

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ УФИМСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН
БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М. АКМУЛЛЫ
АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ОСНОВНЫХ КОНЦЕПЦИЙ НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Уфа «Гилем» 2012

УДК 581
ББК 28.58
М 57



Издание осуществлено:

при содействии Фонда поддержки фундаментальных исследований АН РБ;
при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проектам № 10-04-00534-а, № 12-04-07118-д
Издание РФФИ не подлежит продаже

Рецензенты:

Г.С. Розенберг, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН,
директор Института экологии Волжского бассейна РАН
В.Г. Онинченко, доктор биологических наук,
профессор кафедры геоботаники МГУ им. М.В. Ломоносова

Ответственный за выпуск:

В.Б. Мартыненко, доктор биологических наук

Миркин Б.М., Наумова Л.Г.

Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б.М. Миркин,
Л.Г. Наумова. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. – 488 с. – ISBN 978-5-7501-1350-7

В контексте методологии континуума дан обзор истории и современного состояния основных концепций науки о растительности. Рассматриваются концепции аутоэкологии (выделение экологических групп, жизненных форм, типов стратегий), популяционной экологии (виталитетная, онтогенетическая и генетическая структура популяций), фитоценологии (модели организации, состав и структура, классификация, динамика и эволюция растительных сообществ) и феноменов инфраценотического уровня (флор, топографических континуумов и территориальных единиц растительности). Особое внимание уделено проблемам видового богатства растительных сообществ, расселения инвазивных видов и разработке синтаксономии растительности России и Башкортостана. Как приглашенные авторы в написании монографии приняли участие ведущие специалисты науки о растительности из Башкортостана и Тольятти. В «Приложении» помещен составленный Н.Б. Ермаковым продромус высших единиц растительности России (до уровня союза).

Монография предназначена для специалистов в области фитоценологии, лесной экологии, популяционной экологии и флористики. Она будет полезна преподавателям, аспирантам и магистрантам университетов, педагогических и других вузов.

ISBN 978-5-7501-1350-7

© Институт биологии Уфимского научного центра РАН, 2012
© Башкирский государственный университет, 2012
© Башкирский государственный педагогический университет
им. М.Акмиллы, 2012
© Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2012
© АН РБ, издательство «Гилем», 2012

*Наставникам, коллегам и друзьям
Т.А. Работнову, В.Н.Тихомирову,
В.В. Мазингу, Х.Х. Трассу
посвящают свою книгу авторы*

Предисловие

Наука о растительности (НОР) – это междисциплинарный комплекс (МДК), объединяющий науки, изучающие отношения растений и условий среды (включая биотические факторы) на уровнях от организма до крупных фитоценозов. В настоящей монографии отражены достижения НОР за последние 20 лет. Особое внимание уделено развитию синтаксономии, популяционной экологии растений, проблеме видового богатства растительных сообществ (ВБРС) и закономерностям адвентизации растительности. Специально рассматриваются результаты исследований в области синтаксономии и популяционной экологии, полученные в России, в том числе в Башкортостане, где работают авторы.

Авторы старались органично сплавить это новое с достижениями НОР в XX столетии (особенно во второй его половине), так как солидарны с Т. Куном (1975) в том, что при смене научных парадигм новое не отрицает старое, а включает все ценное, что было в уходящей парадигме.

Одной из важных задач монографии авторы считают содействие обмену новейшей научной информацией между специалистами разных разделов НОР в целях успешного развития этого МДК как целого. Кроме того, мы надеемся, что монография будет содействовать повышению уровня экологического образования в высшей школе. Она будет востребована преподавателями, аспирантами и магистрантами по различным биологическим направлениям. Авторы сочетают работу в академическом научном институте и вузе, поэтому неудивительно, что они старались объединить в книге черты научной монографии с элементами вузовского учебника.

В табл. 1 показана структура современной НОР, которая подчинена традиционной для современной биологии системе уровней организации (от организменного до инфраценоотического).

НОР как научный междисциплинарный комплекс гетеробатмичен (разновозрастен) и включает ветви, которые были достаточно развиты в XIX в. (учение о жизненных формах растений, ЖФ), развившиеся в первой половине XX в. (фитоценология), и те, активный рост которых пришелся на последние десятилетия минувшего века и начало XXI столетия (синтаксономия, симфитосоциология, популяционная биология, учение о стратегиях).

В практике изучения растительности исследования на всех уровнях тесно переплетены: без результатов изучения растительности на видовом уровне невозможны популяционные исследования, без синтаксономии и синдинамики нельзя понять струк-

Таблица 1

Структура НОР

Уровень организации объекта исследований	Наука	Основные задачи
Организменный	Экофизиология	Изучение процессов адаптации растений к экологическим условиям
Популяционный	Популяционная биология растений	Изучение популяций растений – их состава, генетического и фенетического разнообразия, динамики и пространственной структуры в связи с условиями среды
Видовой	Ареалогия (ботаническая география)	Изучение ареалов видов
	Экология растений	R-ординация и классификация видов по их отношению к градиентам факторов среды
	Физиогномика (экологическая морфология растений)	Изучение ЖФ, форм роста и функциональных типов растений
	Экологическая биология растений	Изучение стратегий растений, экологии репродуктивного процесса (типов опыления, способов распространения плодов и семян и т. пр.)
Фитоценотический	Фитоценология	Изучение факторов и моделей организации фитоценозов, их альфа-разнообразия, морфологии (синморфологии), экологии (синэкологии), форм циклической изменчивости, динамики (синдинамики), продуктивности. Классификация фитоценозов (синтаксономия), география растительности
Субфитоценотический	Фитоценология	Изучение ультраценологических континуумов и мероценозов – микрогруппировок, синузий, ярусов
Инфраценотический	Флористика (ботаническая география)	Изучение флор и гамма-разнообразия растительности
	Фитоценология	Анализ пространственных континуумов и построение топоклинов
	Симфитосоциология	Изучение комплексов фитоценозов разного уровня и бета-разнообразия растительности

туру популяций растений (ПР) или эколого-биологические характеристики вида. Данные о ПР, в свою очередь, используются для интерпретации пространственных и временных континуумов растительных сообществ (РС), и т.д. Наконец, МДК НОР входит в экологию как науку об отношениях организмов с условиями среды. Без учета роли гетеротрофов часто невозможно понять закономерности процессов, протекающих в ПР и РС.

При определении структуры книги мы отошли от последовательности разделов НОР, которая показана в табл. 1. Вначале рассматриваются проблемы видового уровня организации растительности как первооснова любых обобщений в НОР. Далее мы «спускаемся вниз» – рассматриваем ПР и «поднимаемся вверх» – к РС и фитохориям уровня выше РС. Изложению этих вопросов предпослана глава о континуализме как методологической основе НОР.

Охватить все проблемы НОР в одной книге сложно, и потому мы отказались от рассмотрения экологической физиологии растений (хотя некоторые ее аспекты были использованы при интерпретации типов стратегий) и географии растительности.

Литература по всему спектру рассмотренных проблем исчисляется тысячами наименований. Для сокращения списка цитированных изданий (особенно за счет работ, представляющих исторический интерес) прямые цитирования заменены ссылками на обзоры и монографии (Александрова, 1964, 1969; Трасс, 1976; Barkman, 1988; Работнов, 1992; Dierschke, 1994; Миркин, Наумова, 1998; и др.).

Мы благодарны всем, кто помог созданию этой книги. Особая благодарность за консультации профессору Ю.А.Злобину по вопросам популяционной биологии растений и Л.И. Малышеву по вопросам ботанической географии. Авторы благодарят коллег, которые приняли участие в написании отдельных разделов книги: Н.Б. Ермакова, В.Б. Голуба и А.Н. Сорокина, В.Б. Мартыненко, Э.З. Баишеву, Л.М. Абрамову, С.М. Ямалова, В.П. Путенихина, Н.И. Федорова, Ю.А. Янбаева и Н.И. Редькину. Такое расширение авторского коллектива, безусловно, способствовало повышению теоретического уровня монографии. Большую помощь при подготовке рукописи оказали А.В. Баянов и Н.Н. Юсупова.

Особая благодарность авторов – кандидату медицинских наук В.И. Савельеву, без поддержки которого эта книга вряд ли была бы написана.

Часть 1. МЕТОДОЛОГИЯ СОВРЕМЕННОЙ НОР

Парадигма (Кун, 1975) современной НОР – это континуальный взгляд на природу всех элементов растительности (от ПР до фитосферы как автотрофного блока биосферы) и прагматический редукционизм, т.е. сведение континуальных объектов к системе дискретных единиц. Таким образом, концепция континуума является той ключевой идеей, которая объединяет все разделы НОР – популяционную экологию, аутэкологию, экологию РС и инфраценоотических феноменов (флор и фитоценозов) масштаба выше РС).

Глава 1. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ КОНЦЕПЦИИ КОНТИНУУМА

Эта глава посвящена истории и современному состоянию концепции континуума, причем ее структура соответствует двум стадиям развития концепции. На первой стадии концепция утверждалась как гипотеза, на второй – как теория, объясняющая распределение видов и сообществ в физическом (топографическом), экологическом и синтаксономическом пространстве. На второй стадии произошла «континуализация» остальных разделов НОР, и как непрерывность стали трактоваться не только изменения ансамблей видов вдоль градиентов среды, но и все прочие ряды разнотравных элементов растительности (особей, популяций, видов, флор).

1.1. К истории концепции континуума

Концепция континуума зародилась в начале XX столетия в противовес представлениям о «единицах в растительности», которые отражали инерцию изучения разнообразия растений на уровне организма. До появления этой концепции исследователи находились под влиянием «запечатления» (Мейен, 1977) закономерностей, выявленных при изучении организмов, и подсознательно стремились увидеть на фитоценоотическом уровне организации растительности индивидуумы, подобные растениям, и типологические единицы, подобные видам растений. Аналогии между сообществами и особями растений, видами растений и типами сообществ в начале нашего столетия были господствующим взглядом на природу растительности. Эти аналогии лежали в основе определения растительной ассоциации, данного К. Флао и К. Шрөтером (Flahault, Schröter, 1910) в 1910 г. Это событие считается датой рождения фитосоциологии (Pignatti, 2010). В наиболее последовательном варианте этот взгляд был сформулиро-

ван Ф. Клементсом (F. Clements), который дал цельную концепцию фитоценологических систем (он называл их суперорганизмами), жестко детерминированных однозначными отношениями с условиями среды (Александрова, 1969; Трасс, 1976). В несколько смягченном варианте этот взгляд был характерен для русских фитосоциологов, особенно для С.И. Коржинского, а затем и для В.Н. Сукачева.

Антитезис к тезису о «единицах в растительности» был сформулирован в начале столетия независимо в разных странах (Александрова, 1969; Трасс, 1976) – в России (Л.Г. Раменский), в США (H. Gleason), в Италии (G. Negri), во Франции (F. Lenoble). Однако итальянские и французские корни концепции континуума оказались достаточно слабыми и не сыграли сколько-нибудь значительной роли в развитии НОР. Более интенсивно континуализм как методология научного исследования развивался в России и США¹. Р. Макинтош (Mcintosh, 1967), рассматривая истоки концепции континуума, упоминает философа А. Ловея, который в 1936 году писал о двух психологических типах исследователей, тяготеющих к холистическому и редукционистскому взгляду на изучаемые явления. Таким образом, предтечи и лидеры континуализма оказались «преадаптированными» к видению объектов НОР как непрерывностей в силу особенностей восприятия окружающего мира.

На формирование представлений о растительности как континууме или как о системе дискретных единиц в растительности, кроме того, во многом влияли особенности объектов исследования, т.е. тот фактор, который Р. Уиттекер (Whittaker, 1962) назвал «экологией экологов». В начале своей ботанической карьеры Г. Глизон изучал такой «суперконтинуальный» объект, как тропические леса Коста-Рики. Л.Г. Раменский пришел к континуальному видению растительности через исследования пойменных лугов лесостепной зоны, для которых характерны «перетекания» одного ансамбля видов в другой при самых незначительных изменениях экотопа в пространстве и во времени (при сезонных и разногодичных изменениях).

Пластичность видового состава растительности на границе прерий и лесной зоны США была одним из моментов, который в начале 1950-х годов подтолкнул к континуальному видению растительности Дж. Кертиса (J. Curtis). Наиболее ортодоксальные противники принципа непрерывности в растительности Г. Дю-Рие (G. Du-Rietz), Ф. Клементс, В.Н. Сукачев были исследователями лесных сообществ, в которых мощные доминанты-эдификаторы подавляют мелкомасштабную вариацию среды и создают предпосылки для формирования относительно дискретных РС. Наконец, на выбор методологии повлияли особенности научных интересов исследователей. Г. Глизон был флористом-систематиком, и потому его в первую очередь интересовали закономерности распределения в пространстве (физическом и экологическом) отдельных видов. Кстати, это же было причиной крайне негативного отношения к фитоценологии В.Л. Комарова, который предлагал вообще изъять из употребления термин

¹ Р. Макинтош (1995), специально рассмотревший аналогичные процессы развития представлений о сообществах животных, считает, что до ботаников идеи континуума в общем плане сформулировали экологи-зоологи, изучавшие сообщества пресноводных животных. В России до Л.Г. Раменского к идее независимого распределения видов подходил А.И. Бекетов (Трасс, 1976).

«растительное сообщество» (Трасс, 1976; Вайнер, 1991). Дж. Кертис начинал свои исследования с изучения физиологии орхидных, т.е. его, как и Глизна, в большей мере интересовали закономерности экологического поведения отдельных видов, а не их ассоциирование в РС.

Можно полагать, что центробежные силы, порождаемые различиями объектов и психологической предрасположенностью исследователей к дискретному или континуальному видению явлений в растительности, являются причиной того, что по сей день полной смены парадигмы дискретности (ее также называют парадигмой холизма или органицизма) парадигмой континуализма (редукционизма) не произошло.

Сегодня оппоненты уже не столь непримиримы, как в 1960-х годах, когда Р. Макинтош (Mcintosh, 1967) назвал их «геоботаническими Монтекки и Капулетти», тем не менее, их видение природы растительности различно. В настоящее время континуальный взгляд на природу растительности преобладает, хотя и изменилось само понимание континуума. Главный постулат первых континуалистов – независимость распределения видов – ныне воспринимается не как абсолют с обязательным соответствием этих распределений форме симметричной колоколовидной кривой. М. Остин (Austin, Smith, 1989; Austin, Gaywood, 1994) выявил ценотически обусловленную асимметричность распределения видов на градиентах. Описаны и другие феномены, противоречащие «классическому» взгляду на континуум: процессы формирования групп видов (нуклеации; Yarranton, Morison, 1974; Castellanos et al., 1994); случаи формирования резких границ между экологически различными РС за счет эффекта «переключения» (Agnew et al., 1993) и др.

Если учесть, что в практике классификации растительности, необходимость которой признают и континуалисты, и сторонники дискретности, ими используются практически одни и те же методы и получаются одни и те же результаты (континуум редуцируется вначале до условно дискретных сообществ, а потом и до не менее условных дискретных синтаксонов), становится очевидным примирение бывших «Монтекки и Капулетти». Понятны и резкие выступления некоторых представителей генерации фитоценологов 1980-1990-х годов, которые считали дискуссии о непрерывности и дискретности, не утихающую со времен Раменского – Глизна, не нужной и схоластической (Shiplay, Keddy, 1987).

Таблица 2

**Сравнение основных элементов парадигм дискретности
и непрерывности (континуума) в фитоценологии**

Элемент	Парадигма	
	дискретности	континуума
1	2	3
Понимание РС	Реальные, исторически обусловленные, целостные совокупности видов, связанные, в первую очередь, взаимоотношениями растений и формирующиеся под контролем эдификаторов	Условно однородные части континуума, совокупности дифференцированных по экологическим нишам видов, объединенных условиями среды. Роль взаимоотношений растений в разных типах растительности различна

1	2	3
Категории для оценки разнокачественности видов внутри РС	Фитоценоотипы – типы видов по характеру отношений друг с другом	Типы поведения (стратегий жизни) растений – типы видов по реакции на биотические и абиотические условия
Представления о морфологической структуре РС	Мероценозы, т. е. структурные части РС (ярусы, микрогруппировки), различаются четко	Различия структурных частей РС могут быть четкими, но чаще они нечеткие
Представления об изменениях РС	РС изменяются как целостные единства с повышением уровня коадаптации видов. Процессы жестко детерминированы и завершаются ограниченным числом устойчивых РС-климаксов	ПР в ходе изменений РС изменяются более или менее независимо, процессы протекают стохастически и завершаются климакс-континуумом
Отношение к проблеме классификации растительности	Возможно построение естественной иерархической системы на основе сходства состава эдификаторов как видов, определяющих внутренние сущности РС	Естественная иерархическая классификация невозможна в силу многомерности континуума растительности. Любая классификация – приближение к естественной. Предпочтительнее классификации, построенные на флористических критериях, отражающих экологическое сходство РС

Тем не менее авторы склонны согласиться с взглядами Д. Симберлофа (Simberloff, 1982) и Р. Макинтоша (Mcintosh, 1993), которые пишут о том, что методология исследований в НОР является ее важным элементом, и отказ от идей континуализма не оправдан. В табл. 2 сформулированы антиномии представлений сторонников разных парадигм по основным проблемам фитоценологии как центральной науки МДК НОР. Нетрудно видеть, что у представителей разных парадигм даже при общности методов все еще сохраняются различия в интерпретации полученных результатов.

1.2. Отцы континуализма: Л.Г. Раменский и Г. Глизон

Л. Г. Раменский и Г. Глизон были экстраординарными учеными (Кун, 1975), «белыми воронами», опередившими свое время. Оба не смогли внедрить свои идеи в практику исследований НОР, оба были вынуждены заниматься теорией континуума как побочной темой, сосредоточив основные усилия на иных проблемах.

Основной сферой деятельности Г. Глизона была флористика, большую часть жизни он занимал престижное место профессора в Нью-Йоркском ботаническом саду (Mcintosh, 1975; Nicolson, 1990) и прожил долгую жизнь, скончавшись в 1975 году в

возрасте 93 лет. Г. Глизону посчастливилось быть свидетелем победного шествия своих идей, которые использовали два крупных научных коллектива в США – Висконсинская школа Дж. Кертиса и группа Р. Уиттекера в Итаке.

Л.Г. Раменский занимал скромное место сотрудника Всесоюзного института кормов ВАСХНИЛ на станции Луговая под Москвой и возглавлял работы по инвентаризации естественных кормовых угодий СССР. Он не дожил до признания своих идей и скончался в 1952 году на 69 году жизни.

Если оценивать роль Г. Глизона и Л.Г. Раменского в развитии НОР, то нужно отметить, что наш соотечественник был более яркой фигурой. Во многом различия вклада в НОР Глизона и Раменского были связаны с тем, что для американского континуалиста вопросы НОР не были главными (как флорист и систематик он достиг больших успехов и стал одним из основоположников количественной флористики, см. раздел 20.3).

Для Раменского растительность была основным объектом исследований, хотя он занимался решением утилитарных вопросов хозяйственной типологии сенокосов и пастбищ. И даже такая работа подталкивала его к разработке теории НОР. Раменский сделал в этой сфере так много, что его можно смело считать самым крупным отечественным фитоценологом XX столетия (хотя сам Раменский термин «фитоценология» не использовал). По вкладу в развитие НОР Л.Г. Раменского нужно поставить в один ряд с Ф. Клементсом, разработавшим основы концепции экологических сукцессий, и «фитосоциологическим Линнеем» Ж. Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet), разработавшим принципы флористической классификации РС.

Критика концепции «единиц в растительности» и обоснование принципа индивидуальности экологии видов, которые при плавном изменении условий среды формируют непрерывность в растительности, у обоих исследователей сходные. Оба они (правда, спустя десять лет после формулирования положений концепции континуума) пришли от отрицания возможностей естественной классификации растительности к признанию необходимости такой классификации для решения прагматических задач. И, тем не менее, если Глизон ограничился преимущественно остро критическим анализом концепции «единиц в растительности» и формулированием индивидуалистической гипотезы, то Раменский разработал ряд методических положений, которые в значительной мере продвигали идеи континуума в практику исследований растительности и стали «краеугольным камнем» НОР и экологии.

Во-первых, он предложил метод рядовой координации растительности, что соответствует в современном определении одному из вариантов градиентного анализа. Более того, именно Раменский был первым, кто предложил ординационную форму упорядочения информации о растительности.

Во-вторых, Раменский сформулировал представления о растительности как о многомерном явлении, которые на десятилетия опередили подходы современной многомерной ординации растительности.

В-третьих, Раменский предложил способ упорядочения геоботанических данных для составления характеристик видов и на этой основе разработал метод экологических шкал для оценки среды по растительности.

В-четвертых, Раменский в период тотального распространения среди отечественных геоботаников доминантного подхода к классификации растительности заложил основы методологии классификации на основе детерминантов, т. е. видов, которые индицируют условия среды краями своих экологических амплитуд. Детерминанты Раменского, по существу, повторили дифференциальные виды Браун-Бланке, хотя саму систему Браун-Бланке он, к сожалению, не только не понял, но и (по рассказам его современников) оценивал резко отрицательно.

Наконец, безотносительно к развитию идей континуума, ординации и классификации растительности Раменский сформулировал представления о трех «ценобиотических типах» растений, примерно на сорок лет опередив работы Дж. Грайма о типах стратегий (см. раздел 4.2). Он, кроме того, сформулировал представления о флористической неполноценности фитоценоза, что также на десятилетия опередило положение Р. Уиттекера о ненасыщенности РС. Т.А. Работнов (1995) считал, что в трудах Раменского лежат и истоки понимания экологической ниши у растений.

Следует вспомнить и концепцию консорции, которая была сформулирована Раменским в противовес достаточно механистичной схеме взаимодействия компонентов в биогеоценозе по В.Н. Сукачеву, в соответствии с которой весь фитоценоз взаимодействует с целым зооценозом.

Тем не менее отчасти вследствие сложного характера, который мешал созданию школы из талантливых учеников, отчасти из-за политической ситуации в стране и описанной далее тенденции к формированию «единой советской геоботанической школы» и неприятия идеи континуума ее официальными лидерами В.Н. Сукачевым и А.П. Шенниковым, Раменский остался «Золушкой». Этот удачный образ для иллюстрации положения экстраординарного ученого в научном сообществе предложил В.Д. Федоров (1977): «Золушке» был впору хрустальный башмачок истины, но она по-прежнему прозябала в самом темном углу советской «геоботанической кухни».

Ученики Раменского (А.А. Цаценкин, Л.Н. Соболев) были далеки от теории и достаточно догматически пропагандировали грешившие ложной точностью методы проективного учета растительности и шкалы для оценки среды по растительности. Эти прикладные вопросы, конечно, вносили определенный вклад в науку, но все же не шли в сравнение с концепцией континуума и системой «ценобиотических типов», составляющих ядро теоретического наследия их учителя. Более того, самый талантливый из учеников Раменского А.А. Юнатов вообще ушел из проблематики континуализма в изучение флоры и растительности Монголии, причем использовал методы «единой советской геоботанической школы».

Устойчивый интерес к теоретическому наследию Раменского в СССР сформировался уже после его смерти (1953) – в шестидесятых годах, когда в США были опубликованы работы Дж. Кертиса и Р. Уиттекера (в их пропаганде в СССР большую роль сыграл Т.А. Работнов). В это время к проблеме континуума проявляют интерес российские фитоценологи В.И. Василевич, В.С. Ипатов, В.Д. Александрова и их эстонские коллеги Х.Х. Трасс, В.В. Мазинг и Т.Э. Фрей. Сборник теоретических работ Л.Г. Раменского (1971) был опубликован в издательстве «Наука» почти через 20 лет после ухода ученого из жизни.

Признание Раменского за рубежом состоялось еще позже – в 1970-1980-е годы благодаря личной инициативе Т.А. Работнова, который был связан перепиской с лидерами американской НОР (особенно с Р. Уиттекером), и Р. Макинтошу, опубликовавшему выдержки из трудов Раменского (Mcintosh, 1983). Р. Макинтош (Mcintosh, 1993) пишет о том, что зарубежная НОР во многом проиграла от того, что не могла вовремя познакомиться с трудами русского ученого-континуалиста.

Несмотря на специальную статью о Л.Г. Раменском Р. Макинтоша (Mcintosh, 1983), публикацию его метода «элективного счисления» (т. е. выбора наиболее типичного описания для типа РС, Sobolev, Utekhin, 1973) и пространные цитаты из работ Раменского, которые приведены в статье одного из авторов (Mirkin, 1987), Раменского за рубежом знают плохо. Чаще всего автором концепции континуума считается только Г. Глизон, а автором «триангулярной» системы типов стратегий – Дж. Грайм. Незамеченной зарубежными коллегами осталась и небольшая статья Раменского (Ramensky, 1926), опубликованная на немецком языке в одном из европейских журналов.

1.3. Развитие представлений Раменского – Глизона

То, что идеи «белых ворон» Г. Глизона и Л.Г. Раменского опередили свое время и не были поняты ни в США, ни в России, связано не только с неподготовленностью научного сообщества к принятию новаторских идей континуалистов, но и с колоссальным авторитетом лидеров «ординарной науки» – Ф. Клементса и В.Н. Сукачева. Прорыв континуализма в НОР связан с именами двух выдающихся представителей американской науки – Дж. Кертиса (1913-1961) и Р. Уиттекера (1921-1980).

Американские лидеры континуализма 1950-1970-х годов были очень разными. Дж. Кертис был, в первую очередь, педагогом, который в университете Висконсин (Мадисон) подготовил большую школу своих учеников. Несмотря на то, что Кертис прожил менее 50 лет, только прямых «научных детей» у него было около 40, а число его «научных внуков» превышает 500 (Mladenoff, Burgess, 1993).

Пользуясь большим авторитетом в научных кругах, Кертис на первых этапах научной биографии Уиттекера оказал ему поддержку. Однако в дальнейшем два научных центра функционировали независимо и даже конкурировали, причем после ранней смерти обоих лидеров у Уиттекера практически не осталось последователей, а школа Кертиса продолжала жить. Спустя 30 лет после смерти мэтра континуализма его научные потомки подвели итоги своей деятельности в превосходно составленной коллективной монографии «Джон Т. Кертис. 50 лет Висконсинской экологии» (John T. Curtis..., 1993). Редакторами (J. Fralish, R. Mcintosh и O. Loucks) и авторами (R.L. Burgess, G. Cottam, V.M. Kline, E. Howell, F. Stearns, B. McCune, E.W. Beals, T.F.H. Allen, G. Mitman, T.W. Hoekstra, D.J. Mladenoff, Ch.P. Dunn, S. Will-Wolf, D.W. Roberts, L.E. Tyrrell, T.R. Crow, S.B. Franklin, P.A. Robertson, S.M. Kettler, F.B. Crooks, P.F. Maycock, Ch.E. Umbanhowar, R.C. Anderson, A.E. Liberta, K.T. Harper, P.D. Collins) являются «научные дети» Кертиса.

Самым выдающимся «научным сыном» Кертиса является Р. Макинтош, который после смерти Р. Уиттекера стал бесспорным лидером континуализма и одним из самых авторитетных теоретиков и историографов экологии. В то же время как теоретик Дж. Кертис в значительной мере уступал Р. Уиттекеру, который разработал ряд методов градиентного анализа, концепции видового разнообразия, климакса и сукцессии, экологической ниши, сеткообразную модель эволюции РС и написал лучший для своего времени учебник по экологии (Уиттекер, 1980).

До наших дней Уиттекер остается одним из наиболее цитируемых авторов в НОР, в то время как работы Кертиса цитируются только в историографических обзорах. То, что Уиттекер, как и Раменский, не оставил научной школы, объяснялось его человеческими качествами: видимо, яркий свет, который излучали эти исследователи, был в то же время недобрым. Работать рядом с гениями нередко бывает трудно, и потому способные ученики уходят.

В СССР всплеск интереса к континуализму отмечался примерно на 10 лет позже, чем в США. В конце 1960-х годов лидерами континуализма в СССР становятся В.И. Василевич и В.Д. Александрова, хотя в распространении этих идей немалую роль сыграл Т.А. Работнов, публиковавший рецензии на работы Кертиса и Уиттекера.

В.Д. Александрова (1969) сформулировала важное для теории континуума положение о единстве непрерывности и дискретности. В дальнейшем это положение было конкретизировано одним из авторов (Миркин, 1985): непрерывность растительности тем выше, чем больше доминантов в РС и слабее их эдификаторный эффект (непрерывность более выражена в полидоминантных сообществах лугов и степей, чем в монодоминантных сообществах бореальной тайги). В.И. Василевич принял участие в международной дискуссии по статье Р. Макинтоша «Концепция континуума» (она рассмотрена в разделе 12.2) и опубликовал первую в России книгу о методах количественной фитоценологии (Василевич, 1969).

В 1970-1980-х годах цикл работ по изучению континуумов методами прямого градиентного анализа выполнили уфимские фитоценологи (Миркин, 1974; Миркин, Розенберг, 1978). Уфимцы опирались на работы Р. Уиттекера (Уиттекер, 1980), который в период распространения сложных методов многомерной непрямо́й ординации защищал простые методы прямо́й ординации и считал их самыми надежными. Однако он подчеркивал, что применение прямого градиентного анализа оправдано в том случае, когда имеются сильные комплексные градиенты, вклад которых в вариацию растительности является достаточно высоким, что может быть оценено априорно (высота над уровнем моря, географическая широта, засоление, увлажнение в условиях его дефицита и т.д.). В этих исследованиях приняли участие связанные с уфимцами отношениями сотрудничества коллеги из Астрахани (В.Б. Голуб), Якутска (К.Е., Кононов, Е.И. Бурцева, П.А. Гоголева) и Хабаровска (М.Х. Ахтямов).

Однако на сегодняшний день, как и во времена Р. Уиттекера, более популярны ординационные подходы многомерной статистики (с использованием стандартных пакетов программ DECORANA, CANOCO и др.). У их истоков стояли М. Хилл и Х. Гауч (Hill, Gauch, 1980), а наиболее полное развитие они получили в работах К. тер Браака (ter Braak, 1986). Статьи с описанием результатов многомерной ординации в настоящее время

исчисляются тысячами. Тем не менее, их вклад в развитие теории континуума сравнительно невелик. Р. Макинтош (Mcintosh, 1993) считал, что серьезный вклад внесен только М. Остином (Austin, Smith, 1989) и П.Р. Минчином (Minchin, 1989), которые освободили идеи континуума от абсолютизации принципа индивидуальности распределения видов на градиентах. Принципиальное значение для развития концепции континуума имела также работа С. Коллинза (Collins et al., 1993) об иерархичности континуумов, в которой показано, что под пологом широких распределений видов-доминантов возможны более узкие распределения второстепенных видов.

1.4. Континуализация НОР

Концепция континуума была сформулирована как система представлений о непрерывном изменении растительности в пространстве. Однако этот природный феномен имеет более общий характер и присущ широкому спектру биологических и экологических объектов. К континуальному видению их природы исследователей подталкивает, с одной стороны, отмеченная А. Ловеем «внутренняя преадаптированность» к такому восприятию явлений, а с другой – повышение уровня знания. Если в распоряжении исследователя имеются единичные факты, то их несложно распределить по «полочкам» системы дискретных единиц. Однако если материал становится массовым, то решение этой задачи осложняется, и появляется все больше объектов, которые с равной вероятностью можно поместить на две или даже (при многомерной вариации признаков) на несколько «полок». Постепенно континуализм стал типом мышления и в популяционной биологии (Восточноевропейские ..., 1994; Злобин, 1996, 2009; Восточноевропейские ..., 2004; Методические..., 2010), и во флористике (Малышев, 1975, 1994; и др.).

Основные варианты континуума могут быть сгруппированы в три класса континуальных явлений.

1. Аналитические континуумы, которые могут наблюдаться непосредственно в природе, когда постепенно переходят друг в друга сообщества, элементы вертикальной или горизонтальной структуры сообщества, образуются плавные ряды изменчивости особей внутри ПР и т.д.

2. Синтетические континуумы, которые могут быть выявлены только при обработке множества единичных явлений, например, синтаксономический континуум, когда возникают непрерывные ряды изменений между «обобщенными фитоценозами» – синтаксонами, ординационные последовательности сообществ или видов, аналогично обобщенные ряды ПР по их размеру, плотности, биомассе, фенотипическому и генотипическому составу и т.д.

3. Иерархические континуумы, которые проявляются в том, что при построении иерархических классификаций критерии различения рангов условны. В синтаксономии, к примеру, один и тот же фитоценоз может рассматриваться как ассоциация или субассоциация, как ассоциация или союз, как союз или порядок и т.д.

Характеристика разноуровневых континуумов будет дана в главах 6, 11, 19, 22.

1.5. Заключение

Заканчивая главу о континууме как методологическом стержне современной НОР и о постепенном нанизывании на этот стержень практически всех объектов НОР с разным уровнем организации, необходимо сказать несколько слов о степени произвольности редукции и соответственно о плате за нее потерей информации.

Если внутри ряда заложены элементы дискретности (выраженная морфологическая ярусность сообщества, резкий переход одного возрастного состояния растения в другое, резкое наступление новой фенологической фазы, скажем, зацветание и т. д.), то масштаб редукции как бы подсказывается самим объектом, и такая плата минимальна. Напротив, если континуум абсолютен (распределение фитомассы по вертикали в тропическом лесу, постепенность изменения виталитета растений при нарастании стресса и т. д.), то в этом случае редукция проводится уже достаточно произвольно из чисто прагматических посылок.

Именно в этих ситуациях начинают работать такие гносеологические установки, как «принцип экономии мысли» и мудрый афоризм «Бритвы Оккамы»: «Не сотвори сложность без надобности». Число классов определяется здравым смыслом: оно должно быть достаточным для отражения закономерности, и при этом потеря информации не должна быть велика.

«Плата за редукцию» возрастает при уменьшении числа классов.

Часть II. АУТЭКОЛОГИЯ (ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ)

При исследованиях на видовом уровне НОР использует методы физиологии, морфологии, анатомии, географии растений, фитоценологии, а также систематики растений и наук, непосредственно исследующих факторы среды, влияющие на растения (в первую очередь климатологии, почвоведения и геоморфологии). На этой основе исследуемые виды получают характеристику, позволяющую объяснить их приспособления к определенным типам местообитаний и к определенному спектру фитоценозов, а также занимаемые ими географические ареалы. Изучение растительности на видовом уровне служит предпосылкой изучения ПР.

Все признаки видов, исследуемые НОР, можно разделить на три группы, которые переходят друг в друга:

1) биологические признаки. Характеризуют способ питания (автотрофия, симбиотрофия, полупаразитизм, паразитизм), отношения с фитофагами (соотношение поедаемости и отрастания), репродуктивный процесс (тип опыления и распространения плодов и семян);

2) экологические признаки. Характеризуют распределение видов в пространстве местообитаний и РС, а также их географический ареал и физиогномику, т.е. ЖФ как комплекс морфолого-физиологических признаков, отражающих приспособленность вида к определенному набору абиотических и биотических факторов среды;

3) стратегические признаки. Эти признаки характеризуют поведение видов – в них интегрируются особенности биологии и экологии, позволяющие преодолевать сопротивление среды (захватывать и удерживать ресурсы за счет успешной конкуренции с другими организмами, переживать различные варианты стресса и нарушений);

Мы не рассматриваем специальные и достаточно хорошо разработанные вопросы экологии опыления и распространения плодов и семян. Отметим лишь, что в настоящее время тип опыления устанавливается на вероятностной основе как наиболее часто реализуемый вариант (Голубев, Волокитин, 1985). Насекомоопыление, ветроопыление, самоопыление и апомиксис в различных комбинациях могут встречаться у одних и тех же видов, и вероятность их реализации различается в разные годы. Аналогично возможен континуум по способам распространения плодов и семян. Если сочные плоды черемухи или боярышника не переносятся ветром, то они могут транспортироваться водой, а семена анемохорных, гидрохорных и эпизоохорных или автохорных видов часто распространяются эндозоохорным путем без потери всхожести при прохождении через пищеварительный тракт животных, питающихся вегетативными частями растений.

