

Московская школа на Юго-Западе №1543

Сеточное картирование флоры Нижне-Свирского заповедника

Отчет о научно-исследовательской работе

М. Зубкова, 9 «Б»

А. Захарова, 9 «Б»

Научные руководители:

Л. А. Абрамова
к. б. н. П. А. Волкова

Москва
2018

Введение

Единственный в Ленинградской области, Нижне-Свирский заповедник был создан в 1980 году. Он расположен на северо-востоке Ленинградской области между Карелией, Ладожским озером и нижним течением реки Свирь (рис. 1). История ботанических исследований на территории, ныне принадлежащей заповеднику, насчитывает около полутора веков, однако регулярные исследования флоры и растительности заповедника не проводились с 1999 года (Столярская и др., 2004).

Ниже мы приводим краткую характеристику природных условий заповедника по работе М.В. Столярской с соавторами (2004). В заповеднике из типов почв преобладают подзолы; также распространены торфяники. Песчаные подзолистые почвы бедны и имеют низкую кислотность, вследствие чего мало пригодны для земледелия. На территории заповедника ранее располагались населенные пункты, такие как Гумбарицы, Кут-Лахта, Кечкужня, Горка и многие другие (В.А. Ковалев, личн. сообщ.). Также остались различные сооружения времен Второй Мировой Войны: окопы, землянки и блиндажи. Эти места являются точками заноса и распространения адвентивных видов. Заповедник расположен в пределах средней подзоны таежной зоны. В связи со слабо выраженным рельефом почти половина площади заповедника занята болотами разных типов. Большую часть (80%) оставшейся лесной площади занимают разные типы сосняков (с преобладанием *Pinus sylvestris*), малую часть (10%) занимают березняки (*Betula pubescens*); разные типы еловых лесов (с преобладанием *Picea abies*) занимают только около 7% лесной площади. В ельниках поймы р. Пельчужня можно встретить южнотаежные и неморальные виды, такие как клен (*Acer platanoides*), липа (*Tilia cordata*), воронец колосистый (*Actaea spicata*). Около 2% площади лесов занимают осинники (*Populus tremula*), сероольшаники (*Alnus incana*), и черноольховые топи (*Alnus glutinosa*). На побережье Ладоги и на низком берегу около устья Свири распространены тростниковые и ивовые заросли.

Ввиду такой мозаичности и разнообразия растительности изучение флоры заповедника представляется сложной и трудоемкой задачей, решить которую можно методом сеточного картирования флоры. Этот метод заключается в разделении территории на квадраты определенной площади и обследования каждого из них. Таким образом, территория полностью покрывается сетью локальных флор, что позволяет выявлять неоднородность ареала каждого вида (Серегин, 2006).

Ранее при сеточном картировании Владимирской области (Серегин, 2014) выявлено, что один из важнейших факторов дифференциации флоры – долины крупных рек, поскольку с ними связаны разные типы местообитаний. Это ведет к увеличению числа видов растений. К таким же выводам приходят авторы исследований флоры Германии (Deutschewitz et al., 2003). Также А.П. Серегин (2014) показал, что еще один важнейший фактор – это степень освоенности территории: распространение адвентивных видов ведет к увеличению общего богатства изначально бедных флор. Схожие результаты получены при сеточном картировании Удомельского района Тверской области (Volkova et al., 2016). M.L. Rosenzweig (2001) утверждает, что в локальных масштабах внедрение чужеродных видов способствует увеличению видового разнообразия. Наличие положительной связи между числом местных и адвентивных видов подтверждается и в других исследованиях флоры Западной Европы (Kuhn et al., 2003; Kuhn and Klotz, 2003; Sax, 2002). Таким образом, антропогенное воздействие может увеличивать видовое богатство квадрата путем привноса видов. Мы решили проверить, соблюдаются ли описанные для Западной Европы и средней полосы восточной Европы закономерности во флоре Нижне-Свирского заповедника.

Цель

Заложить основу для изучения флоры Нижне-Свирского заповедника методом сеточного картирования.

Задачи обследовать некоторые квадраты и выявить новые виды для Нижне-Свирского заповедника и для Лодейнопольского района.

2. Узнать, как на видовое богатство квадрата влияют крупные водные объекты и степень антропогенной преобразованности территории.
3. Классифицировать обследованные квадраты по видовому составу и охарактеризовать полученные группы.
4. Сравнить флористическое богатство квадратов со стороной 1 и 5 км.

Материалы и методы

Сбор материала проводили в Нижне-Свирском заповеднике с 26 июня по 5 июля 2017 года.

Территорию заповедника мы разделили на квадраты площадью 25 км² в соответствии с километровой сеткой топографической карты, каждому из которых была присвоена буква латинского алфавита. Большие квадраты мы разделили на 25 маленьких площадью по 1 км² (рис. 1). Территория заповедника – часть двух квадратов по Atlas Flora Europaeae (<https://www.luomus.fi/en/atlas-florae-europaeae-afe-distribution-vascular-plants-europe>): 36VVN4 и 36VWN2 (рис. 1).

Сетка, полученная при разделении территории заповедника на квадраты, была перенесена на топографическую карту заповедника для сопоставления местности и границ расположенных на ней квадратов.

При описании больших квадратов мы выбирали в них несколько маленьких, которые были описаны подробно. В день мы описывали один большой квадрат, внутри которого исследовали один-два маленьких квадрата. Выбор описываемых маленьких квадратов в пределах большого квадрата и их число зависели от многих факторов, наиболее значимыми из которых являлись расположение квадрата, разнообразие и уникальность присутствующих в квадрате биотопов, которые мы могли определить по карте, удаленность квадрата от базы.

