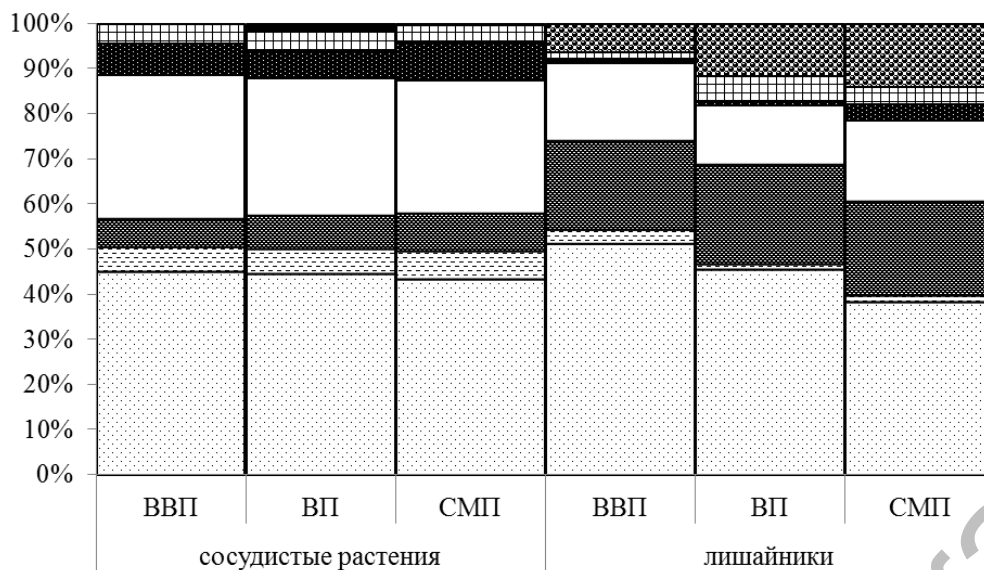
Самый большой объем дифференциальных видов отмечен для сосудистых растений, мхов и печеночников в СМП, для лишайников в ВП. В большей степени оригинальность флоры в первом случае обусловлена значительным разнообразием лесостепных, аридных, кальцефильных видов, приуроченных к ландшафтам с обнажениями карбонатных пород. Во втором случае она связана с лучшей сохранностью коренных южнотаежных фитоценозов, широким распространением гранитных валунов и петрофитных сообществ. По относительному объему дифференциальных видов отмечен сходный с показателем «общий уровень видового богатства» характер распределения. Ботанико-географическая характеристика дифференциальных видов отражает специфику природных условий провинций, особенности флорогенеза анализируемых компонентов. Разнообразие природных комплексов с карбонатными породами, скалистые обнажения известняков и доломитов обусловили широкое распространение представителей южной фракции.

У сосудистых растений в составе дифференциальных видов СМП преобладают лесостепные, степные, неморально-лесостепные виды. Среди них *Anemone sylvestris* L., *Carex montana* L., *Cervaria rivinii* Gaertn., *Geranium sanguineum* L., *Hypericum elegans* Steph., *Juncus inflexus* L., *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin., *Orobanche bartlingii* Griseb., *Pedicularis kaufmannii* Pinzg. и др. Только в СМП



зарегистрированы некоторые аридные мхи (*Aloina rigida* (Hedw.) Kindb., *Pterygoneuron ovatus* (Hedw.) Dix., *Trichostomum crispulum* Bruch, *Weissia longifolia* Mitt) и печеночники (*Mannia fragrans* (Balb.) Frye et L. Clark), редкие петрофитно-ключевые мхи (*Palustriella commutata* (Hedw.) Ochуга) и неморальные печеночники (*Porella platyphylla* (L.) Pfeiff.). Отмечены некоторые арктобореальные виды (*Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe). Аридными дифференциальными видами лишайников являются *Acarospora cervina* A. Massal., *Caloplaca variabilis* (Pers.) Müll. Arg., *C. velana* (A. Massal.) Du Rietz, *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd., *C. symphyrcarpia* (Flörke) Fr., *Collema crispum* (Huds.) F.H. Wigg. Выявлены редкие монтанные и арктовысокогорные (*Bilimbia lobulata* (Sommerf.) Hafellner et Coppins, *Collema undulatum* Laurer ex Flot., *Thelidium minutulum* Körb.), неморальные лишайники (*Hyperphyscia adglutinata* (Flörke) H. Mayrhofer et Poelt).