Глава 2. ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ ФИЗИОГНОМИКИ

Термином «физиогномика» (Уиттекер, 1980) назван раздел НОР, который исследует морфологические особенности растений, определяющие внешний облик (син-морфологию) всего РС, в той или иной мере отражающий условия среды. Уиттекер различал два основных подхода в физиогномике – выделение ЖФ и форм роста (ФР).

В отечественной литературе понятия «ФР» нет, в обиходе только понятие «ЖФ». Эти понятия также считал синонимами Ж. Браун-Бланке. Тем не менее в современной НОР представления о ЖФ и ФР в значительной мере дивергировали по содержанию, что во многом связано с работами Я. Баркмана (Barkman, 1988). Он считал, что ЖФ отражает адаптацию организма к определенному типу местообитаний, а система ФР имеет чисто морфологические посылки и свободна от требований соответствовать определенному комплексу условий среды. Заметим, что, несмотря на горячую защиту Я. Баркманом «рафинированно морфологической» системы ФР, она не стала популярной, и в рассматриваемом ниже тематическом сборнике материалов рабочего совещания о функциональных типах растений (ФТР), которое прошло в Потсдаме в 1994 году, ее не упоминал ни один автор. По этой причине она нами не рассматривается.

ФТР – это, по существу, то же, что и ЖФ, но с особым акцентом на признаки, отражающие физиологию (метаболизм) растений, – продуктивность, индекс листовой поверхности, скорость роста, сезонную ритмику, адаптацию к стрессам и нарушениям и т. д.

Принципиальной разницы между ФР, ЖФ и ФТР нет, так как даже при признании определенной независимости формы от функции любая ФР не может не отражать экологических условий, а ФТР базируется на тех параметрах функции, которые отражаются во внешнем облике растений.

Предваряя рассмотрение этих систем, отметим общую закономерность их развития. Система ЖФ первична, и, зародившись во времена Теофраста, она разрасталась и усложнялась. Системы ФР и ФТР являются ее прагматическими дериватами. В системе ФР предпринята попытка освободить морфологию от экологии, а в системе ФТР – освободить экологию от формальной морфологии, т. е. отобрать лишь те признаки, которые отражают условия среды.

В последние годы в зарубежной (особенно европейской) НОР широкое хождение получило понятие «функциональные группы растений» (ФГР). По своему содержанию это понятие в какой-то мере отражает низшие единицы иерархии ЖФ (однолетние, двулетние и многолетние травы), рассматриваемые ниже типы стратегии (рудеральная, смешанная стратегия CRS и др.) и экологические группы видов, связанные с разными типами местообитаний, а также разными стадиями антропогенных сукцессий. Система ФГР чаще всего используется для характеристики растительности ландшафтов, существенно нарушенных влиянием человека (Liira et al., 2008).

2.1. Системы жизненных форм до К. Раункиера

Первая система ЖФ была создана Теофрастом примерно за 300 лет до наступления новой эры. В этой системе было четыре типа: деревья, кустарники, полукустарники

ки и травы. А. Гумбольдт (Humboldt, 1806)¹ различал уже 16 типов – «главных форм» (hauptformen) растений. Он же заложил основы принципа названий ЖФ по наиболее характерному представителю и предложил различать «главные формы» пальмы, кактуса, банана и т. д. В системе А. Гризебаха (Grisebach, 1872) число ЖФ выросло до 60 и их пришлось объединить в 7 главных типов: древесных растений, суккулентов, лиан, эпифитов, злаков, «клеточных» растений (т. е. криптогамных, 2 типа – мхи и лишайники).

Несколько лет спустя О. Друде (Drude, 1896, 1913) предложил свою систему ЖФ, ориентированную на отражение в габитусе растений климатических факторов, и выделил 55 «физиономических» ЖФ (позже он назвал их ФР). Эти ЖФ он объединил в три класса: аэрофиты (наземные растения), гидрофиты (водные растения) и «клеточные» растения – мхи и прочие таллофиты, которые разделялись на подклассы гидрофитов и аэрофитов. В первых вариантах своей системы Друде использовал таксономические критерии (разделял двудольные и однодольные растения, как отдельный тип выделял голосеменные растения). В дальнейшем он отказался от этих критериев. Кстати, ему принадлежит прочно вошедший в современный экологический лексикон термин «граминоиды» (злаки и осоки).

Этапным событием в истории ЖФ была классификация Е. Варминга (Warming, 1896). Его работа была переведена на английский язык и оказала большое влияние на развитие НОР в США. В своей системе Варминг отражал время жизни всего растения и одного побега, количество периодов цветения, способность к экспансии за счет органов вегетативного размножения, тип корневой системы, характер зимнего покоя. Под влиянием системы Варминга была разработана многомерная (с подразделением на семь систем, перекрывающихся по разным признакам) система ЖФ Ф. Клементса (Clements, 1920). Система ФТР также берет свое начало именно от системы ЖФ Варминга, так как он был первым, кто попытался выявить сущностные процессы в растениях, которые отражаются в их физиогномике.

2.2. Система жизненных форм К. Раункиера и ее развитие

В развитии физиогномики система К. Раункиера (C. Raunkiaer) сыграла не меньшую роль, чем работы К. Линнея в области систематики растений. Датский исследователь с гениальной простотой свернул все разнообразие ЖФ в небольшое число их макротипов, выделенных всего по одному критерию – положению и способу защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого). Т.К. Горышина (1979), анализируя эту систему, пишет: «Этот признак, на первый взгляд, как будто частный, имеет глубокий биологический смысл (именно защита меристем, предназначенных для продолжения роста, обеспечивает непрерывное существование особи в условиях резко переменной среды) и широкое экологическое содержание, так как речь идет о приспособлении не к одному какому-либо

¹ В этом разделе работы цитируются по сводке Х.Х. Трасса (1976).

фактору, а ко всему комплексу факторов среды. Вот почему выбранный Раункиером признак оказался коррелятивно связанным с целым рядом других, в том числе и чисто физиологических» (с. 280).

Типы ЖФ Раункиера хрестоматийны (рис. 1) и вошли не только в экологическую и фитоценологическую литературу, но и практически во все энциклопедические справочники, словари и даже школьные учебники по биологии и экологии. Система включает следующие типы: фанерофиты (почки возобновления расположены высоко над землей), хамефиты (почки возобновления расположены не выше 20-30 см от земли), гемикриптофиты (почки у поверхности почвы), криптофиты (геофиты – почки в земле, гидрофиты – водные растения), терофиты (зимуют в стадии семян).

Первый вариант знаменитой системы Раункиера датируется 1905 годом и был, по мнению Баркмана, недостаточно продуманным. В дальнейшем Раункиер подразделил ЖФ на ФР. Среди хамефитов, к примеру, были выделены формы прямостоячих, пассивных (сгибающихся под собственным весом), активных (с распростертыми стеблями, подушковидных растений) и т.д.

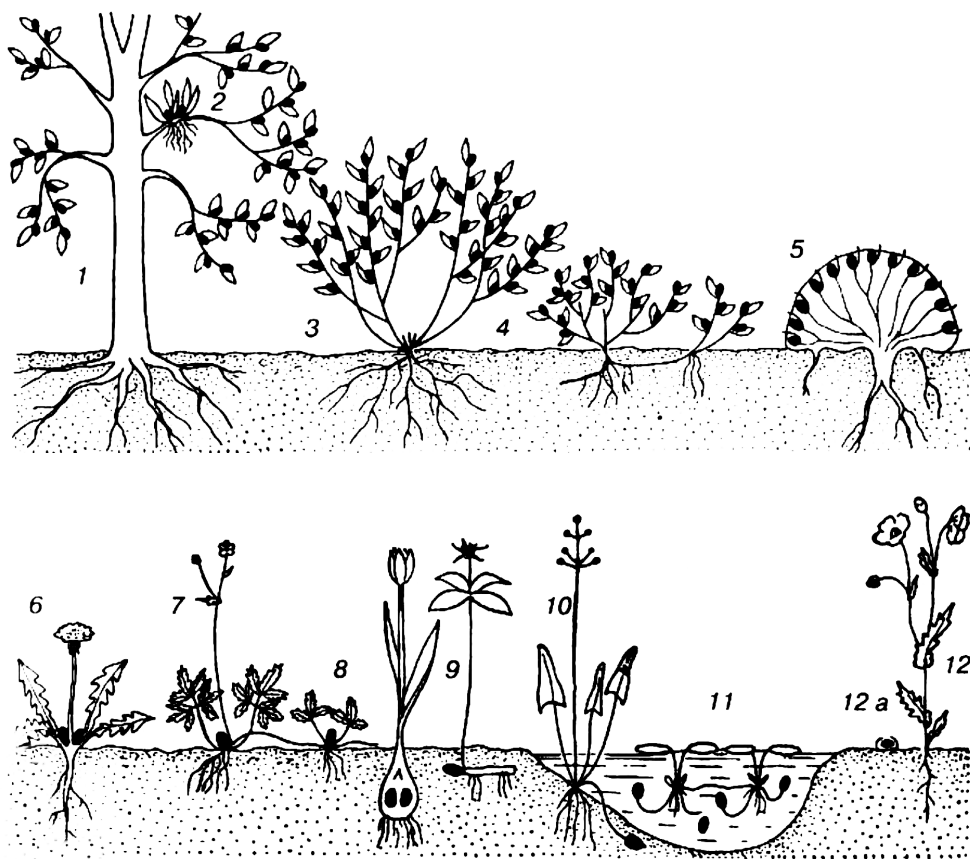


Рис. 1. Жизненные формы растений по К. Раункиеру:

1-3 – фанерофиты, 4-5 – хамефиты, 6-8 – гемикриптофиты, 9-10 – криптофиты; 11 – гидрофиты, 12 – терофит, 12а – семя. Черным показаны зимующие почки возобновления

Баркман считает, что и Варминг, и Раункиер представляли неоламаркистов, которые стремились увидеть полную адекватность структуры растений экологическим условиям. Заметим, что этот «неоламаркистский» оттенок затем получил наиболее полное выражение в работах И.Г. Серебрякова, рассматриваемых далее.

Г. Гамс (Gams, 1918, цит. по: Barckman, 1988) предпринял попытку развить систему Раункиера и был, по мнению Баркмана, «роялистом большим, чем король»: к геофитам и терофитам были отнесены мхи, а лишайники – помещены в хамефиты (!). На систему Раункиера опирались и многие другие авторы систем ЖФ (Braun-Blanquet, 1928; Schmithüsen, 1961; van der Maarel, 1966; Segal, 1969; цит. по: Barkman, 1988). Были предложены специальные системы ЖФ для водных сосудистых растений и кормофитов (Поплавская, 1948; Luther, 1949; Hejny, 1957; Hartog, Segal, 1964; цит. по: Barkman, 1988).

Развитие системы Раункиера достигло кульминации в системе ЖФ Д. Мюллер-Дембуа и Г. Элленберга (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974). Эту систему критически рассмотрел Я. Баркман (Barkman, 1988) и полностью привел в своей монографии Х. Диршке (Dierschke, 1994). Несмотря на его достаточно острую критику системы за громоздкость – на разных уровнях деления используются 12 групп признаков, что ведет к колоссальному числу потенциально возможных типов (29 миллионов), из которых 10 тысяч уже описано, – эта система доказала свою жизнеспособность. Она организована в предельно жесткое дедуктивное политомическое древо, в котором несложно ориентироваться, а за счет редукции маловероятных сочетаний признаков число его конечных ветвей для наземных растений не превышает 90 (примерно такое же число ФР в системе Баркмана). Однако преимущества этой системы в том, что она включает и фенологические типы, которые у Баркмана выделены в самостоятельную систему. Таким образом, критику Баркманом системы ЖФ Мюллер-Дембуа – Элленберга можно оценить как неконструктивную: на данном уровне развития физиогномики оснований для отказа от нее нет.

Диршке предпослал изложению иерархии ЖФ Мюллер-Дембуа – Элленберга краткий раздел «Основания системы», в котором приведены градации основных осей признакового пространства этой системы. Он выделяет 9 осей:

- тип питания. Виды разделены на автотрофные, полуавтотрофные (полупаразиты), гетеротрофные (паразиты и сапрофиты);
- анатомическое строение (кормофиты, таллофиты);
- характер автономности стебля и тип укоренения (укорененные в земле и с автономными стеблями, лианы, полуэпифиты, эпифиты, водные растения);
- общая архитектура растений (с одним главным стеблем, с многочисленными стеблями, растения-подушки, растения с розеточными листьями, растения с полурозеточными листьями, растения с ползучими неукореняющимися стеблями, растения с ползучими укореняющимися стеблями, цепляющиеся растения);
- степень одревеснения тканей (древесные растения, полудревесные, травы);
- сезонная ритмика (вечнозеленые, зимнезеленые, летнезеленые, весеннезеленые);
- характер органов вегетативного размножения (растения, имеющие столоны, корневища, луковичы, почки возобновления на стержневом корне);

- наличие специфических тканей (суккуленты, геломорфные растения);
- дополнительные признаки (эпифиты, сапрофиты).

Эта система признаков позволяла детализировать классификацию Раункиера и довести ее иерархию до пяти ступеней. Так, фанерофиты на первой ступени разделяются на деревья, кустарники, лианы, эпифиты. Хамефиты – на кустарнички, полукустарнички и травы. Гемикриптофиты – на многостебельные, розеточные, полурозеточные, с одним главным стеблем, со стелющимися стеблями, цепляющиеся растения, суккуленты и т.д.

На следующих этапах деления как критерии drobных единиц приняты тип фенологического развития (вечнозеленые, летнезеленые, зимнезеленые, весеннезеленые растения) и некоторые дополнительные морфологические критерии (скажем, по характеру листьев – иглы или широкие листья у деревьев; по органам вегетативного размножения и т. д.).

Таким образом, в системе ЖФ Мюллер-Дембуа – Элленберга в редакции Диршке на систему ЖФ Раункиера спроецирована развитая система ФР (как, впрочем, и в последних вариантах системы самого Раункиера).

Аналогично ФР совмещены с высшими единицами ЖФ в системе ЖФ водных растений (плейстофиты и ризофиты), хотя, разумеется, в этом случае отсутствуют параллельные ряды ФР. Первый тип разделяется соответственно на лемниды, цераатофиллиды и гидрохарида, а второй – на стратиониды, элодеиды, мириофиллиды, батрахиды, нимфеиды, трапиды, валлиснерии и изоетиды.

Для иллюстрации приведем фрагмент системы Мюллер-Дембуа – Элленберга для наиболее разнообразной группы фанерофитов.

Система ЖФ центральноевропейских наземных сосудистых растений Мюллер-Дембуа – Элленберга (фрагмент)

1. ФАНЕРОФИТЫ. Растения, превышающие по высоте 25-50 см, соответственно с высоким расположением почек возобновления.

1.1. Деревья. Отдельные стволы с разветвлением в области кроны. Подразделение по высоте на нано- (ниже 2 м), микро- (2-5 м), мезофанерофиты (до 50 м высотой).

1.1.1. Вечнозеленые деревья.

1.1.1.1. Хвойные деревья: *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Taxus*.

1.1.1.2. Жестколистные деревья: *Ilex aquifolium*.

1.1.2. Летнезеленые (листопадные) деревья.

1.1.2.1. Хвойные деревья: *Larix europaea*.

1.1.2.2. Лиственные деревья.

1.1.2.2.1. Без подземных побегов: *Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus* и др.

1.1.2.2.1. С подземными побегами: *Populus tremula*, *Prunus avium*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus torminalis*, *Tilia* и др.

1.2. Кустарники. Преимущественно вертикально растущие, одревесневшие от основания до верхушек побегов. Подразделение по высоте – см. 1.1.

1.2.1. Вечнозеленые кустарники.

1.2.1.1. Хвойные кустарники: *Juniperus communis*.1.2.1.2. Жестколистные кустарники: *Buxus sempervirens*, *Daphne laureola*, *Hippophae rhamnoides*.1.2.1.3. Стланник-криволесье: *Pinus mugo*.

1.2.2. Летнезеленые (листопадные) кустарники.

1.2.2.1. Без подземных побегов: *Corylus*, *Crataegus*, *Sambucus* и др.1.2.2.2. С подземными побегами: *Cornus sanguinea*, *Euonymus europaeus*, *Frangula alnus*, *Myrica gale* и др.1.2.2.3. С надземными стелющимися укореняющимися ветвями побегов (иногда только при определенных условиях роста): *Prunus padus*, *Ribes nigrum*, *Rubus fruticosus*, *Salix aurita* и др.1.2.2.4. Стелющиеся: *Alnus viridis*.1.2.3. Зимующие зеленые кустарники: *Rosa pendulina*, *Rubus fruticosus*.**1.3. Лианы.** Цепляющиеся за опоры древесные растения. При больших зимних холодах становятся стелющимися растениями.1.3.1. Вечнозеленые лианы: *Hedera helix* (с лазающими корнями).1.3.2. Летнезеленые лианы. Плетистые с усиками: *Clematis alpina*, *C. vitalba*. Вьющиеся: *Lonicera periclymenum*, *Vitis sylvestris*. Лазающие: *Rosa arvensis*, *Rubus caesius*, *R. fruticosus*.**1.4. Эпифиты**1.4.1. Вечнозеленые: *Viscum*.1.4.2. Летнезеленые: *Loranthus*.**2.3. Функциональные типы растений
и функциональные группы растений**

Система ФТР – это наиболее интегрированный вариант ЖФ. Она берет свое начало от работ Е. Варминга и ориентирована на установление ограниченного числа типов как доминантов биомов. ФТР используются, в первую очередь, при аэрокосмическом мониторинге и по своему содержанию значительно перекрываются с типами стратегий, рассматриваемыми далее.

В 1994 г. в городе Потсдам (Германия) состоялась специальная конференция, на которой обсуждались состояние разработки систем ФТР, классификации растительности на их основе и возможности использования таких классификаций для построения глобальных моделей динамики экосистем.

Наиболее обобщенная система ФТР для земного шара предложена Е.О. Боксом (Вох, 1996), кстати, ранее выделявшим несколько десятков ФТР и свыше сотни типов сообществ на основе их доминирования. Последний вариант системы ФТР Бокса включает следующие типы:

- тропические вечнозеленые широколиственные деревья;
- тропические листопадные широколиственные деревья;

- экстратропические вечнозеленые листопадные деревья (с лавровидными, т. е. кожистыми, листьями);
- листопадные широколиственные деревья умеренной широты;
- иглолистные вечнозеленые деревья умеренной и бореальной полосы;
- иглолистные листопадные деревья умеренной и бореальной полосы;
- склерофитные вечнозеленые деревья и кустарники;
- склерофитно-кожистые вечнозеленые и полувечнозеленые кустарники и кустарнички (растения полупустынь);
- листопадные кустарнички (растения полупустынь);
- широколиственные кустарнички с коротким периодом развития (тундровые растения);
- вечнозеленые кустарники, кустарнички и травы, образующие дерновины и переживающие холодные ночи в состоянии покоя (альпийские растения тропиков);
- граминоиды (злаки, осоки);
- стресс-толерантные суккуленты;
- травы-эфемеры;
- стресс-толерантные маленькие растения (мхи и лишайники).

Осознание невозможности создания детальной всеобъемлющей системы и необходимость уже сегодня иметь систему ФТР, которая позволяла бы вести космический мониторинг, привели к созданию еще более простых, чем у Бокса, систем (Nemani, Running, 1996). Предложено разделить все деревья и кустарники всего на четыре типа – широколиственные вечнозеленые, широколиственные листопадные, иглолистные вечнозеленые и иглолистные листопадные. Далее эти четыре типа подразделены на подтипы по климату. Так, вечнозеленые широколиственные деревья подразделены на тропические мангровые, тропические и субтропические сезонные, субтропические дождевые, умеренно-субполярные дождевые, широколиственные склерофитные районов с зимними дождями и т. д.

Несмотря на кажущуюся примитивность, эта система оказалась хорошо работающей, так как выделенные на ее основе биомы различаются по таким существенным характеристикам, как индекс листовой поверхности, первичная продуктивность, эвапотранспирация.

На этом же совещании были предложены и региональные системы ФТР для растений тундр (Chapin et al., 1996), саванн (Skarpe, 1996), широколиственных лесов (Bugmann, 1996), а также специальные системы ФТР, отражающие поведение растений при пирогенной восстановительной сукцессии (Condit et al., 1996), усилении выпаса (Aguiar et al., 1996) и др. В дальнейшем такие специальные системы ФТР стали называть системами ФГР (Benson, Hartnett, 2006; Müller et al., 2007; Zavaleta, Hulvey, 2007; Peterson et al., 2007; Liira et al., 2008). Как синоним ФГР можно рассматривать «социальные типы поведения» (Social Behaviour Types, SBT, Garadnai et al., 2010).

Региональные системы ФТР более детальны. В тундрах, к примеру, как ФТР выделены осоки, разнотравье, листопадные кустарники, злаки, вечнозеленые кустарники, мхи, лишайники, листопадные деревья, вечнозеленые деревья, а в саваннах – вечнозеленые деревья, листопадные деревья с узкими листьями, листопадные деревья с

широкими листьями, хамефиты, геофиты, многолетние узколистнне злаки, многолетнне широколистнне злаки, многолетнне злаки с переходным типом листа, однолетнне злаки, однолетнее разнотравье.

2.4. Российские традиции развития физиогномики

Как отмечалось, в российской традиции различение ЖФ и ФР не принято, все созданные физиономические системы видов называются системами ЖФ, хотя в большинстве своем они являются системами ФР в понимании Я. Баркмана. Идеи К. Раункиера повлияли на развитие физиогномики в России сравнительно слабо. Попытки создавать региональные системы ЖФ на основе типов К Раункиера предпринимались только М.П. Петровым для пустыни Каракум и К.В. Станюковичем для Восточного Памира. Остальные классификации ЖФ в первой половине XX в. по содержанию были системами ФР (Высоцкий, 1915; Алехин, 1930; Келлер, 1933; Закржевский, Коровин, 1935; Лавренко, 1935; Прозоровский, 1940; по: Серебряков, 1964).

Во всех этих системах в основу был положен принцип деления растений на деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички, которые далее делились по типу строения надземных и подземных органов. Низшие единицы этих систем называются экоморфами. Как правило, такие системы ЖФ создавались для ограниченного разнообразия типов растительности и потому были удобны.

На основе работ российских ученых начала XX в. (и с широким использованием системы ЖФ Г. Гамса) разработал свою систему ЖФ И.Г. Серебряков (1962, 1964). Его система иерархична (в отдельных типах – до 8 рангов: отдел, тип, класс, подкласс, группа, подгруппа, секция, ЖФ) и опирается на две теоретические посылки, свойственные российской НОР периода 1950-1960-х годов:

- признание адекватности структуры и функции, что позволяло рассматривать гипотетические связи между строением растений и условиями среды обитания как закономерности;

- эволюционная трактовка всех типов ЖФ как элементов филогенетического древа. К примеру, от единого корня «деревья» отходили ветви на лиановидные, суккулентные, немногоствольные, стелющиеся деревья и деревья-подушки, и уже на этих ветвях последовательно деревья эволюционировали в кустарники, травянистые поликарпики и монокарпики.

Современное знание, как уже отмечалось, более прагматично. При признании тенденции конвергенции ЖФ разных таксонов под влиянием сходных условий (суккулентные молочаи и кактусы, растения-подушки из разных семейств – зонтичных, сложноцветных, бобовых и т. д.; Серебрякова, 1980; Уиттекер, 1980) к детализации филогенетических связей между разными типами ЖФ или ФР интерес утрачен.

И.Г. Серебряков обосновал свою систему ЖФ огромным фактическим материалом: все единицы (от высших до низших) реально существуют. Система удобна для регионального использования, когда из нее отбирается ограниченное количество экоморф, встречающихся на исследованной территории. Это было показано на примере системы ЖФ

альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа (Pokarzhevskaya, 1995). Для обзоров глобального характера или масштаба целых материков удобнее более компактная система Мюллер-Дембуа – Элленберга или еще более обобщенные системы ФТР.

Общая структура системы ЖФ И.Г. Серебрякова следующая. Все разнообразие форм растений разбивается на 4 отдела: древесные растения, полудревесные растения, наземные травы, водные травы. Соответственно каждый отдел разбит на типы (их общее число 8) – деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички, поликарпические травы, монокарпические травы, земноводные травы, планктонные и водные травы. Каждый тип, в свою очередь, разделен на множество более мелких единиц. Чтобы показать принцип деления, приведем полный список единиц для одного типа – деревьев (характеристики единиц нами сокращены).

ТИП ДЕРЕВЬЯ

1 класс. Кронаобразующие деревья с полностью одревесневшими удлиненными побегами.

1 подкласс. Наземные кронаобразующие деревья.

Группа А. Деревья с «обычной», лишь подземной, корневой системой.

Подгруппа а. Деревья с прямостоящими стволами. Рост стволов всегда ортотропен.

Секция 1. Одноствольные деревья с высоким стволом (лесного типа). Ствол (моноподиальный или симподиальный) в единственном числе сохраняется в течение всего онтогенеза дерева.

Секция 2. Кустовидные или немногоствольные (плейокормные деревья (субальпийского и субарктического типа). Во взрослом состоянии имеют несколько стволов, возникающих из спящих почек у основания материнского главного ствола.

Секция 3. Одноствольные деревья с низким стволом (деревья лесостепного и саванно-лесного типа или «деревья плодового типа»).

Секция 4. Саванновые деревья с водозапасающим, резко утолщенным (иногда бочковидно), мощным стволом.

Секция 5. Деревья с сезонно суккулентными однолетними безлистными побегами (деревья внетропических пустынных областей).

Подгруппа б. Деревья с лежащим укореняющимся стволом и главными ветвями – стланцы.

Подгруппа в. Деревья с лиановидным стволом.

Группа Б. Деревья, обладающие, кроме «обычных» подземных корней, еще и специализированными надземными корнями.

Подгруппа а. Деревья с «ходульными» надземными корнями в нижней части ствола.

Подгруппа б. Деревья с «дыхательными» корнями.

Подгруппа в. Деревья с «досковидными» выростами-подпорками корневого происхождения в основании ствола.

2 подкласс. Гемипаразитные кронаобразующие деревья.

Группа А. Вегетативнонеподвижные гемиепифитные кронаобразующие деревья. Воздушные корни – ложные стволы – растут лишь вниз по стволу дерева-хозяина, тесно окружая его со всех сторон; утолщение их приводит к повреждению и отмиранию ствола дерева-хозяина.

Группа Б. Вегетативноподвижные гемиепифитные, кронаобразующие деревья. Воздушные корни растут не только вниз по главному стволу, но и вдоль ветвей кроны дерева-хозяина, спускаясь к земле под всей его кроной и образуя множество колонновидных «стволов» корневого происхождения.

2 класс. Розеточные деревья.

1 подкласс. Неветвящиеся розеточные деревья.

2 подкласс. Ветвящиеся розеточные деревья.

3 класс. Суккулентно-стеблевые безлистные деревья.

К сожалению, система И.Г. Серебрякова не была опубликована за рубежом и потому мало известна англоязычному читателю. Хотя его работы упоминаются в обзоре Я. Баркмана (Barkman, 1988), тем не менее, не цитируется ни одна публикация этого выдающегося исследователя в области экологической и эволюционной морфологии растений. Ф. Крагулец (Krahulec, 1995) после публикации статьи Г. Покаржевской отметил высокую экологическую информативность системы И.Г. Серебрякова и возможность ее использования для объяснения механизмов сосуществования видов и дифференциации экологических ниш в сообществах.

Глава 3. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ

Если при выделении ФР ставится задача очистить морфологические характеристики видов от экологических интерпретаций, то при выделении экологических групп (ЭГ) видов решается обратная задача – дать характеристику адаптивного потенциала видов и соответственно их координат в пространствах экологических факторов многомерного континуума растительности вне зависимости от их ФР. Таким образом, выделение ФР и ЭГ видов можно рассматривать как процесс дезинтеграции ЖФ, при котором сходные ФР могут оказаться в разных ЭГ, а внутри одной ЭГ окажутся разные ФР. Идеальной системой видов, наиболее полно отражающей их экологию и ЖФ, была бы решетка, в которой по горизонтали даны ЭГ, а по вертикали – ФР. В этом случае единообразные по ФР и экологически близкие виды и были бы самой дробной единицей классификации ЖФ, которую в отечественной НОР называют экоморфой (табл. 3).

Соответственно одноименные ФР образуют рефрены в разных ЭГ, а разные ЭГ – рефрены в разных ФР. Независимость систем ФР и ЭГ относительна: существуют деревья-ксерофиты (саксаул), деревья-мезофиты, (липа), деревья-гигрофиты (ольха черная), но не может быть дерева-гидрофита. По этой причине в каждой ЭГ для примера указано не более трех рефренов ФР.

**Зависимость между системами ФР (1-5), ЭГ (А-Е)
и низшими единицами системы ЖФ – экоморфами (А₁ Е₅)**

ЭГ	ФР				
	1	2	3	4	5
А	А ₁				
В	В ₁	В ₂			
С	С ₁	С ₂	С ₃		
Д		Д ₂	Д ₃	Д ₄	
Е			Е ₃	Е ₄	Е ₅

Географическая характеристика вида в конечном итоге также работает на их экологическую оценку, так как очевидно, что аркто-альпийские виды или виды центральноазиатско-африканского ареала будут иметь совершенно разную экологию. Тем не менее оценить экологию вида только через анализ географических закономерностей распределений удастся далеко не всегда. В любом географическом районе могут быть представлены экотопы разного характера (по увлажнению и механическому составу почвы и т. д.), и потому виды со сходными ареалами могут существенно различаться по экологии, и, наоборот, виды с разными ареалами – иметь сходную экологию (например, водные макрофиты).

3.1. Основные подходы к выделению экологических групп видов

Индивидуалистическая гипотеза Г. Глизна, принцип непрерывности Л.Г. Раменского или концепция континуума в современном понимании М. Остина (см. раздел 1.3) позволяют представить себе экологическое разнообразие видов. Оно представляет непрерывные последовательности сильно перекрытых диапазонов распределений (экологические очереди; Утехин, 1977) на комплексных градиентах экологических факторов или перекрывающихся сфер экологических ниш в гиперобъеме многомерного пространства факторов. Выражение Л.Г. Раменского, отличавшегося замечательной образностью языка, – «виды – не рота солдат, марширующих в ногу» – достаточно наглядно раскрывает ситуацию отношений видов и условий среды.

Любые ЭГ имеют очевидно редукционистскую природу, выделяются из прагматических соображений и условны. Редукцию континуума до дискретности и создание классификаций видов проще выполнить по одному градиенту. В этом случае градиент разбивается на определенное число градаций, и как ЭГ рассматриваются все виды, моды распределения которых лежат в границах одного класса (вне зависимости от того, сколь широки их распределения по этому градиенту). Понятно, что крайние классы всегда будут сборными, так как включают не только виды, моды которых приходятся на эти условия, но и виды с усеченными распределениями, заходящие в них краями своих экологических амплитуд.

Однако если использовать даже двумерное пространство, то группы видов, установленные по одному градиенту, начнут раскалываться на подгруппы с различным отноше-

нием ко второму фактору. Это раскалывание продолжится при использовании третьего градиента, четвертого и т. д., и в конечном итоге при полной факторизации экологического пространства группы растворятся в многомерном континууме. По этой причине практика установления ЭГ видов привела геоботаников к прагматическому решению – при выделении ЭГ учитывать не более двух (реже трех) наиболее важных факторов.

3.1.1. Использование физиологических методов

На первый взгляд может показаться, что при современном уровне развития методов физиологии растений открываются возможности для оценки отношения видов к водному режиму, освещенности, солевому питанию по физиологическим и анатомическим параметрам. Было много надежд на то, что «новые» методы вытеснят «старые» описательно-геоботанические и станут основой для объективной оценки экологии отдельных видов и их объединения в группы по отношению к условиям среды.

К примеру, такие параметры, как тип фотосинтеза (С3, С4, САМ), амплитуда осмотического давления клеточного сока, суточные циклы изменения транспирации, оводненность тканей, или анатомические признаки, показывающие адаптированность к засухе (редукция площади листа, развитие эпидермы, опушения, суккулентность и другие функциональные адаптационные признаки, помогающие растению сохранить дефицитную влагу; Горшкова, Зверева, 1988; Усманов и др., 2001), казалось бы, представляют наиболее объективный и эффективный способ оценки отношения видов к водному режиму. Однако это не так: при выделении ЭГ видов на основе физиологических параметров ситуация оказывается значительно более сложной. К каждому экологическому фактору у разных видов приспособление происходит по-своему, и адаптивные признаки могут образовывать очень большое число сочетаний (Усманов и др., 2001). Кроме того, физиологические оценки видов достаточно трудоемки и требуют специальных условий. В итоге оптимальным способом оценки экологии видов остается учет их распределения по экотопам и сообществам, и только после этого – физиологическое изучение видов, отражающих разные варианты адаптации к экологическим факторам.

Более того, если у группы видов какой-то вариант физиологической адаптации превалирует, то его значения оказываются в тесной связи с положением видов на ведущем комплексном градиенте среды, который установлен в результате ординационного анализа. Это было, в частности, показано К.Е. Кононовым и Л.Г. Наумовой (1982): основные показатели водного режима растений в пойме среднего течения р. Лены на градиенте от гигрофитов до мезоксерофитов (от логов к вершинам грив) были достоверно положительно связаны с распределениями видов над меженью реки, что отражало обеспеченность почвы влагой. И при этом на определение места вида в ординационной последовательности требовалось на порядок меньше времени и средств, чем при изучении его физиологических параметров.

Возникающая ситуация аналогична коллизии в таксономии, где при наличии мощных современных методов кариологического, серологического, биохимического и других анализов установление таксономических видов проводится все-таки на осно-

ве морфологических оценок, доступных глазу, а уже после этого некоторые из выделенных видов исследуются более сложными методами как объекты эйдологии (науки о видах; Грант, 1984). Таким образом, основным методом оценки экологии видов, видимо, навсегда останется изучение их распределения в пространстве экологических факторов или синтаксонов.

При разных вариантах выделения ЭГ видов по результатам геоботанических исследований исследователь опирается на принцип «тройной верности видов»: виды верны друг другу, если они верны сходным местообитаниям и формирующимся в них сообществам.

3.1.2. Использование результатов прямого градиентного анализа

Верность видов друг другу может быть установлена при использовании корреляционного анализа. Однако, как показал опыт использования этого подхода, привлекающего своей простотой, он в большинстве случаев «не работает». На показатели сопряженности влияет структура выборки, которую практически невозможно привести в соответствие со структурой изучаемой растительности. По этой причине, уфимцы, которые много лет затратили на выявление сходства видов посредством коэффициентов сопряженности и даже предложили свой коэффициент сопряженности, в дальнейшем отказались от использования этого метода.

Верность экологически близких видов общим условиям среды лежит в основе выделения ЭГ по результатам оценки их распределения по разным типам местообитаний при использовании градиентного анализа и построении экоклин. В конечном итоге сходство отношений к условиям среды стоит и за методами непрямой ординации, уходящими корнями в метод обратного усреднения М. Хилла (Розенберг, 1984). Однако даже при самых совершенных многомерных и нелинейных методах непрямой ординации на результат влияет эффект взаимодействия главных факторов, определяющих вариацию растительности. В итоге выделяемые оси ординационного пространства и скопления видов порой трудно интерпретировать. При использовании методов прямого градиентного анализа интерпретация экоклина не вызывает сложностей, однако в этом случае приходится проводить ординацию отдельно по разным факторам.