При описании флоры для точного определения границ квадратов на местности мы использовали GPS-навигатор. Проходя по запланированному маршруту, мы смотрели по сторонам и отмечали в таблице (бланке) все сосудистые растения, которые видим. Таблица была составлена на основе списка флоры Нижне-Свирского заповедника, в нее были внесены часто и обыкновенно встречающиеся в заповеднике растения, по ходу исследования мы вносили в нее новые виды. Растения, систематическую принадлежность которых по каким-то причинам нельзя было определить в процессе описания, редкие и не найденные раньше в заповеднике виды мы гербаризировали (иногда предварительно фотографировали). Гербарий передан в гербарий Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW).

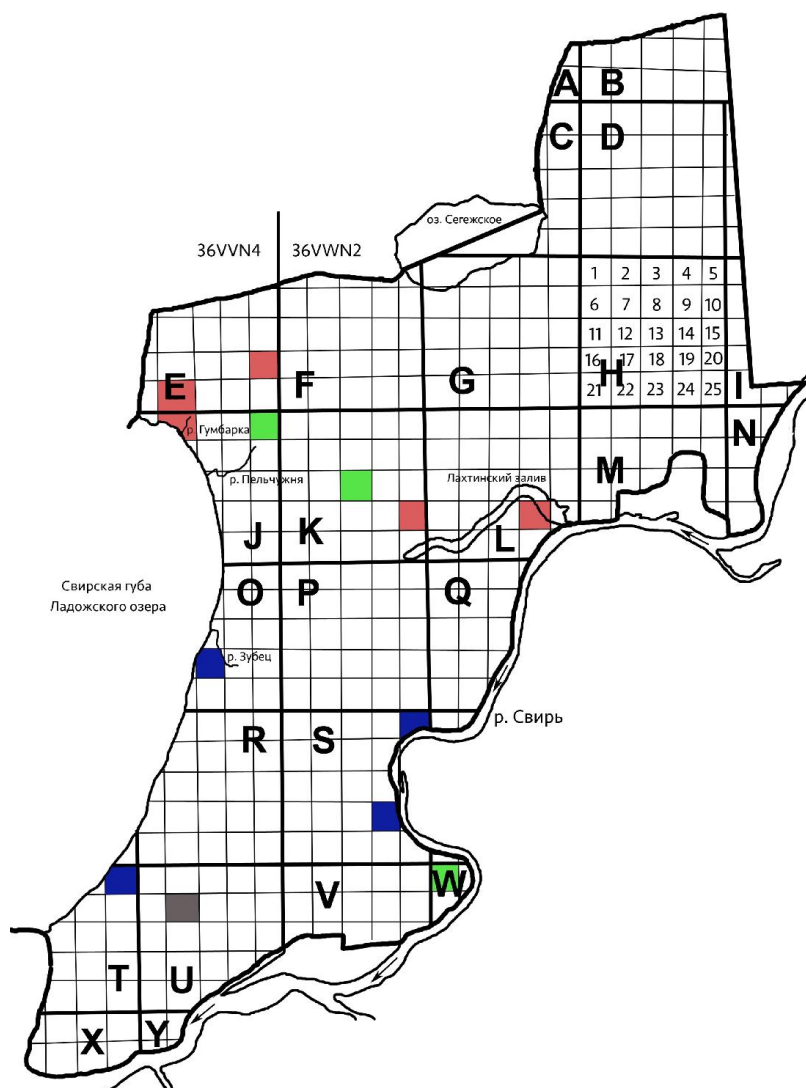


Рис.1. Схема разделения территории Нижне-Свирского заповедника на квадраты. Синим цветом обозначены квадраты кластера *Scirpus*, зеленым – кластера *Drosera*, красным – кластера *Melandrium*; серым цветом обозначен квадрат U7, который не учитывался при кластерном анализе (пояснения в тексте). 36VVN4, 36VWN2 – квадраты по Atlas Flora Europaea (<https://www.luomus.fi/en/atlas-florae-europaeae-afe-distribution-vascular-plants-europe>).

Все маленькие квадраты мы описывали максимально полно: отмечали каждый найденный вид независимо от того, встречался ли он где-либо в этом большом квадрате ранее. Если маршрут пролегал внутри большого квадрата, но за пределами запланированных маленьких квадратов, наличие растения на протяжении этого маршрута отмечали в отдельном столбце, и отмечали только виды, не найденные ни в одном из обследованных маленьких квадратов раньше. В результате для каждого большого квадрата мы получали полную флору каждого маленького квадрата в нем, а также список видов, встреченных лишь за пределами обследованных маленьких квадратов.

При анализе флористических находок распространение видов в Ленинградской области указано по «Иллюстрированному определителю...» (2006), а в Нижне-Свирском заповеднике – по публикации М.В. Столярской с соавторами (2004). В редких случаях распространение в Ленинградской области культивируемых видов, не включенных в «Иллюстрированный определитель...» (2006), дано по Н.Н. Цвелеву (2000).

Все вычисления, графические построения и статистические тесты были выполнены в статистической среде R 3.4.1 (R Development Core Team, 2017).

При анализе флоры мы условно разделили квадраты на «водные» (включающие крупные водные объекты – р. Свирь, оз. Ладога) и «безводные» (рис. 1).

Для кластерного анализа квадратов использовали коэффициент видового сходства Жаккара, учитывающий только положительные совпадения, то есть только присутствие вида в обоих квадратах; отсутствие вида в обоих квадратах на их сходство не влияет. Важно использовать такие коэффициенты, потому что многие виды в процессе описания пропускаются по разным причинам случайно (Rich, Woodruff, 1992). Для построения дендрограмм мы использовали метод Уорда, поскольку он выделяет компактные кластеры. Чтобы определить индикаторные (типичные) виды для каждого кластера, мы использовали показатель IndVal. Indval равен 100%, если вид встречен во всех квадратах одного кластера и ни в одном квадрате других кластеров (Dufrière, Legendre, 1997).