Специфику ВП определяют сложные системы ледниковых озер, сообщества с россыпями гранитных валунов, фрагменты коренных елово-широколиственных фитоценозов. Среди дифференциальных видов представлены субокеанические, монтанные, неморальные элементы. Дифференциальными видами сосудистых растений являются редкие субокеанические (атлантические) (*Lobelia dortmanna*, *Subularia aquatica*), балтийские (*Gypsophila fastigiata* L.) средневропейско-горные (*Lathyrus laevigatus* (Waldst. et Kit.) Gren.), монтанные (*Polypodium vulgare*), неморальные (*Astragalus glycyphyllos* L., *Carex remota* L., *Dentaria bulbifera* L., *Digitalis grandiflora* Mill.) виды. В ВП представлены арктовысокогорные и арктобореальные (*Racomitrium microcarpon* (Hedw.) Brid., *Plagiopus oederiana* (Sw.) Crum et Anderson), монтанные (*Myurella julacea* (Schwaegr.) Bruch et al., *Seligeria galinae* Mogensen et I. Goldberg), неморальные (*Anomodon rugelii* (Müll. Hal.) Keissil., *Neckera crispa* Hedw.), субокеанические (*Sphagnum tenellum* (Brid.) Pers. ex Brid.) виды мхов. В ВП найдена большая часть редких арктовысокогорных и монтанных видов лишайников, встречающихся на гранитах. Среди них *Acarospora sinopica* (Wahlenb.) Körb., *Dermatocarpon luridum* (With.) J.R. Laundon, *D. rivulorum* (Arnold) Dalla Torre et Sarnth., *Parmelia fraudans* (Nyl.) Nyl., *P. saxatilis* (L.) Ach., *Rhizocarpon hochstetteri* (Körb.) Vain. Выявлены редкие дифференциальные неморальные виды (*Bacidia rosella* (Pers.) De Not., *Collema furfuraceum* (Arnold) Du Rietz, *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis.). Дифференциальным кальцефильным монтанным видом является *Acarospora macrospora* (Hepp) A. Massal. ex Bagl.



□Б □Б-Н ■Н □ПЗ ■Ю □С ■ОК ■Мг

Рис. 3. Спектр географических элементов флор физико-географических провинций Тверской обл.: названия групп раскрыты на рис. 2

На территории ВВП широко представлены крупные болотные массивы, отсутствуют урочища с обнажениями карбонатных пород. Она имеет максимальную протяженность с севера на юг, в южной части включает большой фрагмент долины волги и ее притоков (Медведица, Молога). Только в ВВП отмечены редкие гипоарктические (*Pinguicula vulgaris* L., *Petasites frigidus* (L.) Fries), евросибирско-таежные (*Actaea erythrocarpa* Fisch., *Juncus stygius* L., *Lonicera coerulea* L.) виды

сосудистых растений. Выявлены гипоарктические и арктобореальные дифференциальные виды мхов и печеночников (*Calliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb, *Pseudocalliergon lycopodioides* (Brid.) Hedenaes, *Schistochilopsis laxa* (Lindb.) Konstant.). Большая часть дифференциальных лишайников представляет бореальную и полizonальную группы.

Достаточная специфичность видового состава флор фрагментов физико-географических провинций, расположенных в пределах Тверской обл., определила различия в спектрах географических элементов (рис. 4). Дифференциальное значение имеют северная и южная группы. Долевое участие первой варьирует в интервале 1,7–13,9%. Максимальная доля гипоарктических и арктобореальных видов сосудистых растений и мхов отмечена в ВВП, где сохранились крупные болотные массивы. Наибольшее разнообразие лесостепных и аридных видов зарегистрировано в СМП (сосудистые растения – 8,5%, мхи – 5,4%, лишайники – 3,6%, печеночники – 1,2%). В СМП и ВП отмечено большинство зарегистрированных в области монтанных видов. У лишайников эта группа объединяет 13,9 и 11,6% видов соответственно.

*Физико-географические районы, включающие урочища с обнажениями карбонатных пород.* В совокупности три физико-географических района, в которых распространены урочища с обнажениями карбонатных пород, занимают около 20% площади Тверской обл. В целом на их территории выявлено 797 видов сосудистых растений (90% от флоры области), 220 видов мхов (78%), 74 вида печеночников (76%), 374 вида лишайников (71%), что свидетельствует о высоком уровне флористической репрезентативности. В каждом районе зарегистрировано более 60% всех видов сосудистых растений и мхов области. Репрезентативность флор печеночников и лишайников находится в интервале 42,9–68,4% (табл. 2). Именно в этих физико-географических районах отмечены многие дифференциальные для расположенных в пределах области фрагментов провинций семейства, роды и виды [16].

Флора каждой территории гетерогенна с точки зрения географических элементов. Дифференцирующее значение имеют фракции северных и южных видов (рис. 4). Большая по сравнению с сосудистыми растениями относительная доля арктоальпийских и арктобореальных видов у мхов определяется значительным разнообразием «северных» мхов на минеротрофных и ключевых болотах. На урочищах с близким залеганием карбонатных пород и широким распространением карстовых процессов такие болота

становятся кальцетрофными и характеризуются особенно высоким уровнем видового богатства.