Для «реабилитации» методов градиентного анализа много сделал Р. Уиттекер (1980). Возможности использования прямого градиентного анализа сдерживаются лишь сложностью и даже невозможностью измерения некоторых факторов среды (например, пастбищной нагрузки, переменности увлажнения и богатства почвы). В тех случаях, когда ведущий комплексный градиент среды нетрудно измерить (высота над уровнем моря, географическая широта, общее содержание солей или хряща в почве, местное превышение в пойме, влияющее на длительность заливания паводковыми водами и близость уровня грунтовых вод и т. д.), метод прямого градиентного анализа предпочтительнее, так как его результаты интерпретируются однозначно. Однако если напряженность экологических факторов измерить сложно, то приходится прибегать к косвенным методам ординации. Выходом из положения может быть использование экологических шкал, рассматриваемых далее.

При использовании градиентного анализа в формализованном варианте моделируется индуктивный опыт установления групп видов с разным отношением к экологическим факторам, и в первую очередь – к увлажнению, когда выделяются группы гидрофитов, гидро-гигрофитов, гигрофитов, мезогигрофитов, гигромезофитов, мезофитов, ксеромезофитов, мезоксерофитов, ксерофитов. Способности человеческого мозга к получению обобщенной синтетической картины достаточно велики. В недалеком прошлом предпринимался опыт организации «мозгового штурма» (хотя этого термина в ходу тогда не было), и группе специалистов-экспертов предлагалось оценить экологию видов на основе эмпирических знаний, полученных ими ранее при изучении растительности (такой эксперимент проводила, к примеру, в 1960-е годы Г.С. Сабардина, возглавлявшая геоботанические исследования в Латвии). Оценки разных исследователей совпадали или различались не более чем на одну ступень (т. е. один и тот же вид оценивался как гигромезофит или мезогигрофит, как ксеромезофит или мезоксерофит).

В табл. 4 показаны ЭГ видов лугов по отношению к фактору засоления в пойме р. Лены. Интегральный показатель засоления – величина плотного остатка – оценивается достаточно просто. При этом в экологически однородном районе характер засоления, т. е. соотношение анионов, достаточно стабилен. Соотношение ионов в почвенных образцах разного уровня общего засоления варьирует незначительно. В пойме р. Лены засоление содово-хлоридное (преобладающим анионом является хлор, вслед за которым следуют сода и сульфат-ион).

В приведенном примере исходно задача выделения ЭГ не ставилась. Градиент был разбит на 8 классов в соответствии с точностью анализа засоления почв и объемом выборки. Использованная «химическая шкала» превысила масштаб чувствительности исследованных видов к этому фактору, и потому по характеру распределения выделено всего три более или менее стенотопных группы и одна группа эвритопов. Следует обратить внимание, что с невысоким постоянством виды галофильной ориентации встречаются и в сообществах мезофильных лугов, так как на отношение видов к засолению, как и на их отношение к фактору увлажнения, влияют остропеременные водный и солевой режимы почв поймы Средней Лены (почвы не только периодически увлажняются, но и промываются от солей). Это резко расширяет амплитуды видов по обоим факторам.

Большие возможности использования градиентного анализа для построения экологической классификации видов показал В.Б. Голуб (1983), который изучал отношение видов к фактору увлажнения с использованием градиента превышения над уровнем межи в дельте р. Волги. Таким образом, Голуб исследовал отношение вида к прямому экологическому фактору (точнее, к комплексному градиенту, организованному фактором увлажнения) через косвенный фактор, который, с одной стороны, отражает длительность затопления пойменными водами, а с другой – близость уровня грунтовых вод и переменность водного режима.

В зависимости от высоты над меженью и условий обводнения высотный диапазон профиля был условно разбит на шесть типов местообитаний: менее 0,5 м – гигрофитный, 0,5-0,9 – гигромезофитный, 1,0-1,4 – мезогигрофитный, 1,5-1,9 – мезофитный,

**Пример выделения экологических групп по фактору засоления методом
прямого градиентного анализа (пойма Средней Лены, Mirkin et al., 1992)**

Вид	Постоянство в классах засоления							
	0-0,5	0,5 1- 1,0	1,01- 1,5	1,5 1- 2,0	2,01- 2,5	2,51- 3,0	3,01- 3,5	более 3,5
Гликофиты								
<i>Dianthus versicolor</i>	0,35	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Leontopodium palibinianum</i>	0,36	0,09	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pulsatilla flavescens</i>	0,53	0,11	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Trisetum sibiricum</i>	0,39	0,12	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Rumex thyrsoiflorus</i>	0,27	0,12	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Lychnis sibirica</i>	0,61	0,25	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Koeleria cristata</i>	0,59	0,29	0,16	0,03	0,06	0,02	0,00	0,00
<i>Kobresia filifolia</i>	0,55	0,32	0,17	0,06	0,00	0,02	0,07	0,00
<i>Artemisia commutata</i>	0,63	0,43	0,41	0,47	0,36	0,22	0,07	0,06
Гликогалофиты								
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	0,54	0,87	0,86	0,80	0,64	0,60	0,71	0,37
<i>Taraxacum ceratophorum</i>	0,18	0,48	0,57	0,71	0,52	0,50	0,43	0,12
<i>Saussurea amara</i>	0,43	0,71	0,88	0,93	0,88	0,80	0,64	0,37
<i>Puccinellia tenuiflora</i>	0,21	0,64	0,91	0,98	0,98	0,87	0,93	0,31
<i>Glaux maritima</i>	0,22	0,33	0,49	0,64	0,65	0,75	0,66	0,68
Галофиты								
<i>Suaeda corniculata</i>	0,02	0,02	0,03	0,11	0,18	0,12	0,28	0,37
<i>Salicornia europaea</i>	0,00	0,04	0,02	0,06	0,10	0,07	0,21	0,22
Эвритопы								
<i>Potentilla anserina</i>	0,17	0,35	0,40	0,29	0,16	0,22	0,14	0,00
<i>Galatella dahurica</i>	0,36	0,48	0,57	0,55	0,26	0,25	0,36	0,06
<i>Peucedanum puberulum</i>	0,42	0,51	0,73	0,72	0,62	0,37	0,57	0,19
<i>Elytrigia repens</i>	0,73	0,79	0,92	0,90	0,90	0,82	0,78	0,44

2,0-2,4 – ксеромезофитный, 2,5-2,9 – ксерофитный. По данным водомерного поста за последние 20 лет, первый тип местообитания находится под водой более трех месяцев в году, второй – затапливается во время половодий на 2-3 месяца, третий – ежегодно на 1,5-2 месяца, четвертый покрывается водой 5-8 раз в десять лет на срок до

одного месяца, пятый – 1-2 раза в десятилетие на 10-20 дней, шестой – не затопливается во время половодий.

В соответствии с типами местообитаний все виды были разбиты на группы по отношению к фактору увлажнения. Как и в приведенном выше примере, ЭГ трактовалась как собрание видов с модой в одном классе градиента, а в зависимости от ширины эмпирического интервала присутствия (ЭИП) виды еще были подразделены на 3 группы: стенотопы, мезотопы и эвритопы. Первые – имеют ЭИП_{0,95} менее 0,75, вторые – 0,75-1,75, третьи – более 1,75. Разумеется, это разделение на группы стенотопов, мезотопов и эвритопов приложимо лишь к рассматриваемой выборке, так как изменение эколого-фитоценотического диапазона выборки даже в том же районе несомненно изменит и соотношение эмпирических интервалов встречаемости разных видов (не говоря о том, что экологические амплитуды видов изменятся в других почвенно-климатических условиях). Тем не менее и такое относительное группирование дает представление об экологии и флористическом составе травянистой растительности изучаемого участка дельты р. Волги. Классификация по отношению к фактору увлажнения приведена в табл. 5

Таблица 5

Экологическая классификация видов по отношению к фактору увлажнения, построенная по результатам градиентного анализа (по В.Б. Голубу, 1983)

Экологическая группа	Группы по широте экологической амплитуды		
	стенотопы	мезотопы	эвритопы
1	2	3	4
Гигрофиты	<i>Sparganium erectum</i>	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Alisma plantago-aquatica</i>	<i>Rorippa amphibia</i> , <i>Stachys palustris</i>
Мезогигрофиты	<i>Achillea septentrionalis</i> , <i>Butomus umbellatus</i> , <i>Carex acuta</i> , <i>Eleocharis acicularis</i> , <i>Inula britannica</i> , <i>Lythrum salicaria</i> , <i>Mentha arvensis</i> , <i>Polygonum hydropiper</i> , <i>P. minus</i>	<i>Gratiola officinalis</i> , <i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Polygonum amphibium</i>	<i>Alisma gramineum</i> , <i>Bidens tripartita</i> , <i>Chenopodium polyspermum</i> , <i>Cirsium arvense</i> , <i>Echinochloa crus-galli</i> , <i>Oenanthe aquatica</i> , <i>Rumex stenophyllus</i> , <i>Rorippa brachycarpa</i>
Гигромезофиты	<i>Salicornia europea</i>	<i>Crypsis aculeata</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Euphorbia borbini</i> , <i>Glyceria arundinacea</i> , <i>Lythrum virgatum</i> , <i>Potentilla reptans</i> , <i>Thalictrum flavum</i> , <i>Tournefortia sibirica</i>	<i>Althaea officinalis</i> , <i>Atriplex hastata</i> , <i>Bolboschoenus maritimus</i> , <i>Crypsis schoenoides</i> , <i>Hierochloa odorata</i> , <i>Rubia tatarica</i> , <i>Sonchus arvensis</i>

1	2	3	4
Мезофиты		<i>Aeluropus pungens</i> , <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Lepidium latifolium</i> , <i>Plantago major</i> , <i>Polygonum pulchellum</i>	<i>Elytrigia repens</i>
Ксеромезофиты		<i>Atriplex tatarica</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Euphorbia chamaesyce</i> , <i>Juncus gerardii</i>	<i>Atriplex litoralis</i> , <i>Chenopodium rubrum</i> , <i>Solanum nigrum</i> , <i>Suaeda confusa</i> , <i>Xanthium strumarium</i>
Ксерофиты	<i>Petrosimonia crassifolia</i>	<i>Dodartia orientalis</i> , <i>Eremopyrum triticeum</i>	

3.1.3. Использование результатов классификации растительности

В этом варианте выделения экологических групп используется «верность видов» определенным типам сообществ. Этот подход широко распространен в ФРГ, и устанавливаемые группы видов называются социологическими (Dierschke, 1994). В отечественной литературе такие группы называются эколого-ценотическими (ЭЦГ) и понимаются как совокупности видов с общим ареалом в синтаксономическом пространстве (Булохов, Соломещ, 2003).

Выделение ЭЦГ также имеет редуccionистскую природу, так как виды индивидуальны и каждый из них распределен по-своему. Поэтому при установлении ЭЦГ нецелесообразно учитывать обилие видов, а присутствие видов с постоянством ниже 20% приравнивается к их отсутствию. ЭЦГ, как и ЭГ, установленные по результатам прямого градиентного анализа, региональны. Это подчеркнул Г. Вальтер (1982) при сопоставлении ЭЦГ видов лесов Центральной Европы и аналогичных групп в Восточной Европе, которые были выделены Д.Н. Сабуровым (1984). По градиенту с запада на восток, за счет усиления континентальности климата, переменности водного режима почв и их обогащения питательными элементами, в одной ЭЦГ оказываются виды, которые в Центральной Европе относятся к разным ЭЦГ.

Как ЭЦГ могут рассматриваться диагностические комбинации синтаксонов эколого-флористической классификации. Однако это возможно только в том случае, если в основе установления синтаксонов лежат характерные виды, т. е. виды, центрированные в синтаксоне, который они диагностируют. Как показала практика классификации, при расширении ареалов синтаксонов число видов, которые могут быть оценены как характерные, резко убывает, особенно на уровне единиц ранга союз и ниже. Основу выделения большинства синтаксонов составляют виды, которые в класси-

ческом понимании системы Браун-Бланке являются дифференцирующими (см. раздел 15.2). Как и виды-детерминанты Л.Г. Раменского, они диагностируют синтаксоны пограничной частью своего ареала. По этой причине ЭЦГ, как правило, имеют ценоареалы, охватывающие несколько синтаксонов высшего ранга.

При выделении ЭЦГ проявляется закономерность общего порядка: чем больше трансформирована растительность влиянием человека, тем выше роль эвритопных ЭЦГ, охватывающих широкий спектр синтаксонов, так как их виды адаптированы не только и не столько к определенному набору почвенно-климатических условий, сколько к режиму нарушения растительности человеком.

В табл. 6 показаны ценоареалы пятнадцати ЭЦГ лесной растительности Южного Нечерноземья (Булохов, Соломеш, 2003).

Таблица 6

Эколого-ценотические группы лесной растительности

Эколого-ценотические группы	Синтаксоны												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Cladonia</i> (11)	▲												
<i>Pulsatilla patens</i> (16)	•	▲											
<i>Molinia caerulea</i> (4)			▲	•									
<i>Dicranum</i> (8)	•		▲	▲	•								
<i>Oxalis acetosella</i> (7)			•	▲	▲	▲	•						
<i>Pteridium</i> (9)			▲	▲	▲	▲							
<i>Galeobdolon luteum</i> (6)					•	•	▲						
<i>Trifolium alpestre</i> (16)		•			•	▲							
<i>Pulmonaria obscura</i> (11)					•	▲	▲	▲					
<i>Corydalis cava</i> (7)							▲	▲	•				
<i>Ficaria verna</i> (10)								•	▲		•		
<i>Carex elongata</i> (10)										▲			
<i>Iris pseudocarus</i> (4)											▲		
<i>Calystegia sepium</i> (9)												▲	
<i>Ledum palustre</i> (9)													▲

Синтаксоны: 1,3 – *Dicrano-Pinion*; 2 – *Cytiso-Pinion*; 4 – *Eu-Piceenion*; 5 – *Melico-Piceenion*; 6 – *Vaccinio myrtilli* – *Quercion roboris*; 7 – *Tilio-Quercion*; 8 – *Aceri campestris* – *Quercion roboris*; 9 – *Alnion incanae*; 10 – *Alnion glutinosae*; 11 – *Salicion cinerae*; 12 – *Salicion triandrae*; 13 – *Ledo-Pinion*. В скобках указано число видов в группе;

▲ – центр эконоареала группы; • – невысокая представленность видов группы в синтаксоне.

Из таблицы очевидно, что есть группы с узким диапазоном распределения, встречающиеся только в одном синтаксоне (*Cladonia*, *Carex elongata*, *Iris pseudocarus*, *Calystegia sepium*, *Ledum palustre*), и с широким диапазоном, например, *Oxalis acetosella*, которая встречается в зеленомошных лесах союза *Dicrano-Pinion*, зеленомошных ельниках *Eu-Piceenion*, в травяных ельниках *Melico-Piceenion*, в дубняках с участием в напочвенном покрове бореальных видов *Vaccinio myrtilli*–*Quercion roboris* и в типичных широколиственных лесах *Tilio-Quercion*.

Сходным по подходу, но при использовании более строгого количественного метода (кластерный анализ), является анализ флоры березовых лесов Сибири, который

выполнен Л.И. Малышевым при участии итальянских коллег из университета Триест (Nimis et al., 1994). ЭЦГ, установленные по сходству распределения в описаниях, были проанализированы как девять географических элементов с разными ареалами, что оказалось возможным потому, что в выборку была включена совокупность РС с достаточно узким экологическим диапазоном, и объемы групп видов географических элементов и ЭЦГ совпали.

О.В. Смирнова с соавторами (Восточноевропейские ..., 2004) привели свою систему ЭЦГ. Метод их установления включает два этапа:

1) экспертная оценка состава ядер ЭЦГ «мозговым штурмом» с привлечением данных литературы и при личном участии экспертов;

2) уточнение состава ЭЦГ с использованием многомерной статистики. Кроме того, используются оценки видов по шкалам Е. Ландольта, Х. Елленберга и Д.Н. Цыганова.

Авторы считают, что в основе ЭЦГ лежит связь эдификаторов и второстепенных видов. (Заметим, что это не совсем верная установка, так как среди выделенных ЭЦГ есть «степная» и «луговая». В этих типах травяной растительности, как правило, эдификаторов нет.) Установлены следующие группы (в скобках указано число видов):

- бореальная лесная (74);
- неморальная лесная (100);
- ольшанниковая (нитрофильная) лесная (44);
- боровая лесная (18);
- бореальная опушечная (29);
- неморальная опушечная (98);
- ольшанниковая (нитрофильная) опушечная (37);
- боровая опушечная (79);
- байрачных широколиственных лесов (93);
- степная (227);
- сухих лугов (60);
- влажных лугов (265);
- олиготрофных болот (36);
- мезотрофных болот (44);
- прибрежно-водная (120);
- аллювиальная (51);
- внутриводная (81).

Авторы выделяют также «группу адвентивных растений», но в приведенной таблице характеристики ЭЦГ ее нет, и потому число видов в этой важной для флористического анализа группе остается неизвестным.

В целом подход авторов, несмотря на использование методов многомерной статистики, достаточно традиционен. Он опирается на интуицию экспертов, которая у опытных геоботаников, обладающих способностью к «внутреннему синтезу», обычно развита. Однако, как мы полагаем, число видов в ЭЦГ слишком велико, так как в их состав включены виды не только «ядер», но и «периферии», которые отнесены к ЭЦГ весьма условно.

На момент написания цитированной монографии для растительности исследованного ими региона синтаксономия была еще фрагментарной, и потому при установлении «ядер» авторы не могли использовать «синтаксономическую канву». Подход А.Д. Булохова имеет ряд преимуществ, главное из которых – возможность устанавливать ЭЦГ, охватывающие разный объем синтаксономического пространства.

3.1.4. Использование экологических шкал

Экологические шкалы – это таблицы характеристики экологии видов, на основе которых проводится оценка условий среды (т.е. решается задача, называемая геоботанической индикацией). Из всех имеющих хождение экологических шкал (Ellenberg, 1979; Landolt, 1977; и др.) лучшими для травяной растительности, видимо, остаются шкалы, составленные под руководством Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956). На основе этих шкал были составлены шкалы Д.Н. Цыганова (1983).

Методика составления шкал Раменского заключалась в следующем: подбирались экологически контрастные описания, представляющие заведомо различные градации по одному фактору, и между ними помещались промежуточные описания до тех пор, пока картина изменения флористического состава по осям факторов (увлажнение, богатство почвы, пастбищная дигрессия, аллювиальность, переменность увлажнения) не становилась континуальной. Далее на этих градиентах факторов устанавливались диапазоны распределения видов при разном обилии.

Для Европейской части СССР шкалы были составлены на основе 20 тысяч описаний для 1400 растений. Эта работа была проведена в довоенный период, но опубликовать шкалы удалось лишь в 1956 г. уже после смерти Л.Г. Раменского. В дальнейшем И.А. Цаценкин составил шкалы для других районов СССР – Средней Азии, Алтая и Урала, Кавказа, Карпат и Балкан, Памира. Однако методический уровень составления этих шкал был невысок, и потому они практически не использовались.

Шкалы для Европейской части СССР, напротив, используются достаточно часто. В этих шкалах экология каждого вида оценена по отношению к пяти факторам среды. Количество градаций (ступеней) по этим факторам следующее:

- увлажнение – 120;
- богатство и засоление почвы – 30;
- переменность водного режима – 20;
- аллювиальность – 10;
- пастбищная дигрессия – 10.

Для некоторых видов диапазон распределения указан не при всех показателях покрытия и, кроме того, для фактора «аллювиальность» указаны только верхние значения диапазона распределения.

Л.Г. Раменский не ставил задачу выделения ЭГ, тем не менее, охарактеризованные им виды можно разбить на группы по приуроченности диапазона распределения при максимальном обилии к разным частям градиента. Так, к примеру, по оси увлажнения Раменский объединил 120 ступеней в 12 более крупных градаций, по приуроченности к которым несложно выделить ЭГ видов:

- 1-17 – пустынное увлажнение (гиперксерофиты);
 18-30 – полупустынное (пустынно-степное, гиперксерофиты);
 31-39 – сухостепное (ксерофиты);
 40-46 – среднестепное (мезоксерофиты);
 47-52 – лугово-степное (влажностепное, ксеромезофиты);
 53-63 – сухолуговое (и свежелуговое, мезофиты);
 64-76 – влажнолуговое (гигромезофиты);
 77-88 – сыролуговое (гигромезофиты);
 89-93 – болотно-луговое (мезогигрофиты);
 94-103 – болотное (гигрофиты);
 104-109 – местообитания прибрежно-водной растительности (гигрогидрофиты);
 110-120 – местообитания водной растительности (гидрофиты).

В табл. 7 приведен пример установления ЭГ на основе шкал Л.Г. Раменского.

Возможно также выделение некоторого количества эвритопных ЭГ. Так, *Festuca valesiaca* даже при высоком обилии имеет диапазон распределения от 21 до 53 степени, и соответственно этот вид должен рассматриваться как гиперксерофит-мезоксерофит (пустынно-степной-луговостепной вид; Е.М. Лавренко называл его эвриксерофитом).

Таблица 7

Пример сравнительной экологической характеристики некоторых видов растений по фактору увлажнения в лесостепной зоне (Раменский и др., 1956)

Вид	Массово (более 8%)	Обильно (2,5-8%)	Умеренно (0,3- 2,5%)	Мало (0,1- 0,2%)	Едини- чно	ЭГ
	m	c	n	p	s	
<i>Carex gracilis</i>	95-103	89-105	82-106	80-	68-	Гигрофит
<i>Phalaroides arundinacea</i>	89-94	84-98	74-99	66-100	64-102	Мезогигрофит
<i>Carex vulpine</i>	90-99	84-102	82-104	75-105	69-	Мезогигрофит
<i>Agrostis alba</i>	56-71	55-82	53-88	51-90	49-96	Гигромезофит
<i>Carex praecox</i>	65-80	51-83	47-87	36-89	-98	Гигромезофит
<i>Bromopsis inermis</i>	51-60	48-65	47-71	43-78	-82	Мезофит
<i>Festuca pratensis</i>	59-77	51-83	48-88	47-94	-96	Мезофит
<i>Trifolium pratense</i>		55-68	-76	47-89		Мезофит
<i>Trifolium montanum</i>	53-58	47-66	43-70	36-	33-77	Ксеромезофит
<i>Festuca valesiaca</i>	21-53	17-59	12-62	11-64	10-66	Ксерофит-эвритоп

Для экологической оценки условий среды растительности горных территорий более приемлемы экологические шкалы Е. Ландольта (Landolt, 1979). Как будет показано в разделе 17.2.1, они использованы уфимскими геоботаниками при изучении лесов Южного Урала (Shirokih, Martinenko, 2009). В отличие от шкал Раменского в шкалах Ландольта используется только пять ступеней для каждого фактора: увлажнения (F, в случае переменного увлажнения к баллу добавляется буква «w»), богатства почвы азотом (N), засоления (S), кислотности почвы (R), теплообеспеченности (T), континентальности (K), гумусированности почвы (H), структурности почвы (D), освещенности (L).

В табл. 8 показаны оценки экологии девяти луговых видов по шкалам Е. Ландольта.

Таблица 8

Экологическая характеристика некоторых луговых видов растений (Landolt, 1979)

Вид	Шкалы								
	F	R	N	H	D	S	L	T	K
<i>Agrostis gigantea</i>	3w	3	3	3	5	1	3	3	3
<i>Amoria montana</i>	2w	3	2	3	4	1	4	3	3
<i>Bromopsis inermis</i>	2w	4	3	3	3	1	4	4	4
<i>Carex gracilis</i>	4w	3	3	3	3	1	3	3	3
<i>Carex praecox</i>	2	4	2	2	3	1	4	4	4
<i>Carex vulpina</i>	5w	4	2	4	4	1	3	4	3
<i>Festuca pratensis</i>	3	3	4	4	4	1	4	3	3
<i>Festuca valesiaca</i>	1	3	2	2	3	1	4	4	5
<i>Trifolium pratense</i>	3	3	3	3	4	1	3	3	3

3.2. Географическая характеристика видов

Изучение ареалов видов позволяет характеризовать географические закономерности их распределения и дает дополнительную информацию об экологии видов. Эти данные используются при классификации растительности и интерпретации установленных единиц.

3.2.1. Современные представления об ареалах

Ареалы видов также формируют континуум, так как практически нет двух видов, которые имели бы полностью совпадающие ареалы и тем более сходную структуру ареала, для выявления которой в его пределах устанавливаются хорионы – подареалы с различной ценотической ролью видов. В одной части ареала вид может высту-

пать в качестве доминанта, в другой – попадает в положение постоянного второстепенного вида, а в третьей – редкого, встречающегося спорадически и особенно уязвимого под давлением антропогенного пресса. У некоторых видов, напротив, ареалы более или менее однородны, и в пределах ареала вид встречается либо более или менее часто, либо спорадически. Всеобщим правилом является низкая устойчивость видов к воздействию человека у границ ареалов. В этих условиях виды становятся угрожаемыми и включаются в региональные «Красные книги».

Ареалы могут варьировать по размеру (от космополитных, «всюдных», до эндемиков, встречающихся на ограниченной территории, часто имеющей площадь всего несколько квадратных километров), быть сплошными или разорванными (дизъюнктивными).

Размер ареалов видов в естественных (или спонтанных синантропных – рудеральных) РС корректируется режимом ценотических отношений и типом стратегии вида, так как в пределах ареала виды существуют в условиях реализованных ниш. При отсутствии конкуренции (например, в ботанических садах) ареалы видов оказываются несравненно шире, чем в естественных условиях. Таким образом, по аналогии с рассматриваемыми далее реализованной и фундаментальной нишей (см. раздел 5.1.2) можно говорить об аутэкологическом и синэкологическом ареалах видов.

Попытки создавать универсальные системы ареалов всегда заканчивались неудачей, так как эти системы, подобно «всеобъемлющим» системам ЖФ, были сложны и неудобны для практического использования. Автор одной из лучших книг об ареалах растений А.И. Толмачев (1974) по этому поводу писал: «Опыт создания некоторых основ формальной “системы ареалов” и ее “наглядного” отображения при помощи формул свидетельствует, по-видимому, о практической невозможности систематизации данных об ареалах, не подчиненной конкретным ботанико-географическим задачам. Видимо, для сопоставления основных черт распространения растений в общеземном плане нужны одни основы классификации, для рассмотрения ареалов в деталях, в региональном плане – другие. При этом вопрос о том, что именно должно оттеняться в каждом региональном сопоставлении ареалов, зависит от особенностей решаемых соответствующим исследованием вопросов, что исключает возможность какой-либо стандартизации приемов классификации. Общеземная “система ареалов”, детализированная до той степени, которая удовлетворила бы исследователя-регионалиста, по-видимому, не может быть разработана. Вероятно, она и не нужна практически» (с. 108).

В приведенной цитате выдающегося ботаника-географа (и, кроме того, вообще широко образованного ботаника, который прекрасно ориентировался в проблемах систематики растений и геоботаники) красной нитью сквозит интуитивно воспринятый им прагматический подход, о котором уже говорилось.

3.2.2. Критерии оценки географии видов

Для характеристики видов в современной ботанической географии используется несколько систем оценок ареалов:

– система широтных поясов, с разделением видов на арктические, бореальные, неморальные, степные, пустынные виды и плюризональные (т. е. распространенные в нескольких широтах);

– система долготных поясов – виды разделяются на западно-европейские, центрально-европейские, восточно-европейские, дальневосточные, североамериканские, плюрирегиональные (космополитные) и т. д.;

– система высотных поясов: виды равнинные, субмонтанные, монтанные (т. е. горные, с подразделением их на субальпийские, альпийские и нивальные);

– система географических элементов – типов ареалов, которые имеют сходные координаты в системе биогеографических координат.

Системы широтных и долготных поясов Б.А. Юрцев (1968) удачно назвал биогеографическими координатами вида.

Наиболее полной сводкой по географии видов остается трехтомник Г. Мейзеля с соавторами (Meusel et al., 1965, 1978; Meusel, Jager, 1992), в котором системой специальных буквенных шифров для каждого вида центральноевропейской растительности указано его отношение к долготе, широте и высоте над уровнем моря.

Г. Вальтер (1982) для анализа европейской флоры выделил всего 8 типов ареалов: арктический, бореальный, средневропейский, атлантический, средиземноморский, понтический (объединяющий виды восточно-европейских степей), южносибирский и турано-центральный. Эта система вполне приемлема для стран Центральной Европы при общей ориентации во флоре, но будет выглядеть чрезмерно обобщенно для восточно-европейской флоры, не говоря уже о флоре Сибири.

В соответствии с уловленным А.И. Толмачевым прагматическим принципом, для разных районов используется разное число градаций шкал по осям широтности, меридиональности и высотности. Так, при анализе флоры Мещеры (Определитель..., 1987) количество широтных групп было ограничено всего четырьмя (бореальная, неморальная, лесостепная, плюризональная), но количество долготных групп и подгрупп было увеличено до 12: плюрирегиональная, голарктическая, евразийская, евросибирская (восточноевропейско-сибирская, европейско-западносибирская, восточноевропейско-западносибирская), евро-сибирско-древнесредиземноморская, европейская (паневропейская, средневропейская, восточно-европейская), европейско-древнесредиземноморская, европейская-североамериканская.

Таким образом, система географических элементов зависит от особенностей района (чем больше его протяженность с севера на юг, тем, естественно, будет больше градаций, отражающих зональность) и от задачи исследования. Чрезмерная детализация географических элементов не оправдана.

3.2.3. Адвентивные виды

При анализе разнокачественности флор большое внимание уделяется адвентивным (заносным) видам. В широком плане процесс обогащения флоры за счет заносных видов отражает антропогенную эволюцию растительности (см. раздел 18.7).

По принятой классификации адвентивных видов (Корнаш, 1978; Туганаев, Пузырев, 1988; Флора..., 1996) в этой группе различаются виды по трем критериям.

По времени заноса различают:

- археофиты. Занесены до XVI в.;
- кенофиты (неофиты). Появились в более позднее время;
- супернеофиты. Появились после XIX в.

По способу заноса различают:

- ксенофиты. Занесены случайно;
- эргазиофиты. Занесены преднамеренно.
- ксеноэргазиофиты. Переходная группа с неясным сценарием появления в новом районе.

По степени натурализации различают:

- эфемерофиты. Флюктуирующие виды, которые то появляются, то исчезают в локальных местообитаниях (например, *Oenothera depressa*, *Padus virginiana* в Удмуртии; Туганаев, Пузырев, 1988);
- колонофиты. Виды, прочно закрепившиеся в новых местообитаниях, но не распространяющиеся из них;
- эпекофиты. Виды, которые расселяются по нарушенным местообитаниям (виды рудеральных РС, например, рода *Ambrosia*);
- агриофиты. Заносные виды, которые внедряются в естественные сообщества (например, *Hypericum* в США, *Opuntia* в Австралии и др.).

Роль адвентивных видов в современной растительности возрастает, этот вопрос будет рассмотрен в разделе 18.7.

Глава 4. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ

Эколого-фитоценотическая стратегия (ЭФС) вида является интегральной эколого-биологической характеристикой, которая отражает способ выживания в условиях разных экотопов, разных РС и разных режимов влияния экзогенных нарушающих воздействий. Знание ЭФС видов и учет соотношения числа видов с разными стратегиями в РС (стратегический спектр) лежит в основе различения моделей организации РС (см. раздел 13.1).

Концепция ЭФС растений пришла на смену концепции фитоцено типов, т. е. типов видов по роли в организации РС (эдификаторы, созидификаторы, ассектаторы, по В.Н. Сукачеву; см. Работнов, 1992). Понятия «фитоцено тип» и «ЭФС» перекрываются, но не идентичны, и дополняют друг друга (Работнов, 1992; Кучеров, 1995). Фитоцено типы отражают отношения видов внутри РС, а типы ЭФС – тип поведения, предопределяющий роль в РС в зависимости от всего комплекса факторов (и биотических, и абиотических). В экстремальных условиях, когда РС разомкнуты, и их фитоцено тический режим ослаблен, выделять фитоцено типы неправомерно.

Тип ЭФС отражает наиболее общие характеристики вида, объясняющие способ его выживания. Сам по себе термин «стратегия» первоначально возник в экологии

животных в 1950-е годы и лишь в 1970-е годы переключался в экологию растений. Однако, как это часто бывает в науке, содержание этого понятия намного опередило появление термина.

4.1. Типы стратегий по Макклиоду – Пианке

Первым исследователем стратегий растений, видимо, был Дж. Макклиод (McLeod, 1884; по: Hermy, Stieperaere, 1985), который разделил их по способу выживания на «пролетариев» и «капиталистов». Столь экстравагантные названия типов поведения были данью моде (именно в этот период в Европу пришел марксизм), тем не менее, аналогии Макклиода весьма удачны. Растения-капиталисты затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, они уходят под зиму с капиталом фитомассы многолетних тканей древесных стволов и ветвей, корневищ, клубней, луковиц и пр. Растения-пролетарии, напротив, зимуют в стадии семян, т.е. без «капитала», так как при этом типе стратегии энергия затрачивается на размножение.

В дальнейшем Дж. Харпер (Harper, 1973) показал, что ПР «пролетариев» являются «оппортунистическими», регуляция их плотности происходит за счет пластичности (см. раздел 8.6). Макклиод отметил, что «пролетарии» – это, как правило, ветроопыляемые растения, а «капиталисты» – насекомоопыляемые. Эти критерии различения двух типов стратегий были заданы Макклиодом чрезмерно жестко, так как имеется значительное число «капиталистов» с ветроопылением (хвойные, ковыли в степях и др.) и, наоборот, часть «пролетариев» опыляется насекомыми (сорные и рудеральные виды из семейства Brassicaceae). Тем не менее именно ветроопыление большинства рудеральных растений позволяет им заселять антропогенно нарушенные местообитания, где состав насекомых-опылителей может быть резко обеднен. Повышение доли ветроопыляемых растений, видимо, можно рассматривать как один из параметров для оценки интенсивности процесса синантропизации растительности (см. раздел 18.7.1).

Спустя восемь десятилетий, П. Макартур и Е. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) переоткрыли типы стратегий Макклиода, описав их как результат двух типов отбора у видов: r-отбора и K-отбора. Позднее представления об этих типах отбора дополнил Э. Пианка (1981): r-отбор – это эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение, а K-отбор – на поддержание жизни взрослого организма. Несмотря на то, что стратегии r-отбора и K-отбора были разработаны для животных, они в целом соответствовали стратегиям растений – «пролетариям» и «капиталистам». Э. Пианка (1981) подчеркнул, что «мир раскрашен не только в черное и белое», в природе преобладают «серые тона» (организмы с переходными между r- и K- типами стратегий). Это дало нам основание называть одномерную классификацию стратегий по результатам r- и K-отбора «системой Макклиода – Пианки» (Миркин и др., 1989).

Таким образом, система стратегий растений Макклиода – Пианки основывается на учете одного фактора: роли репродуктивного усилия в выживании. «Пролетарии»

образуют большое количество семян и выживают за счет того, что всегда какая-то часть семян попадает в благоприятные условия (нарушенные местообитания с ослабленным режимом конкуренции). «Капиталисты» тратят меньше сил на репродуктивное усилие и выживают за счет того, что имеют зимующие (переннирующие) органы с запасом органических веществ, что позволяет им переживать неблагоприятные условия. Являясь многолетниками, они многократно дают потомство. Растения с переходным типом стратегии, например, многолетние луговые травы, характеризуются достаточно высокой плодовитостью и умеренной долей массы зимующих органов.