Результаты

В общей сложности мы описали 9 больших квадратов и 13 маленьких (рис. 1). Квадрат U7 включает в себя сфагновое болото (рис. 6) и поэтому сильно отличается по флоре от всех остальных квадратов (не показано) и неполно характеризует квадрат U, так что в кластерном анализе мы его не учитывали.

Всего мы нашли 373 вида сосудистых растений, из которых 21 вид был новым для Нижне-Свирского заповедника, а один вид новый для Лодейнопольского района.

Флористические находки

Вид, ранее не отмеченный в Лодейнопольском районе

Equisetum variegatum Schleich. ex Weber et Mohr: 7 км к ЮЮЗ от устья р. Зубец, песчаный берег Ладоги, N 60.54330° E 32.89349°, квадрат T5, 27.VI.2017, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, П. Волкова, Flora Europaea 36VVN4. Ранее вид был известен с юга и запада Ленинградской области. В граничащем с территорией заповедника Заонежском флористическом районе Карелии встречается редко (Кравченко, 2007).

Виды, ранее не отмеченные в Нижне-Свирском заповеднике

Находки, подтвержденные гербарными сборами

Armoracia rusticana Gaertn. В. Mey. et Scherb.: 7 км к ЮЮЗ от устья р. Зубец, заросли ив на берегу Ладоги, N 60.54330° E 32.89349°, квадрат T5, 27.VI.2017, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, П. Волкова, Flora Europaea 36VVN4. Вид встречается во всех районах Ленинградской области, довольно часто.

Aronia mitschurinii A. Skvorts. et Maytulina: (1) лахтинский стационар заповедника, у строений, в 1 км к северо-востоку от кута Лахты, N 60.64099° E 33.08578°, квадрат K25, 01.VII.2017, Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VWN2, (2) 1 км к северу от Гумбариц, ельник у «Грязной дороги» N 60.68422° E 32.94666°, квадрат E22, 30.VI.2017, Л. Абрамова, Е. Елисеева, Н. Тихомиров, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VVN4. В Ленинградской области вид встречается довольно часто, повсеместно.

Carex diandra Schrank: берег старицы р. Свирь, 3,5 км к северо-востоку от истока р. Корелка, N 60.53928° E 33.11286°, квадрат W2, 02.VII.2017, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, П. Волкова, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VWN2. В Ленинградской области вид довольно часто встречается во всех районах.

Cirsium oleraceum (L.) Scop.: 3 км к ВСВ от устья р. Гумбарка, сырое понижение в ельнике, N 60.68835° E 32.99419°, квадрат E20, 30.VI.2017, Е.Елисеева, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VVN4. Вид встречается во всех районах Ленинградской области, часто.

Clinopodium vulgare L.: 4 км к ССВ от устья р. Гумбарка, на обочине лесной дороги, N 60.70697° E 32.95708°, квадрат E8, 30.VI.2017, Е.Елисеева, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VVN4. Вид встречается во всех районах Ленинградской области, часто.

Dianthus barbatus L.: южный берег Лахтинского залива в 1 км к северо-западу от его устья, смешанный лес близ заброшенного жилья, N 60.64920° E 33.15798°, квадрат L19, 04.VII.2017, Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Григорьян, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VWN2, в Ленинградской области вид встречается довольно часто, дичает.

Drosera obovata Mert. et W.D.J. Koch: восточный берег оз. Лебединое, N 60.53307° E 32.93532°, квадрат U7, 26.VI.2017, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, П. Волкова, Flora Europaea 36VVN4. В Ленинградской области вид встречается довольно редко (точные местонахождения не указаны).

Fragaria ananassa (Weston) Duchesne ex Rozier: (1) заросли ив в пойме р. Свирь, 3,5 км к северо-востоку от истока р. Корелка, N 60.54156° E 33.11500°, квадрат W2, 02.VII.2017, Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Григорьян, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VWN2, (2) южный берег Лахтинского залива в 1 км к северо-западу от его устья, смешанный лес у заброшенного жилья, N 60.64920° E 33.15798°, квадрат L19, 04.VII.2017, Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Григорьян, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VWN2. Часто культивируется в Ленинградской области (Цвелёв, 2000), в Средней России иногда дичает (Маевский, 2014).

Geum × intermedium Ehrh.: 7 км к ЮЮЗ от устья р. Зубец, заросли ив на берегу Ладоги, N 60.54330° E 32.89349°, квадрат T5, 27.VI.2017, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, П. Волкова, Flora Europaea 36VVN4. В Ленинградской области вид встречается довольно редко (точные местонахождения не указаны).

Grossularia reclinata (L.) Mill.: южный берег Лахтинского залива в 1 км к северо-западу от его устья, смешанный лес у заброшенного жилья, N 60.64920° E 33.15798°, квадрат L19, 04.VII.2017, Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Григорьян, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VWN2. В Ленинградской области вид встречается довольно часто, повсеместно.

Hylotelephium ruprechtii (Jalas) Tzvelev: 1 км к западу от устья Лахтинского залива, полянка в осиннике недалеко от берега протоки р. Свирь близ д. Гнильно, N 60.64291° E 33.15017°, квадрат L4, 04.VII.2017, Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Григорьян, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VWN2.

Juncus tenuis Willd.: 500 м к северу от кута Лахты, сырая лесная дорога, N 60.64023° E 33.07959°, квадрат K25, 01.VII.2017, Л. Абрамова, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Еуропаеа 36VWN2. Вид встречается во всех районах Ленинградской области, довольно часто.

Lupinus polyphyllus Lindl.: урочище Верхний Калач, пойма р. Свирь на границе луга и зарослей ивы, N 60.58540° E 33.09155°, квадрат S5, 03.VII.2017, Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Григорьян, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Еуропаеа 36VWN2. В Ленинградской области вид встречается часто во всех районах.

