

На правах рукописи



СЕРЕГИН Алексей Петрович

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА
ФЛОРЫ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ**

03.02.01 – ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва

2014

Работа выполнена на кафедре геоботаники биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный консультант: доктор биологических наук,
заслуженный профессор МГУ,
член-корр. РАН **Вадим Николаевич Павлов**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор **Татьяна Борисовна Силаева**
(профессор Мордовского государственного
университета имени Н.П. Огарева, г. Саранск)

доктор биологических наук,
профессор **Марина Васильевна Казакова**
(профессор Рязанского государственного
университета имени С.А. Есенина, г. Рязань)

доктор биологических наук
Иван Алексеевич Шанцер
(старший научный сотрудник Главного ботанического
сада имени Н.В. Цицина РАН, г. Москва)

Ведущая организация: Воронежский государственный университет
(г. Воронеж)

Защита состоится **14 марта 2014 г.** в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, МГУ, биологический факультет, ауд. 389; тел./факс (495) 939-18-27.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский проспект, 27, фундаментальная библиотека, отдел диссертаций).

Автореферат разослан 13 декабря 2013 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



А.В. Щербаков

Актуальность темы исследования. Исследования биоразнообразия различных групп живых организмов в пределах какой-либо территории были и остаются одним из наиболее популярных и востребованных направлений научной деятельности в биологии. Сосудистые растения являются доступным и массовым объектом, в связи с чем флористы располагают большим массивом первичной информации для анализа. Флора сосудистых растений в различных частях планеты изучена неравномерно – самая высокая плотность флористической информации имеется по некоторым странам Западной и Центральной Европы, а также по ряду особо охраняемых природных территорий за пределами Европы.

«Тенденции дальнейшего развития методов флористического обследования проявляются уже сейчас в странах с наивысшей плотностью накопленной флористической информации. Они заключаются в переходе к регулярному “картографированию флоры” на сеточной основе». Эти слова Б.А. Юрцева (1987), написанные четверть века назад, хорошо иллюстрируют актуальность нашей работы.

Владимирская область еще недавно относилась к регионам с относительно слабой изученностью флоры. В.Н. Тихомиров (1998) указывал, что «некоторые районы Владимирской области... до сих пор практически не исследованы флористами, а другие исследованы лишь поверхностно. Очевидно, необходимы безотлагательные меры по организации срочного изучения владимирской флоры с целью создания флористической сводки по этой интереснейшей территории».

На национальном уровне опубликованные флористические атласы на сеточной основе есть в десяти странах. По результатам работ 1999–2011 гг. автор опубликовал конспект и атлас флоры Владимирской области (Серегин, 2012), легшие в основу настоящей диссертации. Атлас является результатом первого в России законченного исследования по сплошному сеточному картированию флоры какой-либо территории. В связи с этим перед нами встала необходимость анализа полученной обширной информации по флоре региона.

Степень разработанности темы исследования. Биологические данные, собранные на сеточной основе, являются удобным материалом для количественного и статистического анализа, который стал доступен с развитием компьютерной техники. Такой анализ, элементы которого широко представлены в современной литературе, дает интересные результаты, которые, в свою очередь, являются исходными данными для новых теорий и предположений. Массивы данных, имеющие географическую привязку, интегрируются между собой в рамках глобальных проектов (GBIF, Map of Life, Atlas Florae Europaeae и др.) и, таким образом, становятся общедоступными.

В мировой литературе накоплен значительный опыт по сбору и анализу пространственной информации на сеточной основе. Его элементы разнятся в зависимости от характера исходных данных, специфики территории и постановки задач. Почти любое исследование, анализирующее сеточные данные, вносит в копилку методического аппарата что-то новое. Но следует иметь в виду, что сходные методические

приемы на различных территориях могут выявлять разные закономерности.

После всплеска работ по анализу сеточных данных последних 10–15 лет стало ясно, что скорость развития аналитических методов быстро опередила темпы накопления собственно ботанических и зоологических данных. Апробация все новых методов происходит в большинстве случаев на данных по флорам Великобритании, Германии, Нидерландов, Бельгии, Чехии и, по сути, не дает новых знаний о закономерностях размещения растительного покрова. В России метод сеточного картирования имеет ограниченное распространение (Флора Центральной Сибири, 1979; Щербаков, 1996; Серегин, 2004, 2012; Абрамова и др., 2011). Трудоемкость сбора данных, вероятно, не позволит в ближайшие годы «экспортировать» методы анализа сеточных данных на какие-либо другие обширные территории.

Цели и задачи. Объектом нашего исследования является флора сосудистых растений Владимирской области (за исключением культурных растений), предметом исследования – географическое распределение местонахождений сосудистых растений, их групп и флористического богатства в целом.

Цель работы – на основании анализа географической картины флоры Владимирской области установить важнейшие закономерности пространственной структуры флоры в пределах региона. Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие **задачи**:

1. Уточнить объект исследования, то есть флористический список на территорию области.
2. На основании сетки квадратов собрать флористическую информацию, равномерно и полностью покрывающую всю территорию.
3. Установить количественное и качественное флористическое разнообразие территории на локальном, ландшафтном и региональном уровнях.
4. Выявить основные пространственные закономерности размещения групп видов (экологических, ценотических, таксономических, частотных и т.д.).
5. Провести флористическое районирование территории на основе собственно флористической информации, установить причины возможных отклонений флористических границ от границ физико-географического районирования.
6. Выявить сокращающиеся и прогрессирующие виды, установить количественные характеристики динамики отдельных видов, в т.ч. на основании прямых наблюдений в Центральной Мещере за десятилетний период (2002/2012 гг.).

Научная новизна. В настоящей работе отражен большой пласт новых оригинальных данных по флоре Владимирской области; ее пространственной структуре на региональном, ландшафтном и локальном уровнях; динамике отдельных видов растений. Остановимся на наиболее важных, на взгляд автора, элементах научной новизны.

1. Впервые в России завершен проект сплошного сеточного картирования всего объема региональной флоры (в пределах субъекта федерации) и создан флористический атлас на сеточной основе.

2. Впервые во флоре Владимирской области найдено 132 вида сосудистых растений, в т.ч.: 16 видов природной флоры; 6 видов природной флоры, расширяющих свой ареал и найденных, в связи с этим, на территории региона; 110 заносных видов.

3. Показаны возможности анализа сеточных данных и их применимость для выявления пространственной неоднородности флоры равнинной территории.

4. Впервые в России проведено мониторинговое исследование флоры крупной ООПТ с десятилетним интервалом по единой методике.

5. Впервые разработано флористическое районирование Владимирской области.

6. Впервые составлена региональная база данных по флоре с плотностью информации свыше 4 записей на 1 км² и база данных для ООПТ федерального значения с плотностью информации свыше 10 записей на 1 км².

7. На основе кластерного анализа показано, что геоморфологический и эдафический факторы являются основополагающими в пространственной дифференциации равнинной флоры.

Теоретическая и практическая значимость работы заключается в полученных результатах, сформулированных выводах и описанных методических подходах.

Теоретическая значимость работы заключается в апробировании существующих и разработке новых подходов к пространственному анализу данных сеточного картирования, эмпирическому уточнению некоторых методических вопросов по сбору и обработке данных. На примере Владимирской области установлены важнейшие факторы дифференциации флоры равнинных пространств. На основании флористических данных приведены доводы по пересмотру северной границы зоны широколиственных лесов. Выявлены динамические черты региональной флоры, подкрепленные количественными данными.

В базе данных отражено распространение видов за период с 2000 по 2012 гг. Поскольку у многих растений выявлена существенная динамика в числе местонахождений (как положительная, так и отрицательная), рисунки их распространения в пределах области будут со временем меняться. Таким образом, настоящая работа является основой мониторинга флоры.

Практическую значимость имеют многие элементы представленной работы. Так, выявлен период, когда фиксируется наибольшее число видов, что имеет значение для планирования полевых исследований. Изложена методика полевого изучения флоры территории площадью около 100 км² в условиях ограниченного времени. Составлена и опубликована сводка «Флора Владимирской области: Конспект и атлас» (Серегин, 2012), востребованная для оценки территории и ее ресурсов. Выявлены места концентрации редких видов сосудистых растений – некоторые из этих участков еще не взяты под охрану. В ходе подготовки диссертации проведена требуемая законодательством инвентаризация флоры ООПТ федерального значения (национальный парк (НП) «Мещера») и трех региональных заказников. Подготовлен перечень дополнений и изменений к региональной Красной книге. База данных распространения ви-

дов сосудистых растений на территории Владимирской области подготовлена к интеграции в международную базу данных «Map of Life» (<http://www.mappinglife.org/>), которая через этот ресурс будет доступна всем пользователям. Данные по флоре области отражаются в панъевропейском проекте «Atlas Florae Europaeae» и почти полностью внесены в 11-е издание «Флоры...» П.Ф. Маевского (в печати).

Методология и методы исследования отражены в разделе «Материалы и методы», включая описания методов сбора материала, структуры базы данных, картографических приемов и методов анализа пространственных данных. Анализ данных, проведенный в представляемой диссертационной работе, идет по алгоритмам, отраженным в современных публикациях, в т.ч. в ряде высокорейтинговых журналов. Некоторые элементы анализа в нашей работе являются оригинальными и пока не апробированы на других территориях.

Положения, выносимые на защиту:

- флора сосудистых растений региона насчитывает 1384 вида, для каждого вида составлены карты распространения;
- закономерности пространственного размещения на территории региона таксономических, экологических, ценологических групп видов и видового богатства флоры в целом;
- ведущие факторы, влияющие на пространственную дифференциацию флоры на региональном уровне;
- флористическое районирование региона, характеристика районов и основания для их выделения;
- система «региональных хоротипов» (групп видов по рисунку распространения в пределах региона);
- необходимость корректировки северной границы зоны широколиственных лесов между 38° и 43° в.д. (на основании флористических данных);
- основные черты динамики флоры региона, эвтрофикация как ведущий фактор изменения флоры.

Степень достоверности и апробация результатов. В разделе «Характер собранных данных» разбирается вопрос о том, насколько полны данные, собранные автором в ходе сплошного сеточного картирования флоры Владимирской области и легшие в основу настоящей работы.

Материалы диссертации, в т.ч. результаты исследования и выводы доложены автором на 23 конференциях, совещаниях, заседаниях научных обществ и презентациях, а также с 2004 г. во время ежегодных научных отчетов кафедры геоботаники МГУ. Ниже приведен перечень конференций, где были представлены устные и стендовые доклады: Международная конференция «Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы» (Санкт-Петербург, 2005 г.); I (IX) Международная конференция молодых ботаников в Санкт-Петербурге (2006 г.); Конференция, приуроченная к 80-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова, «Биогеография: методология, регио-

нальный и методологический аспекты» (Москва, 2012 г.); II (X) Международная ботаническая конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге (2012 г.); Международная научная конференция, посвященная 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета «Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения» (Тверь, 2012 г.); VII Молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге (2000 г.); Заседание секции биогеографии Русского географического общества (Москва, 2003 г.); Научная конференция «Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ» (Тула, 2003 г.); Конференция, посвященная памяти А.К. Скворцова (Москва, 2009 г.); Всероссийская школа-семинар по сравнительной флористике, посвященная 100-летию «Окской флоры» А.Ф. Флерова (Рязань, 2010 г.); V научное совещание по флоре Средней России (Рязань, 2001 г.); VI научное совещание по флоре Средней России (Тверь, 2006 г.); XIV, XV и XVI Межрегиональные краеведческие конференции (Владимир, 2009, 2010, 2011 гг.); VII научное совещание по флоре Средней России (Курск, 2011 г.); I и II Межрегиональные научно-практические конференции «Мониторинг и сохранение особо ценных природных территорий и объектов Владимирской области и сопредельных регионов» (Владимир, 2011, 2012 гг.); Областные краеведческие конференции (Владимир, 1998, 1999 гг.); Презентация книги «Флора Владимирской области: конспект и атлас» в Областной универсальной научной библиотеке им. М. Горького (Владимир, 2012 г.); юбилейные научно-практические конференции, посвященные 15- и 20-летию НП «Мещера» (Гусь-Хрустальный, 2007 г.; пос. Уршельский, 2012 г.). Кроме того, в 1999–2002 гг. автор принял заочное участие еще в шести конференциях.

Материалы диссертации доложены на заседании кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова 30 мая 2013 г.

Основные результаты, выводы и положения докторской диссертации опубликованы в 55 печатных работах, в т.ч. 3 монографиях; 4 коллективных монографиях; 2 статьях в международных журналах (индексируются в ISI Web of Science и/или Scopus); 16 статьях в отечественных журналах из «списка ВАК»; 4 статьях в сборниках; 25 тезисах, материалах и докладах различных конференций.

1 Мировой опыт сеточного картирования флоры: обзор литературы

Сеточное картирование – относительно молодая область биогеографии. Только в последние десятилетия накопленный объем фактического материала позволил перейти от классического анализа карт распространения видов к пространственно-статистическому анализу больших массивов хронологических данных. В связи с резким ростом мощностей компьютеров уже предложено большое количество подходов и элементов анализа сеточных данных. Разработанный методический аппарат оказался настолько удобным, что многие базы данных с точечной информацией переведены на сеточную основу. Представленный в диссертации обзор рассматривает работы с анализом флористических данных. Поскольку конкретные проекты сеточного карти-

рования охватывают территорию одной страны, а чаще – небольшого региона, то результаты таких работ часто публикуются на национальных языках в местных изданиях. Это не позволяет считать наш обзор сколько-нибудь полным.

Опубликованные и online атласы национального масштаба есть в Великобритании и Ирландии, Бельгии и Люксембурге, Нидерландах, Германии, Польше, Словении, Эстонии, Израиле, Швейцарии (Perring, Walters, 1962; Van Rompaey, Delvosalle, 1972; Atlas van de Nederlandse..., 1980, 1985, 1989; Haeupler, Schönfelder, 1988; Atlas..., 2001; Jogan et al., 2001; Preston et al., 2002; Eesti..., 2005; Danin, 2005; BSBI..., 2013; FloraWeb, 2013; Info flora, 2013). Существуют многочисленные проекты региональных и локальных исследований.

Любой проект сеточного картирования осуществляется путем создания базы данных, которая для каждой находки включает географическую привязку и дополнительную информацию, предусмотренную форматом базы. Имеются примеры аналитических исследований, оперирующих флористическими данными различного *масштаба* – от целого континента до городского лесопарка. По *объектам* анализа все работы можно разделить на четыре группы: 1) охватывающие все виды; 2) охватывающие все имеющиеся в базе данных виды (часть флоры); 3) охватывающие определенную (например, экологическую или таксономическую) группу; 4) охватывающие экспертно отобранные виды.