4.2. Типы стратегий по Раменскому – Грайму

Переоткрытие типов стратегий Маклиода Р. Макартуром и Дж. Уилсоном иллюстрирует поливергентно-конвергентную модель развития научного знания: сходные идеи возникают независимо у разных исследователей и затем объединяются в общую научную концепцию. Эта же закономерность развития науки проявилась при разработке второй системы типов стратегий, которая отражает не только возможности выживания при разных затратах на репродуктивное усилие (величина этого усилия коррелирует со степенью нарушенности местообитания), но и адаптации растений к условиям разной степени благоприятности и стабильности местообитаний. Ее независимо открыли Л.Г. Раменский и Дж.Ф. Грайм².

Л.Г. Раменский (1938) разделил все виды на три «ценобиотических типа» (к этому времени термин «стратегия» еще не вошел в обиход экологов):

виоленты – конкурентно мощные растения, «энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования среды» (с. 379);

пациенты «в борьбе за существование... берут не энергией жизнеспособности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным» (с. 379);

эксплеренты «имеют очень низкую конкурентную мощность, но зато способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они вытесняются последними» (с. 380).

Раменский уподобил виоленты – львам, пациенты – верблюдам, эксплеренты – шакалам.

Система Раменского, к сожалению, осталась практически незамеченной научной общественностью, зато на долю переоткрывшего те же стратегии Дж.Ф. Грайма

² Переоткрытие типов стратегий (как г- и К-отбора, так и системы C,R,S), запоздалое признание континуума – примеры проявления общей закономерности развития знания. М.Д. Голубовский (1996) пишет о том, что постижение нового невозможно без интуиции, пристрастного и субъективного отношения к познаваемому объекту (синдрома Пигмалиона), которое формирует скрытое имплицитное знание (в понимании М. Полани). «Вхождение в мир нового знания есть трудный эвристический процесс, требующий от других членов сообщества усилий, сочувствия и временного ослабления критического контроля. По этой причине ... период непризнания нового будет всегда оставаться инвариантой в развитии разных областей науки» (с. 65).

(Grime, 1979; Grime et al., 1988), напротив, выпал грандиозный успех, сделавший его одним из наиболее цитируемых ботаников. Грайм переоткрыл эту системы ЭФС, что называется, «один к одному». В отличие от Раменского, посвятившего своим «цено-биотическим типам» всего несколько страниц, Грайм свою систему сделал предметом детального обсуждения в двух цитированных монографиях. Мы предложили называть эту систему ЭФС системой Раменского–Грайма (Миркин и др., 1989).

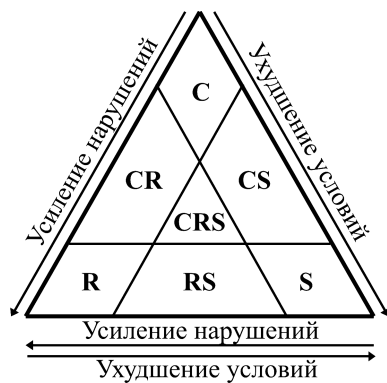


Рис. 2. Треугольник Грайма.
Пояснения в тексте

В отличие от системы стратегий Макклиода–Пианки система Раменского–Грайма двумерна: типы стратегий отражают отношение растений к двум факторам – к благоприятности условий местообитания и к нарушениям. На рис. 2 показана эта система типов стратегий в виде так называемого «треугольника Грайма». Буквы в углах треугольника обозначают три первичных типа стратегии, сочетания из двух и трех букв – переходные, вторичные, типы. Вслед за Т.А. Работновым мы используем приоритетные названия типов, которые дал Раменский.

4.2.1. Первичные типы стратегий

Основные черты первичных типов стратегий сводятся к следующему.

Тип С (от англ. competitor – конкурент) – виолент, силовик, «лев». Это мощные растения, чаще деревья, кустарники или высокие травы (например, *Phalaroides arundinacea* в прирусловой пойме рек умеренной полосы или *Phragmites australis* в дельтах южных рек полупустынной и пустынной зоны), которые произрастают в благоприятных условиях (полное обеспечение водой, элементами питания, теплый климат) при отсутствии нарушений. Это деревья, которые имеют распростертую крону, или многолетние травы с мощной системой корневищ, как у канареечника и тростника. Виоленты держат под контролем условия среды и полностью (или почти полностью) используют обильные ресурсы местообитаний.

Виоленты всегда являются абсолютными доминантами в РС, и примесь других видов незначительна. Пример типичного виолента – бук (*p. Fagus*). В буковых лесах под пологом деревьев сумрачно и почти нет трав и кустарников (такие леса называют мертвопокровными). В зарослях тростника в дельте р. Волги биомасса доминанта составляет 99%, другие виды встречаются единично (Golub et al., 1991). У виолентов реализованная и фундаментальная ниши (см. раздел 5.1.2) совпадают, так как эти растения настолько сильны, что находятся вне конкуренции с другими претендентами на эту нишу.

Виоленты могут процветать только при наличии значительного количества ресурсов почвенного питания и света. Эту особенность хорошо проиллюстрировали опыты

с высевом *Phalaroides arundinacea* при разном уровне обеспечения элементами питания (Турубанова, Миркин, 1988). При внесении высоких доз минеральных удобрений проявлялась виолентность канареечника: он захватывал основную часть пространства ниш сообщества, и потому к шестому году жизни травостоя участие видов-спутников и их число были незначительными. На контроле, где удобрения не вносились и почвы были бедны элементами минерального питания, к шестому году жизни сообщества канареечник практически выпал из посева, так как был вытеснен внедряющимися видами.

При ухудшении условий (просыхание почвы, засоление и т. д.) или при нарушениях (рубка леса, высокие рекреационные нагрузки, пожары, воздействие техники и т. д.) «львы» растительного мира погибают, не имея приспособлений для переживания действия этих факторов.

Чистый виолент – редкость, в природе чаще распространены рассматриваемые далее вторичные типы, переходные от виолента к другим типам стратегий.

Тип S (от англ. stress-tolerant – устойчивый к стрессу) – пациент, «выносливец», «верблюду». Это растения, обитающие в неблагоприятных условиях (засуха, засоление, дефицит света или ресурсов минерального питания, холодный климат, интенсивный выпас и т. д.). Для переживания стресса у пациентов имеются специальные синдромы адаптивных признаков. Типичными пациентами являются ксерофиты, галофиты, олиготрофы, сциофиты и виды других ЭГ экстремальных местообитаний. Они не образуют сомкнутых РС, обычно их покров разрежен и число видов в этих РС небольшое. При этом каждый вид выживает по-своему, и конкуренции практически нет. РС, по существу, представляют собой просто сумму ПР.

В некоторых РС пациенты сообитают с виолентами, занимая ниши под их густым пологом, например, *Asarum europaeum* в широколиственном лесу или зеленые мхи в еловом лесу. Поэтому целесообразно подразделять пациенты на два подтипа:

- экотопические пациенты. Приспособлены к жизни в исходно бедных для растений местообитаниях с постоянным абиотическим стрессом (например, растения пустынь, злостных солончаков, тенистых расщелин скал);

- фитоценоотические пациенты. Приспособлены к жизни в исходно благоприятных для растений местообитаниях, где условия стресса создаются виолентами (например, уже упомянутый *Asarum europaeum* под сомкнутым пологом деревьев или виды рода *Охуссус* на сфагновых болотах).

Тип R (от англ. ruderal – сорный) – эксплерент, рудерал, «шакал». Эти растения замещают виолентов при сильных нарушениях местообитаний или используют ресурсы в стабильных местообитаниях, но в периоды, когда они оказываются невостребованными доминантами. Большинство эксплерентов – однолетники (реже – малолетники) с высоким репродуктивным усилием (т. е. виды-«пролетарии» в терминологии Маклиода). Они способны формировать банк семян в почве (например, виды родов *Artemisia*, *Chenopodium*, *Atriplex*) или имеют приспособления для распространения плодов и семян (например, летучки – у видов родов *Taraxacum*, *Cirsium* или прицепки – у *Lappula* и *Arctium*, плоды которых разносят животные и человек). Семена некоторых растений распространяются водой. К интенсивному семенному размноже-

нию нередко добавляется вегетативное, например, корневищами и корневыми отпрысками у *Elytrigia repens*, видов рода *Sonchus* и др.

Таким образом, рудералы первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних видов уже имеются в почвенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами. Эту важную для экосистем группу растений можно назвать «ремонтной бригадой» и «легкой кавалерией природы», которая, как живица на пораненном стволе сосны, залечивает нанесенные природе раны.

К эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных фитоценозах без нарушений. Это происходит в двух случаях:

– при обильных ресурсах, когда временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах ценотически сильных видов (весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листвы на деревьях и активного роста трав напочвенного покрова);

– при постоянно ослабленном режиме конкуренции и внезапно резко увеличивающемся количестве ресурса, который пациенты, постоянно присутствующие в сообществе, не могут освоить. В пустыне однолетники-эфемеры за короткий период вегетации после дождей покрывают поверхность почвы зеленым ковром. Конкуренции со

Таблица 9

Сравнительная характеристика первичных типов ЭФС растений

Признак	Тип ЭФС		
	виолент (С)	пациент (S)	эксплерент (R)
Абиотические условия среды	Благоприятные	Неблагоприятные	Благоприятные
Наличие нарушений	Нет	Нет	Есть
Уровень конкуренции растений	Высокий	Низкий	Высокий
ЖФ	Деревья, кустарники, реже травы мезоморфного облика с широким простираанием в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью	Небольшие растения, кустарнички, деревья, многолетние травы ксероморфного облика, однолетние и многолетние суккуленты, лишайники, мхи	Однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением
Тип реагирования на стресс	Морфологический	Физиолого-биохимический	Морфологический
Экологическая ниша (см. главу 5)	Широкая; реализованная ниша близка по объему к фундаментальной, дифференциация ниш выражена хорошо	Узкая; реализованная ниша приближается по объему к фундаментальной, дифференциация ниш не выражена	Широкая; реализованная ниша по объему много меньше фундаментальной и приближается к нулю, дифференциация ниш слабая

стороны пустынных кустарников с разреженным пологом и глубокими корневыми системами они при этом не испытывают.

Такие растения-эксплеренты, которые постоянно присутствуют в фитоценозах в покоем состоянии и периодически дают вспышки обилия, можно назвать ложными эксплентами (в отличие от типичных «асоциальных» растений-«бродяг», которые являются настоящими эксплентами).

Велика роль эксплентов в городских и сельских экосистемах, где они расселяются в многочисленных нарушенных и нарушаемых местообитаниях и препятствуют развеванию пыли с незакрепленной растительностью поверхности земли, концентрируют атмосферные загрязнители в своих листьях, продуцируют кислород в процессе фотосинтеза.

В табл. 9 приведена сравнительная характеристика трех типов первичных стратегий растений системы Раменского–Грайма.

4.2.2. Вторичные типы стратегий и пластичность стратегий

Три первичных типа стратегий связаны множеством переходных типов, которые называются вторичными стратегиями. Видов с вторичными стратегиями больше, чем видов «чистых» первичных стратегий, особенно виолентов. Примером вида, имеющего стратегию виолент-пациент (CS), является *Pinus sylvestris* (может формировать высокие древостой на бедных песчаных почвах), а также все виды рода *Picea*, которые произрастают в холодном климате на бедных кислых (но хорошо увлажненных) почвах. Стратегию виолент-рудерал (CR) имеют такие виды, как *Alnus incana*, которая разрастается на вырубках, и *Urtica dioica* – обычный доминант нарушенных почв, богатых азотом. Виды со стратегией рудерал-пациент (RS) можно наблюдать на вытоптанных площадках вокруг колодцев в пустынной зоне (например, из рода *Pegatum*). Наконец, все луговые и степные растения представляют смешанный тип стратегии – CRS: сочетают в своем поведении черты виолентности, пациентности и эксплентности, хотя эти качества у разных видов представлены в разном соотношении. Например, у галомезофитов *Hordeum brevisubulatum* или *Puccinellia distans*, а также у ксерофитов рода *Stipa* больше признаков пациентности, а у мезофитов *Elytrigia repens* или *Bromopsis inermis* – эксплентности.

Многие виды обладают свойством пластичности стратегии. Например, *Quercus robur* в местообитаниях с оптимальными условиями – типичный виолент, а у южной границы ареала он представлен кустарниковой формой и является пациентом. Пациентом на засоленных почвах является *Phragmites australis*, который в дельте рек имеет стратегию настоящего виолента. Г.А. Лосев и др. (1986) изучили связь высоты *Phragmites australis* с уровнем засоления воды: высота тростника менялась от 3 м до 0,5 м (местные рыбаки по высоте тростника легко оценивают пригодность водоема для жизни рыбы). Природный «бонсай» сосны можно видеть на верховых болотах. На сфагновых кочках растут сосенки *Pinus sylvestris forma pumilis* Abolin, которые в возрасте 90-100 лет имеют высоту меньше метра, у них короткая хвоя, но возможно образование шишки, чаще всего одной за долгую жизнь.

4.2.3. Критика и развитие системы стратегий Раменского – Грайма

Несмотря на популярность, эта система имела немалую критику. Особенно резкой эта критика была со стороны Д. Тильмана (Tilman, 1988), одного из наиболее ярких представителей современной науки о растительности, выполнившего ряд блестящих обобщений по проблеме конкуренции между растениями. Тильман считает, что у каждого вида – строго индивидуальный тип питания и поведения и что система Грайма упрощает и искажает картину отношений видов и условий среды. Тильман предлагает заменить треугольник Грайма системой прямоугольных координат с осями продуктивности и нарушения (за счет отчуждения фитомассы при сенокошении, рубках, выпасе, вытаптывании, механическом воздействии и т. д.), в которых определяется

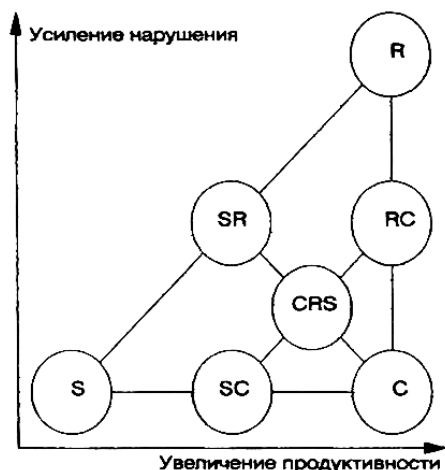


Рис. 3. Ординация типов ЭФС по Дж. Грайму в координатах осей Д. Тильмана. Пояснения в тексте

В конечном итоге противоречия Тильмана и Грайма касаются соотношения дискретности и непрерывности при оценке поведения вида. Тильман мыслит единым полем поведения, а Грайм разбивает поле на зоны первичных и вторичных типов, хотя совершенно очевидно, что и он не абсолютизирует своей системы, рассматривая ее как результат редукции и идеализации.

Ю.Э. Романовский (1989) рассмотрел систему стратегий Раменского–Грайма с позиций популяционной экологии и подчеркнул важность учета онтогенеза особи для выявления ключевых признаков («детерминантов»), определяющих выживание видов на разных стадиях развития. Он считал, что особи разного возраста могут различаться по стратегиям, и понятие «виолент» применимо только к взрослым особям. В ювенильных стадиях развития те же виды, как правило, являются пациентами. О различиях стратегий растений в разных возрастных состояниях писал и Т.А. Работнов (1992). В еще большей степени различаются по характеру стратегий спорофиты и гамеофиты плаунов, хвощей и папоротников (Naujalis, 1995).

Чешские исследователи (Lososová, Láníková, 2010) удачно использовали систему стратегий Раменского–Грайма для объяснения закономерностей зарастания естественных поверхностей скал и искусственных поверхностей каменных стен. Было установлено, что скалы заселяются видами со стратегией CSR, семена которых распространяются эпизоохорно. Каменные стены заселяются видами с более низкой толерантностью – со стратегией CR, причем агентами их расселения служат муравьи. Эта система оказалась эффективной для оценки отношений сеgetальных сорных растений к почвенно-климатическим факторам и агротехнике (Gunton at al., 2011)

При физиологической оценке типов стратегий (Усманов и др., 2001) система Раменского–Грайма редуцируется до двух главных магистралей адаптации растений к условиям среды. Виоленты объединяют в своей физиологии и биологии черты как эксплерентов (быстрый рост), так и пациентов (способность удерживать нишу). Затраты энергии в трех типах стратегий – у виолентов, пациентов и эксплерентов – направлены соответственно на рост, поддержание и размножение. Причем, если затраты на рост и размножение малоспецифичны, и эти задачи все растения решают более или менее одинаково, то механизмы противостояния стрессу также естественно будут специфичны при разных типах стрессов.

Далее будут рассмотрены результаты приложения системы Раменского–Грайма к древесным и кустарниковым растениям восточноевропейских лесов.

4.2.4. Система стратегий древесных растений О.И. Евстигнеева

Как вклад в развитие концепции ЭФС можно рассматривать работы О.Е. Евстигнеева о популяционных стратегиях деревьев и кустарников восточноевропейских лесов (Восточноевропейские ..., 2004; Евстигнеев, 2010). При характеристике стратегий 18 видов деревьев автор опирался на систему Раменского–Грайма, однако использовал термины «конкуренты», «толеранты», «реактивные виды», предложенные О.В. Смирновой (Восточноевропейские ..., 1994), а термины Раменского–Грайма – «виолент», «пациент», «эксплерент» – использовались как синонимы и указывались в скобках. Полагаем, что «терминотворчество» не способствует унификации языка науки, и при обсуждении системы ЭФС Евстигнеева мы будем использовать приоритетные термины Л.Г. Раменского. Для каждого типа стратегий Евстигнеев использовал достаточно большое число признаков.

Виолентность устанавливалась на основе 12 признаков: максимальная высота, максимальный диаметр ствола на уровне груди, максимальный возраст генеративных особей, максимальная площадь горизонтальной проекции кроны, плотность древесины, максимальная масса 1000 семян и др.

Пациентность устанавливалась по шести признакам имматурных особей (подроста): длительность жизни, минимальная продукция, минимальная удельная плотность листьев, минимальная интенсивность нетто-ассимиляции, минимальный средний годовой прирост по высоте, способность переходить в квазисенильное состояние, и одному признаку взрослых деревьев – способности формировать разные ЖФ (компактную аэроксильную и геоксильную, диффузную геоксильную, стланник).

Эксплерентность устанавливалась по 14 признакам: средняя масса 1000 семян, средний возраст перехода особей из ювенильного в имматурное состояние, средняя доля биомассы листьев от общей биомассы особи, средняя интенсивность нетто-ассимиляции, максимальная длина годовичного прироста по высоте, минимальный возраст семеношения, дальность разноса семян, разнообразие способов вегетативного размножения и др.

Все признаки оценивались в абсолютных значениях и нормировались по отношению к максимальному значению, а далее нормированные значения суммировались, что позволило ранжировать исследованные виды по каждой из стратегических осей.

По оси виолентности виды располагались в следующий ряд: дуб черешчатый, сосна обыкновенная, вяз голый, липа сердцевидная, клен полевой, клен татарский (здесь и далее указана лишь часть видов). Ряд по оси пациентности выглядит следующим образом: ель европейская, клен остролистный, клен татарский, ольха черная, дуб черешчатый, береза бородавчатая. Ряд по оси эксплерентности представлен следующей последовательностью видов: осина, береза пушистая, ель европейская, липа сердцевидная, дуб черешчатый, клен остролистный, клен татарский.

О.И. Евстигнеев подчеркивает, что у проанализированных видов деревьев преобладают вторичные стратегии. Его классификация по типам поведения деревьев выглядит следующим образом:

I тип. Виоленты

1-й подтип – собственно виоленты: дуб обыкновенный;

2-й подтип – пациенты-виоленты: ель обыкновенная, бук обыкновенный, ясень обыкновенный;

3-й подтип – эксплеренты-виоленты: сосна обыкновенная.

II тип. Пациенты

1-й подтип – собственно пациенты: клен полевой, клен татарский, рябина обыкновенная, яблоня обыкновенная;

2-й подтип – виоленты-пациенты: липа сердцевидная, клен остролистный;

3-й подтип – виоленты-эксплеренты-пациенты: граб обыкновенный.

III тип. Эксплеренты

1-й подтип – собственно эксплеренты: осина, ива козья, береза бородавчатая, береза пушистая, ольха черная;

2-й подтип – пациенты-эксплеренты: вяз шершавый.

Аналогичную систему стратегий для кустарников О.Е. Евстигнеев построил совместно с Е.Г. Диденко (Восточноевропейские ..., 2004). Для оценки виолентности, пациентности и эксплерентности было использовано соответственно 13, 8 и 15 признаков. Классификация кустарников по типам поведения выглядит следующим образом:

I тип. Виоленты

Подтип – пациенты-виоленты: лещина обыкновенная;

II тип. Пациенты

Подтип – собственно пациенты: бересклет бородавчатый, бересклет европейский, крушина ломкая, калина обыкновенная, жимолость лесная, свидина кроваво-красная;

III тип. Эксплеренты

Подтип – собственно эксплеренты: бузина красная

Разумеется, не все оценки экологии видов, которые дал О.Е. Евстигнеев, будут однозначно восприняты лесными экологами, так как вклады всех признаков в определение типа стратегии не были взвешены их экологической ролью. Тем не менее полученный результат интересен и позволит дальше развивать представления о стратегиях древесных растений. К слову, напрасно Евстигнеев отказался от графической формы «стратегического треугольника» Дж.Ф. Грайма. «Изобретенная» им трехмерная («кубовидная») форма стратегического пространства менее наглядна.

4.2.5. Особенности стратегий мохообразных (Э.З. Баишева)

Для организации гаметофита мохообразных характерны следующие особенности: небольшие размеры, слабое развитие «ризосферы», примитивная проводящая система, что предопределяет их экологические особенности. Главными составляющими жизненной стратегии мохообразных являются – уклонение от конкуренции (приспособленность к эпифитному и эпилитному образу жизни, заселение пионерных местобитаний) и высокая степень устойчивости к неблагоприятным факторам среды обитания (перегреванию субстрата, недостатку и переизбытку влаги, дефициту элементов минерального питания и др.).

Как было показано ранее, при определении типа стратегий сосудистых растений учитываются такие признаки, как отношение к степени благоприятности абиотических условий среды, способность переживать нарушения, ЖФ, уровень конкуренции, способ регуляции плотности и возрастной состав ПР, величина репродуктивного усилия и др. (Миркин, Наумова, 1998). Оценить роль этих адаптаций у бриофитов очень сложно. Так, например, одна спора часто дает начало нескольким побегам, выросшим из почек на протонеме, этот эффект может усилиться за счет дальнейшего вегетативного размножения. Возникает вопрос, что считать индивидуумом, как определять численность, плотность, возрастной состав бриофитов при популяционных исследованиях (During, 1979; Hallingbäck et al., 1996). Аналогичные трудности возникают при определении скорости роста и ежегодной продуктивности видов мохообразных, что более-менее успешно удастся определить лишь в сообществах с высоким участием бриофитов – например, в экосистемах ветландов. Имеется очень мало данных о фитоценотической роли, взаимовлиянии и конкурентной способности бриофитов.

Использование системы ЭФС Маклиода-Пианки, основанной на представлениях о r- и K-отборе (McArthur, Wilson, 1967; Pianka, 1970 и др.), по отношению к бриофитам показало, что в рамках этой одномерной системы виды кратковременно суще-

ствующих местообитаний и многолетние виды, типичные для климаксовых сообществ, находятся на разных полюсах. Однако недостаток информации о процессах, определяющих причины отмирания побегов, механизмах взаимосвязи плотности ПР и смертности особей и прочих малоизученных особенностях популяционной динамики бриофитов не позволяет оценить применимость этой системы для мохообразных.

В соответствии с двумерной системой Раменского–Грайма, мохообразные могут быть отнесены к категориям рудералов (например, *Leptobryum pyriforme*, *Tortula truncata*, *Funaria hygrometrica*) и стресс-толерантов (*Grimmia pulvinata*, *Andreaea rupestris*). Для значительного числа видов характерна вторичная стратегия SR. В рамках этой системы иногда могут выделяться дополнительные категории, например, фитоценотических и экотопических пациентов (Бойко, 1990). В качестве виолентов иногда рассматриваются эдификаторы моховых сообществ, обладающие сильно выраженным вегетативным ростом и умеренным спороношением. Однако есть мнение, что виоленты среди бриофитов не встречаются (Grime et al., 1990). Представители таких родов, как *Sphagnum*, *Polytrichum*, *Pleurozium*, *Brachythecium* и др., которые доминируют в сообществах болот, влажных лугов и напочвенном покрове бореальных лесов, не являются виолентами, так как их высокое обилие является следствием способности к высокоэффективному использованию ресурсов, а не результатом победы в конкуренции. Эти бриофиты способны доминировать лишь в тех условиях, когда истинные виоленты – представители сосудистых растений – отсутствуют, так как физико-химические условия местообитания не входят в диапазон их толерантности. Тем не менее экспериментальным путем было установлено, что такие характеристики, как морфологическая пластичность и относительная скорость роста, являющиеся косвенными показателями более высокой конкурентоспособности, у напочвенных видов мхов, характерных для лесов, лугов и нарушенных местообитаний (*Brachythecium rutabulum*, *Thuidium tamariscinum*, *Eurhynchium praelongum*, *Pseudoscleropodium purum*, *Funaria hygrometrica*), были значительно выше, чем у эпилитных мхов. Причина этого, видимо, состоит в том, что в таких экстремальных, бедных питательными веществами местообитаниях (например, скальные выходы или стволы деревьев) для бриофитов характерны медленные, периодически приостанавливающиеся процессы роста и обновления тканей и клеток, что обуславливает низкий прирост биомассы. Поэтому приспособления к изменениям окружающей среды у бриофитов, являющихся стресс-толерантами, проявляются не за счет морфогенетической пластичности, а в результате быстрых и обратимых физиологических процессов (Grime et al., 1990).

В настоящее время бриологи Европы широко используют систему жизненных стратегий бриофитов, одним из ключевых критериев которой является их реакция на изменения окружающей среды, выражающиеся в продолжительности существования и степени вероятности появления пригодных для них местообитаний (During, 1979, 1992). При определении типа стратегии вида учитываются такие признаки, как продолжительность жизни гаметофита, размер спор и величина репродуктивного усилия. В табл. 10 дана обобщенная характеристика типов стратегий этой системы. Кратко прокомментируем ее содержание.

Таблица 10

Сравнительная характеристика типов стратегий мохообразных

Признак	Типы стратегий							
	Беженцы	Колонисты		Челноки			Стайеры	Доминанты
		истинные	пионерные	однолет- ние	кратко- живущие	много- летние		
Размер спор, мкм	менее 20	менее 20	менее 20	25-50 (200)	25-50 (100)	более 25	менее 20	более 20
Продолжитель- ность жизни	короткая (до 1 года)	средняя	длинная	Короткая (до 1 года)	Средняя	длинная	длинная	Длинная
Интенсивность спороношения	высокая	высокая	высокая	Высокая	Высокая	высокая	низкая	Низкая
Наличие органов вегетативного размножения	нет	есть	есть	Нет	Нет	иногда есть	нет	нет
Представленность в субстратных группах								
эпифиты	—	—	—	—	—	+++	—	—
эпиксилы	—	+	—	—	—	+	+	—
эпигей	+++	+++	—	+++	+++	—	+++	+++
эпилиты	—	+	+++	—	—	—	+	—
Пример	<i>Funaria hygrometrica</i>	<i>Bryum argenteum</i>	<i>Andreaea ruepestris</i>	<i>Physcomitrium pyriforme</i>	<i>Tayloria splachnoides</i>	<i>Orthotrichum speciosum</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>	<i>Sphagnum spp.</i>

1. Виды-беженцы (fugitives). Этот тип стратегии характерен для мохообразных, обитающих в местообитаниях с непредсказуемыми кратковременными изменениями экологических условий. Виды-беженцы часто являются первыми поселенцами при вторичных сукцессиях. Для них свойственны короткая продолжительность жизни (обычно менее 1 года), высокая активность полового воспроизведения при почти полном отсутствии вегетативного размножения. Споры мелкие, менее 20 мкм, долго сохраняющие свою жизнеспособность. Форма роста – преимущественно открытая дернина (open turf). Этот тип стратегии довольно редко встречается среди мохообразных, один из немногочисленных примеров – *Funaria hygrometrica* (Daring, 1979).

2. Виды-колонисты (colonists). Мохообразные с этим типом стратегии встречаются в местообитаниях, возникающих непредсказуемо во времени и пространстве, но более-менее предсказуемо меняющихся через несколько лет (через небольшое количество генераций). Колонисты характерны для начальных стадий первичных и вторичных сукцессий. Продолжительность жизни средняя, скорость роста небольшая, величина репродуктивного усилия высокая, причем вегетативное размножение в основном осуществляется на ранних стадиях жизни, спорофиты образуются позже (с (1)-2-3 лет), но чаще. Споры мелкие, меньше 20 мкм, у большинства видов хорошо сохраняющиеся. В пределах этой группы выделяются истинные колонисты (colonists s.s.) – например, *Bryum argenteum*, а также колонисты с пионерным характером (pioneers) – представители родов *Andreaea*, *Grimmia*. Форма роста – низкая дернина (short turf), реже открытая дернина или ковер (thalloid mat). Примеры: *Bryum argenteum*, *B. dichotomum*, *Ceratodon purpureus*, *Marchantia polymorpha*.

Два последующих типа стратегии не ограничены конкретными стадиями сукцессии, так как могут быть представлены на любой стадии.

3. Однолетние виды-челноки (annual shuttle). Этот тип стратегии характерен для мохообразных, связанных с местообитаниями, которые существуют только короткий период (1-2 года и менее) на одном участке, но часто возобновляются в пределах одного и того же сообщества или по соседству. Жизненный цикл этих видов зачастую строго детерминирован сезонными флуктуациями и некоторым стрессовым неблагоприятным периодом, который возможно пережить только на стадии спор. Для них характерны малая продолжительность жизни (до 1 года), высокая активность полового размножения (спороношение начинается с ранних периодов жизни, обычно ранее 1 года). Вегетативное размножение, как правило, отсутствует. Споры крупные, 25-50 (200 мкм), сохраняют жизнеспособность в течении нескольких лет. Форма роста – открытая дернина или таллоидный ковер, редко – низкая дернина. Виды этого типа стратегии встречаются в таких микросайтах, как, например, следы копыт, отпечатки подошв вдоль ручьев, на тропинках, экскрементах крупных животных, в некоторых ложбинках сухих кальцефильных злаковников. Примеры: *Physcomitrium pyriforme*, *Tortula acaulon*, *Ephemerum serratum*, *Riccia bifurca*, *Fossombronia incurva*, *Splachnum ampullaceum*.

4. Краткоживущие виды-челноки (short-lived shuttle). Этот тип стратегии очень сходен с предыдущим, но виды отличаются более продолжительным периодом жизни (несколько лет), более поздними сроками первого спороношения (в 2-3 года). Споры

крупные, 25-50 (100 мкм). Форма роста – низкая дернина или таллоидный ковер. Условия, в которых растут виды с этим типом стратегии, могут быть те же, что и у предыдущего типа, но отсутствует строгое избегание (переживание на стадии спор) неблагоприятных сезонов и, кроме того, время существования подходящих местообитаний дольше – 2-3 года и более. Некоторые виды растут на временно открытых пятнах в возвышенных частях засоленных болот (*Bryum marratii*, *Bryum warneum*, *Hennediella heimii*), другие – на костях животных (*Tetraplodon mnioides*) и в кальцефитных лугах.

5. Многолетние виды-челноки (long-lived shuttle). Виды с этим типом стратегии приспособлены к стабильным условиям среды, подходящие им местообитания многочисленны в сообществах (например, стволы деревьев), но предсказуемо исчезают через определенный период. Для этих видов характерны большая продолжительность жизни, умеренная (до отсутствующей) активность полового и вегетативного размножения. Возраст, в котором начинается вегетативное размножение, разный, в норме он превышает 1-2 года; возраст начала спороношения гораздо выше (более 5 лет). Споры (у регулярно спороносящих видов) крупные, более 25 мкм, сохраняют жизнеспособность недолго, вегетативные диаспоры также крупные. Формы роста – подушки (cushions), грубые коврики (rough mats), гладкие коврики (smooth mats). Примеры мохообразных этого типа стратегии: многие эпифиты – *Leucodon sciuroides*, *Antitrichia curtispendula*, некоторые виды родов *Orthotrichum* и *Ulota*. Нередок тип стратегии, промежуточный между этим типом и видами-колонистами. Различия между этим типом и следующим также не всегда четкие.

6. Многолетние стайеры (perennial stayers). Наиболее распространенный тип стратегии мхов в сообществах последних стадий сукцессии с более-менее постоянными, длительно сохраняющимися условиями или регулярно флюктуирующими, к этим флюктуациям многолетние стайеры толерантны. Этот тип стратегии представлен у большинства видов болот и лесной подстилки. Они характеризуются большой продолжительностью жизни (многолетники), низкой активностью полового и вегетативного размножения. Первое спороношение обычно начинается через несколько лет. Споры мелкие, менее 20 мкм; продолжительность сохранения жизнеспособности разная. ЖФ: дендроидная, коврики, крупные подушки. В пределах этой группы выделяются так называемые конкурентные многолетники (competitive perennials) и многолетние стресс-толеранты (stress-tolerant perennials). Примеры: *Leucobryum glaucum*, виды из родов *Drepanocladus* и *Brachythecium*.

7. Доминанты (dominants). К этой категории относятся виды с большой продолжительностью жизни, крупными (более 20 мкм) спорами и низким репродуктивным усилием. Данный тип встречается редко, его примеры – некоторые виды рода *Sphagnum*.

Следует отметить, что рассмотренная система ЭФС применима в основном для видов умеренной зоны, так как в тропиках наблюдается более высокое разнообразие форм роста и адаптационных характеристик бриофитов (During, 1992).

Анализ спектров ЭФС бриофитов различных территорий может быть перспективен при оценке степени антропогенного воздействия на природные экосистемы (Баишева, 2007). Исследования показали, что высокая представленность видов со стра-

тегиями беженцев (*Funaria hygrometrica*), истинных колонистов (*Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*), а также конкурентных многолетников (*Brachythecium rutabulum*) является следствием интенсивного освоения территории. Сокращающаяся численность эфемерных колонистов и однолетних челноков обусловлена интенсивным хозяйственным использованием их местообитаний.

Проведенный анализ спектра жизненных стратегий мохообразных лесной зоны Башкортостана (Баишева, 2010) показал, что у разных субстратных групп существуют существенные различия по этому показателю (рис. 4).

Среди эпифитов и эпиксиллов преобладают виды со стратегией колонистов и челноков, среди эпигейных и эпилитных видов – многолетние стайеры. Это связано с тем, что период существования стволов деревьев и гнилой древесины ограничен несколькими годами или десятилетиями, поэтому стратегия выживания эпифитных и эпиксилльных видов направлена на активное расселение. В то же время доля колонистов и челноков среди напочвенных видов и эпилитных лесных видов невысока, так как продолжительность существования их субстратов намного дольше.

Среди печеночников преобладают виды со стратегией челноков. По-видимому, это связано с тем, что в местообитаниях с высокой влажностью воздуха, в которых наиболее обычны печеночники (тропические области, болота, тундры, влажные скалы в ущельях гор и пр.), складываются условия, благоприятные для спороношения. Как правило, печеночники (за исключением юнгерманиевых и рода *Marchantia*) имеют крупные споры размером 30-90 (200) мкм. Крупный размер спор, а также специфический характер вскрытия коробочек печеночников обуславливает выпадение большей части спор вблизи родительского растения, что ограничивает возможности их распространения ветром.