Таблица 2  
Видовое богатство и уровень специфичности  
флор комплексов с обнажениями карбонатных пород

Районы	Сосудистые растения		Мхи		Печеночники		Лишайники	
	всего	диф. виды	всего	диф. виды	всего	диф. виды	всего	диф. виды
MP	$\frac{708^*}{79,2}$	$\frac{61^{**}}{8,6}$	$\frac{178}{63,1}$	$\frac{15}{8,4}$	$\frac{67}{68,4}$	$\frac{24}{35,0}$	$\frac{256}{48,5}$	$\frac{53}{20,7}$
TP	$\frac{678}{75,8}$	$\frac{22}{3,2}$	$\frac{171}{60,6}$	$\frac{5}{2,9}$	$\frac{42}{42,9}$	$\frac{1}{2,4}$	$\frac{275}{52,2}$	$\frac{76}{27,6}$
PCP	$\frac{697}{78,0}$	$\frac{40}{5,7}$	$\frac{196}{69,5}$	$\frac{32}{6,1}$	$\frac{46}{46,9}$	$\frac{5}{10,9}$	$\frac{236}{44,8}$	$\frac{37}{15,7}$

*Примечание:* \* – в числителе – абсолютное число видов, в знаменателе – доля от общего числа видов флоры области (в %); \*\* – в числителе – абсолютное число дифференциальных (диф.) для физико-географического района видов, в знаменателе – их относительная доля от общего числа видов флоры района (в %).

Во флоре сосудистых растений PCP северная фракция по объему в 1,5 раза меньше, а южная – в 1,4 раза больше, чем во флоре MP (рис. 4). Во флорах мхов соответственно в 1,6 и в 1,9 раза, а во флорах лишайников – в 8 и 4,8 раза. Полученные показатели хорошо иллюстрируют общие тенденции изменения структуры спектров географических элементов флор в широтном направлении [15; 21; 19]. У сосудистых растений, в меньшей степени у мхов в более южных районах существенно возрастает доля степных и аридных элементов. Максимальное участие «южной» группы отмечено в долинных ландшафтах PCP [17; 19]. Относительно большая по сравнению с сосудистыми растениями роль северной фракции во флорах мхов (рис. 4) и меньшее значение южной фракции свидетельствуют о более слабых зональных барьерах в географическом распространении мхов, у которых гипоарктические и арктобореальные виды полнее представлены в южных районах, а аридный элемент выражен менее четко. Такой характер распределения обусловлен большим по сравнению с зональной спецификой растительного покрова значением для мхов особенностей геоморфологии и встречаемости микронидиш. При сходных относительных объемах северных фракций мхов и лишайников сильно отличается эколого-фитоценотический состав этих групп. Среди гипоарктических и арктобореальных мхов преобладают болотные и

петрофитно-ключевые виды, а большинство лишайников, широко распространенных в северных регионах, представляют монтанную группу.