Задачи, которые решаются при анализе сеточных данных, разнообразны. Исходя из них, исследователями подбирается аналитический аппарат, который на современном этапе включает большой набор статистических методов. Ниже приведен перечень наиболее общих задач:

1) установление зависимости между факторами среды и распределением флористического разнообразия или отдельных групп видов (Godefroid, Koedam, 2003ab; Jelaska et al., 2003; Schmidtlein, 2004; Petřík, Wild, 2006; Moraczewski, Sudnik-Wójcikowska, 2007; Römermann et al., 2007; Whittaker et al., 2007; Krampis, 2011; Otýpková et al., 2011 и др.) – факторы среды могут устанавливаться как напрямую с использованием ГИС-технологий, так и на основе данных по экологии видов;

2) установление корреляции в распространении различных групп видов без учета факторов среды (Ferla et al., 2002; Kühn, Klotz, 2003; Kühn et al., 2004; Contreras-Medina, Luna-Vega, 2007; Diekmann et al., 2008; Williamson et al., 2009 и др.);

3) флористическое районирование территории, установление характерных видов для районов, выявление географических групп видов (Orschiedt, 1995, 1996; Kadmon, Danin, 1999; Kent et al., 1999; Godefroid, Koedam, 2003a; Petřík, Bruelheide, 2006; Contreras-Medina et al., 2007; Otýpková et al., 2011; Van Landuyt et al., 2011; Moreno Saiz et al., 2013 и др.);

4) установление мест сосредоточения отдельных групп, преимущественно в связи с решением природоохранных задач (Crisp et al., 2001; Ferla et al., 2002; Kull et al., 2002; Vähä-Piikkiö et al., 2004; Contreras-Medina, Luna-Vega, 2007; Stevanović et al.,

2007; Jelaska et al., 2010 и др.);

5) динамика флоры и (или) отдельных групп видов (Kurtto, Helynranta, 1999; Godfroid, 2001; Tamis et al., 2005ab; Braithwaite et al., 2006; Piessens, Hermy, 2006; Van Landuyt et al., 2008; Williamson et al., 2009 и др.);

6) разработка и проверка методических приемов сбора и представления данных (Schölzel et al., 2002; Stockwell, Peterson, 2003; Vogtländer et al., 2004; Graham, Hijmans, 2006; Dormann et al., 2007; Hansen, 2007; Hawkins et al., 2008; Carrea, 2008; Petřík et al., 2010; Rocchini et al., 2011 и др.);

7) климатические прогнозы и реконструкции (Thuiller et al., 2005; Pompe et al., 2008; Svenning et al., 2008).

М. Дюфрен и П. Лежандр (Dufrêne, Legendre, 1997) схематично представили все возможные *методы* анализа матриц «вид» – «квадрат» и «квадрат» – «вид». В первом случае, основная задача исследователя заключается в классификации ячеек, то есть в создании районирования территории. Эта задача может решаться напрямую путем иерархического кластерного анализа или неиерархической классификации методом *k*-средних. Во втором случае, исходная матрица транспонируется («квадрат» – «вид»), и задача исследователя заключается в классификации видов в зависимости от распространения по ячейкам, то есть рисунка ареала в пределах изучаемой территории. Она решается идентичным образом, итогом является выявление групп (кластеров) видов.

2 Материалы и методы

Методы. В этом подразделе дан обзор принципов и приемов сбора, хранения и анализа сеточных данных. Отдельно разобраны проблемы сеточного картирования как *метода сбора данных* – общие моменты, выбор сетки, методика полевых работ, понятие «стандартного описания». К *методам структурирования и представления первичной информации* относятся первичная обработка полевых данных, создание и ведение базы данных, первичная обработка данных других исследователей.

Также рассмотрены *методы обработки данных*. Специальное внимание уделено картографической визуализации, иерархическому кластерному анализу видов и флор отдельных квадратов, применению показателей *IndVal* (Dufrêne, Legendre, 1997) для установления индикаторных видов пространственных кластеров и *Relative Change (RC)* для оценки динамики видов (Braithwaite et al., 2006).

Кластерный анализ и статистическая обработка результатов проводилась в пакете *StatistiXL*. Номенклатура видов в тексте диссертации и автореферате даны по «Флоре...» (Серегин, 2012), авторство видов опущено.

Материалы. В основе данной работы лежат все доступные материалы по флоре Владимирской области. Их характер традиционен – это оригинальные материалы автора (флористические описания квадратов и гербарные образцы, документирующие отдельные находки) и материалы других исследователей (гербарные образцы, опубликованные данные, архивные источники, фотографии и личные сообщения).

В 337 ячейках¹ используемой сетки автор сделал 491 флористическое описание (в т.ч. 462 за период с 2002 по 2012 гг.). В качестве технического термина мы используем выражение «элементарное наблюдение», под которым понимаем установленный факт присутствия того или иного вида в отдельном квадрате, – это основная «счетная единица» (Щербаков, 2008) нашей работы. Каждому элементарному наблюдению соответствует одна запись в базе данных и один значок на картосхеме распространения вида. На 16.02.2013 г. в базе данных содержалось 120 883 записи о находках видов в «больших» квадратах 5'×10' (от 94,7 км² на севере области до 98,2 км² на юге), а также 22 652 записи о находках видов по «малым» квадратам 2,5'×5' (24,1–24,5 км²) в Центральной Мещере.

Во Владимирской области автор собрал 5734 номера гербария сосудистых растений (к началу 2013 г.), переданных в MW: 79% гербарных образцов были собраны автором единолично, остальные – совместно с коллегами.

Всего с территории области происходит 28 700 гербарных образцов (MW, LE, Муромский музей и др.). На начало 2013 г. в базе данных содержалось 3779 записей, основанных на гербарных сборах других авторов и не «перекрытых» позднейшими находками. Кроме того, 2884 записи основаны на сведениях из литературы и 742 записи – на неопубликованных данных других авторов (диссертации, прочие рукописи, фотографии и т.д.). В работе приведена краткая история изучения флоры региона.

Характер собранных данных. Здесь рассматриваются ограничения сеточного картирования как метода. В современной литературе показаны основные причины недостаточного выявления видов (Rich, Woodruff, 1992; Petřík et al., 2010 и др.). Наши стандартные однодневные описания квадратов – выборка из генеральной совокупности (всего богатства видов сосудистых растений, которые присутствуют в этот год на данной территории). В результате удачно спланированных однодневных стандартных описаний нам удастся выявить до 75% видов. С учетом постепенного выпадения одних видов и проникновению на территорию других этот показатель со временем снижается до 70% и ниже.

Следующие ключевые моменты нужно иметь в виду при знакомстве с нашим диссертационным исследованием.

1. В данной работе *анализируются только бинарные данные* о распространении видов по квадратам («вид обнаружен» – 1, «вид не обнаружен» – 0), то есть сугубо географическая информация. Каждая запись имеет только один анализируемый параметр, помимо факта присутствия вида в ячейке, – дата находки. Прочая информация о видах взята из литературы (например, экологические характеристики, цено-тическая приуроченность и др.).

2. В каждом квадрате *мы имеем дело с выборками*. Это специфические выборки, охватывающие, как правило, около 3/4 флоры. Пропуски редких видов закономерно более регулярны, однако эти виды имеют меньший вес в анализе, а потому ока-

¹ Понятия «ячейка» и «квадрат» используются в тексте как синонимы.

зывают слабое влияние на пространственные модели, многие из которых основаны на нескольких тысячах записей или на относительных параметрах.

3. В работе в количественном и статистическом анализе **не используется пространственная информация о факторах среды**, привязанная к сетке квадратов. Физико-географические характеристики области (например, районирование) используется на этапе интерпретации полученных результатов.

3 Краткая физико-географическая характеристика Владимирской области

В разделе дается описание геологии, рельефа и гидрографии, климата, почв, растительности, ландшафтов Владимирской области, изложена история развития растительного покрова в четвертичное время. Особое внимание уделено положению территории в различных схемах районирования по физико-географическим параметрам – геоморфолого-неотектонического, гидрогеологического, климатического, почвенно-географического, лесорастительного, ботанико-географического. Отдельно обсуждаются схемы физико-географического (ландшафтного) районирования, начиная со схемы Н.А. Гвоздецкого и др. (1960 г.).

4 Важнейшие флористические находки автора

Находки новых и редких видов на исследуемой территории – традиционный результат работ по флористике. В нашем исследовании специальный поиск наиболее редких видов не был самоцелью. Многие находки были сделаны в таких местах, где их не следовало ожидать, в результате последовательного выявления флористического состава всех квадратов. В тексте диссертации приведено 132 новых вида для флоры области, обнаруженных автором по 2012 г. включительно. Наиболее интересны первые сборы с территории региона неморальных видов западного тяготения (*Salvia glutinosa*, *Carex remota*); типично таежной *Rosa acicularis*; *Potentilla arenaria*, проникающей к нам по «остепненным» борам; преимущественно лесостепной *Carex montana*, отмеченной в двух пунктах Ополя; водных и прибрежно-водных *Sparganium glomeratum*, *Ranunculus reptans*, *Hottonia palustris*; аллювиальной *Carex bohemica*; европейской луговой *Agrimonia procera*; более южного *Sisymbrium strictissimum*, который образует небольшой фрагмент ареала по Нерли.

5 Богатство флоры при разных масштабах выявления

В разделе рассмотрены показатели флористического богатства на уровне области, муниципальных районов, а также стандартных (по Л.И. Малышеву, 1975) размеров – 100 км², 1000 км², 10 000 км².

На сегодняшний день во флоре Владимирской области насчитывается 1384 вида сосудистых растений, в т.ч. 1156 видов местной флоры и успешно натурализовавшихся заносных (из них 40 вымерших) и 228 заносных не натурализующихся видов, быстро исчезающих из мест заноса или не расселяющихся из них. Провести границу

между археофитами и видами природной флоры сложно. Принципиальная невозможность точного решения этого вопроса связана еще и с тем, что флора территории: 1) молода, 2) имеет аллохтонный характер и 3) процессы ее обогащения за счет естественного расширения ареалов некоторых видов продолжают и сейчас. На наш взгляд, во флоре области насчитывается не более 1000 видов природной флоры (включая археофиты).

Муниципальные районы – своеобразные случайные пространственные выборки. Та случайность (с физико-географической точки зрения), с которой проходят их границы, создает разный набор макрофакторов, влияющих на видовое богатство. Таким образом, мы можем понять, какое стечение обстоятельств влияет на число видов. На разных полюсах этой шкалы стоят Гусь-Хрустальный и Кольчугинский районы (1003 и 594 вида соответственно). Гусь-Хрустальный район – самый обширный район области, расположенный в трех флористических районах (Мещера, Высокорежье, Вал) с интересными долинными комплексами рек Бужи, Гуся и Колпи. Значительная доля современных находок связана с детальной изученностью флоры НП «Мещера» (Серегин, 2004, 2013). Напротив, Кольчугинский район – единственный муниципальный район, почти полностью находящийся в пределах одного флористического района (Гряда), здесь отсутствуют многие типы местообитаний (сосновые леса бореального типа, верховые и переходные болота, долинные комплексы крупных рек, озера).

Богатство флоры участков стандартных (по Л.И. Малышеву) размеров. 100 км². В настоящей работе мы приравниваем площадь наших ячеек к эквиваленту Л.И. Малышева (100 км²). Наши данные показывают значительный разброс значений по этому показателю: 534,9±14,3 – среднее число видов в 20 наиболее богатых ячейках (n = 20); 429,4±13,7 – в ячейках по Клязьме (n = 31); 421,8±24,7 – на Предокской равнине (n = 15); 404,6±24,0 видов – по Оке (n = 16); [...]; 336,5±14,8 – в Нижнеокском районе (n = 17); 245,3±22,6 – во Фролищевой низине (n = 10). Очевидно, что уровень богатства флор свыше 500 видов (данные Л.И. Малышева, 1975) характерен только для наиболее разнообразных флор. Средние показатели свыше 400 видов имеются в ячейках, включающих долины крупных рек (Клязьма и Ока) и на Предокской равнине, снижаясь на водоразделах. Особо выделяется низкими показателями Фролищева низина. Таким образом, показатель локального уровня богатства флор может быть использован уже для оценки *ландшафтных различий*. На уровне зон и биомов эти различия также есть, но на ландшафтном уровне они могут быть существеннее. Схема Л.И. Малышева (1975) для флор участков по 100 км² нуждается в уточнении параметров изначального отбора данных.

1000 км² (ландшафтная размерность). Чтобы получить сравнимые данные, мы разбили территорию области на полигоны 2×5 ячеек, получив участки площадью от 950 до 980 км². Среднее значение получилось около 715 видов, что соответствует схеме Л.И. Малышева (1975). Также примерами участков с сопоставимыми размерами могут быть Муромский район и г. Муром (1094 км²) – 862 вида; НП «Мещера»

(1188 км²) – 812 видов; Камешковский район (1090 км²) – 791 вид; Киржачский район (1135 км²) – 748 видов; Кольчугинский район (1148 км²) – 594 вида.

10 000 км². Региональный уровень богатства флор был представлен Л.И. Малышевым (1975) на двух размерных уровнях – 10 000 км² и 100 000 км². Для установления разнообразия флоры на территории в 10 000 км² область была условно разбита на три равные части. Полученные цифры (1094, 1214 и 1225 видов) на 10–20% превышают показатели, установленные Л.И. Малышевым (900–1000 видов).

6 Встречаемость видов. Анализ распределения широко распространенных видов. Анализ распространения редких видов

В разделе проанализировано распространение наиболее широко распространенных видов (100 видов, известных в максимальном числе квадратов). Мы выявили, что видов, являющихся общими для всех ячеек (при выбранном масштабе исследования), на территории области не более 30–40. Уже у видов третьего десятка по показателю встречаемости мы отмечаем не случайные пропуски, а именно действительное отсутствие вида в нескольких близко расположенных ячейках по экологическим причинам. В частности, *Pinus sylvestris* (331 квадрат) отсутствует в некоторых местностях Ополя, а *Trifolium pratense* (332 квадрата) не отмечен на севере Фролицевой низины. Если рассматривать сводное распространение 100 наиболее обычных видов, ячейки, где многие из этих видов отсутствуют, приурочены к трем районам: Фролицева низина (отсутствуют луговые и синантропные виды), приокская полоса и восток Ополя (отсутствуют некоторые лесные виды). Также проанализированы списки наиболее распространенных видов по данным сеточного картирования стран Западной Европы.

Три схемы распределения наиболее редких видов (основаны на распространении 151 вида природной флоры, известных в 1–10 ячейках; 207 видов, известных в 1–15 ячейках; 247 видов, известных в 1–20 ячейках), приведенные в диссертации, показывают почти идентичные закономерности. На нашем материале пространственная картина размещения редких видов может быть в основных чертах установлена уже при анализе данных по немногим наиболее редким видам. При включении в анализ расширенных списков эта картина лишь уточняется.

Анализ распространения наиболее редких видов по конкретным местонахождениям показал, что эти растения зачастую произрастают совместно в уникальных местообитаниях, которые были выделены как участки исключительного флористического интереса (всего 26) (см. Серегин, 2012).