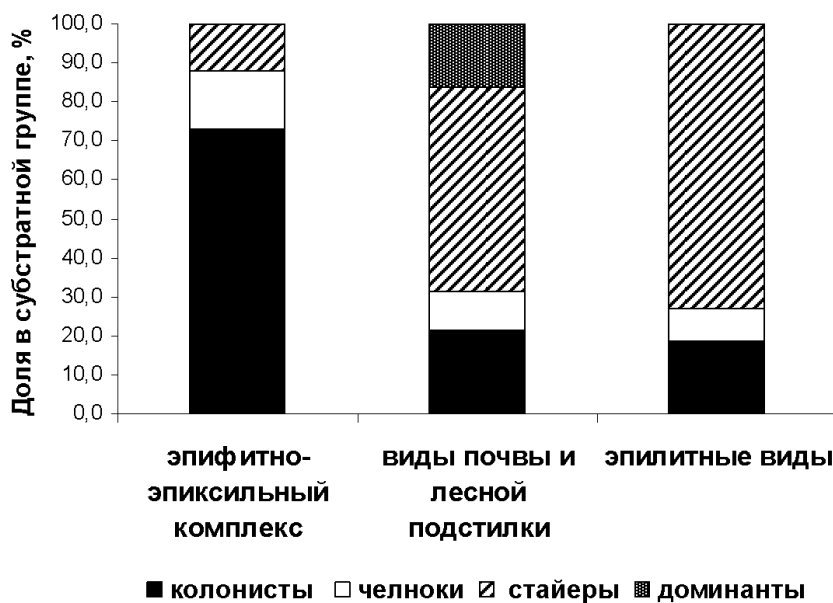


Рис. 4. Спектры жизненных стратегий мохообразных разных субстратных групп

Анализ жизненных стратегий бриофитов и выявление стратегических спектров бриоценофлор могут быть использованы для оценки экологического режима местобитаний, периода стабильного, долго не нарушавшегося существования, и степени фрагментированности лесных сообществ.

4.2.6. Стратегии культурных растений

Все культурные растения и полевые сорняки относятся к эксплерентам. Н.И. Вавилов считал, что культурные растения – выходцы из среднегорного пояса, где их предки произрастали на осыпях. В этих условиях многолетники жить не могут, и выживают лишь однолетние растения-эксплеренты, успевающие дать семена до следующего акта нарушения сообщества новой порцией осыпного материала.

В дальнейшем искусственным отбором человек еще более повысил репродуктивный потенциал культурных растений и их эксплерентность (у сверхурожайных сортов пшеницы на формирование зерна расходуется до 60% продуктов фотосинтеза). Одновременно человек снизил их пациентность и виолентность, так как взял на себя функции защиты растений от конкуренции с сорными растениями, от насекомых, болезней и неблагоприятных условий.

Высокопродуктивные культурные растения – это некие «сверхэксплеренты», перекормленные неженки, для выращивания которых требуются очень большие затраты энергии (на обработку почвы, полив, удобрение, защиту от вредителей и т. д.). Это направление селекции на повышение эксплерентности (продукционного потенциала) было особенно характерно для периода зеленой революции, которая прошла в странах тропического и субтропического пояса в 1960-1970-х гг. и нанесла существенный ущерб состоянию окружающей среды: разрушились почвы, загрязнились водоемы смывами удобрений и пестицидов с полей, снизилось биологическое разнообразие.

С 1980-х гг. направление селекции изменилось, и наметился переход от создания сортов-рекордсменов к сортам-труженикам. Такая селекция называется адаптивной (Жученко, 1988) и ведет к восстановлению у культурных растений свойств пациентности и виолентности. Это позволяет возделывать новые сорта с меньшими затратами энергии, так как растения могут переносить засуху, устойчивы к грибным болезням, отрастают при поедании части их листовой массы фитофагами, способны конкурировать с сорными растениями. Свой вклад в повышение адаптивности растений вносит биотехнология (получение генетически модифицированных растений, ГМР).

По-иному складывались отношения сорных растений и человека, который стремился очистить от них поля. В итоге сорняки приобрели защитные приспособления, дающие им преимущества в конкуренции с культурными растениями. Они быстрее отрастают с весны и, имея более развитые и глубокие корневые системы, активнее усваивают воду и ЭМП. Однако современная агроэкология (Миркин и др., 1999) не рассматривает сорняки как неизбежное зло в пашенных сообществах, а скорее считает их благом, которое переходит во зло только в случае, если превышен порог вредоносности, и долевое участие сорных видов велико (свыше 5-10 %). При контролируемой плотности

сорные виды оказываются полезными агроценозу, так как, с одной стороны, быстро аккумулируют питательные вещества удобрений и их подземные органы выступают в роли пулов питательных элементов. С другой стороны, обладая более глубокой корневой системой, сорняки способны вернуть в пахотный горизонт питательные элементы, которые вымыты в глубь почвы дождевыми или снеговыми водами. Наконец, сорные виды в пропашных посевах способны защищать почву от эрозии и в любом случае способствуют повышению разнообразия энтомоценозов и формированию т. н. систем полезных симбиотических связей, когда среди насекомых обильны энтомофаги, контролируемые плотность популяций фитофагов. Рудеральный «бордюр» по краю поля служит пристанищем многих полезных насекомых из числа «врагов наших врагов».

Таким образом, если за 10 тысяч лет земледелия человек сделал культурные растения «перекормленными неженками», то сорные растения, наоборот, «закалились» и приобрели приспособления, позволяющие им устойчиво сохраняться в посевах. Основное приспособление – это огромные банки семян (см. раздел 8.8), достигающие многих миллионов на одном гектаре поля (считается, что на одно высевное зерно пшеницы в почве содержится в среднем 500 семян сорняков).

4.3. Типы фитоценотической активности видов по И. Хански

При изучении флоры нередко возникает необходимость дифференцировать виды по их вкладу в формирование растительных сообществ, т. е. потенциальной возможности выступать в роли доминантов, содоминантов или второстепенных видов. Это также отражает стратегию видов – их виолентность, пациентность и эксплерентность. Чем шире экологическая амплитуда вида при его доминировании (в стабильных или нарушенных местообитаниях), тем он считается ценотически более активным. Не вдаваясь в обзор используемых флористами показателей активности видов, отметим лишь, что все они в той или иной мере суммируют постоянство и массовость вида в разных типах сообществ (т. е. его эколого-фитоценотический ареал) с учетом обилия или покрытия.

Этот подход известен и в фитоценологии: существуют многочисленные фитоценотические коэффициенты, которые часто использовались школой Дж. Кертиса. У всех показателей фитоценотической активности видов есть недостаток, который может уравнивать «активность» вида с широкой амплитудой и невысоким обилием и вида с высоким обилием и узкой амплитудой. Видимо, полезен для флористики подход И. Хански (Hanski, 1982), который разделил все виды на четыре типа (табл. 11).

Центральные (core) – это доминанты, часто эдификаторы, которые занимают обширные пространства (т.е. виды с высоким обилием и высоким постоянством).

«Спутники» (satellites) – виды с невысоким обилием и ограниченным диапазоном распространения.

«Горожане» (urbans) – массовые виды, занимающие ограниченные территории (виды антропогенно нарушенных местообитаний, гигрофиты и т.д.).

«Сельские» (rurals) – виды с невысоким обилием и встречающиеся в широком диапазоне условий среды.

Схема, показывающая принцип разделения видов по И. Хански

Тип по обилию	Эколого-фитоценотический диапазон	
	широкий	узкий
Доминанты	центральные	горожане
Малообильные	сельские	спутники

Типы Хански можно рассматривать как проекцию типов стратегий Раменского–Грайма на географическое пространство (т. е. на территорию, занимаемую географическим ландшафтом). Центральные виды – это виоленты; виды-«спутники» – фитоценотические пациенты; «горожане» – рудеральные виды, настоящие эксплеренты, дающие вспышки обилия в локальных нарушениях; «сельские» виды – это, видимо, в основном ложные эксплеренты с широкой экологической амплитудой, которые участвуют в «каруселях» регенерационных мозаик сообществ (см. раздел 14.2.3).

Следует подчеркнуть, что эта интересная система будет работать только в условиях умеренно нарушенной растительности. При значительных нарушениях на большой площади произойдет «урбанизация» растительности, и «горожане» выйдут на положение центральных видов. Неэффективной эта система будет и в условиях растительности пустынь, где отсутствуют центральные виды.

Глава 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША ВИДА

Реализация стратегии поведения вида в РС позволяет ему занять в нем определенное физическое пространство, потреблять часть ресурсов, используемых РС, и вносить свой вклад в его биологическую продукцию. Это место вида в РС называется экологической нишей.

Понятие экологической ниши является одним из краеугольных в современной экологии. И как ни парадоксально, его сложность является причиной отсутствия точного определения. Э. Пианка (1981) пишет о том, что если бы можно было дать точное определение ниши, то экологию можно было бы считать наукой о нишах. Ю. Одум (1986) сравнил экологическую нишу с «профессией вида в экосистеме». Если рассматривать экосистему как совокупность организмов и условий среды, в результате деятельности которых производится биологическая продукция, то «профессия» каждого вида будет определяться тем, из какого материала, в какое время, на какой территории и какое органическое вещество он производит.

5.1. История концепции

Понятие ниши пришло в НОР из зоологии, где оно было развито работами Дж. Гринела и Ч. Элтона (Grinnel, 1904; Elton, 1927; цит. по: Гиляров, 1990), Г. Хатчинсона (Hutchinson, 1978), П. Джиллера (1988), А.М. Гилярова (1978, 1990) и др. Поскольку

экологическая ниша определяется большим числом факторов, это дало основание Г. Хатчинсону говорить о ней как о многомерном явлении.

Понимание ниши применительно к животным достаточно простое, так как различия роли их популяций в экосистеме очевидны: разные животные питаются разной пищей и занимают разные территории. У растений один тип пищи: водный раствор минеральных веществ, углекислый газ и солнечный свет. Поэтому до начала 1960-х годов понятие экологической ниши применительно к растениям не использовалось. Однако постепенно оно стало обычным в НОР, так как одинаковые ресурсы разные виды растений используют по-разному.

Впрочем, как и в рассмотренном выше эпизоде с развитием концепции стратегии поведения организмов, когда содержание появилось много раньше, чем сформировался терминологический аппарат для его выражения, появлению понятия ниши также предшествовало интуитивное осознание роли этого феномена без введения соответствующего термина. Т.А. Работнов (1995) считает, что истоки представлений о нише у растений лежат в работах Л.Г. Раменского. Действительно, в своем блестящем «манифесте» по теории фитоценологии «Основные закономерности растительного покрова» (понятия «фитоценология», как известно, Л.Г. Раменский избегал), опубликованном еще в 1924 г., он писал: «Все наши учеты смен убеждают в том, что травянистая растительность сложно, как гетерогенная система, реагирует на аномалии условий. При этом каждое растение выполняет свою особую роль: одни виды рассчитаны, так сказать, на годы вымокания, другие – на годы засухи, третьи – на благоприятные умеренные годы (*Poa trivialis*), четвертые – на смежные годы резко контрастного увлажнения (влажные после засухи – *Agropyron repens*). Одни виды становые, образуют устойчивый скелет ценозов, другие выполняют освобождающиеся промежутки. Различные виды проявляют в сменах свою неповторяемую экологическую индивидуальность и самую различную степень косности либо подвижности (вегетативной и семенной – налетные малолетники)» (цит. по: Раменский, 1971, с.30).

Мы уже отмечали взгляды Д. Тильмана (Tilman, 1988), который пишет о том, что каждый вид растений имеет «свой тип питания».

5.1.1. Признаки экологической ниши у растений

Понятие ниши имеет «внутренний дуализм». С одной стороны, безусловно, ниша – это свойство вида, определяемое его ЭФС, но с другой – это то экологическое пространство, которое он занимает в экосистеме. Рассмотрим экологические факторы и свойства растений, которые позволяют им проявлять различия своих «профессий» в сообществе и экосистеме.

Разный тип распределения корневых систем. В пустыне Гоби мы наблюдали уникальные РС из *Phragmites australis* и *Haloxylon ammodendron*. Первый вид – гигрофит-фреатофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8-10 м, второй – типичное пустынное дерево с более мелким укоренением в сухих горизонтах почвы. В высокогорьях Кавказа описаны сообщества пустошей, где лишайники зани-

мают самый верхний слой почвы и используют как источник воды и минеральных элементов атмосферные осадки, а в более глубоком горизонте расположена сплошная «сетка» из корней злаков (Alpine..., 2004; Онипченко, 2011).

Разное время вегетации. В состав РС входят виды с разными феноритмотипами, т.е. различающиеся по сезонному развитию. В период цветения и плодоношения растениям требуется больше ресурсов, и цветение в разное время снижает конкуренцию.

Разная требовательность к свету. В лесу одни виды приурочены к затененным местам (*Asarum europaeum*, *Paris quadrifolia*), а другие – к светлым прогалинам (*Dactylis glomerata*). Виды подлеска (*Sorbus aucuparia*, *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*) довольствуются меньшим количеством света, чем виды высокого древесного яруса.

Разная требовательность к элементам минерального питания. Бобовые могут практически не получать азота из почвы, так как в их корнях живут азотфиксирующие бактерии, снабжающие их азотом. Для них необходимо содержание в почвенном растворе фосфора, калия и микроэлементов. Злакам и видам разнотравья необходим минеральный азот. Растения различаются также по взаимоотношениям с насекомыми-опылителями, микоризообразующими грибами, фитофагами и по отношению к другим факторам, которые определяют состав РС.

Все это дает нам основание для следующего определения экологической ниши у растения: экологическая ниша – это совокупность занимаемого им пространства, потребностей в ресурсах, временного ритма «работы по профессии», а также отношений с другими видами организмов.

Ниши видов (даже у животных, у которых, как отмечалось, они лучше дифференцированы за счет широкого спектра диеты, поведенческих реакций при поиске пищи, ритмов питания и т.д.) перекрыты, и потому пространство ниш РС не может быть рассмотрено как подобие плода граната, который состоит из зернышек, изолированных друг от друга. В перекрытии ниш по разным градиентам – суть концепции континуума в растительности. Перекрытие ниш может быть очень значительным, и дифференцированными могут быть только оптимумы и всего по одной оси (скажем, только по времени цветения или по поведению в ритмах разногодичной изменчивости). Т.А. Работнов (1995) подчеркивает, что ниши при сходстве в «аэротопической» части пространства могут быть дифференцированы в «эдафотопической» части, и наоборот.

Е. ван дер Марель и М. Сайкес (van der Maarel, Sykes, 1993) считают, что в РС в одной и той же нише виды могут заменять друг друга в процессе старения и возобновления, и предложили для такого варианта организации РС стохастическую «модель карусели» (см. раздел 14.2.3).

Впрочем, в конечном итоге признавать ниши двух видов сходными или существенно различающимися можно по-разному в зависимости от того, какое количество осей использовано для анализа пространства ниш (и, кроме того, известны ли все оси этого пространства). Истинное количество осей гиперпространства ниш (которые, кроме того, взаимодействуют и формируют сложные комплексные градиенты), видимо, просто непознаваемо, как и другие интимные закономерности организации РС.

5.1.2. Фундаментальная и реализованная ниши

Для понимания природы РС важное значение имеет различие фундаментальных и реализованных ниш. Фундаментальная ниша – это ниша, которую может занять популяция взрослых растений при отсутствии конкуренции, она обусловлена генетически. Реализованная ниша – это часть фундаментальной ниши, которую занимает ПР при наличии конкуренции с прочими видами.

Фундаментальные ниши, как правило, широкие, и в ботанических садах при отсутствии конкуренции успешно выращиваются растения из разных районов земного шара. Но они нуждаются в защите от более конкурентоспособных в данных условиях видов местной флоры.

Классическими примерами, показывающими различия фундаментальной и реализованной ниш, являются опыты по удобрению естественных луговых фитоценозов и искусственных чистых посевов тех видов, которые слагают эти фитоценозы (опыты Н. Ellenberg, 1954, цит. по: Работнов, 1987).

При внесении минеральных удобрений на луга лесной зоны, которые сформировались после расчистки леса на бедных подзолистых почвах, из травостоя выпадают типичные для таких лугов *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra* и *Anthoxanthum odoratum*, разрастаются бывшие ранее второстепенными видами с небольшой долей количественного участия в травостое *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* и *Elytrigia repens*. Однако и полевица тонкая, и душистый колосок в искусственном чистом посеве положительно отзываются на внесенные удобрения, и их урожайность увеличивается в 2-4 раза. Причины этого феномена заключаются в том, что при отсутствии конкуренции виды бедных лесных почв хорошо растут в условиях богатого минерального питания, а при наличии конкуренции они вытесняются злаками богатых почв. То есть их фундаментальная ниша охватывает и бедные, и богатые почвы, а реализованная – только бедные почвы, на которых они, вследствие биологических и экологических особенностей, являются сильными конкурентами.

Аналогично степные злаки – ковыли (р. *Stipa*) и типчаки (*Festuca valesiaca* и др.) – в чистом посеве при поливе дают урожай выше, чем на сухом степном черноземе (опыты А.В. Прозоровского, 1940; см. Работнов, 1998). Реализованная ниша этих злаков охватывает условия засушливой степной зоны, где выжить им помогает адаптивный синдром ксерофитов – мощная корневая система, узкие листья, опушение и другие приспособления для экономного расходования воды. При отсутствии конкуренции степные злаки хорошо растут при обильном увлажнении, а в природе в таких условиях они не встречаются, так как не выдерживают конкуренции с приспособленными к этому режиму увлажнения луговыми видами.

Интересный пример, иллюстрирующий различия фундаментальных и реализованных ниш в высокогорной растительности Кавказа, приводят А.В. Сеннов и В.Г. Онипченко (Sennov, Onipchenko, 1994). Растения экстремальных условий лишайниковых пустошей и снежников (вегетационный период у этих сообществ ограничивается двумя месяцами) при пересадке в более благоприятные условия альпийских лугов и защите от конкуренции резко увеличивали свои размеры, так как их фундаментальная

ниша охватывает и благоприятные условия. В экстремальных условиях лежит их реализованная ниша, в которую они из более благоприятных экотопов «выдавливаются» конкурентами.

Эксперимент с использованием полива и минеральных удобрений в условиях пустынных степей Монголии (количество осадков около 100 мм/год) показал, что разные доминанты этих РС по-разному реагируют на улучшение условий увлажнения и минерального питания (Казанцева, 2009). У дерновинного злака *Stipa gobica* биологическая продукция увеличилась в 5-7 раз, а у кустарничка *Anabasis brevifolia* она практически не изменилась. С позиции концепции экологической ниши, выявленные закономерности можно объяснить следующим образом. *Anabasis brevifolia* – типичный пустынный вид-пациент (S), у которого реализованная ниша совпадает с узкой фундаментальной нишей. Этот кустарничек не может адаптироваться к условиям резкого увеличения количества почвенных ресурсов. *Stipa gobica* – степной вид, заходящий в пустынные степи южным крылом своего ареала. Этот злак обладает вторичной стратегией CRS, в которой пациентность дополняется виолентностью и эксплерентностью. По этой причине фундаментальная ниша *Stipa gobica* по градиенту увлажнения шире, чем у *Anabasis brevifolia*, и за счет свойств виолентности и эксплерентности при улучшении условий он может расширять объем реализованной ниши и соответственно повышать уровень биологической продукции. Как было показано нами при изучении широтных топоклинов «пустыня – степь» (см. раздел 12.1), *Stipa gobica* имеет более широкий диапазон распределения по широтному градиенту, чем *Anabasis brevifolia*, и заходит в РС южного варианта сухих степей.

Соотношение объемов фундаментальной и реализованной ниш является одной из важных составляющих стратегий у растений. Чем выше виолентность вида, тем ближе объем его реализованной ниши к фундаментальной. У чистых виолентов эти ниши совпадают, в этом случае формируются практически одновидовые РС. Если в этих РС участвуют другие виды, то они представлены пациентами, которые не вносят существенного вклада в процесс формирования биологической продукции. Примеры: мертвопокровные буковые леса, заросли тростника в плавнях низовий рек, впадающих в Черное, Каспийское и Аральское моря.

В неблагоприятных условиях аналогичная закономерность имеет место у пациентов: чем вид лучше адаптирован к экстремальным условиям (и чем условия более экстремальны), тем ближе объемы реализованной и фундаментальной ниши. Этот феномен отмечается у растений аридных и арктических пустынь, злостных солончаков, сильно затемненных расщелин скал и т.д., так как конкуренции в этих сообществах, как правило, нет.

При повышении эксплерентности видов расхождение объемов фундаментальной и реализованной ниш увеличивается, у чистых эксплерентов реализованная ниша, вообще, равна нулю, так как они не в состоянии конкурировать с видами, в стратегическом арсенале которых есть свойство виолентности. По этой причине адаптивная селекция культурных растений ставит задачу «перевоспитания» энергоемких «прожорливых неженков» и повышения их устойчивости и конкурентной способности, т.е. способности увеличивать объем реализованной ниши за счет адаптивного потенциала.

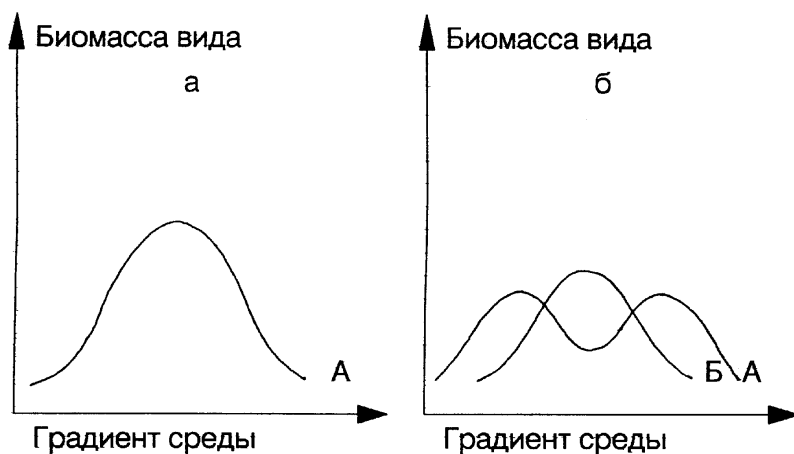


Рис. 5. Формирование бимодального распределения вида на градиенте среды при появлении сильного конкурента. Пояснения в тексте

Различиями фундаментальных и реализованных ниш объясняется наличие в природе включенных ниш (ниша одного вида входит в гиперобъем ниши другого вида) и полимодальных распределений видов вдоль градиентов экологических факторов. В большинстве случаев по каждому градиенту (т.е. по каждой оси) гиперпространства ниш при отсутствии конкуренции распределение вида соответствует колоколовидной кривой (см. рис. 5а). Оно имеет один максимум в наиболее благоприятных условиях и два пессимума – два конца кривой, плавно приближающихся к нулевому значению обилия (покрытия, веса или плотности). Если на части оси расположен более сильный конкурент (вид Б) с включенной нишей, то вид А может быть вытеснен из самых благоприятных для него местообитаний в менее благоприятные (см. рис. 5б).

Подобные полимодальные распределения, возникающие в результате оттеснения конкурентно более слабых видов к периферии их фундаментальных ниш, являются следствием ценотического механизма, описываемого центробежной моделью организации растительности (Keddy, 1992; Wisheu, Keddy, 1992).

5.1.3. Регенерационная ниша

Регенерационная ниша (Grubb, 1985) – это набор условий, позволяющий войти в фитоценоз новому генету. Например, регенерационная ниша тополей и ив включает свежие влажные отложения аллювия вдоль берега реки. Если на аллювии сформируется травяной покров, то легкие семена этих растений не смогут достигнуть почвы и прорасти. Размер семян определяет характер регенерационной ниши в тропических лесах (Lusk, 1995): крупносемянные виды приживаются на минеральной почве, а мелкосемянные – на разложившейся древесине.

Цикл исследований факторов сосуществования и формирования высокого биологического разнообразия в травяных РС шведских и эстонских альваров (лугов на известковых породах) и субальпийских лугов Карпат (van der Maarel, Sykes, 1993; Herben

et al., 1994) показали, что регенерационные ниши луговых видов могут иметь ничтожно малые размеры и не включают нарушение как обязательное условие. Для проростков соседство со взрослыми растениями является более благоприятным вариантом условий, чем оголенный участок почвы, образовавшийся при нарушениях. (В этом проявляется эффект растений-нянь, см. раздел 13.3.5). Таким образом, регенерационные ниши разных видов различаются, и их изучение помогает объяснить закономерности сосуществования видов в сообществах.

Исследования, выполненные в парке Крюгер (северо-восток ЮАР) показали, что возобновление деревьев после бурных паводков происходит на кучах бурелома, которые играют роль регенерационных ниш. Возобновление деревьев между скоплениями бурелома отмечается крайне редко. В скоплениях бурелома наблюдается более устойчивый режим увлажнения и обеспечения элементами минерального питания. Кроме того, в этих микросайтах проростки деревьев лучше защищены от фитофагов (Pettit, Naiman, 2006).

Представления о регенерационной нише имеют значение для сельскохозяйственной экологии. Человек создает регенерационные ниши, когда проводит обработку почвы перед посевом культурных растений. Чтобы обогатить состав естественного луга подсевом ценных кормовых злаков и бобовых, регенерационные ниши создаются путем дискования дернины, при котором образуются участки, свободные от растений. Подсеянные виды закрепляются в регенерационных нишах и длительное время выдерживают конкуренцию с имеющимися в травостое видами.

Концепция экологической ниши остается важной составляющей теории НОР. За счет дифференциации ниш может снижаться уровень конкуренции в РС, повышаться его устойчивость, продуктивность и видовое богатство. Поэтому к концепции ниши мы повторно вернемся при рассмотрении факторов организации РС (см. главу 13).

Впрочем, следует заметить, что в последние годы интерес к концепции экологической ниши у растений снизился. С одной стороны, это объясняется тем, что вопрос уже достаточно разработан в контексте общей теории, а с другой – тем, что в большинстве случаев закономерности сосуществования растений в РС можно объяснить без обращения к понятию «экологическая ниша», и потому оно используется сравнительно редко (Chave et al., 2002; Lortie et al., 2004). Угасанию интереса к этой концепции способствовало появление «гипотезы нейтральности» (см. раздел 13.3.4). Во всяком случае, в работе В.Г. Онопченко (2011), который анализирует варианты разделения почвенных ресурсов между видами растений, понятие «ниша» вообще не используется.

Глава 6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ОБЗОР КONTИНУУМОВ ВИДОВОГО УРОВНЯ

Заканчивая рассмотрение вопросов аутэкологии, отметим, что во всех рассмотренных аспектах – физиономическом, экологическом, географическом, стратегическом – проявлялись общие тенденции развития НОР. От первых простых классификаций по мере накопления знания через их усложнение (и даже переусложнение) иссле-

дователи шли к континуальному видению разнообразия объектов и на этой основе — к разработке прагматических классификаций, удобных для использования. Весьма примечательно, что к прагматическому подходу исследователи обращаются после накопления определенной «критической» массы знания, когда выявляются уже реальные (а не желаемые) сложные и трудно познаваемые закономерности природы.

Это отражает общие тенденции распространения в науке прагматического подхода, в чем можно видеть аналогии с некоторыми другими эпизодами истории современной биологии и экологии. Так, до середины XX столетия учение о виде развивалось в основном в русле концепции биологического вида как самой большой менделевской популяции. Однако с определенного уровня накопления знания стало очевидным, что понятие биологического вида не универсально и неудобно для практического использования. Есть виды-близнецы и виды-двойники (т.е. похожие друг на друга при разных геномах и, напротив, морфологически различающиеся при идентичном кариотипе), существуют микровиды, группы гибридизирующих полувидов-сингамеонов и т.д. Наконец, при изучении растений в природе невозможно различать экземпляры разных биологических видов ни по каким другим критериям, кроме как по морфологическим, и потому знание кариотипов мало добавляет практике таксономии.

Это накопление знания привело к появлению концепции таксономического (прагматического) вида, который устанавливается только по критериям морфологического сходства (Грант, 1984). Аналогично сомнения в достоверности филогенетических реконструкций таксономической системы привели В.Н. Тихомирова (1985) к замене филогенетических классов и подклассов системой морфологических когорт, надкогорт и подкогорт, к которым не предъявляется требований филогенетического родства входящих в их состав порядков.

Кстати, примерно из тех же посылок исходили американские почвоведы, когда в 1950-х годах отошли от имеющей русское происхождение генетической системы классификации почв с ее прокрустовым ложем генетических типов, отражающих четкую смену зональных типов почв с севера на юг, характерную для Евразии. Для североамериканского континента с размытой зональностью эта система оказалась неудобной. Кредо прагматической классификации почв в США: каждая почва индивидуальна и «зависит сама от себя».

Прагматический подход наглядно проявился в истории учения о ЖФ растений, где после накопления большого объема знания появилась потребность в разработке более простых систем форм роста и ФТР. Стремление к более простым и удобным классификациям привело к созданию конкретных географических классификаций видов для каждого региона с учетом его особенностей и размера. Аналогично в разном масштабе в зависимости от особенностей исследованной растительности проводился выделение экологических групп (ЭГ) видов.

Что касается типов стратегий, то и в этом случае исследователи, уже умудренные опытом общения с высоким разнообразием объектов, с самого начала не пошли по пути создания всеобъемлющей системы классификации типов поведения растений. Наряду с обобщенной системой стратегических «макротипов» Раменского–Грайма, были созданы частные системы ФГР для отражения индивидуальности реакции

видов на выпас, пожары, засуху и т.д. Прикладной характер носит и система стратегий И. Хански, позволяющая оценивать фитоценотическую активность вида в конкретной растительности как результат его виолентности и эксплерентности.

В завершение обсуждения общих вопросов развития видовых классификаций приведем табл. 12, в которой показаны континуумы видового уровня и направления их редукции для создания прагматических классификаций.

Таблица 12

Континуумы видового уровня и результаты их редукции

Тип континуума	Характеристика континуума	Направление редукции
Морфологический	Индивидуальность морфологии видов, непрерывные ряды изменения морфологических признаков, сопряженных или несопряженных с экологическими адаптационными комплексами	Формы роста ЖФ Функциональные типы растений
Ареалогический (географический): – по широтным группам – по долготным группам – по высотным группам – по размеру ареалов – по форме ареалов – по структуре ареалов	Индивидуальность географии видов, непрерывность изменения ареалов видов, формы и структуры ареалов, их протяженности по широтным, долготным и высотным градиентам	Типы ареалов по разным признакам Географические элементы
Экологический	Индивидуальность экологии видов	Экологические группы видов
Биологический: – по типу опыления – по способу распространения плодов и семян	Наличие видов со смешанным типом опыления, со смешанным типом распространения плодов	Группы видов по типу опыления Группы видов по типу распространения плодов
Стратегический	Индивидуальность стратегии видов, наличие видов с вторичными типами стратегий и с пластичной стратегией	Типы стратегий

Свои представления о природе растительности Г. Глизон назвал индивидуалистической гипотезой, чем подчеркнул ведущую роль в организации растительности свойств ПР. Современные представления о континууме уже не позволяют рассматривать растительность как сумму независимых популяционных мозаик, тем не менее, интерес к изучению ПР устойчиво возрастает.

Глава 7. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОГО ПОДХОДА В НАУКЕ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Возрастание интереса к популяционной экологии растений можно объяснить четырьмя причинами.

Во-первых, изучение ПР, даже при «фитоценизации» континуума, позволяет во многом объяснить свойства растительности, хотя, кроме популяционного фактора, в объяснении участвует еще и некая «фитоценоотическая энтелехия»¹.

Во-вторых, поскольку любые процессы в РС начинаются как популяционные (усиление или ослабление позиции вида отражается в свойствах его ПР), то эти исследования позволяют осуществлять мониторинг процессов в растительности и являются одной из важных составляющих современного экологического прогнозирования поведения экосистем (Дыренков, 1984; Нага, 1993; Восточноевропейские..., 1994, 2004; Злобин, 2009; и др.).

В-третьих, популяционные исследования важны при решении проблем охраны редких и исчезающих видов, так как для того, чтобы определить необходимые мероприятия охраны, нужно располагать информацией о том, насколько устойчива и велика ПР охраняемого вида (Ишмуратова, Ишбирдин, 2004; Жирнова и др., 2008; Martinkova et al., 2009; Mesipuu, 2009; Ишмуратова и др., 2010; Partzsch, Bachmann, 2011; Perevolotsky et al., 2011; и мн. др.). В рассматриваемых далее материалах IX Всероссийского популяционного семинара «Особь и популяция – стратегия жизни» (2006 г.) основным объектом популяционных исследований были редкие виды.

Наконец, в последние годы большой интерес вызывают результаты изучения ПР заносных, особенно инвазивных, видов (Alba-Lynn, Henk, 2010; Almeida-Neto et al.,

¹ «Энтелехия» – понятие, предложенное виталистами (см.: Мейен, 1977) для обозначения жизненной силы, т.е. свойства самоорганизации на уровне организма. Соответственно под «фитоценоотической энтелехией» по аналогии может пониматься свойство самоорганизации растительного сообщества (все то, что отличает фитоценоз от суммы мозаик ПР).

2010; Arévalo et al., 2010; Caplan, Yeakley, 2010; Cripps et al., 2010; Volin et al., 2010; Fraser, Carlyle, 2011; и др.).

Популяционные исследования тесно смыкаются с изучением биологии и экологии видов и отличаются от них тем, что в этом случае любой признак растения характеризуется в ограниченном экологическом пространстве как статистический ряд.

7.1. История подхода

Истоки популяционных исследований теряются в изучении закономерностей динамики популяций человека. А.М. Гиляров (1990), в частности, указывает на работы англичанина Дж. Гранта, который еще в XVII веке составил таблицы выживания для населения Лондона. Аналогичная проблематика применительно к животным получила распространение в первой половине XX века (Elton, 1927; Pearl, 1928; Davidson, 1938; цит. по: Гиляров, 1990). На фоне этой протяженной исторической дистанции изучение ПР должно рассматриваться как несомненно более молодое направление, сформировавшееся в недрах фитоценологии, но в настоящее время уже в значительной мере автономное.

Популяционный аспект изучения растительности уходит корнями в работы исследователей лесов, где анализ возрастного состава как элемента таксации проводился с конца XIX в. Простота определения возраста деревьев (особенно после появления специальных буров, которые позволяют подсчитывать число годовичных колец, не спиливая дерево) позволяла не только оценивать возрастной состав ПР деревьев в статике, но и определять степень устойчивости ПР и затем прогнозировать их изменения (Дыренков, 1984).

Оценки возрастного состава ПР особенно широко использовались американскими исследователями для описания динамики пойменных лесов. Так, при изучении растительности пойм рек Миссисипи и Раритен основой оценки прогноза дальнейшего развития сукцессий был анализ возрастного состава ПР основных доминантов (Schelford, 1954; Buell, Wistendahl, 1955; цит. по: Миркин, 1974). В результате развития этого подхода был разработан метод построения хроноклинов пойменной растительности (Миркин, 1974), который позволил описывать изменения растительности и почвообразовательный процесс на оси конкретного времени. Изучение возрастного состава ПР деревьев для анализа сукцессий и экологического прогнозирования широко используется и современными исследователями лесных сообществ (Rebertus et al., 1991; Brodshaw, 1993; Gauthier et al., 1994; Восточноевропейские ..., 2004; Методические подходы ..., 2010; и мн. др.).

Тем не менее всплеск интереса к изучению ПР (причем в основном травянистых) связан с появлением двух научных школ – Дж. Харпера в Англии (Harper, 1973; Silvertown, 1982) и Т.А. Работнова в СССР. Т.А. Работнов в конце 1940-х годов выполнил уникальные исследования по популяционному анализу компонентов субальпийских лугов Кавказа (Работнов, 1950), его подходы были подхвачены А.А. Урановым (1975), которому удалось на этой основе организовать «Проблемную лабора-

торию» в Московском педагогическом институте. В этой лаборатории со временем появились крупные исследователи – О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова и др. В основе работы школы московских демографов лежит онтогенетический подход («Ценопопуляции растений ...», 1976, 1977, 1988; Восточноевропейские..., 1994, 2004; и др.).