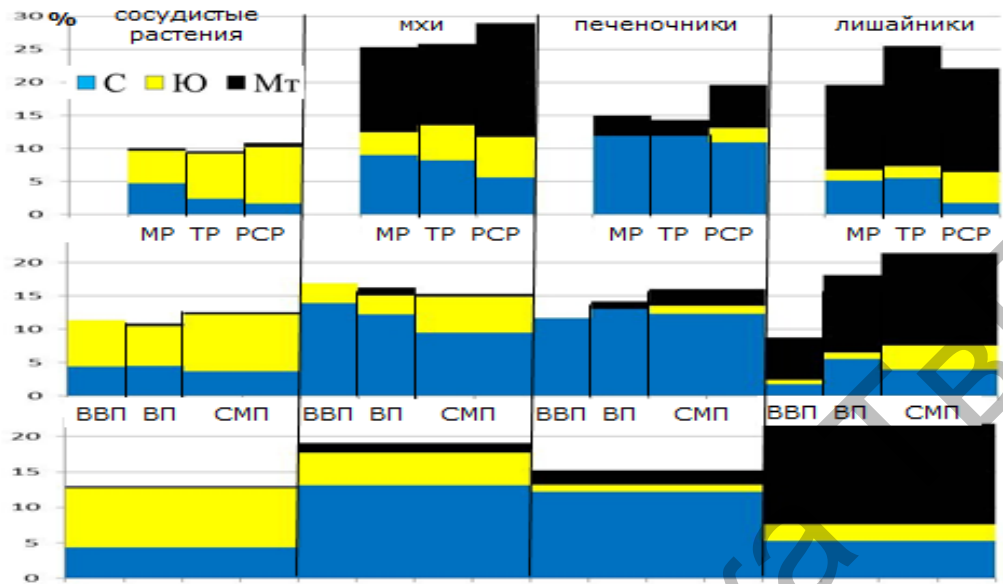
Выявленная ботанико-географическая специфика флор сосудистых растений, мхов и лишайников изученных районов проявляется еще более четко при анализе дифференциальных видов. Среди дифференциальных видов сосудистых растений РСР преобладают лесостепные и степные (*Agrimonia procera* Wallr., *Campanula sibirica* L., *Cervaria rivinii*, *Euphorbia borodinii* Sambuk, *Geranium sanguineum*, *Hypericum elegans*, *Koeleria delavignei*, *Myosotis alpestris* F.W. Schmidt, *Ononis arvensis* L., *Pedicularis kaufmannii*), неморально-лесостепные (*Carex montana* L., *Clematis recta* L., *Vincetoxicum hirundinaria* Medik.) виды. Многие местонахождения представителей этих групп расположены за пределами области их массового распространения [17; 19]. На ключевых болотах по берегам Волги в РСР зарегистрированы южные галофитно-болотные растения (*Juncus inflexus* L., *Sonchus palustris* L.). Есть некоторые редкие для области неморальные (*Salvia glutinosa* L., *Serratula tinctoria* L.), восточноевропейско-сибирские таежные (*Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Kurata) растения и горно-лесные виды (*Asplenium viride*). Отмечены уникальные виды орхидных (*Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich.). В РСР обнаружены почти все известные в Тверской обл. аридные мхи [17; 19]. Уникальными для этого района являются *Aloina rigida*, *Gymnostomum aeruginosum* Sm., *Pterygoneurum ovatum*, *Trichostomum crispulum*. Выявлено значительное разнообразие дифференциальных кальцефилов (*Orthotrichum anomalum* Hedw., *Seligeria calcarea* Hedw., *S. campylopoda* Kindb.). Отмечены редкие петрофитно-ключевые мхи (*Bryum schleicheri* Schwägr., *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra, *Platyhypnidium riparioides* (Hedw.) Dix.). Среди дифференциальных лишайников на известняках, доломитах и мергелях обнаружены *Protoblastenia rupestris* (Scop.) J. Steiner, *Rinodina immersa* (Körb.) Zahlbr., *Thelidium minutulum* Körb.

В составе дифференциальных видов МР практически нет лесостепных и степных растений. Только *Veronica incana* L. является боровым псаммофитом, встречающимся преимущественно в лесостепных районах. Специфику МР в большей степени определяют виды, не связанные с выходами карбонатных субстратов. Среди них растения прибрежных мелководий, включая некоторые атлантические элементы (*Lobelia dortmanna*), а также редкие для области евросибирские виды, приуроченные в пределах Средней и Северо-Западной России к северным районам. Выявлены фенноскандско-балтийские и восточноевропейские микровиды (*Hieracium vulgatum* Fr. s. str., *H. prolixum* Norrl., *H. karelorum* (Norrl.) Norrl.). В МР обнаружены

некоторые дифференциальные петрофитные (*Distichum capillaceum* (Hedw.) Bruch et al., *Schistidium dupretii* (Ther.) W. A. Weber, *Seligeria galinae* Mogensen et I. Goldberg), петрофитно-лесные (*Myurella julacea* (Schwaegr.) Bruch et al., *Neckera crispa* Hedw., *Plagiopus oederiana* (Sw.) Crum et Anderson, *Racomitrium microcarpon* (Hedw.) Brid.) и петрофитно-ключевые (*Dichelyma falcatum* (Hedw.) Myr.) виды мхов. Очень полно представлена группа болотных видов, особенно приуроченных к минеротрофным кальцетрофным болотам. Среди них такие редкие мхи как *Cinclidium stygium* Sw., *Meesia triquetra* (Richter) Ångstr, *Pseudocalliergon trifarium* (Web. et Mohr) Loeske, *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr.