7 Пространственный анализ размещения отдельных видов. Выделение «региональных хоротипов» на основе кластерного анализа

Сходные рисунки ареалов в пределах региона имеют виды с близкими экологическим требованиям и виды, характерные для пространственно сопряженных местообитаний. Рисунки распространения видов на сеточной основе можно анализировать

статистическими методами, установив «региональные хоротипы» – группы видов со сходным региональным распространением. Для этих целей был использован кластерный анализ методом UPGMA по трем метрикам. Из анализа мы исключили 25% квадратов с минимальными значениями числа видов (кроме семи ячеек Фролищевой низины) для того, чтобы не оперировать сведениями по квадратам, флора которых выявлена неполно. Всего проанализировано распространение видов в 252 квадратах. Наиболее редкие виды флоры и виды, распространенные повсеместно, затрудняют анализ кластерных данных, особенно если использовать какие-либо меры включения. В связи с этим, мы исключили виды, известные менее чем из пяти ячеек и встречающиеся более чем в 90% ячеек (в нашем случае – 228 и более ячеек). Таким образом, «региональные хоротипы» устанавливались при анализе данных по 861 виду (табл. 1).

Всего мы выделили 28 кластеров, 17 из них в качестве примеров представлены в таблице 1. Всего по метрике Жаккара (J) мы выделили 40 «узловых» кластеров, включающих 467 видов (сходную картину дал коэффициент Сьеренсена). При использовании коэффициента Кульчинского–2 (K) кластеров получилось меньше, однако они оказались более компактными. В основном, они состоят из видов, которые вошли в «узловые» кластеры по всем трем метрикам. Всего по этому коэффициенту мы интерпретировали 28 «узловых» кластеров, включающих 336 видов. Коэффициент Сокала – Майченера (S) учитывает отрицательные совпадения. Удалось интерпретировать 39 «узловых» кластеров, в которые входит 379 видов. Достоинством этой метрики является более четкое соотнесение видов именно по рисунку ареала (следствие учета отрицательных совпадений), однако, в связи с этим, этот коэффициент плохо генерализует данные (сходную картину дал квадрат Эвклидова расстояния).

Таблица 1

Группы видов по рисунку распространения в пределах Владимирской области («региональные хоротипы»).

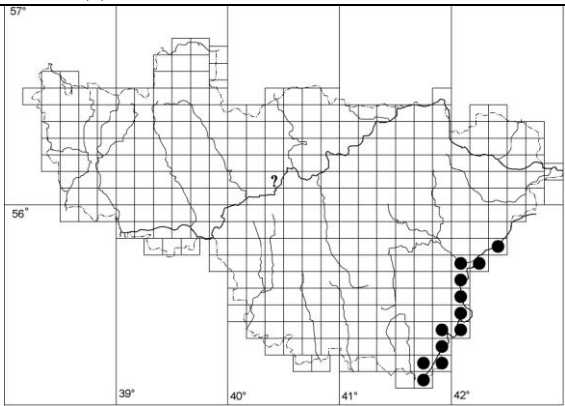
№ п/п	Группа	Характерные местообитания, примеры видов	Кластеры	Примеры распространения видов
1	2	3	4	5
КЛАСТЕРЫ ЛИНЕЙНОГО ХАРАКТЕРА				
Кластеры долинных видов				
1	Окские виды	Поймы рек <i>Bolboschoenus laticarpus</i> , <i>Chaiturus marrubiastrum</i> , <i>Euphorbia palustris</i> , <i>Jacobaea tatarica</i> , <i>Ononis arvensis</i> , <i>Pulicaria vulgaris</i>	J31, S19, K22 р.р.	 <i>Lycopodium exaltatum</i>

Таблица 1 (продолжение)

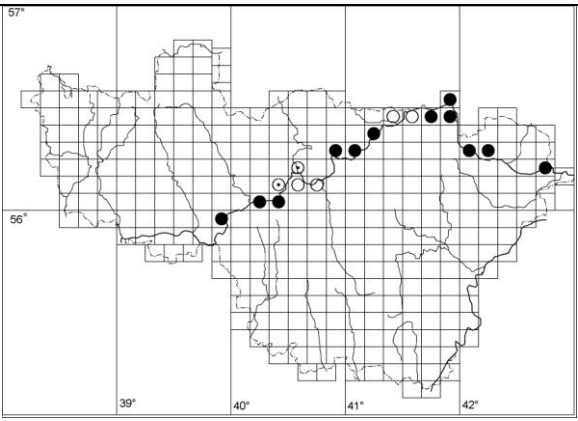
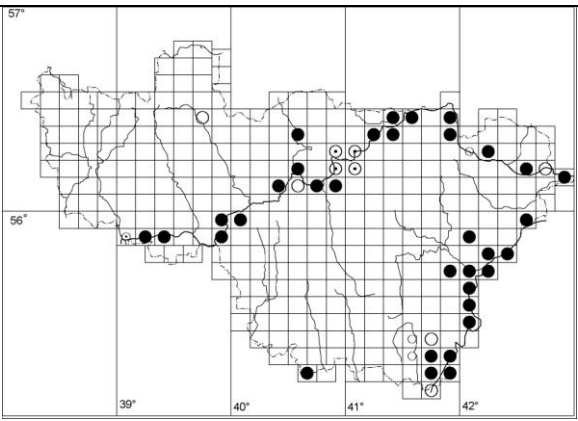
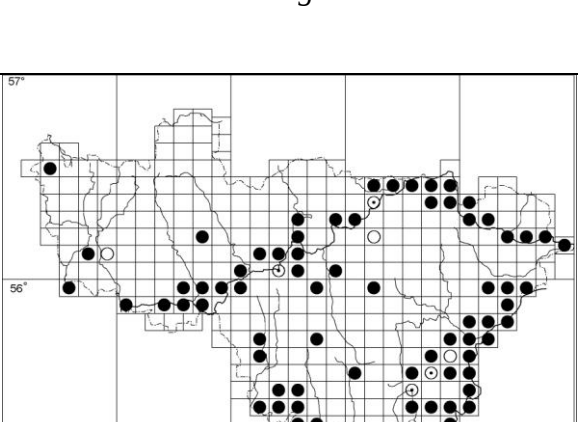
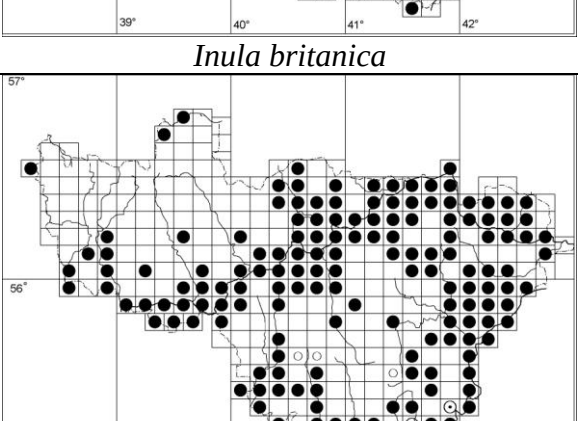
1	2	3	4	5
2	Клязьминские виды	Поймы рек <i>Cornus alba</i> , <i>Rhamnus cathartica</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Koeleria delavignei</i> , <i>Salvinia natans</i> , <i>Allium schoenoprasum</i>	J29, K23, S20	 <i>Galatella rossica</i>
3	Окско- клязьминские виды	Поймы рек <i>Adenophora lilifolia</i> , <i>Aristolochia clematitis</i> , <i>Artemisia abrotanum</i> , <i>Astragalus danicus</i> , <i>Cenolophium denudatum</i> , <i>Iris sibirica</i> , <i>Thalictrum mi- nus</i>	J30, S24, S28, S33, K22 p.p.	 <i>Allium angulosum</i>
4	Окско- клязьминские виды, прони- кающие в низо- вья крупных притоков и вы- ходящие в при- окскую полосу	Поймы рек <i>Butomus umbel- latus</i> , <i>Calystegia sepium</i> , <i>Echino- cystis lobata</i> , <i>Glyceria max- ima</i> , <i>Iris pseu- dacorus</i>	J14, K11	 <i>Inula britannica</i>
5	Окско- клязьминские виды, выходя- щие в Цен- тральную Ме- щеру и Нижне- окский район	Поймы рек <i>Bidens frondosa</i> , <i>Carex praecox</i> , <i>Rubus caesius</i> , <i>Salix acutifolia</i> , <i>Salix alba</i> , <i>Ulmus laevis</i>	J2, K9, S3	 <i>Achillea cartilaginea</i>

Таблица 1 (продолжение)

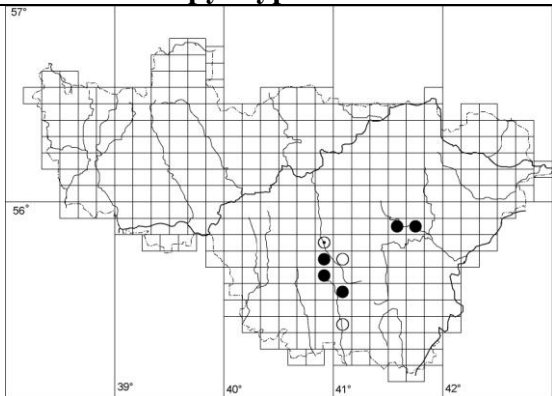
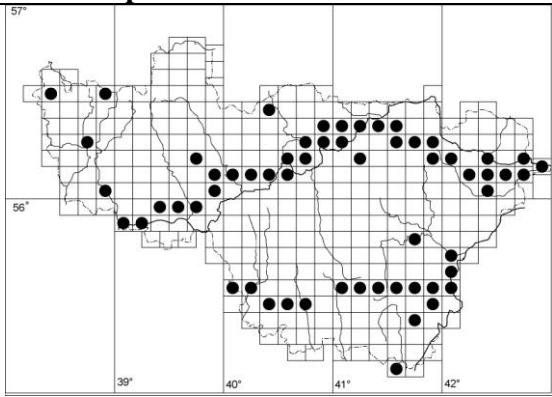
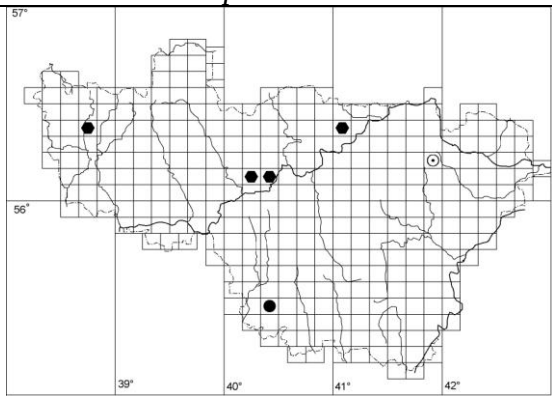
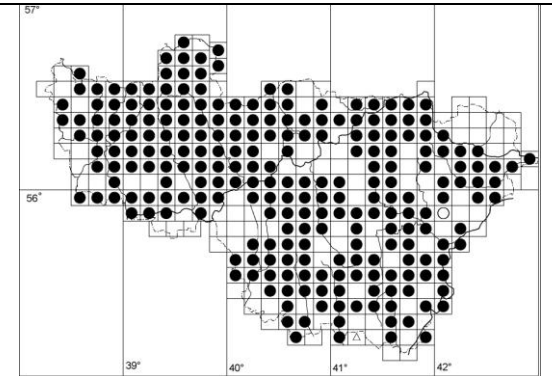
1	2	3	4	5
Кластеры видов границ геологических структур				
6	Виды краевых зон Вала	Минеротрофные болота, берега ключей <i>Scolochloa festucacea</i> , <i>Stellaria crassifolia</i> , <i>Betula humilis</i> , <i>Blysmus compressus</i> , <i>Carex loliacea</i>	J37, K25, K24, S18, ~J36	 <i>Scrophularia umbrosa</i>
Кластеры видов железных дорог				
7	Виды магистральных железных дорог	Железнодорожные насыпи <i>Amaranthus albus</i> , <i>Artemisia sieversiana</i> , <i>Dracocephalum thymiflorum</i> , <i>Kochia scoparia</i> , <i>Lathyrus tuberosus</i> , <i>Senecio viscosus</i>	J24, K17, S29	 <i>Atriplex tatarica</i>
8	Виды крупных станций	Железнодорожные насыпи <i>Agropyron pectinatum</i> , <i>Corispermum orientale</i> , <i>Salsola collina</i> , <i>Fagopyrum tataricum</i>	J40, S17	 <i>Puccinellia hauptiana</i>
КЛАСТЕРЫ ПЛОЩАДНОГО ХАРАКТЕРА				
Кластеры видов, тяготеющих к антропогенным местообитаниям				
9	Синантропные виды, избегающие наименее освоенных лесных районов	Обочины дорог <i>Epilobium hirsutum</i> , <i>Geum aleppicum</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Poa compressa</i> , <i>Puccinellia distans</i> , <i>Sonchus arvensis</i>	J7, K5, S7	 <i>Melilotus officinalis</i>

Таблица 1 (продолжение)