Значительные исследования в области популяционной биологии растений с использованием подходов Т.А. Работнова выполнены в Украине – в Закарпатье (Дигрессия..., 1984; Динамика..., 1987; Малиновский, 1987; и мн. др.) и в Крыму, где эти исследования возглавляет В.Н. Голубев (Голубев, 1977; Голубева, 1982; и мн. др.). Для исследований В.Н. Голубева характерна ориентированность на изучение ПР редких и исчезающих видов.

С А.А.Урановым связано становление как популяционного эколога растений Ю.А. Злобина (1989, 1996), который был его аспирантом, но затем отошел от московского онтогенетического направления и сформировал собственный виталитетный подход к изучению ПР. Подходы Злобина апробированы на разных объектах его учениками (Г.А. Ким, Н.Г. Баштавой, В.М. Кохановский и др.).

Большой вклад в развитие популяционной биологии в нашей стране внес ученик Т.А. Работнова исследователь ПР малолетников М.В. Марков (1991 и др.), подходы которого тяготеют к представлениям Дж. Харпера.

7.2. Современное состояние популяционной экологии растений в России и Украине

В 2000-е годы в РФ и Украине, традиционно связанных едиными научными подходами в области популяционной экологии растений, сохранились те же научные направления.

Онтогенетический подход. В русле этого подхода продолжали свои исследования представители школы Работнова–Уранова (О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, О.И. Евстигнеев, Л.Г. Ханина, В.Э. Смирнов, Н.А. Торопова и др.). Наиболее крупным научным обобщением этого коллектива стала двухтомная монография «Восточноевропейские леса» (2004). В этой монографии популяционный подход органично сплавлен с концепцией экологической сукцессии, причем в широком спектре сообществ – от неморальных до бореальных лесов. Кроме того, расширился круг изучаемых объектов: кроме популяций травянистых растений исследовались популяции деревьев и кустарников. Интегрированные критерии для оценки онтогенетического состава популяций были разработаны Н.В. Гловым (1998) и Л.А. Животовским (2001).

Виталитетный подход. Ю.А. Злобин и его ученики (С.М. Панченко, И.Н. Коваленко, Л.Н. Бондарева, Е.С. Кирильчук, Ю.Л. Скляр и др.) продолжали развивать виталитетный подход. Была опубликована монография (Злобин, 2009), в которой рассмотрено современное состояние теории и методов популяционной экологии. В русле этого подхода лежат работы уфимских исследователей М.М. Ишмуратовой и

А.Р. Ишбирдина (2004 а,б; Ишбирдин, Ишмуратова, 2005) и их учеников (Суюндуков, 2006, 2008; Верещак, 2011; и др.).

В последние годы отмечается тенденция синтеза двух подходов, которая в наиболее полном виде выразилась в монографии Г.Г. Жилиева (2005). Ученики Ю.А. Злобина и исследователи группы А.Р. Ишбирдина и М.М. Ишмуратовой, наряду с виталитетным анализом, исследуют онтогенетические спектры. Более того, Ю.А. Злобин составил некоммерческую программу ANONS, которая позволяет рассчитывать все индексы, используемые при онтогенетическом подходе. О.В. Смирнова (Восточно-европейские..., 2004; Методические..., 2010) предложила различать внутри онтогенетических состояний три класса жизненности (виталитета) растений.

Более подробно содержание онтогенетического и виталитетного подходов будет рассмотрено далее в соответствующих разделах главы.

Представления о тематике популяционных исследований в России может дать анализ тематики докладов, опубликованных в двух томах сборника материалов Всероссийского популяционного семинара (Уфа, 2-6 октября 2006 г.; Особь..., 2006; табл. 13). Для анализа были отобраны только сообщения, имеющие прямое отношение к популяционной экологии растений.

Из таблицы очевидно, что преобладающим подходом, который использовали исследователи, был онтогенетический анализ ПР. Виталитетный подход был представлен в первую очередь в докладах последователей А.М. Ишбирдина и М.М. Ишмуратовой, однако число работ, выполненных в русле этого подхода, значительно уступает

Таблица 13

**Тематика докладов по проблемам экологии ПР
на Всероссийском популяционном семинаре (Уфа, 2006)**

Вопрос	Число докладов
Репродуктивная биология	
Семенная продуктивность	14
Опыление	4
Банки семян	1
Мирмекохория	1
Вегетативное размножение	1
Экология ПР	
Влияние факторов среды (включая агрязнение)	14
Стратегии	8
Устойчивость к пожарам	2
Анализ структуры ПР	
Онтогенетический подход	40
Генетический анализ	18
Виталитетный подход	11
Основные объекты	
Редкие виды	25
Культурные растения	5
Лекарственные растения	3
Паразиты и полупаразиты	2

активности «онтогенетиков». Достаточно много докладов было посвящено вопросам генетического анализа популяций преимущественно древесных растений. Многие авторы изучали вопросы репродуктивной биологии, в первую очередь семенную продуктивность. Значительное число работ было посвящено влиянию факторов среды на ПР, особенно активно изучалось влияние загрязнения атмосферы и почв. Основным объектом исследований популяционных экологов были редкие виды, прежде всего из семейства орхидных.

7.3. Основные направления изучения популяций растений за рубежом

Тематика исследований ПР, которые проводятся в Европе, США и некоторых других странах, отличается от рассмотренной выше тематики исследований российских и украинских популяционных экологов. Центральное место в ней занимает концепция жизнеспособности ПР – Population viability analysis (PVA; Population..., 2002, 2003). Для PVA используются стационарные наблюдения продолжительностью 4-5 лет. Основным объектом являются редкие виды. Ядром этих исследований является оценка темпов роста ПР и риска гибели особей. Как правило, используются матричные линейные модели данных о численности особей, вероятности перехода из одного онтогенетического состояния в другое, плодовитости, смертности и др. Наблюдения ведутся за достаточно большими выборками маркированных растений. Разработан целый ряд компьютерных программ для облегчения обработки данных PVA.

Существенно расширился набор методов анализа генетического разнообразия ПР (Hughes et al., 2008). Сегодня он включает изучение разнообразия аллелей, числа аллелей в локусе, гетерозиготности, способности к мутациям, оценки доли полиморфных локусов, количества ДНК в клетке, специфичности ДНК (см. разделы 9.1 и 10.1).

Представления о структуре основных направлений популяционных исследований в зарубежной экологической ботанике можно получить на основе анализа содержания журнала «Plant ecology». Авторы проанализировали содержание статей о ПР за два последних года (с середины 2009 г. по середину 2011 г.). За это время в 24-х номерах журнала было опубликовано 78 статей, в которых излагаются результаты популяционных исследований. Полагаем, что эта выборка достаточно репрезентативна, и на ее основе можно составить представления о круге интересов зарубежных коллег, изучающих ПР. В табл. 14 показана тематика статей в рассмотренной выборке.

Основными объектами исследования являются заносные и угрожаемые виды, для которых необходимо принятие специальных мер по контролю и охране. Круг исследованных вопросов включает в первую очередь различные аспекты репродуктивной биологии, так как очевидно, что при неэффективности системы размножения вид обречен на вымирание. Далее следуют работы по популяционной динамике, причем, в отличие от отечественных ученых, зарубежные коллеги при изучении онтогенеза используют не более четырех онтогенетических стадий: семена, всходы, молодые растения, взрослые растения. Широко используются методы генетичес-

**Основные вопросы популяционной биологии и экологии растений,
обсуждавшиеся в журнале «Plant ecology» в 2009-2011 гг.**

Тема	Число статей
Репродуктивная экология	
Семенное размножение (семенная продуктивность, размер семян и плодов, всхожесть)	18
Опыление	16
Поедание семян	6
Банки семян	4
Мирмекохория	4
Вегетативное размножение	3
Экология видов и ПР	
Динамика ПР	11
Экология ПР	6
Устойчивость к пожарам	6
Фенология	5
Микоризы	4
Гендерные различия	4
Стратегии поведения	3
Устойчивость к выпасу	3
Основные объекты	
Инвазивные виды	17
Редкие виды и вопросы их охраны	12
Лекарственные растения	2
Основные методы	
Генетический анализ	10

кого анализа для выявления внутривидовой и межвидовой геномной гетерогенности.

Кратко остановимся на характеристике работ, которые показались нам наиболее интересными, за исключением вопросов экологии инвазивных видов и устойчивости растений к пожарам (они рассматриваются в специальных разделах 18.7.1 и 18.5.1). Тематика работ по генетическому анализу ПР уже обсуждалась и будет рассмотрена в разделах 10.1-10.3.

Редкие виды. В большинстве случаев главным фактором риска является разрушение местообитаний, однако на его влияние могут накладываться специфические дополнительные факторы. Так, в Германии *Campanula glomerata* угнетается дерновинными злаками *Poa angustifolia* и *Festuca rupicola*, которые усиленно развиваются при интенсивном использовании сухих злаковников (Partzsch, Bachmann, 2011). Популяция *Rumex obtusifolius* угнетается *Festuca rubra* и *Elymus repens*, напротив, при недостаточном использовании (Martinkova et al., 2009). В Израиле отсутствие выпаса и разрастание злаков является причиной резкого снижения численности популяций декоративного вида *Anemone coronaria* (Perevolotsky et al., 2011). Одной из причин ослабленного состояния популяций папоротника *Botrychium multifidum* является выедание спорангиев фитофагами (Mesipuu, 2009).

Опыление. Этот аспект репродуктивной биологии представлен значительным числом статей. Оценивалось влияние на эффективность опыления соотношения мужских и женских особей для двудомных видов *Caesalpinia gilliesii* (Calviño, Galetto, 2010) и *Bursera fagaroides* var. *purpurea* (Ortiz-Pulido, Pavón, 2010). Показана роль ветроопыления и насекомоопыления у *Salix arbuscula*: насекомоопыление преобладает, однако у близкорастущих особей возрастает вероятность ветроопыления (Shaw et al., 2010). У редкого иберийского эндемика *Silene sennenii*, опыляемого ночью, выявлено резкое снижение эффективности опыления под влиянием человека и разработаны рекомендации по восстановлению мутуализма (Martinell et al., 2010). Описан опыт повышения продукции пыльцы при использовании удобрений: улучшение условий минерального питания для монокарпика *Ipomopsis aggregata* дало результат в год внесения удобрений, а для многолетнего поликарпика *Linum lewisii* – на следующий год (Burkle, Irwin, 2009). В высшей степени интересны данные о растении-няне *Malpighia glabra*, которая способствует опылению орхидного *Oncidium cosymbephorum*. Цветки няни похожи на цветки подопечного растения, но отличаются большей привлекательностью в силу образования маслянистых выделений (Carmona-Díaz, García-Franco, 2009).

Экология популяций. Экология видов, которые формируют ПР, рассматривается в большинстве работ, но в некоторых статьях этот вопрос является темой специального анализа. Отметим интересные работы о доминанте американских пустынь *Larrea tridentata* (Woods et al., 2011) и одном из самых важных видов африканских саванн *Acacia mellifera* (Ward, Esler, 2011). Лимитирующим фактором для «американца» являются условия развития проростка и формирование главного корня, успех развития возможен только в крайне узком диапазоне значений фактора увлажнения. Для «африканца», предпочитающего песчаные почвы, фактором риска является конкуренция со злаками, которая может быть снижена при выпасе. Установлены отношения трейд-оффа между вегетативным и семенным размножением у одного из доминантов австралийских ветландов *Melaleuca ericifolia*: при частом затоплении преобладает вегетативное размножение, при редком – семенное (Salter et al., 2010). Аналогичный трейд-офф установлен у *Leymus chinensis* в сухих степях Внутренней Монголии (Bai et al., 2009): при внесении минеральных удобрений усиливалось семенное размножение, при ухудшении условий минерального питания – вегетативное. В Китае при подборе видов, способных закреплять пески морских побережий, было выполнено детальное изучение экологии *Tamarix chinensis* (Cui et al., 2010): исследовалось отношение тамарикса к засолению и уровню грунтовых вод. Изучение гибридной ПР двух видов погремка *Rhinanthus angustifolius* and *R. minor* (Ducarme, Wesselingh, 2010) показало, что доля гибридных особей в ПР зависит от условий увлажнения: первый вид отличается более широким диапазоном распространения по фактору увлажнения, а второй – более узким (он тяготеет к более влажным местообитаниям).

Динамика популяций. Как уже отмечалось, в работах зарубежных коллег используется не более трех-четырех возрастных состояний растений, однако это упрощенная оценка вполне достаточна для выявления тенденций изменения ПР. Описано самоизреживание ПР *Chamaecyparis obtuse* (Ogawa et al., 2010): процесс под-

чинялся «закону $3/2$ », конечная плотность составляла 3200 экз./га. Популяционная динамика *Fagus crenata* в лесах Северной Японии связана с ветровалами, при их отсутствии бук замещается *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (Namikawa et al., 2010). В Северной Америке изучена популяционная динамика лекарственного растения *Hydrastis canadensis* в контексте оптимизации его использования (Christensen, Gorchov, 2010).

Экологическое значение размера плодов и семян. Интересные данные приводятся в статье об орнитохории *Viburnum opulus*: эффективность разноса семян повышается при уменьшении размера плодов. Крупные плоды не поедаются птицами и потребляются грызунами. Таким образом, процесс отбора на увеличение радиуса распространения семян направлен на уменьшение размера плодов (Hernández, 2009). У альпийского растения *Eritrichium nanum*, распространенного в диапазоне высот 2434–3055 м над уровнем моря, в неблагоприятные годы с повышением высоты уменьшается размер семян и их качество (Wirth et al., 2010).

Глава 8. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

В этой главе будут рассмотрены наиболее общие характеристики ПР как прагматической категории, выделяемой из континуума распределения видов на градиентах экологических факторов и соответствующих им континуумам растительности. Мы обсудим такие важные характеристики ПР как размер, горизонтальная структура, механизмы самоподдержания, разнообразие признаков составляющих их особей.

8.1. Различия популяций растений и животных

Большинство животных подвижно и может перемещаться в поисках пищи или в целях защиты от хищников. Растения малоподвижны и могут перемещаться за счет роста вегетативных органов (корневищ, ползучих побегов и др.), а также разноса семян. Соответственно структура популяций животных и растений оказывается разной (Злобин, 2009). Положение отдельного организма у животных в пределах территории, которую занимает данная популяция, не фиксировано, тогда как растения «заякорены» корневой системой. Невозможность скрыться от фитофагов привела к появлению у растений целого ряда морфологических «оборонных» приспособлений – различных шипов и колючек. Возможна защита на биохимическом уровне за счет образования веществ, снижающих поедаемость растений.

У растений и животных различаются соответственно и механизмы поддержания устойчивости популяций. У животных, наряду с рождаемостью и смертностью, большую роль играют миграции особей, которые могут покидать данную популяцию или, напротив, внедряться в нее (иммиграция и эмиграция). У растений эта функция выполняется только путем разноса новых семян, а также за счет того, что у них нередко в почве на протяжении многих лет и даже десятков лет могут сохраняться жизнеспособные семена.

У видов растений с вегетативным размножением пополнение состава популяции происходит за счет вегетативного потомства исходных растений после развития у них самостоятельной корневой системы и отделения от материнской особи. Такой способ поддержания ПР особенно характерен для корневищных и корнеотпрысковых растений (*Elytrigia repens*, *Cirsium arvense* и другие сеgetальные сорные растения). Наличие вегетативного размножения ведет к тому, что границы особи как основной единицы, формирующей ПР, могут оказаться очень расплывчатыми. У животных границы особей всегда однозначны.

По-разному реагируют популяции растений и животных на различные стрессы, вызываемые неблагоприятными условиями среды. У животных меняется поведение, они могут переселяться в другие места, избегая стрессовых ситуаций. Растения реагируют на стресс за счет физиологических приспособлений (изменения интенсивности фотосинтеза, транспирации), а также изменения размеров.

8.2. Прагматический подход в понимании популяций растений

Под ПР понимаются совокупности растений одного вида в пределах однородного местообитания, маркируемого РС. По этой причине ПР часто называют ценопопуляциями. По своему содержанию ПР соответствует «локальной популяции» в экологии (Гиляров, 1990), так как при установлении ПР не ставится задача выявить группы особей с одним генофондом («менделеевские» популяции). Тем не менее, поскольку радиус разносы пыльцы ветром и насекомыми очень невелик (даже шмели, способные переносить пыльцу на расстояние до 3 км, предпочитают опылять растения в радиусе 0,5 м; Жилиев, 2005). Основная часть семян также остается близ материнских растений. Поэтому ПР могут обладать генетическим единством. Разные ПР имеют разные размеры. Большие ПР (и большие фитоценозы, в которые они входят) будут по размеру больше, чем «менделеевские» популяции, а ПР малого размера – меньше «менделеевской» популяции.

Все ПР в пределах ландшафта составляют одну метапопуляцию. Связи между ПР одной метапопуляции могут различаться, они теснее между ПР анемохорных растений. Кроме того, как подчеркивает Г.Г. Жилиев, в прибрежьях рек за счет гидрохории могут формироваться линейные метапопуляции протяженностью несколько километров с тесно связанными ПР.

Важным вопросом методики изучения ПР является установление площади, на которой может быть статистически достоверно описана конкретная ПР (выявлены ее виталитетный и онтогенетический спектры, плотность и т.д.). Для решения этой задачи предложено понятие «элементарная демографическая единица» (ЭДЕ; Методические..., 2010). ЭДЕ – это аналог пробной площади при описании РС. Величина ЭДЕ зависит от особенностей вида: для трав она может составлять несколько квадратных метров или несколько десятков квадратных метров, причем для видов с рассеянным распространением эта величина всегда будет больше. Для деревьев величина ЭДЕ лежит в пределах 1 тыс. – 1 млн м². Предполагается, что на территории

ЭДЕ ПР исследуемого вида должна проходить полный жизненный цикл, что отражается присутствием растений всех онтогенетических стадий.

Возможны случаи, когда размеры РС невелики и мньше ЭДЕ. К примеру, в Прикаспийской низменности в состав комплексов входят сообщества с разным отношением к засолению, площадь которых измеряется несколькими квадратными метрами. Также несколько квадратных метров имеют площадь гиперпетрофитные РС на выходах скал в горах. В этих случаях приходится «синтезировать» ЭДЕ и проводить изучение ПР на нескольких пятнах РС одного состава.

8.3. Размер популяции и методы его измерения

Показатели размера ПР – это занимаемая ею площадь (популяционное поле), численность, плотность и фитомасса. В отличие от популяций животных, особи которых, как правило, четко разграничены, у растений это наблюдается не всегда. Поэтому при определении размера ПР первым шагом является установление счетных единиц. У растений, не имеющих вегетативного размножения, счетная единица – это индивид. У растений с вегетативным размножением за счетную единицу принимается побег.

Численность популяции – это общее число особей (или побегов у вегетативно размножающихся растений). Для оценки численности ПР нужно прежде всего определить ее популяционное поле. На этой площади проводится полный пересчет всех особей растений. Естественно, что такой метод используется только для ПР редких растений, находящихся на грани вымирания и имеющих популяционные поля небольшого размера. Для массовых растений применяют другой метод: определяют среднюю плотность ПР путем пересчета особей на пробных площадках, а затем на основе этих данных находят общую численность особей в ПР умножением средней плотности на площадь популяционного поля.

Численность ПР у некоторых видов стабильна на протяжении всего вегетационного периода, но у многих видов, особенно однолетних, за счет появления молодых особей (иногда процесс появления всходов растянут на длительное время), численность ПР весной, летом и осенью оказывается неодинаковой. Численность ПР в течение вегетационного периода меняется и вследствие смертности особей, как по причине их старения, так и под влиянием фитофагов или других внешних воздействий. У разных видов растений численность особей в ПР варьирует в очень широких пределах. Есть ПР, представленные всего несколькими десятками особей, а есть такие, численность которых достигает многих и многих миллионов экземпляров.

Плотность популяции. Этот показатель характеризует заполнение особями растений популяционного поля. Плотность ПР выражается количеством особей на единице площади, например число деревьев на 1 га. В фитоценозах она чаще всего определяется с использованием метода пробных площадок. Для ПР деревьев размер отдельной пробной площадки должен составлять не менее 400 м², для кустарников используют площадки в 100 м², для травянистых растений в зависимости от размера особей площадки должны иметь размер от 10 до 0,1 м².

Плотность ПР у разных видов резко различается. И даже у одного и того же вида в разных его ПР плотность может быть существенно различной. Она может колебаться в широких пределах – от нескольких штук до нескольких сотен на 1 м².

Фитомасса популяции (ее мощность) – суммарный вес всех особей, которые входят в ПР. Она равна произведению численности особей на их средний размер (фитомассу). Определение фитомассы ПР представляет интерес в первую очередь при изучении сельскохозяйственных растений, особенно выращиваемых для получения зеленой массы, для дикорастущих сырьевых (главным образом лекарственных) с целью оценки их запаса, а также для деревьев в лесах.

Запас фитомассы ПР определяется по-разному в зависимости от ЖФ растений. Для трав применяют метод укосов, когда на пробных площадках размером 0,1-1 м² срезают весь травостой на уровне почвы, разбирают его по видам растений, взвешивают и далее методом пересчета определяют запас фитомассы каждого из видов растений на единицу площади, а при необходимости вычисляют запас фитомассы того или иного вида растения в целом на площадь сообщества. В лесных сообществах используется другой метод – модельных деревьев. Такие модельные деревья, типичные для данного лесонасаждения по размеру, спиливают, разделяют на фракции: ствол, боковые ветки, листья, и затем прямым взвешиванием (фитомасса ствола чаще определяется пересчетом на основании объема ствола по специальным таблицам) оценивают вес каждой фракции и вес растения в целом. Конечную мощность ПР вида находят пересчетом на основании средней численности деревьев на гектаре.

ПР разных видов существенно отличаются по мощности. Это зависит от положения ПР в фитоценозе. Виды растений, которые преобладают по массе, называются доминантами. Другие, уступающие им по мощности, но также достаточно обильные – содоминантами. Прочие виды называются второстепенными. Например, в древесном ярусе дубового леса *Quercus robur* является доминантом, а содоминантами могут быть *Tilia cordata* или *Acer platanoides*. В напочвенном покрове доминантами могут быть *Aegopodium podagraria* или *Convallaria majalis*, а прочие виды трав являются второстепенными.

При геоботаническом описании растительности для количественной оценки представленности ПР оценивают их проективное покрытие – долю поверхности почвы (в %), занятую проекциями растений. На основе оценок проективного покрытия разработаны различные шкалы глазомерного учета. Наиболее популярной является шкала Браун-Бланке:

- г – вид чрезвычайно редок, покрытие незначительное;
- ± – вид редок и имеет малое проективное покрытие;
- 1 – особей вида много, но покрытие невелико или особи разрежены, но покрытие большое;
- 2 – число особей вида велико, проективное покрытие 5-25%;
- 3 – число особей вида любое, проективное покрытие 25-50%;
- 4 – число особей вида любое, проективное покрытие 50-75%;
- 5 – число особей вида любое, проективное покрытие более 75%.

8.4. Горизонтальная структура популяции

Как уже отмечалось, территория, занятая ПР, называется популяционным полем. В пределах популяционного поля ПР характеризуется горизонтальной структурой.

Фитогенное поле. Особи растений формируют вокруг себя фитогенные поля – зоны влияния на среду (понятие было предложено А.А. Урановым). Размер фитогенного поля и степень влияния на среду обитания зависят от вида растения, размера особи, ее жизненного и возрастного состояния. Размер фитогенных полей по радиусу у трав измеряется в сантиметрах, у деревьев достигает нескольких метров. Причем при изучении растительности плато Путорана (Структура..., 1995) было установлено, что даже один вид растений в разных частях своего ценоареала формирует фитогенные поля разного размера: они увеличиваются в области эколого-фитоценоотического оптимума и уменьшаются в периферической части распределения вида по градиентам условий среды.

Для фитогенных полей характерна радиально-поясная структура. Обычно их подразделяют на три зоны: первая – непосредственно в пределах размещения надземных частей растений; вторая – в границах распространения затенения, накопления основной массы опада и распространения основной части корней в почве; третья – за пределами воздействия надземных частей растений, но с сохранением воздействия корневой системы. Фитогенные поля в любых сообществах (исключая некоторые сообщества пустынь в самых экстремальных условиях) перекрываются, что является одной из причин формирования растительного континуума.

Типы распределения популяций в пространстве. Характер горизонтального распределения растений в пределах популяционного поля зависит от особенностей генеративного и вегетативного размножения, а также от характера среды обитания. Распределение особей может быть случайным, равномерным (регулярным) или контагиозным (групповым; рис. 6).

При случайном распределении положение каждой особи не зависит от положения всех остальных. Этот тип распределения может возникнуть при случайном распространении зачатков размножения растения в абсолютно гомогенной природной среде. Случайное распределение наблюдается и в тех случаях, когда на ПР воздействует

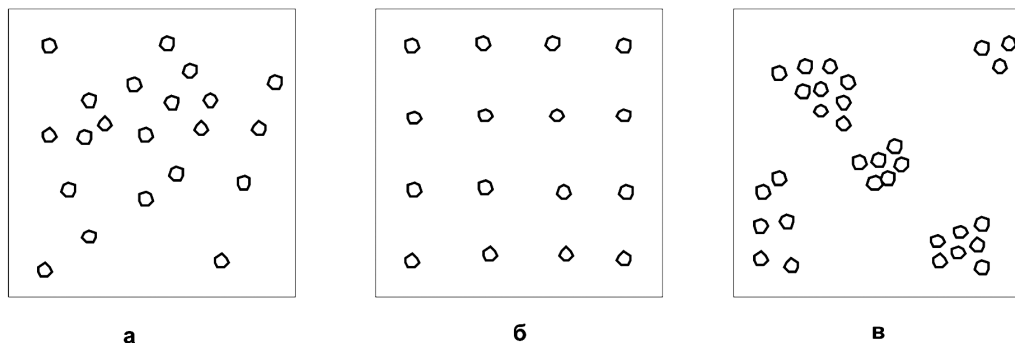


Рис. 6. Основные типы пространственного размещения особей растений в популяционном поле: а – случайное, б – равномерное, в – контагиозное

одновременно множество достаточно слабых факторов среды. Необходимым условием для этого должно быть отсутствие тенденции к образованию групп (механизмы дисперсии семян, обеспечивающие их дальний разнос, отсутствие вегетативного размножения).

Равномерное распределение наблюдается в случаях, когда особи размещены примерно на одинаковых расстояниях друг от друга. Такой тип характерен для размещения некоторых видов культурных растений в посевах и плодовых деревьев в садах.

В природных сообществах наиболее часто встречается контагиозное распределение растений, когда особи образуют скопления, обособленные друг от друга. Этот тип распределения иногда называют куртинным или мозаичным. Контагиозное распределение связано, прежде всего, с тенденцией опадания семян вблизи материнских растений. Например, семена *Pinus sibirica* не имеют приспособлений для полета, поэтому обычно кедровники могут лишь постепенно разрастаться за счет размещения молодых деревьев вблизи старых. Аналогично образуют пятна и ПР разных видов клевера (роды *Trifolium* и *Amoria*). Пятнистость наблюдается также у ПР видов с развитым вегетативным размножением. Способствует возникновению такого распределения и пятнистость местообитаний, когда благоприятные условия для прорастания семян и развития растений складываются только на отдельных элементах общей мозаики экологической среды. В лесах групповое произрастание многих видов травянистых растений и молодого подростка оказывается приуроченным к окнам древостоя, которые образуются при ветровале, выпадении отдельных деревьев [см. раздел 14.2.3]. Определенную роль играют так называемые растения-«няни», фитогенные поля которых благоприятны для развития других видов [см. раздел 13.3.5].

8.5. Дифференцирующие признаки особей популяций растений по Ю.А. Злобину

В следующей главе будут рассмотрены основные варианты разнообразия растений в ПР. Для выявления различий особей в составе ПР (возрастных, виталитетных, генотипических и др.) используются соответствующие дифференцирующие признаки. Наиболее полная система признаков (качественных и количественных) растений предложена Ю.А. Злобиным (1989, 2009). Она показана в табл. 15.

Морфологический статус и в значительной степени жизненное состояние особей растений характеризуется совокупностью качественных и количественных признаков. Ряд таких признаков (окраска цветков, число тычинок и т.п.), почти не меняясь, устойчиво сохраняется у всех особей данного вида растения и поэтому имеет таксономическое значение. Эколого-фитоценотическое значение этих признаков невелико. Другие качественные признаки (форма листьев, наличие у растения тех или иных структурных элементов: боковых побегов, цветков, плодов и т.п.) характеризуют в первую очередь календарный возраст растения и его онтогенетическое состояние.

Количественные признаки (величина фитомассы растения, число листьев, количество плодов и др.) отражают жизненное состояние растений и существенно меня-

Основные морфометрические параметры и формулы их вычисления

Наименование параметра	Условное обозначение и расчетная формула	Размерность
Статичные метрические параметры		
Общая фитомасса растения	W	г
Фитомасса листьев	W_L	г
Высота	H	см
Фитомасса репродуктивных органов	W_G	г
Число листьев	N_L	шт.
Число цветков	N_{Fl}	шт.
Число плодов	N_{Fr}	шт.
Листовая поверхность	A	см ²
Площадь отдельного листа	a_L	см ²
Диаметр стебля	D	см, мм
Статичные аллометрические параметры		
Фотосинтетическое усилие	$LAR = A/W$	см ² /г
Удельная поверхность листьев	$S_0 = \sqrt{A} / \sqrt[3]{W_L}$	см ² /г
Площадь листьев на единицу фитомассы листьев	$LWR = A/W_L$	см ² /г
Репродуктивное усилие RE I	$(W_G/W) \cdot 100$	г/г
Репродуктивное усилие RE II	$(W_G/A) \cdot 100$	г/см
Динамичные метрические параметры		
Абсолютная скорость роста	$AGR = (W_2 - W_1) / \Delta T$	г/сутки
Абсолютная скорость формирования листовой поверхности	$AGR_A = (A_2 - A_1) / \Delta T$	см ² /сутки
Относительная скорость роста	$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / \Delta T$	г/г/сутки
Динамичные аллометрические параметры		
Нетто-ассимиляция	$NAR = \frac{W_2 - W_1}{\Delta T} \cdot \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1}$	г/см ² /сутки
Производительность формирования листьев	$LARI = \frac{A_2 - A_1}{\Delta T} \cdot \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{W_2 - W_1}$	см ² /г/сутки

ются в зависимости от эколого-ценотической обстановки, в которой находятся особи. Эти признаки называют морфометрическими параметрами и обычно подразделяют на две группы.

Статичные морфометрические параметры регистрируются однократно, как правило, в момент наиболее полного развития данной структуры. Они могут быть: а) меристическими, т.е. счетными и оцениваться в штуках, б) метрическими, т.е. представлять собой результат измерения данной структуры, и в) аллометрическими, являясь итогом оценки соотношения размеров двух разных признаков.

Динамичные морфометрические параметры характеризуют темпы формирования той или иной морфологической структуры растения. Они вычисляются в результате нескольких последовательных измерений, отделяемых друг от друга интер-

валом в 7-10 дней. Эти параметры также могут быть метрическими и аллометрическими.

Насчитывается более 50 поддающихся учету морфометрических параметров, однако, как подчеркивает Ю.А. Злобин, информационная ценность их не одинакова. Для оценки морфологического и виталитетного статуса особи обычно бывает достаточно всего нескольких параметров. Наибольшую информационную ценность при оценке жизненного состояния особей имеют биологически значимые признаки, такие как общая фитомасса особи, высота, фитомасса листьев, размер листовой поверхности, число продуцируемых зачатков размножения, репродуктивное усилие. Набор таких признаков для оценки жизненного состояния особей не является универсальным – он зависит от ЖФ растения. У злаков к числу хороших индикаторных признаков жизненного состояния относятся общая и продуктивная кустистость, а также размер флагового листа, у некоторых вечнозеленых трав и кустарничков – размер годичного прироста побегов.

При использовании стандартного морфометрического анализа приходится изымать из ПР определенное количество особей. Это не всегда допустимо. При анализе ПР редких, охраняемых видов растений используют неразрушающие приемы морфометрического анализа и учитывают только те морфометрические признаки, которые не требуют уничтожения особей растений (высота, число побегов и др.).

8.6. Механизмы самоподдержания популяций

Динамика любой ПР обеспечивается за счет двух процессов: размножения (увеличения численности особей) и отмирания (выпадения особей). В этом разделе мы рассмотрим основные механизмы, регулирующие соотношение этих процессов.

Семенное и вегетативное размножение. В результате семенного размножения развиваются новые особи, называемые генетами, в результате вегетативного размножения образуются особи-раметы. Эти два варианта увеличения количества особей по-разному представлены в разных ПР. У некоторых видов корневищных сегетальных сорных растений (роды *Sonchus*, *Cirsium*) большую роль играют оба варианта размножения. У некоторых видов семенное и вегетативное размножение находятся в отношениях трейд-оффа. Как было указано в разделе 7.3, отношения трейд-оффа между вегетативным и семенным размножением выявлены у одного из доминантов австралийских ветландов *Melaleuca ericifolia* и у *Leymus chinensis* в сухих степях Внутренней Монголии.

По вкладу вегетативного и семенного размножения в самоподдержание ПР Дж. Грайм (Grime, 1979) выделил пять типов репродуктивных стратегий:

V-стратегия – вегетативное разрастание и размножение;

S-стратегия – сезонное размножение семенами с весенним или осенним пиками их прорастания;

B_s-стратегия – самоподдержание ПР за счет банка жизнеспособных семян в почве;

B_r -стратегия – самоподдержание ПР за счет банка проростков и ювенильных растений, которые могут длительно сохраняться в фитоценозе;

W-стратегия – возобновление за счет массово производимых семян или спор.

Регулирование плотности ПР. Численность ПР возрастает в соответствии с законом экспоненциального роста. Для того, чтобы избежать перенаселения, в природе сформировались специальные механизмы регулирования плотности ПР. Дж. Харпер предложил различать два варианта регулирования плотности ПР, которые связаны переходом.

Самоизреживание – зависимость от смертности. Этот вариант регулирования плотности ПР характерен для деревьев, у которых число особей на единице площади снижается с возрастом. В лесных сообществах на вырубках плотность ПР молодого подроста достигает нескольких штук или даже десятков штук на 1 м², жердняка – несколько штук, а взрослых деревьев – только 1-2 на площадке в 100 м². Снижение плотности ПР за счет самоизреживания происходит до некоторой «конечной» плотности, при которой конкуренция между деревьями минимальна. По А.П. Шенникову (1964), «конечная» плотность спелого древостоя в хороших условиях (бонитет I) составляет у ели – 724, у сосны – 470, у дуба – 309 деревьев на 1 га; однако при худших условиях (бонитет IV-V классов) количество деревьев резко увеличивается и составляет соответственно 2095, 1310, 778. Лесоводы знают эту закономерность и проводят «рубки ухода» как меру по ускорению процесса самоизреживания за счет вырубания более слабых деревьев. В агрономии нередко для получения полноценного посева используют повышенные нормы высева, а затем доводят плотность популяции культурного растения до оптимальной величины путем процедуры прореживания, которую выполняют или сельскохозяйственными машинами, или вручную. Прореживания являются стандартной процедурой для таких культур как сахарная и столовая свекла, морковь, укроп.