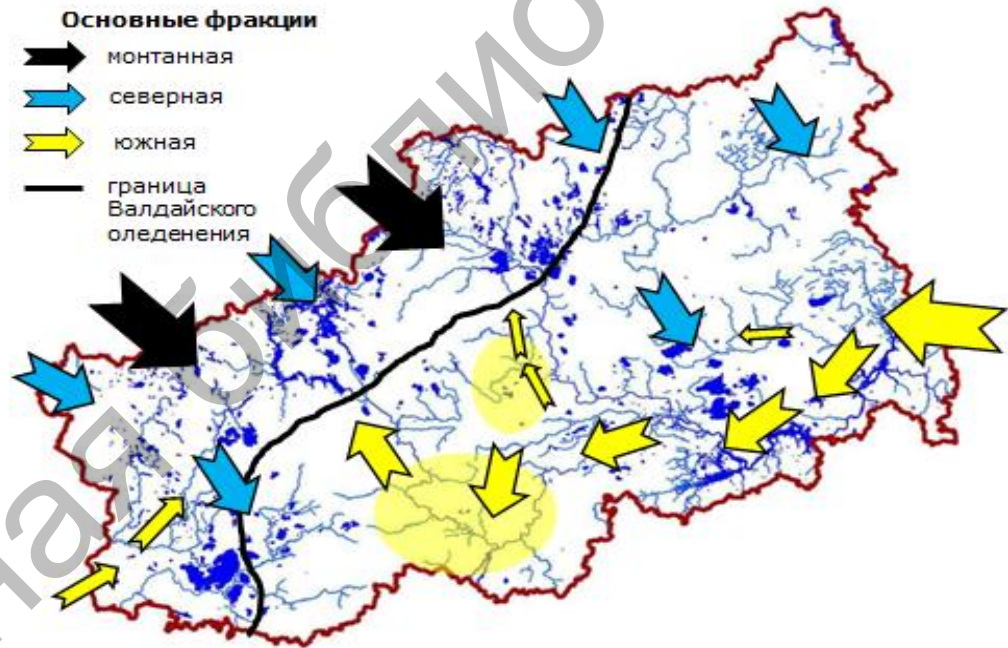
Сопряженный анализ структуры спектров географических элементов сосудистых растений, мхов и лишайников природных комплексов разного уровня и оценка данных о специфических видах свидетельствуют о большей дифференцирующей роли монтанной фракции у мхов и лишайников по сравнению с сосудистыми растениями. Местонахождения монтанных элементов мхов и лишайников могут быть сильно удалены от горных районов, а сам спектр преимущественно горных видов значительно шире, чем у сосудистых растений. Такой характер распределения подтверждает большую, чем для сосудистых растений, роль встречаемости необходимых субстратов и микроиш по сравнению с зональной спецификой растительного покрова. При сходных относительных объемах монтанных групп мхов и лишайников сильно отличается характер их субстратной приуроченности. У мхов в составе монтанной фракции преобладают кальцефильные, а у лишайников ацидофильные эпилиты, что отражает общие особенности состава эпилитной группы мхов и лишайников Северо-Западной и Средней России.

Относительное участие дифференцирующих фракций географических элементов по каждому компоненту флоры для природных комплексов разного масштаба различно (рис. 4). Уровень различий по объемам монтанной и южной фракций для провинций и районов отличается более существенно у лишайников и мхов по сравнению с печеночниками и сосудистыми растениями. Это обусловлено большей степенью зависимости распределения их представителей от специфических субстратов и микроиш, их большей ценофобностью, и в конечном итоге более высокой ролью геоморфологических особенностей территории.



Р и с . 4 . Роль некоторых фракций во флорах Тверской обл. и природных комплексов разного уровня:

А – физико-географические районы с обнажениями карбонатных пород;  
 Б – фрагменты физико-географических провинций; В – область в целом; по оси ординат  
 указано доленое участие фракции в %; С – северная; Ю – южная; Мт – монтанная



Р и с . 5 . Направленность основных миграционных потоков на разных этапах флорогенеза Каспийско-Балтийского водораздела

В спектрах четко выделяются ВП и СМП и еще контрастнее РСП и МР. Большой относительный объем северной фракции у мхов и печеночников по сравнению с сосудистыми растениями свидетельствует о принципиально иной эколого-фитоценотической структуре этих компонентов. Она в свою очередь обусловлена пойкилогидричностью. Таким образом, сопряженный анализ структуры компонентов флор дает возможность выявлять разные типы взаимосвязей между биогеографическими и физико-географическими характеристиками, обусловленные особенностями биологии и экологии представителей разных групп.

Выявленные для провинций различия в спектрах географических элементов по разным компонентам флоры, в физико-географических районах с обнажениями карбонатных пород еще более контрастны. Широкое распространение экотопов с каменистыми субстратами существенно увеличивает долю монтанной фракции у мхов и лишайников, а разнообразие обрывистых склонов южной экспозиции повышает относительную роль южной фракции у сосудистых растений. Флоры этих районов очень полно отражают специфику Валдайской и Смоленско-Московской провинций. Значительное воздействие на флору ТР оказала приуроченность северной части района к границе максимального продвижения валдайского ледника. Особенно четко оно проявилось среди лишайников, которые характеризуются в ТР самым высоким по сравнению с другими районами уровнем разнообразия.

Именно эти комплексы определяют в большей степени географическую специфику флор провинций и особенности эколого-фитоценотических спектров флоры области. Наличие каменистых субстратов обуславливает широкое распространение монтанных элементов. Встречаемость разных типов каменистых субстратов в ТР и МР существенно увеличивает видовое богатство эпилитных лишайников. Распространение аридных мохообразных и лишайников более четко связано с природными комплексами, включающими ландшафты с обнажениями карбонатных пород. Специфика структура спектров в определенной степени обусловлена разным относительным уровнем разнообразия мхов и лишайников на карбонатных и силикатных субстратах.