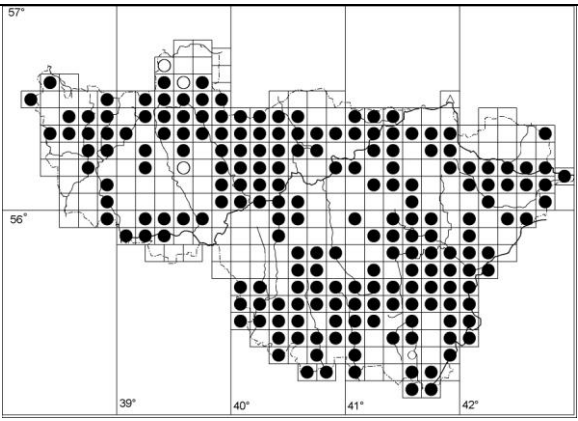
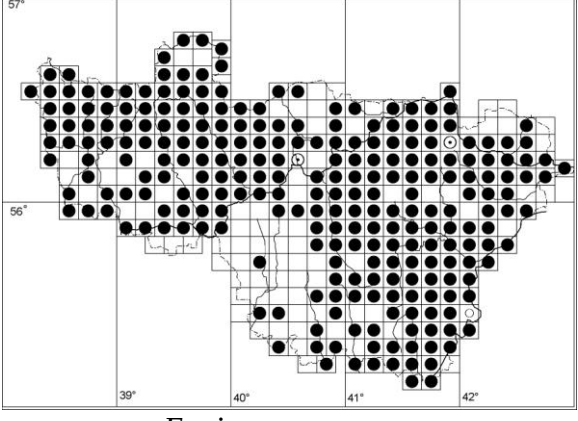
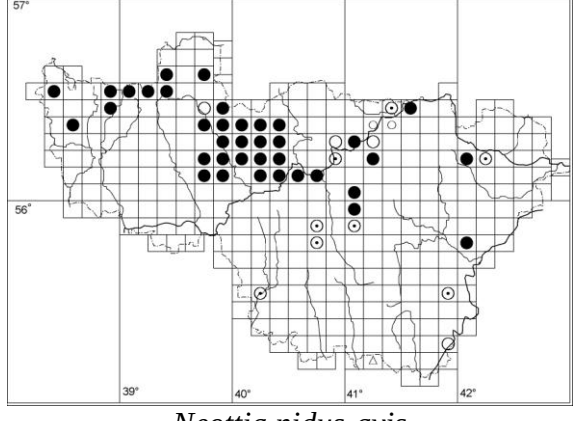
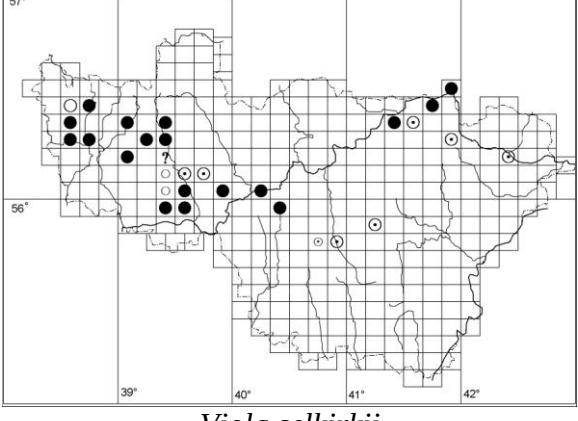
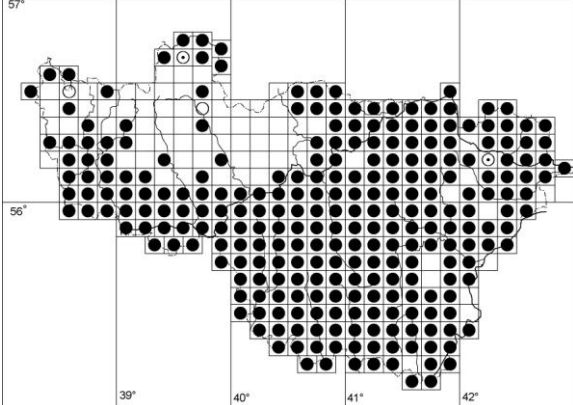
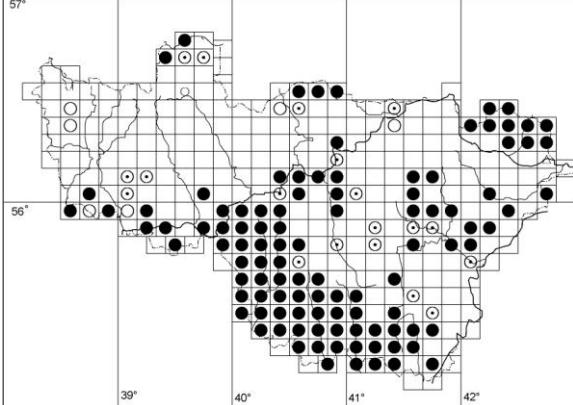
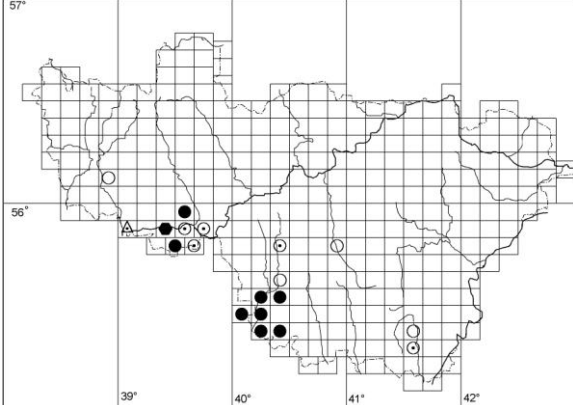
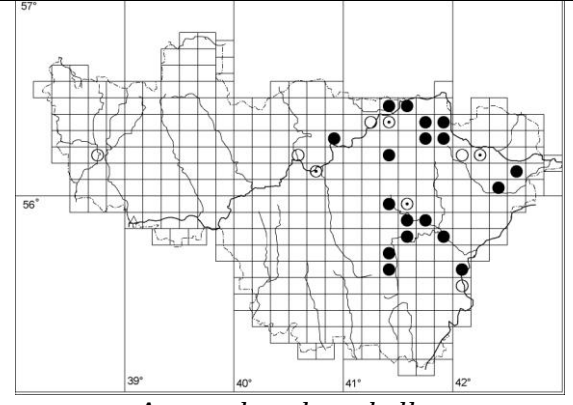
1	2	3	4	5
10	Синантропные виды, приуроченные к районам сельскохозяйственного освоения	Обочины дорог, населенные пункты <i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Medicago sativa</i> , <i>Medicago</i> × <i>varia</i> , <i>Pastinaca sativa</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>	J10, K8, S2	 <i>Euphorbia waldsteinii</i>
Кластеры видов, тяготеющих к суглинистым водоразделам (в основном, левобережье Клязьмы)				
11	Наиболее распространенные неморальные виды, избегающие Фролицевой низины, поймы и террас Оки, окраин Центральной Мещеры	Леса с участием широколиственных пород <i>Ajuga reptans</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Euonymus verrucosa</i> , <i>Geum urbanum</i>	J5, K3, S9	 <i>Equisetum pratense</i>
13	Неморальные виды, распространенные в Ополе и на северной окраине Гряды, а также местами на коренных склонах Клязьмы и Оки	Леса с участием широколиственных пород <i>Adoxa moschatellina</i> , <i>Cardamine impatiens</i> , <i>Carex sylvatica</i> , <i>Galium odoratum</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i>	J23, K18, S30+ S34+ S31	 <i>Neottia nidus-avis</i>
16	Виды Гряды	Еловые леса <i>Galium intermedium</i> , <i>Galium triflorum</i> , <i>Hepatica nobilis</i> , <i>Mycelis muralis</i> , <i>Sanicula europaea</i> , <i>Viola riviniana</i>	K26, J32	 <i>Viola selkirkii</i>

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5
Кластеры видов, тяготеющих к песчаным и супесчаным водоразделам (в основном, окско-клязьминское междуречье)				
19	Виды, избегающие Ополя, северной части Гряды и приокской полосы	Хвойные леса, их опушки, луга на кислых почвах <i>Antennaria dioica</i> , <i>Artemisia campestris</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Carex leporina</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>	J6, K4, S10	 <i>Pteridium aquilinum</i>
21	Виды, распространенные в Мещере, Фролицево-вой низине, Нижнеокском и Нерлинском районах, на террасах крупных рек (проникают также на Заборский участок)	Сухие и заболоченные сосняки, верховые и переходные болота <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Carex globularis</i> , <i>Carex lasiocarpa</i>	J12, J19, K1, K15, S4, S32, S38	 <i>Vaccinium uliginosum</i>
23	Виды Центральной Мещеры	Сосновые леса и их опушки, обнаженные торфяники, водоемы и др. <i>Galium trifidum</i> , <i>Stellaria longifolia</i> , <i>Nuttallanthus canadensis</i> , <i>Utricularia australis</i>	J28, J35, K16, S27, S22, ?J27	 <i>Viola uliginosa</i>
27	Виды Вала (боровые, кальцефильные)	Сосновые леса, различные местообитания на карбонатных почвах <i>Chimaphila umbellata</i> , <i>Moneses uniflora</i> , <i>Anthyllis macrocephala</i> , <i>Cypripedium calceolus</i>	J22, J25	 <i>Astragalus glycyphyllos</i>

Выделенные кластеры в таблице разделены на две группы – линейного и площадного характера, между ними есть переходы. Например, олиготрофные виды, распространенные в Мещере и Фролицевой низине, на остальной территории области приурочены к террасам крупных рек. Некоторые неморальные виды в восточной части области приурочены к коренным берегам Оки и Клязьмы.

8 Флористическое районирование Владимирской области на основе кластерного анализа

Сплошное картирование распространения всех видов легло в основу флористического (то есть основанного на признаках флоры) районирования Владимирской области. Многие его выделы совпали с ландшафтными и геоботаническими выделами, однако отклонения границ и пересмотр иерархического уровня районов оказались неизбежными. Классификация ячеек проведена с помощью кластерного анализа по метрике Жаккара методом UPGMA.

Весь массив сведений по флоре Владимирской области из базы данных был переведен в матричный вид. Процедура исключения адвентивных видов из анализа не проводилась для того, чтобы построить современное районирование территории области с учетом антропогенного изменения растительного покрова.

Переход от границ на сеточной схеме (рис. 1) к реальным границам на местности (рис. 2) шел с учетом того, что граница, проведенная между ячейками А и В, разделяет их условно: эта граница может проходить как через квадрат А, так и по квадрату В. Для проведения границ мы использовали данные полевых наблюдений с привязкой маршрутов к местности, существующие схемы природного районирования, заметные линейные объекты, необходимые для маркировки границ в практических целях (реки, линии водоразделов, прямые азимуты). В случаях, когда установление границы было затруднительным, мы проводили границу района по условной линии, разделяющей ячейки разных кластеров (например, южная граница Высокорежья).

Флористические районы (рис. 2) имеют следующие специфические кластеры ячеек: 1) Гряда (5910 км²) – кластер W; 2) Ополье (1180 км²) – X, Y; 3) Нерлинский район (1740 км²) – Q, R; 4) Фролицева низина (950 км²) – В; 5) Мещера (7560 км²) – Q, R; 6) Высокорежье (1730 км²) – V; 7) Вал (5690 км²) – L, S; 8) Гороховецкий отрог (610 км²) – G, D; 9) Нижнеокский район (1890 км²) – Q, R; 10) Предокская равнина (1810 км²) – G, P, U. Характеристика районов приведена в специальном разделе.

Одним из важнейших факторов дифференциации флоры является наличие долин крупных рек. Вслед за П.Д. Ярошенко (1971) мы вынуждены разделять водораздельные пространства и долины крупных рек (Оки и Клязьмы) на самом высоком иерархическом уровне. Таким образом, наше флористическое районирование разработано для междуречных пространств. Обособление ячеек с долинами крупных рек в кластерном анализе происходит в том случае, если у долины в пределах квадрата выражено большинство геоморфологических элементов: пойма, террасы, коренной берег,

а также участки водораздельных пространств, вплотную подходящих к коренному берегу. Чем крупнее река и ниже базис эрозии, тем разнообразнее физико-географические условия, которые она создает при формировании своей долины, и выше общее число видов.

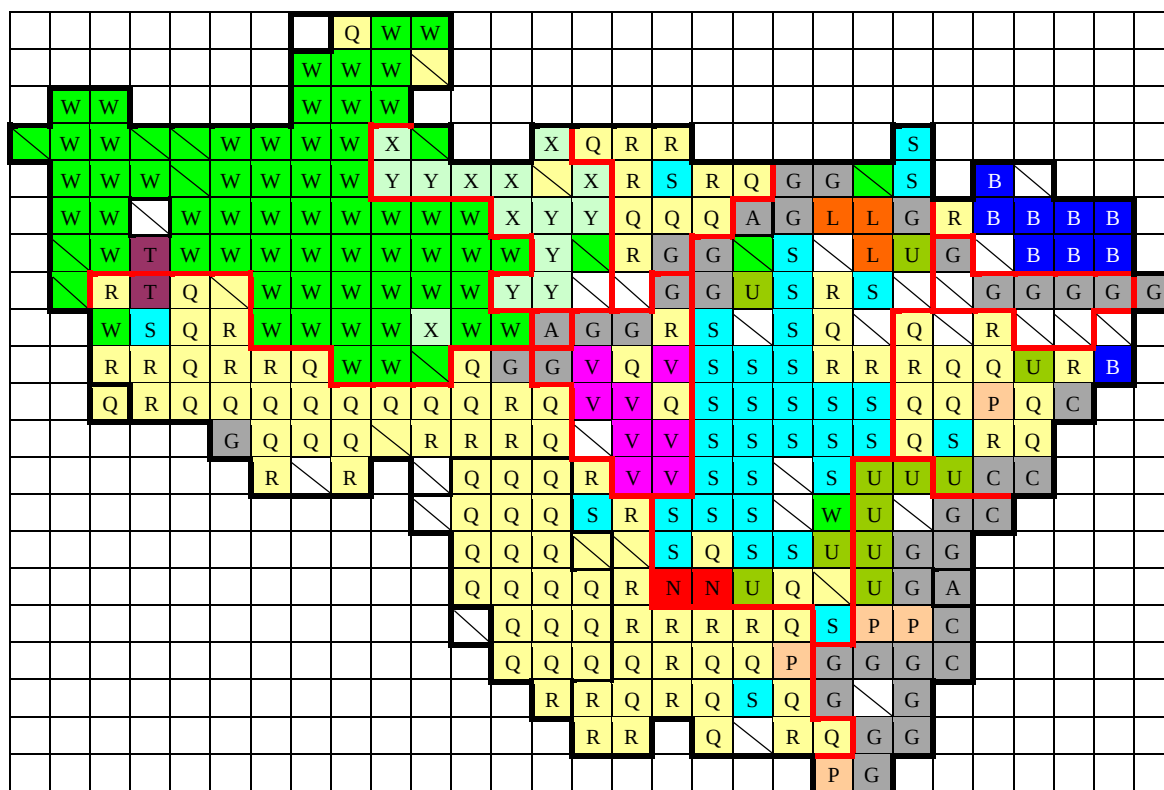


Рис. 1. Границы флористических районов на сеточной схеме.



Рис. 2. Реальная интерпретация границ флористических районов на местности.

Но наибольший интерес представляет пространственное разделение двух крупных кластеров, на которые после «отсечения» речных долин разделились все ячейки Владимирской области. Их распределение четко совпадает с районами распространения в области ландшафтов с преобладанием на плакорах тяжелых почв (преимущественно нейтральных суглинистых) и ландшафтов с преобладанием на водоразделах легких почв (преимущественно кислых песчаных). На основании разделения территории на две части по признаку флоры мы можем утверждать, что гранулометрический состав почвообразующих пород, то есть, в конечном итоге, четвертичная история территории, является основным фактором дифференциации флоры водоразделов на региональном уровне.

Таким образом, флора и растительность почти всего окско-клязьминского междуречья (в пределах области) не может использоваться для определения зонального положения территории. Для этих целей мы должны, прежде всего, рассматривать флору и растительность суглинистых плакоров левобережных районов клязьминского бассейна – Ополя и Гряды.

Крайний восток Смоленско-Московской провинции (то есть участок с наиболее континентальным климатом) занимает Ополье, южный характер флоры, растительности и почвенного покрова которого издавна привлекал к себе внимание (Рупрехт, 1866; Танфильев, 1896а,б, 1902; Красовский, 1948; Ярошенко, Юрова, 1970; Юрова, 1971а,б, 1973; Романов, 2008 и др.). На наш взгляд, в этом может крыться ключ к пониманию положения Ополя в схеме ботанико-географического районирования территории. Возможно, отсутствие в Ополье хвойных лесов, преобладание на нераспаханных участках широколиственных лесов и значительное участие в растительном покрове склонов видов луговых степей являются элементами, в которых выражена зональность. Во всяком случае, во флоре Ополя много общих видов с Предокской равниной (т.н. «Муромское Ополье») – ближайшей к Ополью территории с суглинистыми водоразделами с юго-восточной стороны. Их разделяют песчаные и супесчаные пространства Мещеры и Вала, на которых зональные сообщества не выражены.