Возможны и более сложные механизмы снижения плотности ПР деревьев (Mangan et al., 2010). В тропических лесах было выявлено отрицательное влияние взрослых деревьев на возобновление в результате подавления проростков патогенами и почвенными фитофагами, связанными с взрослыми деревьями. Этот механизм входит в число объяснений высочайшего видового богатства деревьев в тропических лесах: доминирование деревьев, которое может снизить видовое богатство, сдерживается системой обратных связей.

Пластичность. У однолетников-рудералов плотность ПР может сохраняться постоянной, а снижение уровня конкуренции происходит за счет уменьшения размера особей (миниатюризации, рис. 7). В итоге такие растения, как *Chenopodium album*, в ПР с низкой плотностью могут быть «великанами» высотой до 1,5 м, но при высокой плотности ПР становятся «лилипутами» – их высота составляет несколько сантиметров.

У многолетних трав, а также у большинства культурных растений, плотность ПР регулируется как путем самоизреживания, так и за счет пластичности. Плотность культурных растений регулируется за счет норм высева.

Кроме того, в экстремальных условиях плотность ПР регулируется непосредственно условиями экотопа. К примеру, плотность ПР галофитов, таких, как *Salsola* или

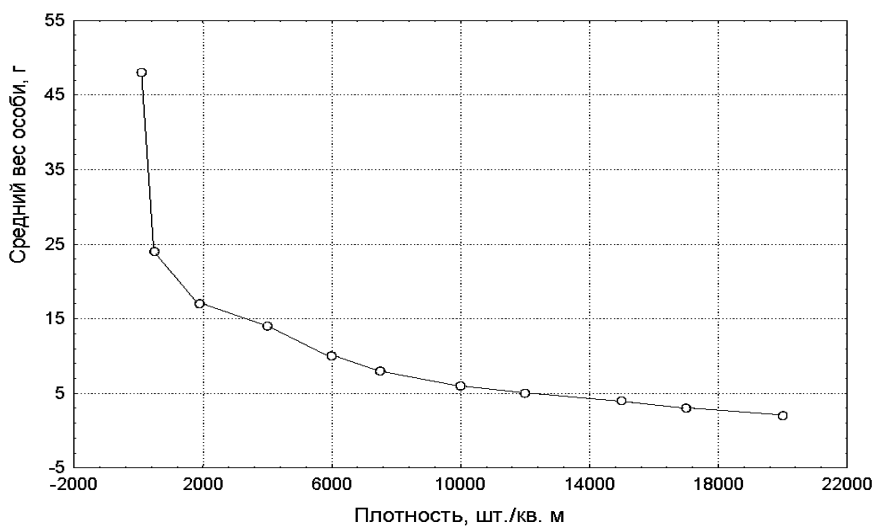


Рис. 7. Миниатюризация особей *Chenopodium album* при возрастании плотности популяции (по: Злобин, 2009)

Salicornia, зависит от уровня засоления почвы: при высоком засолении оно достигает максимума, но при очень высоком — снижается. Подобным образом регулируется плотность ПР папоротников-сциофитов в темных расщелинах скал — при очень сильном затенении она снижается.

8.7. Клоны

Клоном называется потомство одной особи растения, произошедшей половым или вегетативным путем, а также в результате бесполого размножения (апомиксиса). Соответственно различают два основных варианта клонов.

Генетические клоны. Это совокупность потомков одной особи, возникших половым или вегетативным способом. Такие особи имеют идентичные геномы. Опыт выделения генетических клонов описан в разделе 10.1.

Морфоструктурные клоны. Это совокупность раметов, которые приобрели автономность. Образование таких клонов особенно характерно для длиннокорневищных, корнеотпрысковых и наземно-ползучих растений.

На основании структурных критериев клоны растений могут быть подразделены на три категории (Злобин, 2009).

Клон-особь. В этом случае раметы образуются как результат особого типа ветвления, связанного с образованием не только побеговой структуры боковых ветвей, но корневой системы и самостоятельных органов репродукции. Наличие собственной корневой системы является основным отличием рамета от ветви. У клон-особей раметы концентрируются в непосредственной близости от материнской

особи и физиологически составляют с ней одно целое. Клоны-особи свойственны плотнокустовым злакам, например, *Nardus stricta*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca valesiaca*.

Клон-группа формируется при вегетативном размножении материнской особи в случае размещения дочерних растений в непосредственной близости от нее. Клоны-группы характерны для рыхлокустовых злаков (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*) и короткокорневищных видов (*Poa pratensis*). В результате процессов партикуляции в таких клонах может наблюдаться полная самостоятельность раметов, наиболее характерная для поздних этапов их большого жизненного цикла.

Клон-поле. В этом случае раметы образуются в ходе вегетативного размножения путем формирования длинных корневищ, корневых отпрысков, усов или других подобных структур (в англоязычной литературе для них предложен особый термин «spercer» – захватчик территорий). Связь раметов с материнской особью в этом случае носит временный характер, они достаточно быстро приобретают полную самостоятельность. Клоны такого типа образует, например, *Maianthemum bifolium*.

По данным Р. Кука (Cook, 1983; цит. по: Злобин, 2009), диаметр клонов-полей может составлять 250 м (*Lycopodium complanatum*), 489 м (*Pteridium aquilinum*) и даже 880 м (*Holcus mollis*), а продолжительность существования до 1000-1500 лет. Выказывалось мнение, что срок существования таких клонов может быть неограниченно длительным. Это связано с глубиной омолаживания дочерних модулей. Чем полнее физиологическое омолаживание, тем длительнее срок существования клона. Таким образом, клоны с глубоким омолаживанием раметов потенциально бессмертны или, по крайней мере, они могут существовать много тысячелетий.

Клоновый характер ПР дает им целый комплекс преимуществ. Он позволяет сохраняться в растительном покрове стерильным гибридным формам, дольше удерживаться в составе фитоценозов в ходе сукцессионных смен. Особенно выгодно сочетание вегетативного размножения и способности формировать клоны с генеративным размножением. Именно поэтому такие сеgetальные сорные виды, как *Cirsium arvense*, *Elytrigia repens* и им подобные, имеют столь обширные ареалы с плотностью ПР, трудно контролируемой агротехническими методами.

Особенности клональных ПР рассмотрены в разделе 9.6.

8.8. Резервные фонды

В составе механизмов самоподдержания ПР важную роль играют резервные фонды: банки семян, банки вегетативных зачатков, банки проростков, банки спор (для споровых растений).

Почвенные банки семян. Важной особенностью некоторых видов растений является способность создавать запасы семян в почве. По реализации этой способности все виды растений могут формировать три варианта семенных банков:

– «нулевой». Семена прорастают в тот же вегетационный период, в котором они образовались. Это характерно для ПР большинства видов естественных сообществ;

– сезонный. Имеет переходный характер: семена зимуют и их основная масса прорастает весной следующего года. Такие коротковременные семенные банки составляют ПР видов луговых, степных и других естественных сообществ;

– постоянный. Семена сохраняются в почве в течение многих лет. Такие банки характерны для эксплерентов – ПР видов рудеральных и особенно сегетальных сообществ. У рудералов почвенные банки жизнеспособных семян могут сохраняться десятки и даже сотни лет.

Формирование запаса семян в почве происходит в течение значительного времени в результате осыпания семян при обсеменении растений, входящих в состав фитоценозов, заноса семян извне, способности длительно сохранять всхожесть семян, в том числе растений, произраставших в данном месте в прошлом. Роль семенных банков для поддержания видового богатства сообществ будет рассмотрена далее (раздел 14.1.2).

Число жизнеспособных семян в почвенном банке изменяется по годам. «Рекордные» почвенные банки формируются сегетальными сорными видами, у которых счет захороненных семян идет на миллионы и десятки миллионов (суммарное количество семян в почвенном банке может достигать 1 млрд на 1 га). Эти гигантские почвенные банки семян затрудняют контроль засоренности посевов, так как «выплаты» происходят многие годы и провоцируются рыхлением почвы.

Банки вегетативных зачатков. Во многих ПР вегетативноподвижных видов на подземных органах вегетативного размножения (корневищах, корневых отпрысках и др.) образуется большое количество вегетативных зачатков, которые при соответствующих условиях дают новые побеги. По некоторым данным, у *Elytrigia repens* в почве на 1 га пашни могут быть сконцентрированы корневища общей длиной до 50 тыс. м, что соответствует примерно 0,5 млн вегетативных зачатков. В естественных условиях этот вариант резервного банка играет большую роль в сообществах корневищных злаков на подвижных субстратах, например, у *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinaceae* в прирусловой пойме рек, где ежегодно отлагается толстый слой наилка облегченного гранулометрического состава.

Банки проростков (всходов древесных растений). Своеобразным экологическим резервом ПР являются банки проростков. Они характерны для некоторых видов древесных пород (во флоре средней полосы – дуба и ели). Проростки, называемые «торчками», десятилетиями сохраняют жизнеспособность под пологом древостоя. После возникновения «окон» в древостое ростовые процессы «торчков» активизируются, и из них формируются полноценные деревья.

У некоторых видов споровых растений формируются банки жизнеспособных спор.

Глава 9. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

На заре становления популяционной экологии считалось, что все особи в ПР равноценны и подчиняются правилу «экологической эквивалентности», согласно которому они используют одинаковые ресурсы, нуждаются в одних и тех же условиях и

синхронно проходят жизненный цикл. Современные исследования показывают, что это не так: фактически каждая ПР построена из особей, неидентичных между собой по многим признакам и свойствам.

С учетом неидентичности особей в ПР различают следующие основные варианты структуры ПР²:

- генетическая структура;
- половая (гендерная) структура;
- возрастная структура на основе календарных возрастов растений популяции;
- онтогенетическая структура на основе онтогенетических состояний растений;
- виталитетная структура.

Возрастную и онтогенетическую структуру ПР некоторые авторы рассматривают как демографическую. Для характеристики структуры ПР вычисляют соотношение в ней особей разных категорий. Это соотношение как правило представляют в процентах или в долях единицы от общей численности ПР и называют спектром популяции.

9.1. Генетическая структура

Особи ПР отличаются друг от друга не только фенотипическими особенностями, связанными с характером микроместообитаний, но и генетически. Во многих случаях ПР складывается из генетически различных вариантов вида, которые называются генетическими клонами, или экотипами. Дифференциация ПР на экотипы характерна для многих луговых трав, например, видов из родов *Trifolium*, *Amoria*, *Medicago*. Наблюдается экотипическая дифференциация у многих ПР луговых злаков (например, *Agrostis gigantea* и *Festuca pratensis*) при произрастании их в разных частях поймы с неодинаковым режимом увлажнения и типом почвы. В ходе специальных исследований причин сосуществования видов деревьев в листопадных лесах США Дж.С. Кларк (Clark, 2010) установил, что внутри видов отмечается высокое разнообразие реакций разных особей на изменения экологических условий, особенно режима увлажнения. Он полагает, что это внутривидовое разнообразие способствует расширению экологической ниши.

Присутствие разных экотипов особенно характерно для ПР, находящихся длительное время в изоляции и занимающих экологически мозаичные местообитания. Разные экотипы могут различаться по фенологической ритмике (зацветать раньше или позже), устойчивости к неблагоприятным климатическим условиям года (например, засухе), к патогенам и т.д. В итоге генетически гетерогенная ПР оказывается более устойчивой, чем состоящая из генетически идентичных особей. В разные годы ее «выручают» разные экотипы.

Генетически гетерогенны ПР сорных видов, чем объясняется их высокая пластичность и способность расти в различных экологических условиях. Однако во вто-

² В основу этой главы положен текст одноименной главы пособия Л.Г. Наумовой и Ю.А. Злобина (2009).

рой половине XX века вследствие массового применения гербицидов у сорных растений отмечается снижение генотипического разнообразия за счет сохранения только тех экотипов, которые оказались преадаптированными к определенной группе гербицидов. По этой причине при длительном применении одного и того же гербицида плотность популяций сорных растений увеличивается. Это приводит к сложным экономическим последствиям: необходимо затрачивать значительные средства на постоянное обновление ассортимента гербицидов.

Генетическому межпопуляционному и внутривидовому разнообразию также способствуют ограничения панмиксии, связанные с различными барьерами – пространственными, экологическими, репродуктивными. Пространственные барьеры ограничивают радиусы активности видов и дистанции распространения пыльцы и семян; репродуктивные – обусловлены несовпадениями фенологических ритмов цветения, часто вызванных экологическими факторами (прогреваемость воздуха и почвы и др.) и механическими препятствиями для опыления.

В крупных ПР, находящихся в благоприятных экологических условиях, генетическая внутривидовая дифференциация сглаживается. Экстремальные условия обитания действуют на ПР неоднозначно: они обычно обедняют генофонд ПР, хотя они же подчас инициируют микроэволюционные процессы, а следовательно, и генетическую разнородность ПР.

В РФ широко используются методы фенетики: изучение генетической природы ПР через частоты проявления фенотипов – генетически обусловленных признаков, которые нельзя разделить на компоненты без утери их статуса. Особенно часто фенетический анализ используется для изучения внутри- и межпопуляционного разнообразия древесных растений (Егоров, 2006; Видякин, 2007). Эти исследования показали, что самыми надежными фенотипами являются признаки генеративных органов, таких как шишки хвойных. Н.В. Чукаева (2010) выявила устойчивые фенотипы у клевера белого, которые отражают уровень загрязнения окружающей среды. Более полные представления о методах работы по фенетическому анализу можно получить из разделов 10.2 и 10.3.

За рубежом наиболее популярны методы генетического анализа ПР с использованием изоферментов и секвенирования геномов. Изоферментами называют ферменты, присущие одному виду растения и обладающие одинаковой структурой молекул, но отличающиеся по ряду физико-химических особенностей. Изоферменты синтезируются разными генами, и их набор оказывается специфическим для каждого вида растения.

Изоферментный анализ был использован для оценки генетического разнообразия ПР редких (Park et al., 2009; Baskauf, Burke, 2009) и инвазивных (Bossdorf et al., 2005; Ward, Jasieniuk, 2009) видов. Удалось обосновать степень изолированности ПР редких видов в составе метапопуляций и высокую генетическую пластичность инвазивных видов, которой объясняется их высокий адаптивный потенциал.

При секвенировании геномов применяется метод генетических маркеров (Agarwal et al., 2008). Геномный анализ инвазивных видов дал тот же результат, что изоферментный анализ: они отличаются очень высоким уровнем полиморфизма. Этим объясня-

ется их высокий потенциал адаптаций к экологическим условиям в новых районах (Prentis et al., 2008; Гуи и др., 2009). Н.Н. Бельтюкова (2010) изучила генетическую структуру 20 ПР трех редких видов (*Adonis vernalis*, *A. sibirica*, *Digitalis grandiflora*). Было показано, что наиболее высоким уровнем межпопуляционной дифференциации отличался *A. vernalis*.

Формируются новые научные направления: «геномика охраны растительности» (Allendorf et al., 2010) и «экологическая геномика» (Ungerer et al., 2008). Однако пока научная ценность результатов исследования в этих направлениях сравнительно невелика, так как не установлены прямые однозначные взаимосвязи генетических характеристик ПР с уровнем их адаптируемости и устойчивости (Siol et al., 2010).

9.2. Половая (гендерная) структура

Половая, или гендерная, структура ПР состоит в наличии особей разной половой принадлежности – мужских и женских. По подсчетам Н.С. Камышева (Камышев, Хмелев, 1976), проанализировавшего 343 семейства цветковых растений, однодомные виды составляют 58%, остальное приходится на разные варианты двудомности. Разнополовость может быть выражена морфологически, если на одних особях формируются только тычиночные, а на других только пестичные цветки, но разнополовость может быть и физиологической, если морфологически пестик и тычинки присутствуют, но в них не развиваются соответственно семязачатки или фертильная пыльца. Р.Е. Левина (1981) считала соотношение полов одним из самых сложных вопросов популяционной биологии.

Основными вариантами распределения тычиночной и пестичной функции цветков являются следующие категории растений:

- а) андромоноэцидные с наличием на одной особи обоеполых и тычиночных цветков,
- б) гиномоноэцидные наблюдаются в случае образования на одном растении как обоеполых, так и пестичных цветков,
- в) андрогинодиэцидные формируют на одной особи однополые – либо тычиночные, либо пестичные цветки,
- г) гинодиэцидные – имеют особи с обоеполыми и особи только с женскими цветками,
- д) диэцидные (двудомные), для которых характерно образование тычиночных и пестичных цветков на разных особях.

Наиболее часто дифференциация особей по половой структуре встречается в семействах гвоздичных, губоцветных, ворсянковых, колокольчиковых, бурачниковых. Анализ, проведенный Е.И. Дементьевой (1987) для 97 видов растений, показал, что во многих случаях определенные соотношения являются характерной и достаточно устойчивой особенностью конкретных видов. Так, в ПР *Echium vulgare*, *Valeriana officinalis* и *Coronaria flos-cuculi* всегда доля тычиночных особей очень низкая, а в ПР *Origanum vulgare* и *Mentha arvensis*, напротив, доля таких особей всегда высокая.

Гендерный анализ ПР проводится в основном только для двудомных растений, у которых тычиночные и пестичные цветки находятся на разных особях. Обычно соотношение пестичных и тычиночных растений выражают в процентах или в долях единицы. Анализ половой структуры ПР имеет важное значение для понимания протекающих в них динамических процессов и механизмов поддержания устойчивости. Морфологическое разнообразие тычиночных растений обычно выше, чем пестичных, которые более однородны по размеру и форме.

Половой структуре ПР свойственна лабильность, отражающая эколого-фитоценотические условия, в которых они находятся. Описаны даже случаи изменения полового типа особей в зависимости от половой структуры ПР. Такое явление типично для топей, когда в искусственных ПР из мужских растений через несколько лет у части особей наблюдается смена пола на женский. У двудомных растений разделение полов играет важную роль в поддержании генетической разнокачественности особей ПР.

Согласно законам генетики, соотношение пестичных и тычиночных особей в ПР должно составлять 1 : 1. Однако в зависимости от нарушений генотипа, селективного воздействия определенных факторов только на пестичные или только на тычиночные особи это соотношение меняется и может варьировать в достаточно широких пределах. Чаще всего доля особей с пестичными и тычиночными цветками существенно отклоняется от соотношения 50% : 50% в сторону преобладания пестичных форм. Так, А.Н. Пономарев и Е.И. Дементьева (1976) установили, что у двудомных видов растений доля женских особей в ПР может колебаться от 1-10% до 50-90%, причем такие особи могут образовывать однородные скопления. Контагиозный тип размещения особей того или иного пола наблюдается и в ПР с другими типами половой дифференциации.

У древесных видов, как правило, соотношение мужских и женских особей составляет 1 : 1 (Gibson, Menges, 1994), однако при неблагоприятных условиях доля мужских особей может возрасти (Falinski, 1980). Это положение хорошо иллюстрируется результатами изучения двух разных локальных ПР *Salix cinerea* (рис. 8). Оказалось, что на сыром открытом хорошо увлажненном участке в ПР преобладают особи с пестичными цветками (56,7%). Такое соотношение полов с некоторым преобладанием женских растений характерно для условий, когда они близки к оптимуму для данного вида. На боровой террасе в условиях более легкой супесчаной почвы и большей ее сухости половая структура ПР оказалась иной: преобладали растения с тычиночными цветками (59,2%). Подобные закономерности были выявлены при изучении ПР неотропического низкого дерева *Bursera fagaroides*, гендерная структура которых различалась на склонах разной экспозиции (Ortiz-Pulido, Pavón, 2010).

Влияние экологических условий на гендерную структуру ПР было установлено у двудомного растения *Valeriana simplicifolia* в Карпатах. Оптимальные условия для этого растения складываются на равнинных участках, а в горных местообитаниях доля тычиночных растений в ПР возрастает с 55% до 68% (Дмитрах, 2004). Ю.А. Злобин указывает, что в ПР *Rumex acetosella* в обычные годы преобладают женские особи, а в засушливые – мужские.

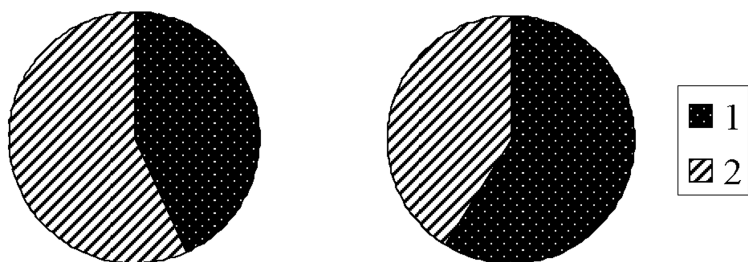


Рис. 8. Влияние условий среды на половую структуру популяции *Salix cinerea* (слева – благоприятные условия, справа – неблагоприятные условия; 1 – мужские особи, 2 – женские особи)

В литературе имеются данные о влиянии экологических условий на половую структуру ПР гинодиэцидных и двудомных растений (Демьянова, 1988), *Rubus chamaemorus* (Рейер, 1988; Косицын, 1998), *Origanum vulgare* (Троценко, Жатова, 1998), *Potentilla fruticosa* (Годин, 2008).

С.Н. Шереметьев (1983) установил существенные экологические различия у мужских и женских особей и сделал вывод о том, что разделение полов способствует дифференциации экологических ниш и более полному использованию генетических ресурсов.

Различия половой структуры ПР объяснимы: цена репродукции у мужских и женских растений разная. Женским растениям репродуктивный процесс обходится дороже, так как они тратят органические вещества на формирование цветков, образование семян (часто с достаточно большим количеством запасных питательных веществ) и плодов с обеспечивающими их жизнеспособность структурами. Мужские растения затрачивают на репродуктивный процесс меньше продуктов фотосинтеза – только на формирование цветков и пыльцы. Поэтому в неоптимальных условиях произрастания мужские особи оказываются более адаптированными, чем женские, соответственно и доля их в ПР будет выше. В целом возрастание доли мужских особей при неблагоприятных условиях ведет к тому, что именно в этой части ПР наиболее активно идет естественный отбор. Победившие в соревновании на право выжить передают свой генетический материал женским особям.

9.3. Возрастная структура

Как уже отмечалось, именно с изучения возрастной структуры ПР деревьев берет свое начало популяционная экология растений. Возрастная структура отражает соотношение в ПР особей различного календарного возраста. Особи одного возраста составляют когорту (возрастную группу). Каждая когорта включает особи одного календарного возраста или одного возрастного периода, например, от 1 до 5 лет, от 5 до 10 лет и т.п.

Анализ возрастной структуры ПР чаще всего используют в тех случаях, когда календарный возраст растений достаточно легко определяется в полевых условиях.

Это в первую очередь деревья, возраст которых определяется по числу годовичных колец древесины, а у хвойный может оцениваться и по числу мутовок побегов.

Лесоводы различают следующие классы возраста:

1-10 лет – проростки, молодые растения, обычно высотой до 25 см;

10-40 лет – молодняк высотой от 25 см до 5 м. В некоторых случаях его подразделяют на мелкий подрост (высота до 70 см), средний подрост (высота до 1,5 м) и крупномерный подрост (высота более 1,5 м);

50-60 лет – жердняк (тонкомер), растения высотой 6-8 м при диаметре ствола 5-10 см;

80-100 лет – приспевающие деревья;

100 - 180 лет – деревья спелого древостоя;

более 180 лет – перестойные деревья.

Эту шкалу модифицируют в зависимости от вида древесного растения. У быстрорастущих пород (тополь, осина) интервалы классов возраста уменьшают и устанавливают характерный для данного вида древесной породы предельный возраст.

Для ПР в оптимальных условиях характерно некоторое нормальное соотношение особей разного возраста. При ухудшении условий произрастания может возрастать либо доля особей молодого возраста, либо промежуточного или старого.

Возрастная структура ПР большинства видов гетерогенна. Это видно на примере ПР *Pinus sylvestris* на старой вырубке (рис. 9). Известно, что у сосны плодоношение по годам разное и бывают так называемые семенные года, когда оно особенно обильно. В рассматриваемом примере пики численности растений сосны возрастом 5 и 14 лет связаны с такими семенными годам. Представляет интерес анализ всходов и самого

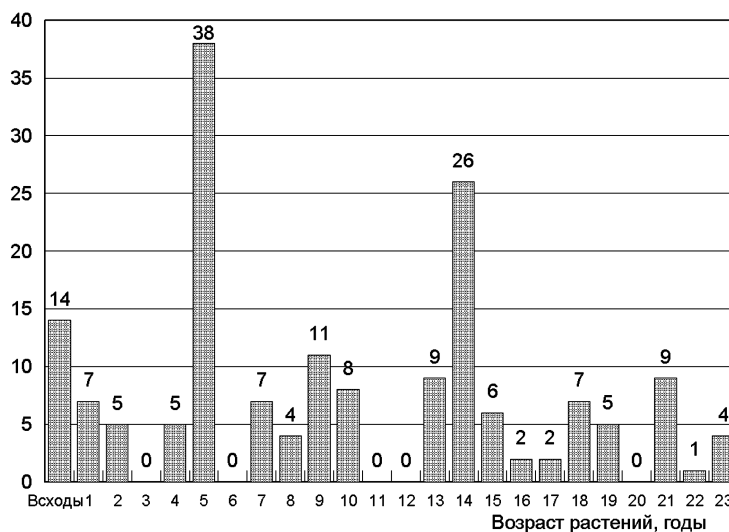


Рис. 9. Возрастная структура популяции сосны на старой вырубке.

Цифры над столбиками показывают среднее число особей на пробной площадке (по: Ю.А. Злобин, 2009)

мелкого подроста. Для него выявлен ряд (шт.): 14, 7, 5, 0. Резкий спад численности в этом ряду показывает, что выживаемость всходов сосны и растений самых младших возрастов достаточно низкая.

9.4. Онтогенетическая структура

У многих растений, в первую очередь у многолетних трав, календарный возраст определить крайне сложно, поэтому Т.А.Работнов (1950) предложил выделять для таких растений возрастные состояния, которые позже он же предложил называть онтогенетическими состояниями.

В результате изучения онтогенетической структуры ПР на основе работ Т.А. Работнова и А.А. Уранова и многих их последователей и учеников сформировалось особое научное популяционно-онтогенетическое направление. Основной вклад в него внесли О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова. В Украине популяционно-онтогенетическое направление развивалось под руководством К.А. Малиновского и В.В. Комендара. Наиболее интересные результаты были получены Г.Г. Жилиевым (2005).

Онтогенез представляет собой полную последовательность всех этапов роста и развития растения от диаспоры до отмирания особи. Такой полный цикл роста и развития генета понимается как большой жизненный цикл. Онтогенетический процесс, свойственный отдельному рамету (побегу) от его возникновения до отмирания, называется малым жизненным циклом.

В жизненном цикле растений принято выделять четыре основных периода:

I. *Латентный период* – состояние жизнеспособных семян.

II. *Предгенеративный период*, который охватывает состояния от всходов до взрослых вегетативных растений.

III. *Генеративный период* – соответствует цветущим и плодоносящим особям.

IV. *Постгенеративный период*, на протяжении которого особи утрачивают способность активно расти и размножаться и постепенно отмирают.

В свою очередь каждый из этих онтогенетических периодов подразделяется на ряд онтогенетических состояний (табл. 16).

Для основных онтогенетических этапов онтогенеза ключевыми признаками являются следующие.

Семена (se) – это не проросшие семена или нераскрывающиеся плоды в почве. В популяционных исследованиях эту возрастную группу выделяют редко, так как извлечение семян из почвы представляет собой трудоемкую процедуру и требует специального оборудования. Еще сложнее определение жизнеспособности извлеченных из почвы семян.

Проростки (p) – молодые растеньица, сохраняющие связь с семенем и имеющие первичный корешок, семядоли, вынесенные на поверхность, или первичный листок. У злаков характерным признаком этого состояния является наличие coleoptilia.

Периодизация онтогенеза цветковых растений

Онтогенетический период	Онтогенетические состояния растений	Условное обозначение
Латентный	Семена	sm
Предгенеративный	Проростки	p
	Ювенильные	j
	Имматурные	im
	Виргинильные	v
Генеративный	Молодые генеративные	g ₁
	Средние генеративные	g ₂
	Старые генеративные	g ₃
Постгенеративный	Субсенильные	ss
	Сенильные	s
	Полностью отмершие	sc

Ювенильные растения (j) отличаются упрощенной морфологической структурой, в частности, имеют ювенильные листья. Связь с семенем отсутствует. Побег чаще всего еще не ветвится.

Имматурные растения (im) по морфологической структуре являются переходными от ювенильных к виргинильным, отличаются наличием ветвления побега. Имматурные растения у злаков соответствуют началу фазы кушения.

Виргинильные растения (v) обладают всем морфологическими признаками, присущими взрослым особям, но не цветут и не плодоносят. У плотно- и рыхлокустовых злаков виргинильное состояние соответствует фазе кушения. У корневищных злаков они представлены системой парциальных кустов, соединенных коммуникационными корневищами.

Генеративные растения (g₀-g₃) отличаются наличием цветков и плодов. У многолетних поликарпических растений это возрастное состояние часто подразделяют на 3-4 подэтапа в зависимости от осуществленного количества актов генеративного размножения. У молодых генеративных растений генеративные органы формируются первый раз в их онтогенезе, такие растения еще сохраняют активный рост вегетативных органов. У среднегенеративных растений генеративное состояние достигает своей максимальной выраженности, а у старых, хотя и сохраняется генеративная функция, но она ослаблена, а в вегетативной сфере начинается отмирание отдельных структур.

Скрытогенеративное онтогенетическое состояние g₀ выделяют только для отдельных видов растений. В первую очередь это злаки, где оно соответствует фазе трубкования, а также ряд видов растений, у которых генеративные почки закладываются еще с осени и находятся в скрыто генеративном состоянии до следующего вегетационного периода. Во всех таких случаях наличие скрытогенеративного состояния проводится путем анализа почек с использованием бинокулярного микроскопа.

Субсенильные (ss) и *сенильные* (s) растения отличаются преобладанием процессов отмирания, цветение и плодоношение отсутствуют или имеют рудиментарный характер.

Отмирающие растения (sc) вообще не имеют живых надземных побегов.

На рис. 10 показан идеальный онтогенетический спектр ПР, через которую протекает постоянный «популяционный поток»: появляются молодые особи и отмирают старые.

Для определения онтогенетических состояний растений в настоящее время разработаны специальные ключи и выпущены атласы изображений (например, под редакцией Л.А. Жуковой «Онтогенетический атлас лекарственных растений» в четырех томах, 1997-2004 гг.).

Дробность шкалы онтогенетических состояний, как и критерии их установления, разумеется, зависят от объекта и целей исследования. В ряде случаев шкала может быть редуцирована без ущерба для качества получаемой информации. Имматурное состояние кратковременное, а у многих видов растений вообще не выражено, поэтому имматурные и виргинильные особи часто рассматриваются как одна группа вегетирующих растений.

Подразделение генеративных особей на g_1 , g_2 и g_3 состояния имеет смысл только тогда, когда генеративное размножение одной и той же особи может осуществляться на протяжении нескольких лет. Если генеративная функция осуществляется особью только один раз в жизни, то регистрируется только возрастное состояние g .

У однолетних растений наиболее целесообразно оценивать онтогенетическое состояние g_1 как бутонизацию, g_2 – как полное цветение и g_3 – как плодообразование.

Нечетко различаются у отдельных видов субсенильное и сенильное состояния.

У раметов клоновых растений некоторые авторы, например Дж. Харпер (Harper, 1973), считают целесообразным выделять только три этапа онтогенеза: ювенильный, репродуктивный и пострепродуктивный. Как уже отмечалось (см. раздел 7.3), многие зарубежные исследователи и для ПР, формирующихся из генетов, предпочитают использовать деление онтогенеза не более чем на 3-4 онтогенетических состояния. Для обобщенных оценок структуры ПР этот подход правомерен и достаточен.

Шкалу периодизации онтогенетических состояний древесных растений приводят О.В. Смирнова и М.В. Бобровский (2001; Методические..., 2010):

p – проростки, неветвящиеся растения с первичным корнем и семядолями;

j – ювенильные деревья, обладающие «детскими» структурами с неветвящимся стволиком, находящиеся в ярусе травяно-кустарничковых растений;

im – имматурные деревья, у которых появляются боковые ветви 2-5 порядка, диаметр ствола не более, чем в два раза превышает диаметр боковых ветвей;

v – виргинильные деревья с характерной для взрослых растений морфологической структурой, но не вступившие в фазу цветения и плодоношения;

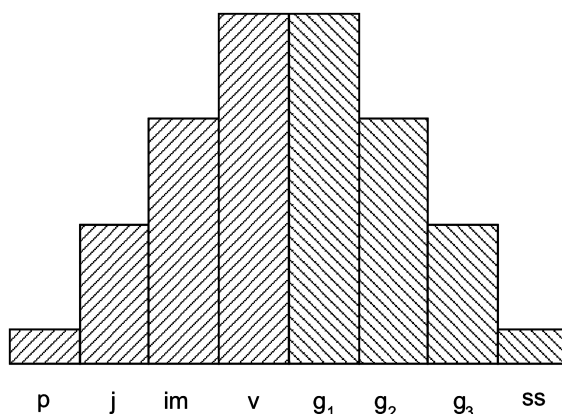


Рис. 10. Идеальный возрастной спектр устойчивой популяции растений

g_1 , g_2 , g_3 – молодые, средневозрастные и старые генеративные деревья, которые приступили к семеношению и поддерживают его в течение нескольких лет или десятилетий;

s – сенильные деревья имеют вторичную крону с листьями или хвоей ювенильного типа, семеношение отсутствует.

Следует заметить, что при изучении ПР древесных растений чаще всего вполне достаточно выявить их возрастной состав, не обращаясь к установлению онтогенетического спектра.

Изучение онтогенеза многолетних растений показало, что в некоторых случаях, особенно при эколого-фитоценологических стрессах, растение может временно задерживаться в любом возрастном состоянии на более или менее длительный период времени.

На основе соотношения особей растений разных онтогенетических состояний Т.А. Работнов предложил подразделять ПР на три категории (табл. 17):

Таблица 17

Классификация ПР по характеру онтогенетического спектра

Онтогенетическое состояние особей	Категория ПР		
	инвазионная	нормальная	регрессивная
Предгенеративные	+++	+	–
Генеративные	+	+++	+
Постгенеративные	–	+	+++

- *инвазионные* с преобладанием предгенеративных растений;
- *нормальные*, в которых доля особей разного онтогенетического состояния приблизительно сбалансирована и преобладают генеративные растения;
- *регрессивные*, в которых преобладают постгенеративные растения.

Позже к этим трем категориям была добавлена категория ложноинвазионных ПР, представленных в сообществе только почвенным банком семян. О.В. Смирнова (Методические..., 2010) предложила выделять фрагментарный тип для случая «...если в спектре ПР есть особи, которые относятся к разным периодам онтогенеза; при этом отсутствуют особи соседних онтогенетических состояний» (с. 94). Кроме того, могут быть выделены вегетативно омоложенные спектры, свойственные ПР, сформированном из молодых растений вегетативного происхождения.

Можно различать следующие варианты онтогенетических спектров ПР.

Левосторонний спектр – отличается преобладанием догенеративных особей, что отражает наличие благоприятных условий для возобновительного процесса, а так как этот процесс не постоянен по годам, то такие спектры очень динамичны. Левосторонние спектры свойственны также ПР, только начинающим внедряться в РС. О.В. Смирнова (Восточноевропейские..., 2004) подчеркивает, что такие спектры характерны для многих видов древесных растений.

Центрированный спектр – отличается высокой долей генеративных особей. Он характерен для многолетников с простым онтогенезом, а также для случаев, когда возобновительный процесс слабо выражен, а период пребывания особей в сенильном

состоянии короткий. Центрированные спектры характерны для ПР с устойчивым статусом в данном РС.

Бимодальный спектр – имеет два пика: обычно один в предгенеративной и другой в сенильной части спектра. Он свойственен видам растений с активным возобновлением и длительным сенильным периодом. Характерен для многих злаков и осок.