Narcissus sp.: южный берег Лахтинского залива в 1 км к северо-западу от его устья, смешанный лес, у заброшенного жилья, N 60.64920° E 33.15798°, квадрат L19, 04.VII.2017, Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Еуропаеа 36VWN2. Видовую принадлежность этого образца определить затруднительно (В.В. Чуб, личн. сообщ.), но известно, что разные виды этого рода часто культивируются в Ленинградской области (Цвелёв, 2000).

Viola riviniana Reichb.: 2 км к ВСВ от устья р. Пильчужни, левый берег р. Пельчужня, ельник-кисличник, N 60.67183° E 32.98879°, квадрат J5, 05.VII.2017, Е. Елисеева, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Еуропаеа 36VWN4. Вид в области встречается довольно часто, во всех районах.

Находки, не подтвержденные гербарными сборами

Carex vulpina L.: 7 км к югу от устья р. Зубец, заросли ив на берегу Ладоги, N 60.54330° E 32.89349°, квадрат T5, 27.VI.2017, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, П. Волкова, Flora Еуропаеа 36VWN4. Встречается во всех районах Ленинградской области.

Equisetum palustre L.: на болотах, квадраты T5 (27.VI.2017), J5 (05.VII.2017), K (01.VII.2017), E (30.VI.2017), Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Еуропаеа 36VWN4, 36VWN2. В Ленинградской области вид встречается часто во всех районах.

Heracleum wilhelmsii Fisch. et Lall.: 7 км к ЮЮЗ от устья р. Зубец, заросли ив на берегу Ладоги, N 60.54330° E 32.89349°, квадрат T5, 27.VI.2017, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, П. Волкова, Flora Еуропаеа 36VWN4 (фото). Часто культивируется во всех районах Ленинградской области.

Poa compressa L.: сухой лес, N 60.54330° E 32.89349°, квадрат T5, 27.VI.2017, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, П. Волкова, Flora Еуропаеа 36VWN4. В Ленинградской области вид встречается часто во всех районах.

Rheum rhabarbarum L.: стационар Гумбарицы, берег реки Гумбарки, N 60.67814° E 32.94370°, квадрат J2, Л. Абрамова, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Еуропаеа 36VWN4. Культивируется во всех районах Ленинградской области, довольно часто.

Rosa rugosa Thunb.: 1 км к югу по берегу Ладоги, заросли ив, N 60.60163° E 32.95020° квадрат O18, 28.VI.2017, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, П. Волкова, Flora Еуропаеа 36VWN4. Культивируется в Ленинградской области.

Новые находки редких для Нижне-Свирского заповедника видов

Cardamine pratensis L.: правый берег р. Гумбарка в двух км к северу от ее устья, N 60.69447° E 32.93935°, квадрат E7, 30.VI.2017, Л. Абрамова, Е. Елисеева, Н. Тихомиров, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VVN4. На территории заповедника отмечен лишь в 1942 году на побережье Ладожского озера, Лахтинского залива и у притока р. Пельчужня.

Hepatica nobilis Mill.: 6 км к юго-западу от д. Ковкеницы, правый берег р. Свирь, лес со страусником на берегу ручья, N 60.61613° E 33.13681°, квадрат Q13, 20.VI.2017, Е. Елисеева, Л. Абрамова, Flora Europaea 36VWN2. Ранее вид известен из единственного местонахождения на берегу реки Свирь в 2 км ниже Гнильно по течению, на склоне оврага. Вид встречается на востоке Лодейнопольского района, часто.

Listera cordata (L.) R. Br.: (1) 2 км к северо-западу от Кута Лахты, влажный сосняк N 60.65672° E 32.04406°, квадрат K13, 01.VII.2017, Е.Елисеева, Л. Абрамова, Н. Тихомиров, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VWN2; (2) 3 км к западу от урочища Верхний Калач, заболоченный сосняк со сфагнумом, N 60.57712° E 33.01844°, квадрат S7, 03.VII.2017 Л. Абрамова, П. Волкова, Н. Тихомиров, М. Григорьян, М. Зубкова, А. Захарова, Flora Europaea 36VWN2. Ранее вид известен из единственного местонахождения в 7 км к северу от дер. Горка. В Лодейнопольском районе встречается на северо-востоке, редко.

Пространственная структура флористического разнообразия

Классификация исследованных квадратов по их флористическому составу (рис. 2) позволила выделить три группы квадратов. Разделив таким образом квадраты на кластеры, мы рассчитали IndVal для всех растений. В таблицах 1-3 перечислены первые десять растений, показатель IndVal для которых является максимальным для одной из групп квадратов. Мы назвали группы по родовому названию наиболее типичного для них вида: группа *Melandrium*, группа *Drosera*, группа *Scirpus*.

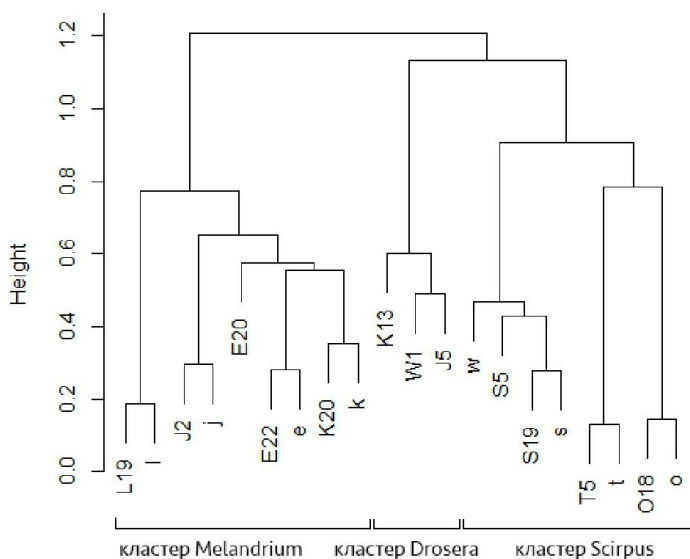


Рис.2. Классификация квадратов по флористическому составу (метод сходства Жаккара, объединение квадратов методом Уорда).