Сделаем осторожное предположение, что если бы окско-клязьминское междуречье и Балахнинская низменность были покрыты суглинистыми отложениями, то характер растительного покрова заставил бы нас провести зональную границу хвойно-широколиственных и широколиственных лесов между 38° и 43° в.д. значительно севернее (сейчас проводится вдоль субширотного отрезка Оки – см. карту «Зоны и типы...», 1996). Еще одним доводом в пользу возможного пересмотра зональных границ является характер флоры и растительности правобережья Оки в пределах Нижегородской области, где на той же широте преобладают широколиственные леса.

9 Пространственный анализ флоры

Как правило, в традиционном анализе флоры авторы распределяют виды по тем или иным «квантованным» группам (таксономическим, эколого-ценотическим, эко-

логическим, ценотическим и др.). Поскольку в сеточном картировании информация по видам привязана к ячейкам регулярной сетки, то для каждого квадрата мы легко получаем цифры по абсолютному или относительному участию той или иной группы во флоре. Иными словами, на основании данных сеточного картирования **любая цифра традиционного анализа флоры превращается в схему распределения этого показателя в пространстве**. По полученной пространственной модели (картосхеме) мы можем судить о том, насколько дифференцирован данный показатель, является ли эта дифференциация случайной или выявленные закономерности дают основание предполагать связь с природными или антропогенными факторами.

Пространственный таксономический анализ. Здесь мы сталкиваемся с разительным диссонансом отечественных флористических работ и современных зарубежных работ, анализирующих данные сеточного картирования. Если в нашей литературе все работы приводят хотя бы минимальные данные о таксономическом составе, то за рубежом распределение таксономического разнообразия при анализе сеточных данных почти не рассматривается.

На примере крупнейших семейств (*Compositae*, *Gramineae*) показано, что наблюдается линейная зависимость числа видов от общего богатства флоры с коэффициентом детерминации $r^2 = 0,807$ для сложноцветных и $r^2 = 0,791$ для злаков. Соответственно, пространственно дифференцированными (и интерпретируемыми) оказываются данные об участии во флоре лишь некоторых семейств и родов. Это, преимущественно, небольшие семейства и отдельные рода, которые имеют характерное «экологическое лицо», то есть набор составляющих их видов имеет сходные экологические требования. На наш взгляд, в региональных исследованиях, оперирующих близкими флорами, необходимо обращать внимание и пытаться анализировать не целые спектры, а лишь некоторые маркерные группы (во Владимирской области это семейства *Ericaceae* s. l., *Orchidaceae*, *Cruciferae*, *Amaranthaceae* s. l., рода *Carex*, *Juncus*, *Cirsium* и др.). Установление круга таких таксонов может считаться интересной региональной задачей. Но, с другой стороны: если таксономический анализ дает результаты, интерпретируемые лишь с позиций экологических требований отдельных видов, то стоит ли вообще проводить его при работе на равнинных территориях региональной размерности? Мы склонны дать отрицательный ответ на этот вопрос.

Кроме того, на материалах по флоре Владимирской области нами показано, что число родов во флоре ячеек имеет линейную зависимость от числа видов. Соотношения с числом семейств менее четкие, однако почти линейные зависимости и здесь очевидны. Эти соотношения можно представить в виде следующих эмпирических линейных функций:

- (1) $y = 0,461x + 48,57$ (зависимость числа родов y от числа видов x);
- (2) $y = 0,082x + 34,33$ (зависимость числа семейств y от числа видов x);
- (3) $y = 0,181x + 25,22$ (зависимость числа семейств y от числа родов x).

Коэффициенты корреляции Пирсона для сравниваемых пар показателей таковы:

$r^2 = 0,963$ (виды – роды), $r^2 = 0,793$ (роды – семейства), $r^2 = 0,746$ (виды – семейства).

Поскольку у показателей числа видов, родов и семейств наблюдается почти линейная зависимость, то любые показатели, основанные на соотношении этих величин, будут также иметь линейную зависимость. По-видимому, пространственное размещение показателей родового богатства или богатства семейств не имеет закономерностей отличных от тех, что установлены для распределения числа видов. Любые показатели, основанные на соотношениях числа видов, родов и семейств, не нужны как сами по себе, так и при сравнении флор. В богатых флорах среднее число видов в одном семействе или роде, а также родов в одном семействе всегда закономерно выше, чем в бедных.

В тексте диссертации эти положения проверяются на флорах различного размера, которые были описаны в России от Балтики до Тихого океана и от Ямала до Дагестана в работах 1976–2013 гг. (всего в анализ включены сведения о 370 флорах). В этих флорах также наблюдается корреляция между числом видов, родов и семейств. При этом лучше всего скоррелированы число родов и видов ($r^2 = 0,943$). Установлено, что показатели соотношения видов, родов и семейств, имея закономерности континентального масштаба, в региональных работах не применимы.

Таким образом, число видов – единственный важный таксономический показатель флоры как целого, а выяснение закономерностей размещения видового богатства – важная задача флористики.

Пространственный анализ экологических групп (по Элленбергу). В зарубежных работах, в которых анализируются сеточные данные, широко используются экологические, или индикаторные, шкалы, которые позволяют усреднять значения того или иного экологического показателя для массива видов (например, флоры одной ячейки). Характеристика флористического состава по средним значениям шкал позволяет давать оценку физико-географических условий территории, устанавливать факторы дифференциации растительного покрова, выявлять динамику флоры. В нашей работе мы использовали данные по трем экологическим шкалам (Ellenberg et al., 2001): F (влажности), R (реакции субстрата), N (наличия азота). Установлены основные закономерности распространения отдельных экологических групп (по отдельным факторам, по парам факторов и по трем факторам одновременно).

Из 1384 видов флоры области в третьем издании шкал Элленберга (Ellenberg et al., 2001) содержится информация о 1005 видах (72,6%). Прочие виды в анализ не включены, однако это не оказывает заметного влияния на усреднение данных, поскольку оставшиеся виды играют в сложении флор скромную роль (исключено 11 218 записей, или 9,3% от общего объема базы данных). Средние значения показателей устанавливаются для каждого квадрата по сотням видов, этот массив имеет нормальное распределение и, таким образом, эти показатели устойчивы к добавлению дополнительных видов. Также мы исключили из анализа виды, произрастающие в широком диапазоне условий и, соответственно, не имеющие индикаторных оценок. В тексте

диссертации анализируются полученные схемы распределения средних показателей индикаторных шкал по территории области (примеры – рис. 3, 4).

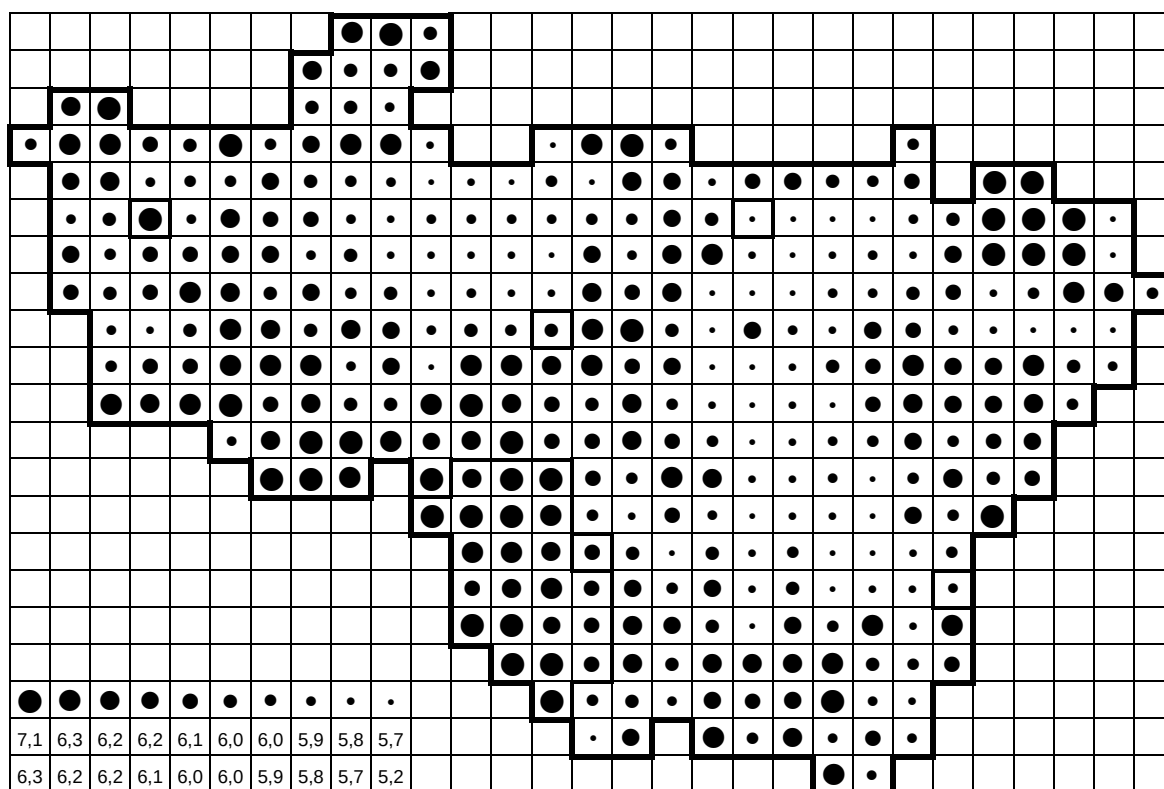


Рис. 3. Средние значения видовых показателей по шкале влажности F (10 равных классов, крупный кружок показывает преобладание влаголюбивых видов).

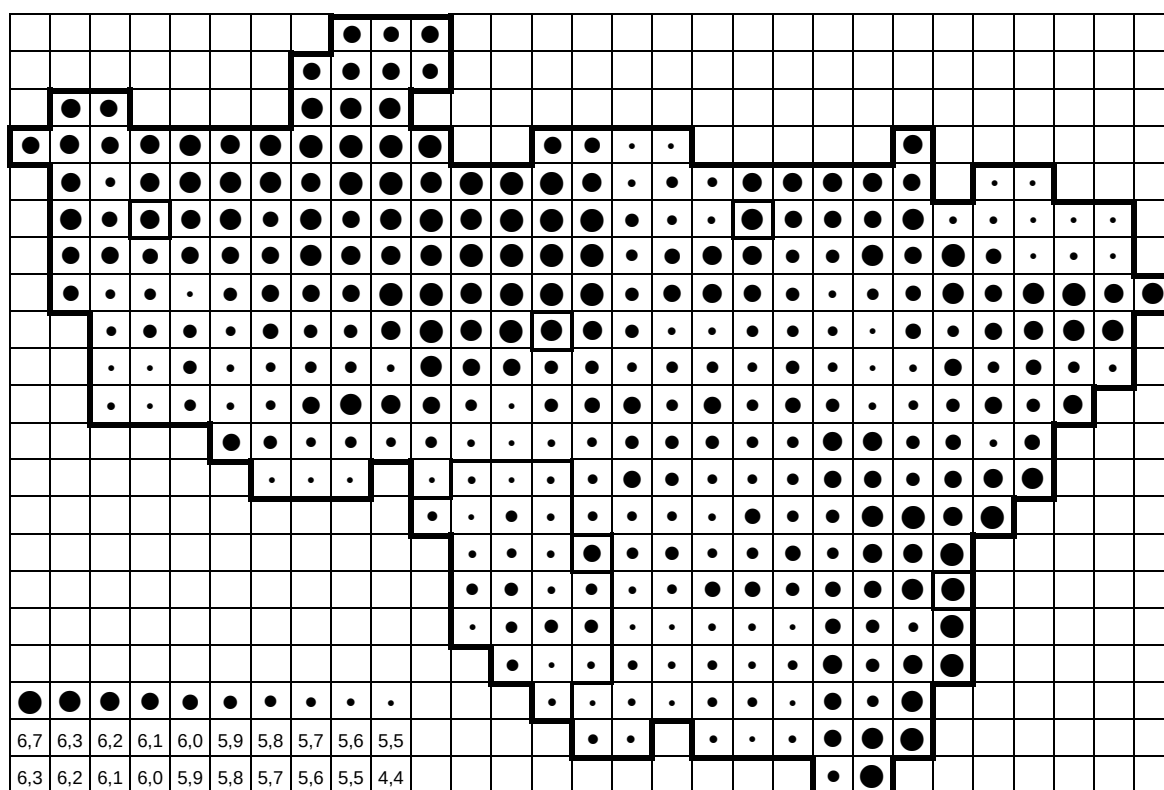


Рис. 4. Средние значения видовых показателей по шкале реакции субстрата R (10 равных классов, крупный кружок показывает преобладание кальцефильных видов).

Эти показатели используются при характеристике флористических районов. Всего в анализе данных по F-шкале использовано 98 589 записей (81,6%), по R-шкале – 74 823 записи (61,9%), по N-шкале – 97 297 записей (80,5%).

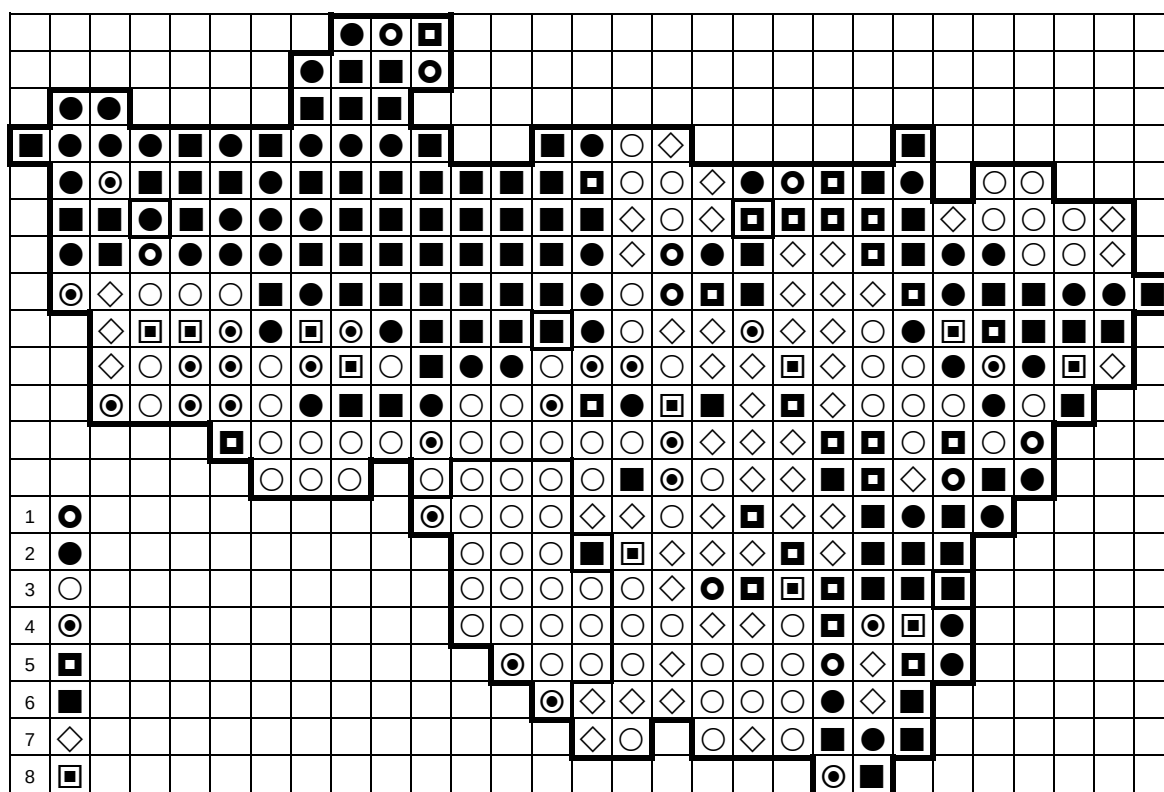


Рис. 5. Пространственное соотношение двухчастного «поляризованного» деления территории области по шкалам влажности (F), реакции субстрата (R) и наличия азота (N). Характеристика выделов 1–8 дана в таблице 2.