#### ***Особенности флорогенеза центральной части Каспийско-Балтийского водораздела***

Выявленная ботанико-географическая специфика разных компонентов флоры и особенности их пространственного распределения обусловлены особенностями флорогенеза [9]. Формирование флоры центральной части Каспийско-Балтийского водораздела было сопряжено с изменениями климата, ландшафтов и растительного покрова [1; 9; 13].



Область максимального продвижения валдайского ледника является границей распространения многих монтанных элементов лишайников, принесенных ледником с территории Фенноскандии (рис. 5). Их четкая приуроченность к гранитным валунам связана с ацидофильностью большинства эпилитных видов. Миграционные потоки гипоарктических и гипоаркто-альпийских видов по мере отступления ледника способствовали формированию северной фракции флоры, приуроченной в настоящее время в основном к болотным массивам, в связи с чем более велика ее относительная роль у печеночников и мхов. Миграционные потоки раннеголоценового времени обогатили флору степными и аридными элементами (желтые стрелки). Особенно четко эти потоки были сформированы у сосудистых растений. Особую роль в их формировании играли долинные ландшафты Волги и Западной Двины. Область максимальной концентрации представителей этой группы видов приурочена к территории Ржевско-Старицкого Поволжья. Большую роль в продвижении южных элементов на север играли ландшафты Вышневолоцко-Новоторжского вала.

Определенная структура миграционных комплексов и флоры формировалась в соответствии с синэкологической и биологической спецификой крупных систематических групп. Эта специфика в конечном итоге нашла отражение в трендах изменения основных характеристик и параметров флоры в целом и отдельных ее компонентов. Особое значение для понимания специфики географической и эколого-фитоценотической структуры основных компонентов современной флоры имеют гипотезы о формировании южной [10; 13], северной и монтанной фракций.

Характер локализации в Верхневолжье наиболее богатых эпилитными видами брио- и лишенофлор, сообществ с участием степных и лесостепных видов отражает специфику ландшафтогенеза и флорогенетических миграционных потоков. Максимальное число эпилитных лишайников отмечено на Валдайской возвышенности, на территорию которой в период последнего оледенения из Фенноскандии ледником были принесены значительные объемы силикатных пород в виде гранитных валунов вместе с характерным арктовысокогорным и монтаным компонентом лишенофлоры. О связях Валдайской возвышенности и Фенноскандии свидетельствуют распространение в Верхневолжье восточно-фенноскандских и балтийских микровидов рода *Hieracium* [26; 27]. Арктоальпийские и гипоарктические мохообразные были приурочены к болотным сообществам, образующимся вдоль краевой зоны отступающего ледника, и получили широкое распространение, вероятно, в древнем голоцене.

Эпилитные синузии мхов и лишайников Ржевско-Старицкого Поволжья формировались в экотопах долинных ландшафтов в составе

урочищ с обнажениями карбонатных пород. Южные миграционные потоки для этих групп имели, по-видимому, ограниченный объем, а карбонатные субстраты заселялись в соответствии с экологическими особенностями эпилитных фракций мхов и лишайников. Однако крутые обрывистые склоны южной экспозиции с выходами карбонатных пород играли особую роль в период раннеголоценовых миграций представителей степного флороценотического комплекса. Достаточно высокая доля степных и лесостепных сосудистых растений во флоре этой территории [17; 19] свидетельствует о значительном объеме этих миграционных потоков. Миграции южных элементов в бассейне Западной Двины имели меньший объем в связи с более ограниченными связями его с южными регионами и иной структурой долинных ландшафтов. Крупные задровые низины способствовали в большей степени распространению боровых псаммофитов.

Высокий уровень специфичности флор расположенных в Тверской обл. фрагментов физико-географических провинций связан с особенностями миграций флороценотических элементов. Он позволяет высказать предположение о совпадении границ основных флористических и физико-географических хорионов [3; 16]. На примере сосудистых растений ВП оценена степень сходства видового состава флор физико-географических районов [3]. Полученные материалы дополнены данными о мохообразных и лишайниках [16]. Сделан подобный анализ флор для фрагментов других провинций и физико-географических районов.

Результаты сопряженного анализа свидетельствуют об иерархической структуре системы флористического районирования области и соответствии границ физико-географических провинций и крупных флористических хорионов [16]. При сохранении провинциальных границ, которые являются важными рубежами и с точки зрения флорогенеза, целесообразно выделение хорионов подчиненного ранга, соответствующих физико-географическим районам и их группам. Группировку районов следует производить с учетом распространения комплексов, в составе которых встречаются урочища с обнажениями карбонатных пород [16; 19]. Материалы по мохообразным и лишайникам дополняют данные о специфике фитохорионов разного уровня. Особенно значимы такие материалы при анализе мелких хорионов, т. к. деление на физико-географические районы достаточно полно отражает специфику геоморфологии территорий, которая обуславливает различия в видовом составе бриофлор и лишайнофлор.