Таблица 1. Десять самых типичных видов для группы квадратов *Scirpus*

Вид	IndVal		
	<i>Scirpus</i>	<i>Melandrium</i>	<i>Drosera</i>
<i>Scirpus radicans</i>	1	0	0
<i>Juncus articulatus</i>	1	0	0
<i>Salix pentandra</i>	0.83	0.03	0
<i>Salix myrsinifolia</i>	0.83	0.03	0
<i>Tussilago farfara</i>	0.75	0	0
<i>Lycopodium complanatum</i>	0.75	0	0
<i>Cirsium palustre</i>	0.75	0	0
<i>Cicuta virosa</i>	0.75	0	0
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	0.75	0	0
<i>Equisetum arvense</i>	0.71	0.11	0

Таблица 2. Десять самых типичных видов для группы квадратов *Melandrium*

Вид	IndVal		
	<i>Scirpus</i>	<i>Melandrium</i>	<i>Drosera</i>
<i>Melandrium dioicum</i>	0	1	0
<i>Galium mollugo</i>	0	1	0
<i>Veronica chamaedrys</i>	0.05	0.8	0
<i>Ranunculus auricomus</i>	0.05	0.8	0
<i>Ranunculus acris</i>	0.05	0.8	0
<i>Padus avium</i>	0.05	0.8	0
<i>Galeopsis speciosa</i>	0	0.8	0
<i>Carex pallescens</i>	0	0.8	0
<i>Alchemilla</i> sp.	0	0.8	0
<i>Poa pratensis</i>	0.04	0.63	0.07

Таблица 3. Десять самых типичных видов для группы квадратов *Drosera*

Вид	IndVal		
	<i>Scirpus</i>	<i>Melandrium</i>	<i>Drosera</i>
<i>Drosera rotundifolia</i>	0.13	0.08	0.53
<i>Pteridium aquilinum</i>	0.29	0.02	0.51
<i>Eriophorum polystachyon</i>	0	0.05	0.51
<i>Empetrum nigrum</i>	0	0.05	0.51
<i>Rubus idaeus</i>	0.24	0.15	0.43
<i>Calluna vulgaris</i>	0.24	0.15	0.43
<i>Andromeda polifolia</i>	0.11	0.28	0.43
<i>Carex pauciflora</i>	0	0.15	0.42
<i>Rubus arcticus</i>	0.06	0.04	0.4
<i>Linnaea borealis</i>	0.06	0.04	0.4

В квадратах кластеров *Scirpus* и *Melandrium* больше видов, чем в квадратах кластера *Drosera* (рис. 3), но, чтобы эти различия были статистически значимыми, у нас недостаточно данных.

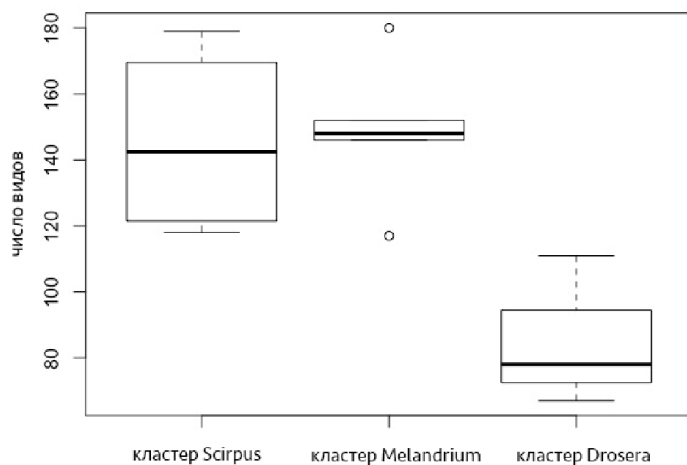


Рис. 3. Число видов сосудистых растений в маленьких квадратах разных кластеров (показаны медиана, абсолютный и квартильный размах значений) Число видов сосудистых растений в квадратах разных кластеров. На рисунке проанализированы квадраты E20, E22, K13, K20, J5, J2, S19, S5, T5, W1, L19, O18.

Среди описанных маленьких квадратов (со стороной 1 км) шесть квадратов включают крупные водные объекты (оз. Ладога, р. Свирь), а еще шесть – нет. В маленьких квадратах с крупными водными объектами больше видов (рис. 7), но эти различия опять же находятся на грани статистической значимости из-за малого числа исследованных квадратов (тест Вилкоксона, $p = 0.06$).



Рис. 4. Число видов сосудистых растений в квадратах со стороной 1 км без крупных водных объектов (р. Свирь и оз. Ладога) и с ними

Таблица 4. Видовое богатство квадратов со стороной 1 и 5 км.

Квадрат	Число видов	Доля от общего числа видов в квадрате со стороной 5 км (%)	Число уникальных видов	Доля уникальных видов от общего числа видов в квадрате со стороной 5 км (%)
e20	117	57	37	18
e22	148	72	68	33
k13	78	33	25	11
k20	152	65	99	42
j5	111	43	25	10
j2	180	70	94	37
s19	125	72	40	23
s5	118	68	33	19
t5	179	87	-	-
w1	67	39	-	-
l19	146	81	-	-
o18	160	86	-	-
u7	45	90	-	-
E	206	-	21	10
K	235	-	58	25
O	187	-	27	14
J	256	-	51	20
L	180	-	34	19
S	173	-	15	9
T	206	-	27	13
W	172	-	105	61
U	50	-	5	10

В таблице 4 показано число видов в квадратах; для больших квадратов (со стороной 5 км) это общее число видов, включающее как виды, найденные в маленьких квадратах (со стороной 1 км), так и найденные за пределами маленьких квадратов. Для маленьких квадратов показана доля найденных в них видов от общего числа видов в большом квадрате. Число уникальных видов в больших квадратах равно числу видов, найденных только за пределами маленьких квадратов в этом квадрате. Для тех маленьких квадратов, помимо которых был описан второй маленький квадрат в данном большом квадрате, число уникальных видов равно числу видов, не найденных во втором маленьком квадрате. Также указана доля уникальных видов в маленьких и больших квадратах от общего числа видов в большом квадрате. Поскольку для единственных описанных маленьких квадратов число и доля уникальных видов совпадает с числом и долей всех видов в этом маленьком квадрате, в таблице они не указаны.