Таблица 2

Соотнесение двухчастного деления Владимирской области по трем экологическим шкалам.

№ вы- дела	Условия ячейки («поляризованная» двухчастная характеристика по средним показателям шкал Элленберга)			Число ячеек
	F-шкала (влажность)	R-шкала (реакция субстрата)	N-шкала (наличие азота)	
1 ●	Влажные	Нейтральные	Олиготрофные	10
2 ●	Влажные	Нейтральные	Эвтрофные	52
3 ○	Влажные	Кислые	Олиготрофные	83
4 ⊙	Влажные	Кислые	Эвтрофные	23
5 ■	Сухие	Нейтральные	Олиготрофные	24
6 ■	Сухие	Нейтральные	Эвтрофные	82
7 ◇	Сухие	Кислые	Олиготрофные	52
8 ■	Сухие	Кислые	Эвтрофные	11

Установлена четкая географическая дифференциация каждого показателя и их комбинаций по территории региона, тесно связанная с физико-географическими условиями, что подтверждает возможность успешного применения экологических шкал

в характеристике пространственной структуры флоры. Ординация ячеек и анализ совместного пространственного размещения 0,5-квантилей по средним для ячеек видовым показателям трех шкал Элленберга (рис. 5) показал, что наиболее пространственно сопряженными в наших условиях являются факторы реакции субстрата и наличия азота, наименее – влажности и наличия азота.

Пространственный анализ ценоотических групп. Состав синтаксонов растительности Владимирской области и сопредельных областей на основе флористической классификации остается неопианным. По нашим предположениям, в области представлено 24 класса сообществ. Распределение ценоотических комплексов видов мы показали на основе анализа распространения диагностических видов (по Ермакову, 2012). Безусловно, наличие того или иного вида или их группы в ячейке не говорит о наличии здесь сообщества, поскольку выявление растений происходило в ходе флористических, а не геоботанических описаний. Тем не менее, мы установили, с какими районами связано максимальное разнообразие диагностических видов.

Почти во всех классах наблюдается географическая неоднородность распределения групп видов по региону, которая хорошо объясняется с позиций ландшафтной структуры территории и укладывается в границы разработанного флористического районирования. Для каждого сообщества свой порог числа видов, который показывает наличие самого сообщества. Например, во Владимирской области это всего 1 вид для *Lemnetea*, около 10 видов для *Calluno–Ulicetea* и не менее 15 видов для *Alnetea glutinosae* (рис. 6). Для некоторых классов картина их распространения совпадает с ареалами доминирующих видов (например, *Calluno–Ulicetea* и *Nardus stricta*).

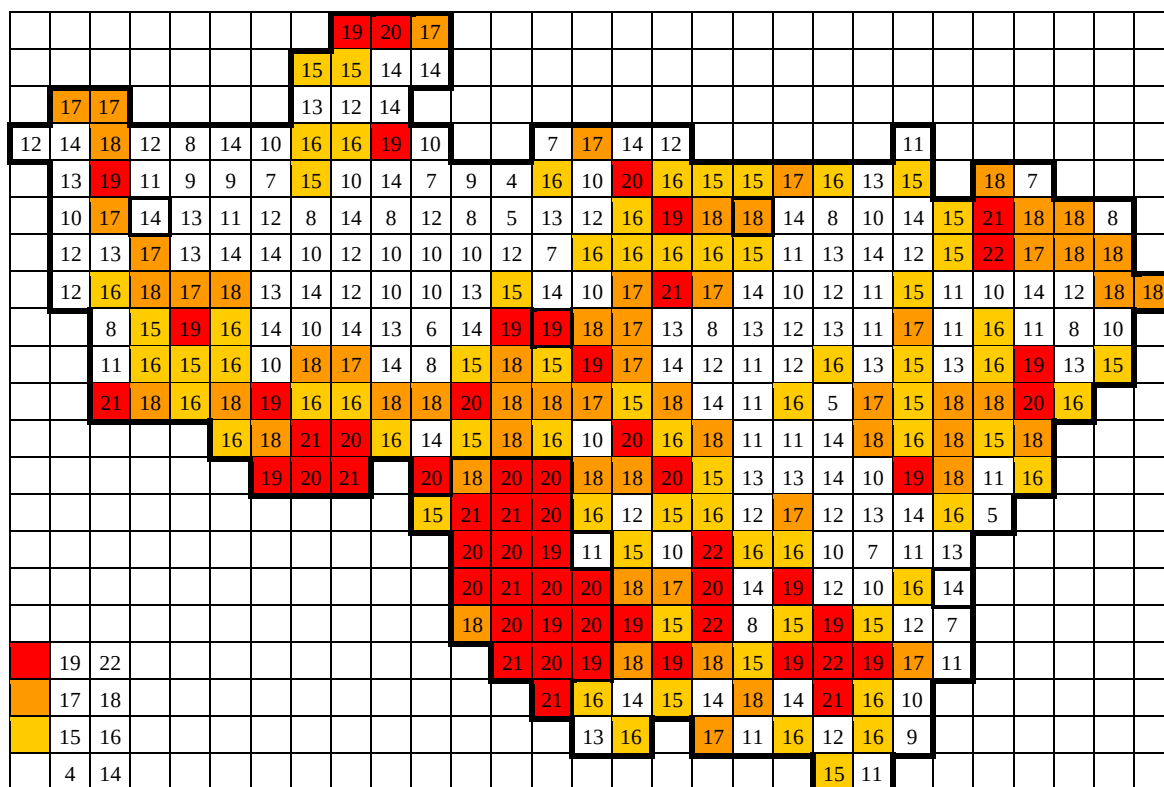


Рис. 6. Число диагностических видов класса *Alnetea glutinosae*.

10 Характеристика флористических районов Владимирской области

По результатам кластерного анализа (раздел 8), мы выделили 10 флористических районов (рис. 2). Они в целом согласуются с выделами физико-географического (Карта физико-географических районов..., 1960), лесорастительного (Курнаев, 1982), природного (П. Серегин, 1994, 1996), ландшафтного (Романов, 2008, 2013) и «интуитивного» флористического (Серегин, 2012) районирования региона. В этом разделе приводится характеристика выделенных районов, включающая сведения о характерных видах, ценоотических комплексах видов и экологических группах, то есть данные, полученные в результате пространственного анализа флоры (раздел 9). План описаний районов таков (представлены в тексте диссертации): ведущие индикаторные виды по значению *IndVal*; название района и его этимология, площадь; число ячеек, число и доля специфических ячеек, характер кластеризации; границы района на местности; пространственная дифференциация флоры внутри района; соотношение с другими схемами районирования; специфические виды и группы видов; характерные ценоотические и экологические группы видов.

Классификационная схема выделенных флористических районов включает шесть групп: 1) районы с богатыми флорами вдоль долин крупных рек (Гороховецкий отрог, Предокская равнина); 2) районы с флорой зонального типа (Гряда, Ополе); 3) районы с флорой «мещерского» типа (Мещера, Нерлинский и Нижнеокский районы); 4) районы с флорой «мещерского» типа, обогащенной видами эвтрофных местообитаний (Высокоречье); 5) районы с флорой «мещерского» типа, обедненной видами влажных местообитаний (Вал); 6) районы с бедными флорами наиболее олиготрофных ландшафтов (Фролищева низина).

11 Флористические особенности долин крупных рек. Подходы к флористическому районированию долин

Характерной особенностью флор равнинных территорий является значительное отличие флоры речных долин от флоры водораздельных пространств. Чем крупнее река, тем лучше проявляется эта закономерность – многие виды имеют рисунок ареала, приуроченный к речным долинам (Burkart, 2001). Кластерный анализ территории уже на первых шагах топологии дендрограммы показал, что речные долины Клязьмы и Оки противопоставлены водораздельным пространствам. Среди «региональных хоротипов» мы также выделили несколько долинных групп (табл. 1).

Крупнейшими реками Владимирской области являются Ока и ее левый приток Клязьма. Вдоль крупнейших рек региона расположены самые богатые ячейки по общему числу видов. Это связано с несколькими причинами, одна из которых – наличие комплекса видов, которые характерны именно для речных долин. Следующие местообитания имеются только (или преимущественно) в крупных долинах: приречные пляжи; крупные старицы и речные затоны; обширные массивы пойменных лугов; пойменные дубравы и вязовники; боры надпойменных террас (НПТ) и сообщества

разбитых песков; верховые и переходные болота на НПТ; широколиственные и хвойно-широколиственные леса на крутых склонах НПТ и коренных берегов; выходы ключей на коренных склонах. Соответственно, среди классов растительности (по флористической классификации) по числу диагностических видов для речных долин характерны следующие синтаксоны: *Lemnetea* – поймы; *Potametea pectinati* – поймы; *Isoëto–Nanojuncetea* – поймы; *Phragmito–Magnocaricetea* – поймы; *Salicetea purpureae* – поймы; *Scheuchzerio–Caricetea fuscae* – НПТ; *Oxycocco–Sphagnetes* – НПТ; *Pyrolo–Pinetea* – НПТ; *Quercu–Fagetea* – склоны коренных берегов.

Результаты сеточного картирования не позволяют прямо перейти к анализу флоры речных долин, поскольку ячейки сетки включают как речные долины, так и прилегающие к ним участки междуречных пространств. В связи с этим, мы очертили круг видов, которые характерны только для речных долин, и анализировали их распространение отдельно. Мы использовали показатель *IndVal* при восьмичастном делении территории, отобрав для анализа 100 видов с максимальным показателем (приведены первые 20 видов): *Aristolochia clematitis* (56,9%), *Stratiotes aloides* (46,5%), *Trapa natans* (45,9%), *Cenolophium denudatum* (43,5%), *Eragrostis amurensis* (42,5%), *Allium angulosum* (41,6%), *Koeleria delavignei* (41,2%), *Galatella rossica* (40,4%), *Artemisia abrotanum* (38,7%), *Iris sibirica* (36,6%), *Scutellaria hastifolia* (35,3%), *Bolboschoenus laticarpus* (34,7%), *Rumex ucranicus* (33,4%), *Glyceria maxima* (33,3%), *Cuscuta lupuliformis* (32,3%), *Inula britannica* (32,0%), *Rorippa amphibia* (31,7%), *Sium latifolium* (30,1%), *Lycopus exaltatus* (29,8%), *Eryngium planum* (29,4%).

Всего в долинах крупных рек было выделено три района – долина Оки (в пределах области), долина нижнего течения Клязьмы (ниже Владимира), долина среднего течения Клязьмы (выше Владимира, в пределах области).

Как было показано при анализе «региональных хоротипов» в долине Оки есть целый набор характерных видов. Специфика окской долины (и прежде всего окской поймы) заключается в том, что из-за общего направления течения Оки происходит обогащение флоры южными видами. Специфические виды окской долины почти не проникают в низовья Клязьмы. С другой стороны, есть обширная группа видов, общих для Клязьмы и Оки. Эти растения проникают по Клязьме на разное расстояние от устья, некоторые из них распространены вдоль нее фрагментарно. Однако кластерный анализ показал, что чуть выше Владимира происходит четкая смена флоры клязьминской поймы. Во-первых, примерно до Владимира проникают многие виды, общие для Оки и Клязьмы. Во-вторых, на отрезке от Владимира до Гороховца сосредоточены многие виды, специфические только для Клязьмы. В-третьих, на отрезке выше Владимира отсутствуют виды, которые были бы специфичны только для него.

12 Элементы анализа динамики флоры Владимирской области

Динамика природной флоры – одно из основных направлений в современных исследованиях флор на территориях, по которым имеется длительный ряд наблюде-

ний. Большинство исследований по динамике флоры оперируют сравнимыми данными, полученными за два или три периода. Можно привести примеры отличных исследований по динамике флоры Великобритании (Preston et al., 2002), Нидерландов (Tammis et al., 2005ab), Фландрии (Van Landuyt et al., 2008; а также Godefroid, 2001; Piesens, Hermy, 2006) и др. Данный раздел диссертации снабжен, на взгляд автора, наименьшей доказательной базой по сравнению с другими главами, поскольку у нас отсутствует сравнимая информация за другие периоды. Впрочем, для большинства видов установленная динамика согласуется с данными с других территорий.

Аккуратный учет всей имеющейся информации по флоре Владимирской области позволил накопить заметный пласт исторических данных. Мы располагаем следующим типом временны́х данных: дата последней находки вида в квадрате (для сокращающихся видов) и дата первой находки вида в регионе (для заносных видов).

Исчезнувшие виды. Для каждого вида, который не был обнаружен нами, мы установили дату последней находки в регионе. Таким образом, мы очертили группу из 40 видов, которые за последние 60 лет ни разу не были найдены в регионе (в скобках – год последней находки): *Potentilla alba* (1894), *Zannichellia palustris* (1901), *Potentilla collina* (1901), *Prunus fruticosa* (1901), *Chenopodium foliosum* (1901), *Malva verticillata* (1903), *Carex heleonastes* (1905(–1907?)), *Herminium monorchis* (1907), *Neottia cordata* (1907), *Liparis loeselii* (1908), *Ranunculus gmelinii* (1910), *Montia fontana* (1912), *Coeloglossum viride* (1913), *Bolboschoenus yagara* (1913), *Diplazium sibiricum* (1914), *Carex dioica* (1914), *Saxifraga hirculus* (1915), *Lolium remotum* (1916), *Pycreus flavescens* (1916), *Galium spurium* s. str. (1916), *Cuscuta epilinum* (1916), *Polystichum braunii* (1918), *Malva neglecta* (1918), *Asperugo procumbens* (1918), *Vaccaria hispanica* (1920-е), *Juncus atratus* (1922), *Callitriche hermaphroditica* (1923), *Laserpitium latifolium* (1927), *Rubus arcticus* (1928), *Crepis biennis* (1928), *Camelina sativa* s. l. (1933), *Lolium temulentum* (1935), *Agrostemma githago* (1935), *Ranunculus polyphyllus* (1938), *Myosotis alpestris* (1939), *Crypsis schoenoides* (1947), *Corydalis marschalliana* (1949), *Scabiosa ochroleuca* (1949), *Arabis gerardii* (1951), *Silene noctiflora* (1951).