### *Заключение*

В ходе сопряженного анализа компонентов флоры Тверской обл. установлено, что большее дифференцирующее значение имеют южная (лесостепные, аридные), северная (гипоарктические, арктовысокогорные, арктобореальные) и монтанная группы. Долевое участие южных видов у сосудистых растений достигает 8,3%, у печеночников, лишайников и мхов он изменяется в интервале 1,0–4,6%. Группа северных видов более разнообразна у мхов, печеночников и лишайников (13,1–5,3%), у сосудистых растений она объединяет 4,4% видов. Среди мхов, печеночников и сосудистых растений северной группы преобладают болотные и ключевые виды, а большинство лишайников представляет петрофитную группу и относится к эпилитам. Южные элементы сосудистых растений являются, как правило, лугово-степными видами или боровыми псаммофитами, у мохообразных и лишайников они приурочены к петрофитным сообществам и фитоценозам с нарушенным, несомкнутым покровом. Аридные мохообразные и лишайники более четко привязаны к экотопам с обнажениями карбонатных пород.

Сопряженный анализ компонентов флор природных комплексов разного уровня позволяет полнее раскрыть их ботанико-географическую специфику. Флоры фрагментов физико-географических провинций, расположенных в пределах Тверской обл., характеризуются оригинальностью видового состава, различиями в спектрах географических элементов. Сложные комплексы СМП с обнажениями карбонатных пород обусловили разнообразие дифференциальных лесостепных и аридных видов, встречаемость редких неморальных и монтанных видов. В ВП представлены субокеанические и неморальных виды, отмечено максимальное разнообразие специфических монтанных, арктовысокогорных видов. В болотных и лесных массивах ВВП встречаются дифференциальные гипоарктические, арктобореальные, евросибирско-таежные виды. Высокий уровень специфичности флор природных комплексов и урочищ с обнажениями карбонатных пород обусловлен их особой ролью в процессах флорогенеза.

Таким образом, сопряженный анализ позволяет выявлять специфику пространственного распределения биоразнообразия, обусловленную особенностями биологии и экологии представителей основных компонентов флоры. Эти особенности оказали существенное влияние на характер флорогенеза и направленность миграционных процессов, что нашло отражение в современной эколого-фитоценотической и географической структуре этих компонентов флор природных комплексов разного уровня.

## Список литературы

1. *Герасимов Д.А.* Изменение климата и история лесов Тверской губернии в послеледниковую эпоху по данным изучения торфяных болот // Известия Гл. бот. сада. 1926. Т. 25, вып. 4. С. 67–85.
2. *Голубкова Н.С.* Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 256 с.
3. *Дементьева С.М., Нотов А.А., Зуева Л.В., Иванова С.А.* О ботанико-географической специфике флоры Валдайской возвышенности // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2011. Вып. 23, №20. С. 114–128.
4. *Дорофеев А.А.* Геологическое строение, рельеф и полезные ископаемые // География Тверской области. Тверь, 1992. Гл. 2. С. 13–30.
5. *Дорофеев А.А.* Физико-географическое районирование и ландшафты Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. География и геоэкология, 2009. Вып. 2 (7), №36. С. 19–42.
6. *Жучкова В.К., Шульгин А.Н.* Русская равнина // Физико-географическое районирование СССР. М., 1968. Гл. 5. С. 55–117.
7. *Лазаренко А.С.* Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Рядянского Дальнего Сходу // Укр. бот. журн. 1956. Т. 13, №1. С. 39–53.
8. *Матвеева Н.В.* Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с. (Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова РАН; Вып. 21).
9. *Миняев Н.А.* История развития флоры Северо-Запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена: Докл. о работах, представленных к защите на соискание уч. степени д-ра биол. наук. Л., 1966. 38 с.
10. *Невский М.Л.* Южные влияния в растительном покрове востока Калининской области // Уч. записки Калинин. гос. пед. ин-та им. М.И. Калинина / Тр. ф-та естествознания Калинин: Обл. кн. изд., 1938. Вып. 1(8). С. 5–89.
11. *Невский М.Л.* Флора Калининской области (предварительное сообщение) // Уч. записки Калинин. гос. пед. ин-та им. М.И. Калинина. Калинин: Б.и., 1939. Т. 9, вып. 1. С. 1–52.
12. *Невский М.Л.* О некотором своеобразии флоры и растительности Вышневолоцкого района Калининской области // Уч. записки Калинин. гос. пед. ин-та им. М.И. Калинина / Ест.-геогр. ф-т; Каф. ботаники и зоологии. Т. 20. Калинин: Обл. кн. изд., 1956. С. 5–46.
13. *Невский М.Л.* Растительность Калининской области // Природа и хозяйство Калининской области. Калинин: Изд. КГПИ, 1960. С. 287–389.