Обсуждение

Флористические находки

Находка нового для Лодейнопольского района *Equisetum variegatum*, по-видимому, объясняется недостаточной изученностью самой северной труднодоступной части района, где мы проводили свои исследования. Большое число обнаруженных нами новых и редких для заповедника видов – свидетельство неполноты сведений о его флоре. Все вновь

найденные виды обычны для Ленинградской области и ранее приведены для ее Лодейнопольского района (Цвелёв, 2000; Иллюстрированный определитель..., 2006). Отдельные адвентивные виды (например, найденные неподалеку друг от друга *Armoracia rusticana* и *Heracleum wilhelmsii*) по-видимому маркируют неизвестные нам бывшие человеческие поселения, занос адвентивных видов также возможен по р. Свирь (*Lupinus polyphyllus*). Особенно богатым на находки ускользнувших из культуры видов оказался бывший приусадебный участок пожарного сторожа заповедника на южном берегу Лахтинского залива. Интересно, что, хотя сторож жил там только в 80-х годах (В.А. Ковалев, личн. сообщ.), культивируемые им крыжовник, гвоздика, клубника и нарцисс сохранились до наших дней, но при этом не попали в список флоры заповедника.

Анализ флоры заповедника в некоторой степени осложнен особенностями имеющегося флористического списка (Столярская и др., 2004). С одной стороны, создается впечатление, что для некоторых видов в результате слишком смелого обобщения данных об отдельных находках указано более широкое распространение на территории заповедника, чем это есть на самом деле. Примером может служить *Nuphar pumila*, которая, несмотря на направленные поиски, обнаружена нами лишь в Лахтинском заливе, а по данным М.В. Столярской с соавторами (2004) произрастает «часто в прибрежной зоне и на мелководье стоячих и медленно текущих водоемов». Отличить такие ошибочные обобщения от оправданных (основанных на неопубликованных данных авторов списка) не представляется возможным. С другой стороны, в список не вошли некоторые виды, о произрастании которых на территории заповедника было ранее известно его сотрудникам (например, *Aronia mitschurinii*; В.А. Ковалев, личн. сообщ.).

Даже наши рекогносцировочные данные показали, что сеточное картирование – эффективный инструмент для выявления видового состава растений заповедника. Есть все основания ожидать, что дальнейшие исследования принесут новые находки.

Пространственная структура флористического разнообразия

Обследованные квадраты по флористическому составу разделяются на три группы (рис. 1, 2). Кластер *Scirpus* объединяет квадраты, примыкающие к р. Свирь (S5, S19) и к Ладожскому озеру (T5, O18). Типичные для этого кластера виды характерны для прибрежных местообитаний (табл. 1): *Scirpus radicans* – прибрежно-водное растение; *Juncus articulatus* встречается по берегам водоемов; *Salix pentandra* – формирует заросли на берегу Ладожского озера; *Salix myrsinifolia* также растет в постоянно увлажненных местообитаниях, низинах, по берегам рек; *Tussilago farfara* характерен для нарушенных местообитаний, в том числе для берегов рек. Остальные типичные виды либо тоже приурочены к берегам водоемов, либо встречаются на берегу сообществ: *Lycopodium complanatum* характерен для соснового леса, который преобладает на высоком правом берегу Свири. Такое выделение «водных» квадратов подтверждает утверждение А.П. Серегина (2014) о том, что долины крупных рек являются важным фактором дифференциации флоры, проявляющимся даже при малом количестве данных, как у нас.

Квадраты кластера *Scirpus* в среднем характеризуются высоким видовым разнообразием. Положительное влияние крупных водных объектов на видовое богатство показано в исследованиях флоры Германии (Deutschewitz et al., 2003) и может быть объяснено в общем случае несколькими причинами: во-первых, крупные водные объекты способствуют большему разнообразию естественных местообитаний, таких как прибрежные леса, заросли, поймы и старицы. Во-вторых, вследствие затоплений и активного использования рек человеком в транспортных целях, реки являются способом

распространения и миграций видов, что также способно увеличивать видовое богатство прибрежных экосистем. В-третьих, регулярные затопления смягчают нарушенность прибрежных экосистем путем поступления питательных веществ, эрозии, седиментации, приноса гравия на голую почву и неоднородности среды обитания, что в целом приводит к увеличению видового богатства (Deutschewitz et al., 2003). Последняя причина вряд ли имеет значение для прибрежных экосистем Свири, так как эта река имеет равномерный водный режим, поскольку она регулируется гидроузлами. Тем не менее, на Свири активно развито судоходство, поэтому волны от проходящих судов приводят к замыванию и заиливанию берегов (Столярская и др., 2004).