Регрессирующие виды. Многие виды флоры области в последние годы стали встречаться реже, чем в прошлом. В базе данных для каждого вида в пределах квадрата учитывается последняя находка, которая «перекрывает» более старые находки в пределах того же квадрата. Генерализация временно́й информации по трем периодам позволила выявить основные черты отрицательной динамики ряда видов. Ниже представлен перечень первых 20 видов, у которых общее число находок за все периоды больше четырех, при этом доля «старых» находок (1869–1949 гг.) максимальна: *Bromus secalinus* (9 ячеек; 89%); *Senecio vernalis* (15; 87%); *Platanthera chlorantha* (7; 86%); *Xanthium strumarium* (6; 83%); *Gentianella amarella* (20; 80%); *Epilobium collinum* (5; 80%); *Arabis sagittata* (5; 80%); *Silene procumbens* (9; 78%); *Eriophorum gracile* (20; 75%); *Najas minor* (4; 75%); *Bromus arvensis* (12; 75%); *Filago minima* (10; 70%); *Polygala vulgaris* (13; 69%); *Betula humilis* (13; 69%); *Botrychium lunaria* (14;

64%); *Matricaria chamomilla* (11; 64%); *Carex chordorrhiza* (13; 62%); *Dactylorhiza traunsteineri* (5; 60%); *Lathyrus palustris* (17; 59%); *Dracocephalum ruyschiana* (12; 58%).

Прогрессирующие виды. Особенности сбора флористической информации на сеточной основе не позволяют дать четкую картину прогресса в числе местонахождений многочисленных заносных видов флоры Владимирской области. Для прогрессирующих видов известны лишь два параметра – время первой находки и число ячеек, в которых вид отмечен на сегодняшний день. Вот список наиболее распространенных адвентивных видов: *Erigeron canadensis* (316 ячеек; первая находка сделана до 1885 г.); *Juncus tenuis* (311; 1971 г.); *Matricaria discoidea* (308; нач. 1880-х гг.); *Epilobium adenocaulon* (274; 1912 г.); *Lupinus polyphyllus* (273; конец 1960-х гг.); *Melilotus officinalis* (244; до 1885 г.); *Schedonorus arundinaceus* (256; 1999 г.); *Epilobium pseudorubescens* (253; 1967 г.); *Elodea canadensis* (226; 1886 г.); *Acer negundo* (225; сер. 1970-х гг.); *Puccinellia distans* (214; до 1885 г.); *Lactuca serriola* (201; до 1885 г.); *Erigeron septentrionalis* (194; 1967 г.); *Sambucus racemosa* (184; до 1885 г.); *Medicago sativa* (174; 1902 г.); *Amelanchier spicata* (156; до 1904 г.); *Amaranthus retroflexus* (153; до 1885 г.); *Bidens frondosa* (151; 1997 г.); *Solidago gigantea* (144; до 1987 г.); *Caragana arborescens* (143; до 1904 г.).

Влияние эвтрофикации на динамику флоры. В западноевропейских работах показано, что основные изменения во флоре связаны с общей эвтрофикацией среды (Godefroid, 2001; Braithwaite et al., 2004; Tamis et al., 2005b; Piessens, Hermy, 2006; Van Landuyt et al., 2008 и др.). При этом закономерно сокращается число видов с низкими значениями по R- и N-шкалам Элленберга, в то время как виды с высокими балльными оценками встречаются чаще.

Ранее мы показали сокращение числа местонахождений видов бедных почв в пределах районов с преобладанием геохимически нейтральных ландшафтов и высокой трофностью почв (Ополье, Гряда). Напротив, на кислых олиготрофных пространствах Мещеры и Вала, обладающих высокой геохимической буферностью и низкой сельскохозяйственной освоенностью, тенденции исчезновения олиготрофных видов менее заметны. Таким образом, у многих видов флоры Владимирской области в течение последнего столетия картина их распространения как бы «сжигается» вокруг Мещеры и (или) Вала (Серегин, 2011).

В настоящем исследовании мы проверили эти результаты на основании обработки всего блока исторической информации. В анализе использовано 7236 исторических находок по ячейкам сеточного картирования (находки 1869–1999 гг., не повторенные на новейшем этапе). Находки видов, не включенных в шкалы Элленберга или не имеющих балльных оценок, были исключены из анализа. Таким образом, мы располагали информацией по 5562 находкам по шкале наличия азота (76,9% от объема исторического блока) и 4914 находкам по шкале реакции субстрата (67,9%). Средний показатель по шкале реакции субстрата для всех находок составляет $5,92 \pm 0,01$ (сред-

нее $\pm$ ошибка среднего, $n = 74\ 823$), для исторического блока – $5,98 \pm 0,03$ ($n = 4914$). Средний показатель по N-шкале для всех находок составляет $4,96 \pm 0,01$ ($n = 97\ 297$), для исторического блока – $4,30 \pm 0,03$ ($n = 5562$). Таким образом, именно по N-шкале в целом по области наблюдается наибольший временной сдвиг.

Подобно тому, как это было предложено бельгийскими авторами (Van Landuyt et al., 2008), мы сравнили современную картосхему распределения средних балльных показателей по шкале наличия азота со схемой, основанной на историческом блоке. Средние видовые показатели N-шкалы на основании исторического блока данных рассчитаны для 170 ячеек (50,5%), в которых имеются 6 и более «старых» находок, не перекрытых новыми данными. В 148 ячейках (87%) отмечено смещение среднего показателя для исторических находок в сторону более олиготрофных условий, в 22 ячейках – в сторону эвтрофных при медианном значении $-0,79$ баллов.

Таким образом, со временем происходит закономерное смещение средних для ячеек показателей N-шкалы в сторону более эвтрофных значений. Это связано с исчезновением видов бедных азотом местообитаний в геохимически нейтральных ландшафтах и проникновением в олиготрофные районы видов эвтрофных местообитаний в результате хозяйственной деятельности.

Опыт мониторинга динамики видов в НП «Мещера» за десятилетний период (2002–2012 гг.). В 2002 г. мы провели сплошное сеточное картирование флоры НП «Мещера» по квадратам $2,5' \times 5'$. В 2012 г. мы повторили это исследование, поставив задачу экспериментального выявления динамики видов на уровне флор «малых» (~ 24 км²) квадратов. В 2002 г. мы изучили 57 квадратов, все они были обследованы вновь спустя 10 лет. Этот подраздел основан на сведениях по 50 квадратам (исключены семь неполно описанных ячеек). К представленным ниже цифрам необходимо относиться с осторожностью, поскольку методический уровень работ 2012 г. оказался выше (в среднем мы выявляли в 2012 г. на 33% больше видов). Впрочем, на этом фоне данные по регрессу отдельных видов оказываются еще более убедительными.

Прогрессирующие виды Центральной Мещеры. Ниже представлены 10 наиболее успешных расселяющихся видов, которые за период между наблюдениями стали встречаться чаще. В качестве меры успеха расселения взят показатель *Relative Change* (RC), который может быть оценен статистически: *Aronia mitschurinii* (всего 23 ячейки из 50; $88 \pm 8\%^1$); *Bidens frondosa* (36; $81 \pm 8\%$); *Galinsoga parviflora* (14; $79 \pm 15\%$); *Echinocystis lobata* (13; $79 \pm 13\%$); *Impatiens parviflora* (7; $76 \pm 17\%$); *Nuttallanthus canadensis* (7; $76 \pm 17\%$); *Chelidonium majus* (24; $72 \pm 12\%$); *Epilobium hirsutum* (27; $69 \pm 10\%$); *Lathyrus tuberosus* (9; $69 \pm 17\%$); *Erigeron septentrionalis* (43; $68 \pm 9\%$).

Из-за особенностей расчета RC в этот перечень не попали виды, которые полностью отсутствовали в Центральной Мещере 10 лет назад. Из наиболее широко расселившихся за это время растений отметим *Jacobaea vulgaris* (отмечен в 25 ячейках из 50) и *Epilobium tetragonum* (24 из 50). Также нельзя рассчитать RC для видов, у кото-

¹ Значение RC (%) и доверительный интервал ($p=0,1$).

рых не имеется ни одной повторной находки хотя бы в одном квадрате. Из таких видов отметим расселившиеся по залежам однолетние горошки – *Vicia angustifolia* (2002: 1 ячейка; 2012: 9) и *V. hirsuta* (2002: 1; 2012: 8).

Сокращающиеся виды Центральной Мещеры. Список 10 видов, у которых за период между наблюдениями значительно сократилось число известных местонахождений, таков: *Artemisia sieversiana* (всего отмечен в 10 ячейках из 50; $-62 \pm 17\%$); *Ribes uva-crispa* (10; $-58 \pm 11\%$); *Eriophorum angustifolium* (19; $-58 \pm 8\%$); *Agropyron pectinatum* (3; $-55 \pm 24\%$); *Fagopyrum tataricum* (3; $-55 \pm 24\%$); *Hyoscyamus niger* (3; $-55 \pm 24\%$); *Ribes aureum* (3; $-55 \pm 24\%$); *Pedicularis palustris* (6; $-54 \pm 18\%$); *Rumex maritimus* (11; $-47 \pm 7\%$); *Carlina biebersteinii* (8; $-46 \pm 11\%$). Кроме того, из-за специфики расчета показателя *RC* сюда не попали виды, у которых находки 2002 и 2012 гг. ни разу не совпали. Из таких видов наибольший регресс отмечен у *Salix lapponum* (2002: 10; 2012: 5), *Lepidium rudemale* (2002: 8; 2012: 2), *Leontodon hispidus* (2002: 6; 2012: 2).

В тексте диссертации рассматриваются возможные причины прогресса и регресса перечисленных выше видов. Видов с положительной динамикой за рассматриваемый период в Центральной Мещере отмечено больше, чем видов с отрицательной динамикой. Вслед за рядом авторов, мы можем говорить о постепенном росте числа видов, который пока не уравновешен исчезновением отдельных видов.

Выводы

1. Во флоре Владимирской области на сегодняшний день выявлено 1384 вида сосудистых растений, в т.ч. 132 вида обнаружено автором.

2. Лишь около 3% видов флоры Владимирской области широко распространены по всей территории региона и представлены во всех ячейках (при выбранном масштабе исследования). Показатели богатства флоры региона для площади 1000 км² («схемы Малышева») были оценены верно, для площади 10 000 км² – недооценены. Показатели богатства флоры региона на площади ~100 км² сильно варьируют на ландшафтном уровне и без нормализации не могут быть использованы в сравнительной биогеографической характеристике обширных пространств.

3. Наименьшее флористическое разнообразие на площади ~100 км² наблюдается на песчаных междуречьях Фролищевой низины (Балахнинской низменности) – аллювиально-флювиогляциальной равнины, слабо затронутой¹ антропогенной деятельностью. Наибольшее флористическое разнообразие наблюдается в экотонных зонах, сформированных долинами крупных и средних рек в местах контакта с двумя – тремя флористическими районами при условии значительного антропогенного воздействия.

4. Наиболее редкие виды флоры Владимирской области часто произрастают совместно в уникальных местообитаниях, которые были выделены в качестве участков исключительного флористического интереса (всего 26).

5. Сплошное сеточное картирование позволяет перейти к пространственному

¹ В пределах Владимирской области.

анализу флоры территории на основании собственно флористической информации, устанавливать границы выделов флористического районирования.

6. Пространственный анализ таксономических групп выявил, что у ведущих семейств флоры четкая пространственная дифференциация в регионе по числу видов не наблюдается. Напротив, у ряда родов (*Carex*, *Cirsium*, *Juncus* и др.) и небольших семейств (*Ericaceae*, *Orchidaceae* и др.) выявлена четкая ландшафтная приуроченность участков с максимальным разнообразием видов. В связи с этим, показано, что внутри региона результаты таксономического анализа зачастую не несут дополнительной информации.

7. Выявлена почти линейная зависимость показателей таксономического богатства флоры на уровне видов, родов, семейств как во флоре Владимирской области, так и во флоре России (на примере 370 флор с числом видов от 100 до 1600). Предложены эмпирические линейные уравнения корреляции основных таксономических показателей.

8. Анализ совместного пространственного размещения 0,5-квантилей по средним для ячеек видовым показателям трех шкал Элленберга (влажности, реакции субстрата, наличия азота) показал, что наиболее пространственно сопряженными являются факторы реакции субстрата и наличия азота, наименее – влажности и наличия азота. Из выделенных восьми типов ячеек четыре типа в сумме занимают 80% территории региона, являясь преобладающими. Средние для ячеек видовые показатели по каждой из трех шкал имеют четкую пространственную структуру, тесно связанную с физико-географическими условиями региона.

9. Пространственный анализ ценоотических комплексов видов (на основе изучения распространения диагностических видов классов сообществ по флористической классификации) показал, что почти у всех классов растительных сообществ сводное распространение диагностических видов имеет четкую ландшафтную дифференциацию в пределах региона. Для отдельных районов выявлены характерные ценоотические комплексы видов.

10. Важнейшим фактором дифференциации флоры региона является разделение флор крупных речных долин и водораздельных пространств (геоморфологический фактор). На водораздельных пространствах флора дифференцируется по литогенной основе (эдафический фактор), что, в конечном итоге, является результатом геологической истории территории в плейстоцене. Все адекватно описанные флоры за пределами долин крупных рек разделились на два крупных кластера: 1) флоры территорий с преобладанием моренных и покровных суглинков и 2) территорий с преобладанием флювиогляциальных и аллювиальных песков, моренных супесей.

11. Оригинальная схема флористического районирования Владимирской области насчитывает 10 районов, в т.ч. три района полностью лежащих в пределах региона. Долины крупных рек обладают значительной спецификой флоры и в детальном флористическом районировании должны выделяться в качестве отдельных выделов.

12. В связи с тем, что две трети территории области имеют флору, характерную для водоразделов с преобладанием субстратов легкого гранулометрического состава, высказано предположение, что северная граница широколиственных лесов, огибающая с юга окско-клязьминское междуречье, проведена неверно.

13. Созданная классификация «региональных хоротипов» (групп видов по характеру их распространения в пределах региона) состоит из 28 групп. Около половины видов флоры Владимирской области не вошли в эту систему, поскольку она основана на «узловых» кластерах. Образуя различные переходные типы, эти виды также участвуют в образовании сложной пространственной структуры флоры региона.

14. Анализ экологических показателей видов показал, что основным фактором изменения состава флоры области за весь период наблюдений (1869–2012 гг.) является эвтрофикация среды, которая приводит к исчезновению видов бедных азотом местообитаний и расселению видов эвтрофных местообитаний. Особенно уязвимы небольшие по площади местообитания с низким содержанием азота в пределах ландшафтов с преобладанием мезотрофных и эвтрофных местообитаний. Десятилетний мониторинг флоры НП «Мещера» показал, что видов с положительной динамикой за рассматриваемый период больше, чем видов с отрицательной динамикой. Таким образом, подтверждаются многочисленные свидетельства о постепенном росте числа видов, который пока не уравновешен исчезновением отдельных видов.