14. *Нотов А.А.* Материалы к флоре Тверской области. Ч. 1: Высшие растения. 4-я версия, перераб. и доп. Тверь: ГЕРС, 2005. 214 с.
15. *Нотов А.А.* О проблеме сопряженного биогеографического анализа разных компонентов биоты // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 14, № 18. С. 195 – 220.
16. *Нотов А.А.* Сопряженный анализ компонентов флоры Тверской области: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2012. 453 с.
17. *Нотов А.А., Волкова О.М., Спирина У.Н., Колосова Л.В., Рыбкина В.А.* О флористическом разнообразии некоторых физико-географических районов Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. биология и экология. Вып. 1, № 4 (10). С. 122–150.
18. *Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Урбанавичюс Г.П.* Аннотированный список лишенофлоры Тверской области. Тверь: Изд. ТвГУ, 2011. 124 с.
19. *Нотов А.А., Нотов В.А., Павлов А.В.* Ботанико-географическая специфика флоры природных комплексов Верхневолжья с обнажениями карбонатных пород // Окская флора: Материалы Всерос. школы-семинара по сравнительной флористике, посвящ. 100-летию «Окской флоры» А.Ф. Флерова (23–29 мая 2010 г., г. Рязань). Рязань, 2010. С. 173–182. (Тр. Рязан. отделения РБО; Вып 2, Ч. 1).
20. *Нотов А.А., Спирина У.Н., Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* Листостебельные мхи Тверской области (Средняя полоса Европейской России) // Arctoa. 2002. Т. 11. С. 297–332.
21. *Нотов А.А., Спирина У.Н., Колосова Л.В.* О некоторых результатах сопряженного анализа флор мхов и сосудистых растений в южнотаежных и подтаежных районах Русской равнины // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева: Материалы VI раб. совещ. по сравнительной флористике, посвящ. 100-летию со дня рождения А.И. Толмачева, Сыктывкар, 16–21 июня 2003 г. Сыктывкар, 2004. С. 131–141.
22. *Потемкин А.Д., Нотов А.А.* Новые находки печеночников в Тверской области. 1 // Arctoa. 2010. Т. 19. С. 265–267.
23. *Потемкин А.Д., Нотов А.А.* Новые находки мохообразных в Тверской области. 3 // Arctoa. 2011. Т. 20. С. 249–251.
24. *Пчелкин А.В.* Использование принципа сопряженности флоры сосудистых растений и лишайников для флористического районирования // Проблемы экологического мониторинга экосистем. Л., 1991. Т. 13. С. 176–188.
25. *Савина М.Ф.* К вопросу о происхождении Вышневолоцко-Новоторжского вала // Уч. записки Калинин. гос. пед. ин-та им. М.И. Калинина: Тр. ф-та естествознания. Вып. 1 (8). Калинин: Обл. кн. изд., 1938. С. 121–141.

26. Сенников А.Н. Находки новых и редких видов *Hieracium* (Asteraceae) в Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 6. С. 69–72.
27. Сенников А.Н. Новые находки видов *Hieracium* (Asteraceae) в Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 6. С. 59–61.
28. Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1976. 92 с.
29. Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kurayeva E.N., Minayeva T.Yu., Potemkin A.D. Bryophyte flora of Zentral'no-Lesnoj Biosphere Nature Reserve (European Russia, Tver Province) // Arctoa. 1998. Vol. 7. P. 45–58.
30. Lücking R. Takhtadjan's floristic regions and foliicolous lichen biogeography: a compatibility analysis // Lichenologist. 2003. Vol. 35, № 1. P. 33–54.

**THE INTEGRATED ANALYSIS OF COMPONENTS OF FLORA  
AS METHOD OF DETECTION OF FLORA SPECIFICS  
OF NATURAL COMPLEXES OF DIFFERENT LEVEL**

**A.A. Notov**

Tver State University

The integrated analysis of vascular plants, mosses, liverworts and lichens of the Tver region and the natural complexes of different level presented within its territory is carried out. It allowed to open more completely botanico-geographical specifics of floras of fragments of physiographic provinces and areas in which natural boundaries with exposures of carbonate breeds are presented. High level of specificity of floras of natural complexes of different level is caused by their special role in processes florogenesis.

**Ключевые слова:** *flora, integrated analysis, physiographic zoning, vascular plants, mosses, liverworts, lichens, Tver region.*

*Об авторах:*

НОТОВ Александр Александрович—кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВПО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: anotov@mail.ru