Кластер *Melandrium* представляет собой достаточно богатые видами квадраты, преимущественно луговые, включающие участки дорог или расположенные рядом со старыми поселениями или постройками – L19, J2, K20, E20, E22. Интересно, что в этот кластер попадают квадрат L19 с берегом Лахтинского залива и квадрат J2 с берегом Ладоги (то есть даже такие слабые антропогенные нарушения, которые имеют место в заповеднике сильнее влияют на флору, чем наличие водных объектов). Типичные для этого кластера виды (табл. 2) – преимущественно представители луговой флоры: *Melandrium dioicum* типичен для лугов, также встречается на обочинах лесных дорог; обычная среда обитания *Galium mollugo* – обочины дорог, светлые леса, луга; *Veronica chamaedrys* произрастает в светлых лесах, на лесных полянах, в садах и на лугах; *Ranunculus auricomus*, как и *Ranunculus acris*, растет в лесах и на лугах. Эти квадраты выделяются, по-видимому, на основании их отличия от общего массива растительности заповедника, представляющего собой по большей части сфагновые и переходные болота, сосновые леса и ельники. Логично предположить, что это отличие в свою очередь – следствие антропогенного воздействия, включающего в себя занос культурных и синантропных видов, выборочную вырубку леса. Квадраты этой группы в среднем также характеризуются высоким видовым богатством. В локальных масштабах внедрение видов способствует увеличению видового разнообразия (Rosenzweig, 2001). Наличие положительной связи между местными и заносными видами также показано ранее (Kuhn and Klotz, 2003; Sax, 2002). Таким образом, вероятно, антропогенное воздействие как источник заносных видов может способствовать увеличению видового богатства квадрата, что отмечено и во Владимирской (Сергеев, 2014), и в Тверской (Volkova et al., 2016) областях.

Последний выделенный кластер, *Drosera*, включает в себя квадраты с типичной для заповедника лесной и болотной растительностью (W1, K13, J5), что подтверждают типичные для этого кластера виды (табл. 3): *Drosera rotundifolia* – растение верховых и переходных болот, широко распространенных в заповеднике; *Pteridium aquilinum* встречается в лиственных и хвойных лесах; *Eriophorum polystachyon* растет на моховых и осоковых болотах, во влажных хвойных лесах – эти местообитания также типичны для территории заповедника; *Empetrum nigrum* произрастает на сфагновых болотах, в лесах; *Rubus idaeus* – лесное растение, как и *Calluna vulgaris*, растущий в сосновых лесах. *Andromeda polifolia* и *Carex pauciflora* – типичные болотные растения. Квадраты этой группы отличаются меньшим видовым богатством по сравнению с другими кластерами. Это может объясняться тем, что в квадраты этого кластера входят такие сообщества с однообразной флорой, как сфагновое верховое болото или сосновый лес. Также, возможно, число видов в квадратах этого кластера лишь кажется низким на фоне других кластеров, видовое богатство которых увеличивается в силу разных причин, указанных выше.

Что касается выбора маленького (со стороной 1 км) квадрата внутри большого квадрата (со стороной 5 км), нельзя сказать ничего определенного. С одной стороны, кажется, что если выбрать по карте маленький квадрат с наибольшим числом биотопов, с водным объектом, антропогенно преобразованный, то мы найдем в нем все виды, которые можно найти в этом большом квадрате, но это не так. Посмотрим на квадрат J2 (рис. 1, 5): он

включает в себя стационар Гумбарицы, берег Ладоги, участок дороги, лес, болото и луг. Однако квадрат J5 добавляет к общему числу видов в квадрате J 25 видов, что составляет 10% от общего числа видов в квадрате J (табл. 4). Это можно объяснить случайностью: невозможно выявить все виды в квадрате при однократном описании, но сложно предположить, что все 25 видов, дополнительно найденных в квадрате J5, были случайно пропущены в квадрате J2. Получается, даже описания наиболее разнообразного по биотопам квадрата со стороной 1 км будет недостаточно для полной характеристики большого квадрата, поскольку другие, более однородные маленькие квадраты, все равно будут добавлять ранее не найденные виды. С другой стороны, кажется, что равнозначные по общим параметрам маленькие квадраты должны вносить одинаковый вклад в общее число видов в большом квадрате, и в таком случае неважно, какой из равнозначных квадратов брать для описания. Однако это тоже не так. Сравним квадраты K13 и E20 (рис. 1, 5): в обоих есть дорога (причем одна и та же), болото и хвойный лес, но в K13 найдено всего 78 видов, а в E20 – 117 (табл. 4). Эти квадраты даже попадают в разные кластеры. Объяснить такое сильное различие погрешностями описания сложно, причина этого, вероятно, уникальность каждого маленького квадрата, что подразумевает, что каждый такой квадрат содержит какое-то число видов, не встречающихся во многих других маленьких квадратах. Такие различия в видовом богатстве также означают, что мы не можем определить по карте значимость маленького квадрата.

Тем не менее, свойства маленького квадрата до некоторой степени предсказуемо влияют на то, насколько он характеризует большой квадрат. Число видов, найденных в квадрате W1 составляет всего 40% от общего числа видов в квадрате W (табл. 4). Это вполне объяснимо: в целом квадрат W включает берег Свири со старицей и сосновый лес, квадрат W1 включает только участок соснового леса с болотом и потому не может характеризовать квадрат W (рис. 1). Число видов в квадрате, естественно, зависит и от качества его описания. Рассмотрим квадрат U7: число видов в нем от общего числа видов в квадрате U составляет 90%, что является артефактом, потому что в целом квадрат U был описан неполно, о чем свидетельствует короткий маршрут в его пределах (рис. 6). Если бы квадрат U был описан полно, то относительное число видов в квадрате U7 составляло бы значительно меньше, чем 90%, так как в квадрате U много разных биотопов, отсутствующих в квадрате U7, таких как берега рек Свирь и Корелка, хвойный лес. В этом случае мы не можем по доле видов судить о том, насколько квадрат U7 характеризует квадрат U. Таким образом, на то, с какой точностью флора маленького квадрата характеризует флору большого квадрата, влияют свойства маленького квадрата, свойства большого квадрата и качество их описания.