Список работ, опубликованных автором по теме диссертации

Монографии

1. Серегин А.П. Флора сосудистых растений национального парка «Мещера» (Владимирская область): Аннотированный список и карты распространения видов. – М., 2004. – 182 с.
2. Серегин А.П. Флора Владимирской области: конспект и атлас / А.П. Серегин при участии Е.А. Боровичева, К.П. Глазуновой, Ю.С. Кокошниковой, А.Н. Сенникова. – Тула, 2012. – 620 с.
3. Серегин А.П. Новая флора национального парка «Мещера» (Владимирская область): Конспект, атлас, характерные черты, динамика в распространении видов за десять лет (2002–2012). – Тула, 2013. – 297 с.

Коллективные монографии

4. Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Vol. 13. *Rosaceae (Spiraea to Fragaria, excl. Rubus)* / Eds. A. Kurtto, R. Lampinen, L. Junikka on the basis of the team-work of European botanists. – Helsinki, 2004. – 320 p.
5. Баландин С.А. и др. Гербарий Московского университета (MW): история, современное состояние и перспективы развития / С.А. Баландин, Т.П. Баландина, Т.В. Багдасарова, И.А. Губанов, В.Н. Павлов, А.П. Серегин, О.В. Чередниченко, Н.К.

Шведчикова, Е.А. Игнатова, В.Р. Филин; под ред. С.А. Баландина. – М., 2006. – 492 с.

6. Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Vol. 14. *Rosa-ceae (Alchemilla and Aphanes)* / Eds. A. Kurtto, S.E. Fröhner, R. Lampinen on the basis of the team-work of European botanists. – Helsinki, 2007. – 200 p.

7. Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Vol. 15. *Rosa-ceae (Rubus)* / Eds. A. Kurtto, H.E. Weber, R. Lampinen, A. Sennikov on the basis of the team-work of European botanists. – Helsinki, 2010. – 362 p.

8. Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Vol. 16. *Rosa-ceae (Cydonia to Prunus, excl. Sorbus)* / Eds. A. Kurtto, A.N. Sennikov, R. Lampinen on the basis of the team-work of European botanists. – Helsinki, 2013. – 168 pp.

Статьи в международных журналах (ISI Web of Science, Scopus)

9. Seregin A.P. The most common plant species in temperate Europe based on frequency of occurrences in the national grid mapping projects // Feddes Repertorium. – 2010 [2011]. – Vol. 121 (5–6). – P. 194–208.

10. Seregin A.P. Taxonomic circumscription and distribution of a glandular Eurasian entity from the *Eragrostis pilosa* complex (*Poaceae*) // Phytotaxa. – 2012. – Vol. 52. – P. 8–20.

Статьи в отечественных журналах из «списка ВАК»

11. Серегин А.П. Некоторые новые и редкие виды флоры Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2003. – Т. 108, вып. 6. – С. 61–63.

12. Серегин А.П. *Erigeron droebachiensis* O.F. Muell. (*Compositae*) – новый вид для флоры Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2005. – Т. 110, вып. 2. – С. 72–73.

13. Губанов И.А. и др. Основные итоги инвентаризации фондов Гербария им. Д.П. Сырейщикова Московского университета (MW) / И.А. Губанов, Т.В. Багдасарова, С.А. Баландин, Т.П. Баландина, Д.А. Петелин, В.Н. Павлов, Е.А. Игнатова, А.П. Серегин, О.В. Чередниченко, Н.К. Шведчикова // Бот. журн. – 2005. – Т. 90, № 12. – С. 1916–1925.

14. Серегин А.П. Некоторые новые и редкие виды флоры Владимирской области. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2006. – Т. 111, вып. 3. – С. 56–58.

15. Серегин А.П. Некоторые новые и редкие виды флоры Владимирской области. Сообщение 3 // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2007. – Т. 112, вып. 3. – С. 62–64.

16. Серегин А.П. Дополнения и поправки к «Флоре...» П.Ф. Маевского (2006) по Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2007. – Т. 112, вып. 6. – С. 55–57.

17. Игнатова Е.А., Серегин А.П. Новые находки мхов во Владимирской области. 1 // Arctoa. – 2007 [2008]. – Т. 16. – С. 186–189.

18. Серегин А.П. Некоторые новые и редкие виды флоры Владимирской области. Сообщение 4 // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2008. – Т. 113, вып. 3. – С. 69–71.

19. Серегин А.П. Некоторые новые и редкие виды флоры Владимирской области. Сообщение 5 // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2009. – Т. 114, вып. 6. – С. 62–64.
20. Серегин А.П. Экспансии видов во флору Владимирской области в последнее десятилетие // Бот. журн. – 2010. – Т. 95, № 9. – С. 1254–1268.
21. Серегин А.П. Очаги амброзии трехраздельной во Владимирской области // Защита и карантин растений. – 2010. – № 12. – С. 33–34.
22. Серегин А.П. *Pedicularis palustris* и *P. sceptrum-carolinum* (Orobanchaceae) во Владимирской области и в Средней России: динамика и причины вымирания // Бот. журн. – 2011. – Т. 96, № 12. – С. 1561–1574.
23. Серегин А.П. Находка *Leonurus japonicus* Houtt. (Labiatae) и других дальневосточных растений в пойме Клязьмы (Московская область) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2012. – Т. 117, вып. 3. – С. 72–73.
24. Серегин А.П. Важнейшие новые флористические находки во Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2013. – Т. 118, вып. 3. – С. 65–66.
25. Серегин А.П. Сеточное картирование флоры Владимирской области (Россия): от распространения видов к распространению сообществ // Растительность России. – 2013. – № 23. – С. 36–56 (в печати).
26. Уфимов Р.А., Серегин А.П. Дополнения к «Флоре Владимирской области». Род *Crataegus* L. (Rosaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2013. – Т. 118, вып. 6. – С. 62 (в печати).

Сборники статей, отдельные главы в монографиях

27. Азбукина Р.Е., Серегин А.П., Серегин П.А., Шилина И.А. Флора легендарных озер // Флора Владимирской области: Сборник науч. статей / Под ред. И.В. Вахромеева. – Владимир, 2000. – С. 73–77.
28. Серегин А.П., Серегин П.А., Шилов М.П. Редкие и исчезающие растения в окрестностях г. Владимира // Флора Владимирской области: Сборник науч. статей / Под ред. И.В. Вахромеева. – Владимир, 2000. – С. 65–73.
29. Серегин А.П. Коэффициенты сходства в сравнении локальных флор (на примере сеточного картирования флоры национального парка «Мещера», Владимирская область) // Мат-лы Моск. центра РГО. Биогеография. – 2003. – Вып. 11. – С. 39–48.
30. Серегин А.П., Щербаков А.В. Основные гербарные фонды по флоре Средней России // И.М. Калиниченко, В.С. Новиков, А.В. Щербаков. Флора Средней России: Аннотированная библиография. Второе дополнение. – М., 2006. – С. 60–71.

Материалы, тезисы и сборники трудов конференций

31. Серегин А.П. Динамика флоры окрестностей Владимира за последние 130 лет // Мат-лы обл. краеведческой конф. (5 июня 1998 г.). – Владимир, 1998. – С. 178–180.
32. Серегин А.П., Серегин П.А. Особенности охраны флоры Муромского района

// Региональный компонент в системе школьного образования: Тезисы регион. науч.-практ. конф. – Владимир, Муром, 1999. – С. 83–84.

33. Серегин А.П. Н.А. Казанский и его вклад в изучении флоры нашего края (к 150-летию со дня рождения) // Мат-лы обл. краеведческой конф. (14 мая 1999 г.). – Владимир, 2000. – С. 34–40.

34. Серегин А.П. О сеточном картировании флоры Владимирской области // Тезисы VII Молодежной конф. ботаников в Санкт-Петербурге (15–19 мая 2000 г.). – СПб., 2000. – С. 36.

35. Серегин А.П. О новых находках редких видов растений во Владимирской области // Флористические и геоботанические исследования в Европейской России: Мат-лы Всеросс. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения проф. А.Д. Фурсаева (21–24 авг. 2000 г., г. Саратов). – Саратов, 2000. – С. 41–43.

36. Серегин А.П. Сеточное картирование флоры Владимирской области: новые находки редких видов // Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков: Мат-лы науч. совещ. (Рязань, 29–31 янв. 2001 г.). – М., 2001. – С. 141–143.

37. Серегин А.П. *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil. на северном пределе распространения // Изучение природы бассейна реки Оки: Тезисы докладов Межрегион. науч.-практ. конф. «Река Ока – третье тысячелетие» (г. Калуга, 21–25 мая 2001 г.). – Калуга, 2001. – С. 59–61.

38. Серегин А.П. Одицавшие растения во флоре г. Владимира // Мат-лы обл. краеведческой конф. «Город Владимир. Век XX» (20 апр. 2001 г.). – Владимир, 2002. – С. 50–53.

39. Серегин А.П., Серегин П.А. Старицы р. Клязьма как местообитания сосудистых растений, охраняемых во Владимирской области // Экология речных бассейнов: Тр. 2-й Междунар. науч.-практ. конф. / Под ред. Т.А. Трифионовой. – Владимир, 2002. – С. 124–126.

40. Серегин А.П. Опыт оценки частоты встречаемости травянистых адвентивных видов во Владимирской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Мат-лы науч. конф. (Тула, 2003) / Под ред. В.С. Новикова и А.В. Щербакова. – М., 2003. – С. 91–92.

41. Серегин А.П. Некоторые результаты сеточного картирования флоры Владимирской области (1998–2004 гг.) // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы: Тезисы докладов междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23–28 мая 2005 г.) / Под ред. А.Н. Сенникова и Д.В. Гельтмана. – М., СПб., 2005. – С. 78–79.

42. Серегин А.П. Успехи флористического сеточного картирования (на примере Владимирской области) // Флористические исследования в Средней России: Мат-лы VI науч. совещ. по флоре Средней России (Тверь, 15–16 апр. 2006 г.) / Под ред. В.С. Новикова, А.А. Нотова, А.В. Щербакова. – М., 2006. – С. 141–144.

43. Багдасарова Т.В. и др. Гербарий Московского университета (MW) сегодня:

коллекции и коллекторы / Т.В. Багдасарова, С.А. Баландин, Т.П. Баландина, Е.А. Игнатова, В.Н. Павлов, А.П. Серегин, О.В. Чередниченко, Н.К. Шведчикова // Мат-лы I (IX) Междунар. конф. молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21–26 мая 2006 г.). – СПб., 2006. – С. 7–9.

44. Серегин А.П. Изучение флоры сосудистых растений национального парка «Мещера» (Владимирская область) методом сеточного картирования: полученный опыт и новые данные // Природное разнообразие национального парка «Мещера»: опыт деятельности охраняемых территорий: Мат-лы юбилейной науч.-практ. конф., посвященной 15-летию национального парка «Мещера» Владимирской области 26–28 сент. 2007 г. – Владимир, 2010. – С. 39–47.

45. Серегин А.П. Влияние Оки на пространственную дифференциацию флоры в пределах Владимирской области // Тр. Рязанского отделения РБО. – Вып. 2. Ч. 1: Окская флора: Мат-лы Всеросс. школы-семинара по сравнительной флористике, посвященной 100-летию «Окской флоры» А.Ф. Флерова / Под ред. М.В. Казаковой. – Рязань, 2010. – С. 115–125.

46. Серегин А.П. Наблюдения над флорой Владимирской области в 2008 году // Мат-лы Межрегион. краеведческой конф. (24 апр. 2009 г.). – Владимир, 2010. – С. 329–333.

47. Серегин А.П. Осока сближенная (*Carex appropinquata* Schum., *Cyperaceae*) во Владимирской области // Мат-лы XV Межрегион. краеведческой конф. (16 апр. 2010 г.). – Владимир, 2010. – С. 547–552.

48. Серегин А.П., Дудов С.В. Флористические находки во владимирской части Балахнинской низменности // Изучение и охрана флоры Средней России: Мат-лы VII науч. совещ. по флоре Средней России (Курск, 29–30 янв. 2011 г.) / Под ред. В.С. Новикова и др. – М., 2011. – С. 154–157.

49. Серегин А.П. О подготовке атласа флоры Владимирской области // Изучение и охрана флоры Средней России: Мат-лы VII науч. совещ. по флоре Средней России (Курск, 29–30 янв. 2011 г.) / Под ред. В.С. Новикова и др. – М., 2011. – С. 151–154.

50. Серегин А.П. Как флористическое разнообразие «упаковано» в природно-территориальном комплексе различной размерности: региональный, ландшафтный и локальный уровни (по данным сеточного картирования флоры Владимирской области) // Биогеография: методология, региональный и методологический аспекты: Мат-лы конф., приуроченной к 80-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (1932–1997) (Москва, 30 янв. – 3 февр. 2012 г.). – М., 2012. – С. 209–213.

51. Серегин А.П. Как во Владимирской области исчезает морошка // Мат-лы XVI Межрегион. краеведческой конф. (28 апр. 2011 г.). – Владимир, 2012. – С. 411–414.

52. Серегин А.П. Региональный флористический атлас на сеточной основе: от идеи до издания (из опыта работы над флорой Владимирской области) // Тезисы докладов II (X) Междунар. ботанической конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге (11–16 нояб. 2012 г.). – Санкт-Петербург, 2012. – С. 8–10.

53. Серегин А.П. Таксономическая дифференциация равнинных флор на ландшафтном уровне (по данным сеточного картирования флоры Владимирской области) // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: Мат-лы Междунар. науч. конф., посвященной 95-летию кафедры ботаники Тверского гос. ун-та (г. Тверь, 21–24 нояб. 2012 г.). – Тверь, 2012. – С. 71–74.

54. Серегин А.П. Вымершие сосудистые растения Владимирской области // Особо охраняемые природные территории и объекты Владимирской области и сопредельных регионов: Мат-лы I Межрегион. науч.-практ. конф. «Мониторинг и сохранение особо ценных природных территорий и объектов Владимирской области и сопредельных регионов: проблемы, опыт и перспективы» (Владимир, 25–26 нояб. 2011 г.). – Владимир, 2012. – С. 59–64.

55. Серегин А.П. Особенности флоры залязьминской части Петушинского района Владимирской области // Особо охраняемые природные территории и объекты Владимирской области и сопредельных регионов (Вып. 2): Мат-лы II Межрегион. науч.-практ. конф. «Мониторинг и сохранение особо ценных природных территорий и объектов Владимирской области и сопредельных регионов: проблемы, опыт и перспективы» (Владимир, 14–15 дек. 2012 г.). – Владимир, 2013. – С. 70–78.

Прочее

56. Серегин А.П. Юбилей владимирского ботаника. К 60-летию со дня рождения Петра Алексеевича Серегина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2005. – Т. 110, вып. 3. – С. 96–100.