Рис. 5. Расположение квадратов E20 (севернее) и K13 (южнее) на карте.

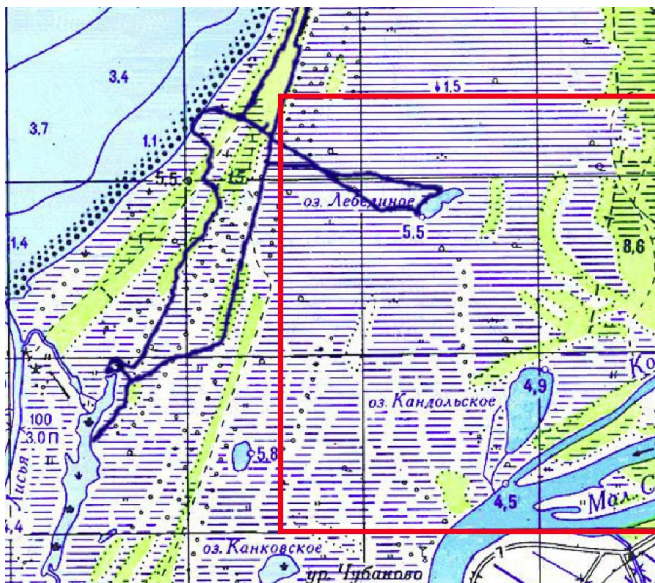


Рис. 6. Маршрут в пределах квадрата U. Синей линией обозначен маршрут (в основном в пределах квадрата U7), красной – границы квадрата U.

Выводы

1. Мы нашли три вида, редких в Нижне-Свирском заповеднике, 21 новый для заповедника вид, большинство из которых часто встречаются в Ленинградской области; мы также нашли один новый вид для Лодейнопольского района.

2. Видовое богатство квадрата увеличивается благодаря наличию крупного водного объекта и антропогенному воздействию, однако статистически значимые закономерности при данном количестве данных не выявлены.
3. Исследованные квадраты по видовому составу делятся на квадраты, на флору которых влияет крупный водный объект, квадраты, антропогенно преобразованные, и типичные по флоре для заповедника болотно-лесные квадраты.
4. На то, с какой уверенностью мы можем утверждать, что определенный маленький квадрат характеризует большой квадрат, влияют свойства маленького квадрата, свойства большого квадрата и качество их описания. Нельзя полностью охарактеризовать флору большого квадрата флорой наиболее разнообразного маленького квадрата внутри него.

Благодарности

Мы благодарим администрацию Нижне-Свирского заповедника, и лично В.А. Ковалева, за возможность сбора материала, С.М. Глаголева, П.А. Волкову и Е.В. Елисееву за организацию практики и Л.А. Абрамову и П.А. Волкову за научное руководство. Мы также признательны Н.М. Решетниковой, А.Б. Шипунову, В.В. Чубу за помощь в определении растений, а также тем, кто помогал нам в маршрутах: М. Григорьяну, И. Дадыкину, У. Колесниковой, Е.В. Елисеевой, кроме того – за участие во флористических описаниях и определении растений. Мы особенно благодарны Н. Тихомирову за активную помощь на полевом этапе работ (флористические описания, определение и гербаризация растений, переводение данных в электронный вид). Также мы благодарим М. Иванову за создание бланка для флористических описаний.

Литература

- Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / Под ред. А.Л. Буданцева и Г.П. Яковлева – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 799 с., илл.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 635 с., илл.
- Серегин А.П. Успехи флористического сеточного картирования (на примере Владимирской области). Флористические исследования в Средней России: Материалы VI науч. совещ. по флоре Средней России (Тверь, 15 – 16 апреля 2006 г.) / Под ред. В.С. Новикова, А.А. Нотова и А.В. Щербакова – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – С. 141 – 144.
- Серегин А.П. Флора Владимирской области: анализ данных сеточного картирования. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 28 – 29.
- Скворцов А.К. Сем. *Onagraceae* – Кипрейные. Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб.: Мир и семья-95, 1996. – С. 299 – 316.
- Столярская М.В., Баранова Е.В., Тихонова О.А. Флора Нижне-Свирского заповедника. Вып. 1. Сосудистые растения: Аннотированный список видов. СПб, 2004. – С. 6-8.
- Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Издательство СПХФА, 2000. – С. 781.

Deuschewitz, K., Lausch, A., Kühn, I. and Klotz, S. 2003. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology&Biogeography*, **12**: 299–311.

Dufrêne M., Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. Vol.67. No.3. P. 345–366.

Kühn, I. and Klotz, S. 2003. The alien flora of Germany – basics from a new German database. *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions* (L.E. Child, J.H. Brock, G. Brundu, K. Poach, P. Pysels, P.M. Wade and M. Williamson, eds.), pp. 89–100. Leiden: Backhuys.

Kühn, I., Brandl, R., May, R. and Klotz, S. 2003. Plant distribution patterns in Germany – will aliens match natives? *Feddes Repertorium*, **114**: pp. 559–573.

Rich T.C.G., Woodruff E.R. 1992. Recording bias in botanical surveys. *Watsonia*. Vol.19. No.2. P. 73–95.

R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing [Electronic resource]. 2017. Режим доступа: <http://www.R-project.org>

Rosenzweig, M.L. 2001. The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research*, **3**: pp. 361–367.

Sax, D.F. 2002. Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. *Divers. Distrib.*, **8**: pp. 193–210.

Volkova P.A., Abramova L.A., Grigoryan M.Yu., Ivanova M.O., Sekretova E.K., Tikhomirov N.P. 2016. Influence of anthropogenic disturbance on the number and composition of plant species in sparsely populated areas: a case study of Udomlya district (Tver region, European Russia). *Evolutionary Ecology Research*. 2016. **17**: pp. 699–712.