Правосторонний спектр – отличается высокой долей в популяции сенильных растений. Он характерен для видов с длительным периодом старения при ослаблении возобновительного процесса. Правосторонние спектры характерны также и для ПР, выпадающих из данного фитоценоза.

Кроме того, онтогенетические спектры могут быть полночленными с наличием в них представителей всех онтогенетических состояний и неполночленными, когда особи того или иного онтогенетического состояния в ПР отсутствуют. Если ПР способна к самоподдержанию без заноса зачатков извне, то она является устойчивой. В случае, если такие ПР находятся в равновесном состоянии, и их онтогенетический состав лишь слегка флуктуирует по годам, их называют дефинитивными.

Погодичные флуктуации онтогенетических спектров чаще всего происходят за счет молодой части ПР. Если же ПР свойственно направленное изменение состава, плотности или численности особей, то ее называют сукцессионной. Сами по себе сукцессионные ПР по определению не могут быть долговечными, они или переходят в категорию дефинитивных, или исчезают.

При резкой смене эколого-фитоценотической обстановки в онтогенетических спектрах могут происходить существенные сдвиги. Например, у *Trifolium pratense* на градиенте возрастания пастбищной нагрузки на луг ПР из нормальных с пиком на состоянии g_2 становятся резко правосторонними с преобладанием старых генеративных и субсенильных особей (Злобин, 2009).

Недостатком результатов онтогенетического анализа ПР является их некомпактность. Неоднократно предпринимались попытки разработать информативные критерии обобщенной характеристики онтогенетического состава ПР. Л.А. Жукова (1987) предложила индексы восстановления и замещения, которые вычисляются по соотношению в ПР особей разного онтогенетического состояния. Н.В. Готов (1998) усовершенствовал индекс восстановления и дополнительно предложил индекс старения ПР, который вычисляется как отношение в ПР доли субсенильных и сенильных растений к доли ювенильных растений. В дальнейшем несколько индексов (возобновляемости, старения, генеративности и возрастности ПР) предложил И.Н. Коваленко (2003; цит. по: Злобин, 2009).

С иных позиций подходил к интегральной оценке онтогенетической структуры ПР А.А. Уранов (1975), который на основе учета количества переработанной растением энергии к началу каждого очередного онтогенетического состояния предложил оценивать возрастность ПР показателем Δ (дельта). Л.А. Животовский (2001) дополнил этот подход индексом ω (омега), который является оценкой средней энергетической эффективности ПР. При сопоставлении двух индексов оказалось возможным в двумерном пространстве значений дельта – омега с учетом соотношения их значений подразделить ПР на молодые, зреющие, зрелые, стареющие, старые и переходные.

Классификация ПР дельта – омега, или Уранова – Животовского, оказалась достаточно удобной и информативной, ее широко используют исследователи. Впрочем Л.А. Животовский отметил, что, к сожалению, данный метод не позволяет различать направления смен в переходных ПР: идет ли в них омоложение, или, напротив, старение.

Ю.А. Злобиным разработана некоммерческая компьютерная программа ANONS (Анализ Онтогенетической Структуры популяций), которая позволяет на основании данных полевого учета ПР построить онтогенетический спектр, вычислить индексы, предложенные Л.А. Жуковой, Н.В. Готовым, И.М. Коваленко, А.А. Урановым, Л.А. Животовским, и получить итоговую оценку категории ПР по системам Т.А. Работнова, Л.А. Жуковой, А.А. Уранова – Л.А. Животовского (дельта – омега).

В целом эффективность метода онтогенетических спектров при изучении ПР разных видов различается. Во многих случаях онтогенетические состояния выражены нечетко: угнетенное растение может выглядеть старым даже при небольшом календарном возрасте. Метод отличается излишней дробностью оценки онтогенетических состояний особей. Во многих случаях оценить устойчивость или неустойчивость ПР можно при учете значительно меньшего количества онтогенетических состояний, что практикуется у зарубежных коллег.

9.5. Виталитетная структура

Особи в ПР различаются по уровню развития. Основные причины этого следующие.

Разнокачественность семян и зачатков вегетативного размножения. Всходы из более крупных семян с большим запасом органических веществ оказываются более жизнеспособными, быстрее развиваются и оказываются устойчивее к разнообразным неблагоприятным воздействиям.

Неодинаковые условия для прорастания семян. В природных условиях всегда есть участки (микросайты), в пределах которых для прорастания семян складываются оптимальные условия (лучшее увлажнение, соответствующая инсоляция, отсутствие мощных конкурентов и т. п.). В других микросайтах семена прорастают медленно и из них формируются более мелкие и менее жизнеспособные растения.

Деятельность фитофагов. За счет разнообразных фитофагов отдельные особи могут получить серьезные повреждения корневых систем, листьев или почек, что неминуемо ослабляет растение.

Асимметричность конкуренции. Конкурирующие особи оказывают друг на друга разное по силе и характеру воздействие. Первоначально небольшие преимущества накапливаются и позволяют более крупным особям оказывать на мелкие растения большее негативное воздействие, чем мелкие или слабые растения оказывают на крупные (сильные особи становятся еще сильнее, а слабые – еще слабее). Усиление асимметричной конкуренции особей может привести к гибели слабых особей, т.е. к их конкурентному исключению в соответствии с принципом Ф. Гаузе.

Перечисленные причины порождают фенотипические различия особей в ПР, однако причиной разнообразия особей могут быть и генетические факторы, связанные с наличием в ее составе особей с разной наследственностью. Это привело к необходимости разработки концепции виталитета (Злобин, 2009).

Виталитетом называется жизнеспособность растений, которая оценивается на основании учета особенностей формы и роста особей. Таким образом, виталитет является морфоструктурным выражением жизненного состояния растения. В отличие от онтогенетических изменений, которые имеют однонаправленный характер, морфоструктурные особенности особей растений и их жизненное состояние обратимы: качество особей с течением времени в любом их возрастном состоянии может как улучшаться, так и ухудшаться.

В настоящее время в популяционной экологии сохраняется два подхода к оценке жизнеспособности растений. При маршрутных исследованиях, как правило, используются визуальные (качественные) оценки по сравнительным шкалам жизненного состояния растений, при стационарных и маршрутно-стационарных исследованиях применяются количественные методы оценки виталитета.

Визуально-сравнительные шкалы. Попытки глазомерной оценки жизнеспособности растений предпринимаются в течение более чем столетия. При геоботанических исследованиях оценивалось жизненное состояние вида в сообществе на основании визуальной оценки общего состояния растений с присвоением этому состоянию балла жизненности.

Ж. Браун-Бланке для оценки жизненности растения предложил следующую шкалу:

- 1 – очень угнетенное, не плодоносит;
- 2 – угнетенное;
- 3 – нормальное;
- 4 – пышно развитое.

В лесоводстве используется 5-балльная шкала Крафта (рис. 11), которая позволяет оценивать качество деревьев и осуществлять рубки ухода за древостоем, сохраняя хорошо развитые деревья и удаляя угнетенные.

Количественный анализ виталитета. Анализ виталитетной структуры ПР проводится в два этапа. На первом этапе устанавливается виталитет каждой из особей по их репрезентативной выборке из ПР, а на втором этапе на основании оценки доли особей разного виталитета вычисляется виталитетный спектр ПР.

Виталитет особи. Для оценки виталитета особи можно использовать

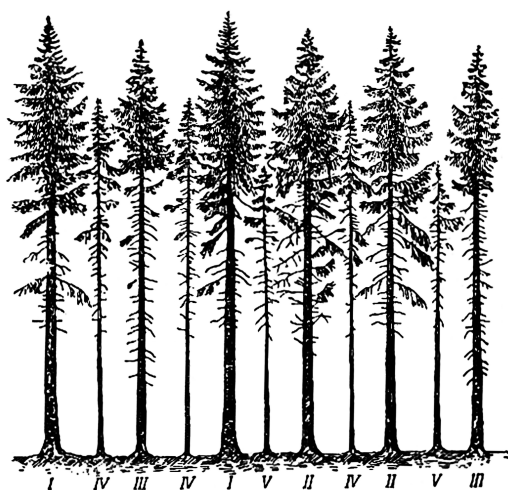


Рис. 11. Оценка виталитета деревьев по шкале Крафта

разные признаки, однако самым интегральным и универсальным является вес (фитомасса) растения. В тех случаях, если определить вес растений нельзя (например, при изучении ПР редких видов), приходится использовать другие показатели, например, произведение числа побегов на их высоту или число листьев. Точность и объективность оценки состояния особей в виталитетном анализе обеспечивается вычислением их основных статистических показателей. После определения виталитета каждой особи их разделяют в зависимости от величины учитываемых признаков на три класса виталитета – высший (а), промежуточный (б), низший (с).

При детальном изучении жизненного состояния растений виталитет особей следует определять для каждого онтогенетического состояния по отдельности. При общих популяционных исследованиях обычно ограничиваются оценкой виталитета особей, находящихся в генеративном состоянии, когда их эколого-ценотическая роль максимальна.

Виталитет популяции. Показателем жизненного состояния ПР является виталитетный спектр, который показывает соотношение особей с разным виталитетом. После определения виталитета каждой особи их разделяют на классы виталитета: процветающих, нормальных и угнетенных. Простой вариант выделения классов виталитета следующий: определяется диапазон изменения значений признака, этот диапазон делится на три равные части, представляющие растения трех классов виталитета, – мелкие, средние, крупные. Далее определяется число растений в каждом классе и на этой основе строится виталитетный спектр, показывающий соотношение долей мелких, средних и крупных особей.

По соотношению особей разных классов виталитета ПР подразделяются на три типа: процветающие, равновесные и депрессивные (рис. 12 и табл. 18).

Виталитетное состояние особей может быть отражено обобщенным индексом качества (виталитета) популяции (Q) в виде: $Q = 1/2 (a + b)$, где a , b и c – соответственно доли особей высшего, промежуточного и низшего классов виталитета. Для

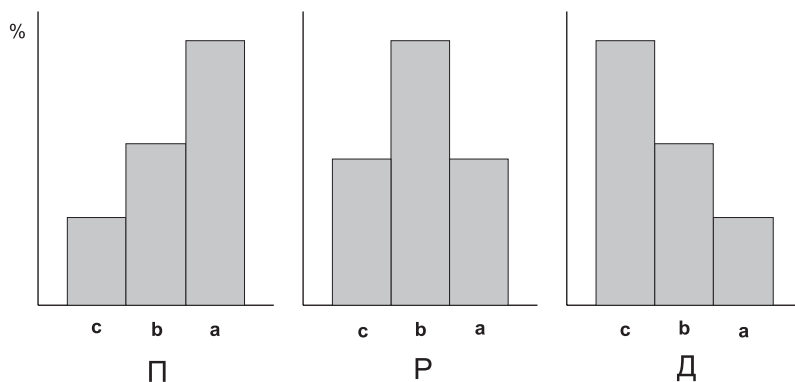


Рис. 12. Модельные спектры виталитетного состава популяций растений.

П – процветающая, Р – равновесная, Д – депрессивная популяции; а – особи наивысшего класса виталитета, б – особи промежуточного класса виталитета, с – особи низшего класса виталитета

Классификация ПР по виталитетным спектрам

Виталитетное состояние особей	Тип ПР		
	процветающая	равновесная	дДепрессивная
Процветающие	+++	+	
Промежуточные	+	+++	+
Угнетенные		+	+++

процветающих ПР характерно соотношение $1/2(a+b) > c$, для равновесных $1/2(a+b) \approx c$, а для депрессивных $1/2(a+b) < c$.

Виталитетный анализ широко используется в геоботанических исследованиях разными авторами при работе с растениями разных ЖФ. К настоящему времени виталитетная структура ПР изучена у более чем 100 видов. Виталитет ПР хорошо отражает статус вида в РС.

Виталитетный спектр может меняться под влиянием разных внешних факторов. Например, разным было влияние выпаса на популяционные параметры двух видов, которые по-разному реагируют на пастбищную нагрузку (Бондарева, 2005; цит. по: Злобин, 2009): *Dactylis glomerata* (отрицательно относится к высоким пастбищным нагрузкам) и *Deschampsia cespitosa* (для нее выпас является благоприятным фактором, повышающим конкурентную способность и соответственно участие в составе лугового фитоценоза). У *Dactylis glomerata* от контрольного участка без выпаса до пятой ступени пастбищной дигрессии запас надземной фитомассы снижался почти в 5 раз, а в виталитетном спектре господство в ПР особей виталитетных классов *a* и *b* сменилось абсолютным преобладанием угнетенных растений класса *c*. В противоположность этому у устойчивого к выпасу растения *Deschampsia cespitosa* по градиенту пастбищной дигрессии запас фитомассы вырос почти в 7 раз, а в виталитетном спектре увеличилась доля растений виталитетного класса *a*.

С виталитетом связаны многие особенности особей и ПР. Г.Г. Жилевым (2005) на примере ряда видов травянистых растений продемонстрированы глубокие различия феноритмов в зависимости от жизненного состояния. При одинаковой продолжительности вегетации у *Nardus stricta* при понижении виталитета время плодоношения растений смещалось почти на месяц. Более позднее цветение особей низкого жизненного состояния, видимо, является общей закономерностью.

Виталитетный спектр – это наиболее важная оценка состояния ПР. Он позволяет прогнозировать динамические смены в ПР. Например, регистрация процветающих ПР инвазивного сорного вида, такого как амброзия, указывает на необходимость разработки мер по предотвращению дальнейшей инвазии этого вида, а установление депрессивных ПР редких охраняемых видов требует пересмотра мер охраны этих растений со сменой на более эффективные.

Поскольку морфометрические признаки имеют разные амплитуды значений, А.Р. Ишбирдин и М.М. Ишмуратова (2005) предложили использовать их взвешенные значения. Для этого вычисляется индекс IVC:

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N x_i / \bar{x}_i}{N},$$

где x_i – среднее значение признака в ПР, $\bar{x}_i$ – среднее значение признака для всех сравниваемых ПР, N – число признаков.

Наибольшие значения IVC отвечают наилучшему состоянию. В связи с этим отношение $IVC_{\max} / IVC_{\min}$ может являться оценкой размерной пластичности.

IVC позволяет ранжировать ПР по уровню благоприятности условий и изучать на этом популяционном экоклине изменения любых других параметров, характеризующих ПР (в том числе интегрированности особей, которая определяется по среднему значению коэффициента корреляции между всеми учтенными признаками). Это подход был успешно использован для характеристики ПР орхидных Башкирского государственного заповедника и сопредельных территорий (Ишмуратова и др., 2010).

По сравнению с анализом онтогенетического состава ПР анализ их виталитетной структуры имеет свои особенности и преимущества.

Во-первых, виталитетный анализ выявляет первичные изменения в состоянии особей и ПР, которые предшествуют изменениям их онтогенетического состояния и тем более генотипа.

Во-вторых, он наиболее чувствителен при выявлении особенностей эколого-ценотической обстановки, так как жизненное состояние при ее сменах изменяется в первую очередь.

В-третьих, дает оценку особей и ПР в момент исследования, тогда как возрастные спектры отражают уже прошедшие воздействия на ПР.

В-четвертых, он универсален и в равной мере пригоден для анализа как одновозрастных, так и разновозрастных ПР.

Наконец, анализ виталитета особей и ПР осуществляется проще, чем выявление онтогенетического состава, и в этом случае отсутствует риск ошибочного определения возрастного состояния особи.

Метод оценки виталитета, предложенный Ю.А.Злобиным, нуждается в дальнейшей широкой апробации в разных типах растительности и для разных видов. Мы полагаем, что требования к параметрам «процветающей популяции» чрезмерно жесткие. Для некоторых видов «процветание» вовсе не обязательно сопровождается превалированием крупных и средних особей. Оно возможно уже на уровне «неравновесной» ПР, и некоторая асимметрия в сторону низких значений не будет показателем ее депрессивности. Для ПР многих видов такой тип распределения особей по весу будет нормой.

В какой-то степени это проявилось при исследовании ПР многолетних злаков и бобовых (Миркин, Горская, 1989): ни в одном случае не было установлено правосторонней асимметрии, т.е. «процветающей», по Злобину, ПР. В то же время ценотическая позиция таких видов, как *Dactylis glomerata*, в чистом посеве при внесении удобрений не оставляла сомнений в том, что вид процветает: внедрение спонтанных видов

даже к восьмому году исследований было крайне незначительным, биологический урожай достигал 100 ц/га сухого вещества.

9.6. Особенности популяций клоновых растений

Особую группу, причем достаточно важную для многих типов РС (особенно тех, что объединяются в категорию злаковников, – лугов, степей, саванн), представляют вегетативно размножающиеся растения, которые в зарубежной литературе называются клоновыми. В этом случае основную роль при захвате и удерживании пространства (как физического, так и пространства ниш) играют не особи семенного происхождения (генеты), а в большей или меньшей степени автономные от материнского растения вегетативные побеги – раметы. В 1930-1950-е гг. российскими луговедами был выполнен целый цикл исследований закономерностей ветвления луговых злаков, которые составляют основу луговой растительности (работы С.П.Смелова, см.: Работнов, 1998).

Изучению закономерностей размножения, экологии и фитоценотической роли клоновых растений было посвящено большое число зарубежных работ, причем в 1992 г. в Чехии состоялся специальный симпозиум, посвященный биологии, экологии и фитоценологии клоновых растений, труды которого опубликованы в тематическом выпуске журнала «*Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*» (Plant clonality..., 1994).

В статьях, написанных на основе зачитанных докладов, подчеркивалось, что клоновость позволяет избежать стерильности у гибридов и является достаточно молодым эволюционным приобретением растений, роль которого возрастает при движении вдоль градиента «юг – север» (Krahulec, 1994). Эти растения играют важную роль в сукцессиях растительности, так как вегетативное размножение позволяет им дольше удерживаться в составе сукцессионных фаз при общем изменении флористического состава (Prach, Ryšek, 1994). Способность к вегетативному размножению и разнообразие способов его реализации (за счет разного положения в пространстве, разной длины и разной динамики нарастания вегетативных побегов, которые называют спейсерами) является одним из важных факторов сосуществования видов в сообществах (Herben et al., 1994). По степени вегетативной подвижности видов в сообществе эти авторы предлагают разделять виды на группы «партизан» (guerilla) и «сидней» (setters), которые связаны переходом.

Несмотря на то, что раметы могут иметь разную степень автономности (включая и очень низкую, как побеги в плотнокустовых дерновинных злаках), они связаны отношениями, близкими к конкуренции, причем по мере улучшения условий для развития клона число и дифференциация раметов по размерам возрастают (Makita, 1996). Вообще соотношение числа генетов и раметов (включая и число раметов на один генет) является очень тонким показателем состояния ПР. В уже упоминавшихся опытах с посевами многолетних трав (Миркин, Горская, 1989) было отмечено, что в жизни многолетнего злака можно различить три периода:

– инициальный, когда биомасса формируется за счет достаточно большого числа небольших по размерам генетов, и процесс самоизреживания ослаблен;

– равновесный, когда нарастание числа раметов у каждого генета компенсирует сокращение числа генетов;

– старения, когда на фоне продолжающегося снижения числа генетов процесс образования раметов также затухает, и потому снижение долевого участия злака в травосмеси происходит особенно интенсивно.

В целом же в большинстве случаев плотность генетов и число раметов, приходящихся на один генет, связаны отношениями трейдоффа. Оптимизация этого соотношения является одной из важных задач агроэкологии (правда, пока она решается лишь на однолетних растениях путем регулирования нормы посева и кустистости растений).

Вегетативное размножение широко распространено среди кустарников и является важным адаптивным признаком, который повышает их устойчивость к выгоранию, и в сообществах с подвижными субстратами, такими как приморские пляжи и дюны (Jonsdottir, 1991). Описаны случаи инвазии клонального бамбука *Phylostachys pubescens* в японские широколиственные леса, причем в силу высокой агрессивности (сочетание стратегий C и R) инвазия бамбука вела к полному усыханию древостоя, состоявшего из древесных видов, размножающихся семенным путем (Okutomi et al., 1996).

Элементом стратегии клональных растений является банк вегетативных зачатков (почек на корневищах, клубнях, луковицах и т.д.).

9.7. Особенности популяций споровых растений

У сосудистых споровых растений гаметофит и спорофит представляют независимые организмы, что делает изучение их ПР более сложным по сравнению с ПР семенных растений. Интересные результаты в изучении ПР папоротникообразных (папоротников, плаунов и хвощей) получил ученик Т.А. Работнова литовский ботаник И. Науялис (Naujalis, 1995). Как отдельные ПР Науялис рассматривает совокупности спорофитных особей и заростков-гаметофитов. При этом для папоротников и плаунов наряду с одновидовыми ПР заростков он выделяет двух- и трехвидовые ПР.

В адрес И. Науялиса по поводу использованной им терминологии были высказаны критические замечания (Миркин, Наумова, 1998). Спорофиты и гаметофиты одного вида правильнее рассматривать как когорты в пределах одной ПР, тем более, что они территориально совмещены (гаметофитов много там, где доминируют спорофиты) и связаны последними стадиями развития заростка, когда на нем уже есть зарождающийся спорофит. «Многовидовые популяции» было бы точнее назвать гильдиями как совокупностями видов, делящими один и тот же ресурс.

Тем не менее данные о ПР споровых растений, которые получены Науялисом, уникальны, и, учитывая недоступность его монографии большинству российских исследователей, мы кратко прореферируем ее содержание.

Науялис установил, что заростки хвощей и папоротников имеют стратегию эксплерентов, и в определении их численности главенствует сопротивление среды, преодолеть которое заросткам с крайне низким биотическим потенциалом удается дале-

ко не всегда. Их стратегия – ожидание, а поскольку длительность жизни спор, когда они способны прорасти, ограничена (по этой причине банки жизнеспособных спор возможны только в том случае, если они постоянно пополняются), то и плотность ПР гаметофитов невелика. Она не идет в сравнение с астрономическим количеством спор, которое продуцируют спорофиты. У плаунов, правда, заростки являются эксплантами только на первых стадиях развития, а затем у них проявляется стратегия пациентов. Однако плата за толерантную стадию очень велика: если для развития заростков хвощей достаточно месяцев, папоротников – двух-четырех лет, то время жизни заростка плауна может достигать двух десятилетий.

ПР заростков имеют достаточно сложную структуру, особенно у папоротников. В их составе различаются ювенильные, мужские, женские, двуполые заростки, старые стерильные заростки и еще три состояния, отражающие процесс развития спорофита из оплодотворенной яйцеклетки. При этом в разных условиях структура ПР может меняться. Очевидно, что «КПД» такой ПР ограничен, так как шансов породить новый спорофит у женских заростков немного, не говоря о том, что их совсем не может быть у мужских, как и у стерильных. Реальными продуцентами спорофитов являются лишь обоеполые заростки. Популяционный поток при такой структуре ПР гаметофитов поддерживается только за счет большого количества спор и их интенсивного прорастания.

В ПР заростков плаунов автор различает меньшее число возрастных состояний: гаметофит до оплодотворения яйцеклетки и три стадии после оплодотворения – с подземным побегом, с надземным побегом, молодой спорофит. Особенностью этих ПР является тенденция к образованию агрегаций заростков.

ПР гаметофитов хвощей наиболее сложны для изучения в природе и исследуются в основном в лаборатории. Их развитие, как отмечалось, наиболее стремительно, и заростки, не успевшие за 4-6 месяцев дать потомство, гибнут от морозов.

Спорофитные поколения всех изученных видов представляют типичные клональные растения, размножающиеся надземными и подземными побегами. В результате долголетнего (6-8 лет) стационарного наблюдения за модельными растениями Науялис выявил динамику побегообразования и закономерности развития клонов. У клонов разных видов различается 5-7 виталитетно-онтогенетических фаз развития: от появления молодого растения и вплоть до дегенерации клона.

Особое внимание Науялис уделяет пространственным мозаикам папоротникообразных, рассматривая раметы одного клона как микроценопопуляции. Для папоротников характерны агрегации, для плаунов – «ведьмины кольца» (особенно в лишайниковых борах), для хвощей – парциальные кусты, формирующиеся на корневищах.

«Ведьмины кольца» были предметом особо тщательного изучения. Исследование почв в разных частях этой микрогруппировки показало, что в ее центре, где плаун угнетен, снижается содержание гумуса, но происходит накопление основных элементов минерального питания. В образовании колец принимают участие и грибы, симбиотически связанные с плаунами.

Для уховниковых папоротников установлено две фазы развития спорофита – активная и пассивная, различающиеся интенсивностью побегообразования. Впрочем,

для всех изученных видов папоротникообразных отмечена большая роль квазисе-
нильного состояния побегов (т.е. их длительной задержки в росте) и вторичного покоя
подземных побегов. Науялис не оценивает стратегию спорофитов, но совершенно
очевидно, что во всех случаях она вторична, т.е. в их адаптивном комплексе сочета-
ются эксплерентность, пациентность и виолентность. У разных видов соотношение
этих стратегических компонент различно, чем и объясняется разная ценотическая
роль и устойчивость разных видов папоротникообразных.

Рассматривая сезонные, флуктуационные и сукцессионные изменения в ПР спо-
рофитов, Науялис подчеркивает, что два первых варианта динамики выражены не-
значительно, и, если проявляются, то не отражают колебаний погоды. В большей мере
на флуктуации этих ПР могут оказать влияние биотические факторы – интенсифи-
кация опадения ветвей деревьев, воздействие лосей и др. Факторов, вызывающих
сукцессии (как правило, деградиационные), также много, и они сложно взаимодейству-
ют. Тем не менее антропогенное влияние и разрушение экосистем могут быть наибо-
лее опасными факторами, угрожающими существованию ПР папоротникообразных.

Глава 10. ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

В этой главе обсуждаются наиболее интересные результаты исследований ПР в
Южно-Уральском регионе (ЮУР), в том числе в Башкортостане, выполненные с ис-
пользованием современных методов генетического и фенетического анализа.

10.1. Вклад популяционной генетики в развитие системы охраны видов растений (Ю.А. Янбаев, Н.Н. Редькина)

Знание структуры внутривидовой изменчивости необходимо для разработ-
ки стратегии охраны редких и исчезающих видов растений. В качестве критериев для
обоснования охраняемых территорий и выявления таксонов, нуждающихся в охране,
традиционно использовались такие показатели, как число местообитаний, численность
особей в популяциях, состояние популяций и др. Существующими стандартами и нор-
мативами для решения этих вопросов использование генетической информации не
предусмотрено. Однако генетический анализ популяций редких видов в последнее
время используется все чаще. В США проведен анализ использования генетической
информации при составлении федерального реестра защищаемых видов (Fallon, 2007).
Установлено, что с 1996 по 2006 год в 38 случаях генетическая информация послужи-
ла основанием для включения таксонов в этот регистр. Если генетические маркеры
доказывали уникальность того или иного таксона, то в 81 % случаев принималось
решение об его включении в федеральный реестр. И, наоборот, в 78 % случаев выне-
сено решение об отказе от охраны таксона, так как генетические маркеры не показы-
вали его уникальность.

Применение генетических данных позволяет использовать гомеостаз популяционно-генетических систем: вид сохраняется не как коллекция особей и популяций, а как самоподдерживающаяся популяционная система. Не удивительно, что лавинообразно растет число публикаций о популяционно-генетическом разнообразии редких и исчезающих видов растений. В первую очередь, это работы, выполненные с применением молекулярных маркеров. При этом результаты исследований все чаще внедряются в практику для принятия мер по охране растений государственными органами.

Применение традиционного генетического анализа (классическими являются опыты Г. Менделя со скрещиванием сортов гороха с изучением наследования признаков у потомства) видов дикорастущих растений затруднено вследствие длительного жизненного цикла многих из них, особенно древесных. Проявление морфологических признаков зависит у них от одновременного действия разных генов (при этом их число, как правило, неизвестно). Кроме того, фенотип любой особи зависит не только от наследственности, но и от факторов внешней среды, а соотношение генотипической и фенотипической компонент в проявлении морфологических признаков установить чрезвычайно трудно. По этим причинам в последние несколько десятилетий для изучения генетики популяций растений применяются различные генетические маркеры, в том числе изоферменты.

Изоферментами называются генетически детерминированные разные формы фермента. Их различия по первичной структуре и физико-химическим свойствам определяются наличием разных кодирующих аллелей – различных форм одного и того же гена. Преимущества изоферментов, таким образом, состоят в том, что они расположены в непосредственной близости от носителя наследственной информации. Все известные в настоящее время изоферменты наследуются моногенно и кодоминантно (нет явления доминирования или рецессивности) и в основном расщепляются в соответствии с Менделевским соотношением. Это позволяет сразу после электрофореза определять как гомозиготные, так и гетерозиготные фенотипы/генотипы без проведения специальных анализирующих скрещиваний. В каждом диплоидном организме можно выявить два одинаковых (при этом организм является гомозиготным) или два разных (гетерозигота) аллелей одного гена. Высокое аллельное разнообразие (определяемое как число аллелей на локус A) по изоферментным локусам, большая доля полиморфных локусов (P) и гетерозиготность (H_E) позволяют популяции лучше адаптироваться к варьирующим условиям внешней среды, так как наличие тех или иных аллелей (и соответственно разных изоферментов) даёт преимущество в обеспечении различных физиологических реакций.

Для выявления изоферментов используется метод электрофоретического разделения. Смесь белков, полученную экстракцией из растительной ткани, помещают в электрическое поле в каком-либо носителе. При этом эти макромолекулы в соответствии со своим суммарным зарядом мигрируют в направлении катода или анода и разделяются на отдельные зоны. После разделения изоферментов их специфически окрашивают и получают спектр полос, несущих информацию о компонентном составе исследуемых белков и соответственно аллельном составе кодирующего гена.

На примере результатов собственных исследований (Янбаев и др., 2000; Редькина и др., 2008) покажем практическое использование методов генетики для развития системы охраны растений Южного Урала.

***Juniperus sabina* L.** На территории Хайбуллинского района у можжевельника казацкого выявлена высоко декоративная древовидная форма, имеющая хорошие перспективы для ландшафтного дизайна. В относительно большой по площади куртине имеются несколько растений высотой около 3 м, а также многочисленные особи разного размера. В целях сохранения этого уникального объекта вне природного местообитания в идеале следовало бы размножить все имеющиеся экземпляры, что потребовало бы больших затрат времени и средств. С применением генетических маркеров нами доказано, что вся куртина составляет один гигантский древовидный клон, а не группу разных генотипов. Следовательно, охране в местообитании, сохранению *ex situ* и практическому применению подлежит единственный генотип.

***Glycyrrhiza korshinskyi* Grig.** На территории Хайбуллинского района в 15 выборках была исследована клональная структура солодки Коржинского. Установлено, что в некоторых местообитаниях доминируют всего несколько клонов (доля одного из них доходила в популяции до 93,3 %), а другие генотипы встречаются лишь единично. Организация охраны такого местообитания обеспечит охрану большого числа особей, но небольшой части генотипического разнообразия вида. Это приведет к неоправданно большим затратам усилий, времени и средств. По этой причине первоочередной охране подлежат выявленные нами популяции с высоким клональным разнообразием.

***Paeonia hybrida* Pall.** На территории Башкирского Зауралья имеется изолированная популяция пиона степного, удаленная от основного ареала вида почти на 1500 км. В пределах местообитания найдены два фрагмента, расположенные на расстоянии 1,3 км. Анализ частот генотипов показал практически полное генетическое сходство этих фрагментов. Это доказывает, что все растения принадлежат к типичному *P. hybrida*, хотя внешне по совокупности признаков (Мулдашев, 2003) растения одной субпопуляции соответствуют *P. hybrida* Pall. var. *intermedia* (С.А. Мей.) Kryl. Морфологическая изменчивость в местообитаниях, видимо, обусловлена экологическими различиями условий произрастания. Таким образом, можно сделать вывод, что охране подлежит один и тот же таксон – типичная форма вида. Несмотря на малочисленность субпопуляций, влияние инбридинга на генофонд не выявлено, полиморфизм популяции высокий. Возможно, исследованные выборки являются остатками некогда обширной популяции с богатым генофондом. Редукция численности и уменьшение размеров популяций могло произойти лишь недавно, во время освоения целины в районе. Сделан вывод, что популяция способна самостоятельно воспроизводиться и расширяться.

***Rhodiola iremelica* Boriss.** Молекулярно-генетические маркеры позволяют отслеживать динамику состояния генофонда охраняемых видов. Исследование популяций родиолы ирмельской, выполненное два раза с интервалом в 12 лет, позволило выявить существенное обеднение генофонда. Среднее число аллелей в одном гене уменьшилось на 39,4%, гетерозиготность – на 33,3%, более чем вдвое возросли гене-

тические различия растений из разных местообитаний, повысился уровень инбридинга, снизилась сбалансированность генотипического состава. Причиной таких изменений является резкое уменьшение плотности популяций и общей численности растений за анализируемый период.

Молекулярно-генетический анализ может быть полезным при выборе способа охраны видов. Установлено, что родиола ирмельская как вид обладает высоким генетическим разнообразием. В то же время полиморфизм каждой отдельной популяции низок, в разных местообитаниях в настоящее время сохранились различные аллели, обнаружено значительное влияние инбридинга и дрейфа генов на формирование генофонда. По этим причинам высока вероятность того, что большинство популяций будет исчезать по генетическим причинам. Для многих популяций проблема, видимо, обострена настолько, что деградацию можно охарактеризовать как приближающуюся к рубежу, за которым вид во многих местообитаниях может исчезнуть или, как минимум, будет не способен восстановиться самостоятельно. Уменьшение числа популяций и численности особей в них вызваны преимущественно естественными причинами, а не только результатами хищнических заготовок сырья «золотого корня». Поэтому одних только мер охраны *in situ* недостаточно. Нами предложено путем объединения генофонда отдельных популяций создать искусственную синтетическую популяцию, семенное или вегетативное потомство (с улучшившимися генетической, возрастной, половой структурами), которой можно будет реинтродуцировать в природные условия.

***Cerasus fruticosa* Pall.** По богатству генофонда разные популяции одного и того же вида неравноценны. Для вишни кустарниковой главной причиной этого феномена являются различия вишарников по клоновому разнообразию. В среднем для каждого из исследованного 21 местообитания на Южном Урале выявлены 4.3 ± 0.6 клонов, но некоторые из них состоят из единственного генотипа. Наибольшее клоновое разнообразие выявлено в вишарниках, расположенных на относительно большей высоте над уровнем моря, занимающих каменистые почвы крутосклонов, вершин гор и хребтов. В этих условиях, видимо, затруднено вегетативное расселение растений, и размножение происходит преимущественно семенным способом. В этих местообитаниях при учете только уникальных генотипов показатели генетического разнообразия популяций относительно высокие: $A=1.9 \pm 0.08$ (изменения в пределах 1.5-2.3), $P=0.78 \pm 0.06$ (0.5-1.0), $H_E=0.29 \pm 0.02$ (0.13-0.42). В условиях с большей мощностью почвенного слоя и на более низких высотах формируются генетически менее разнообразные популяционные структуры: $A=1.3 \pm 0.07$ (1.0-1.5), $P=0.32 \pm 0.07$ (0-0.50), $H_E=0.214 \pm 0.045$ (0-0.37). При отборе эталонных объектов для охраны *in situ* и отбора растений для использования *ex situ* (например, в селекции) опорными должны служить выявленные нами местообитания с высоким генотипическим разнообразием.

***Delphinium uralense* Nevski.** У эндемика Южного Урала живокости уральской в некоторых местообитаниях встречаются нетипичные крупные растения, по морфологическим признакам занимающие промежуточное положение между типичными *D. uralense* и *D. dictyocarpum*. Генетический анализ показал их гибридную природу: наблюдается эксцесс гетерозиготности, аллели имеют промежуточные частоты. По-

явление нетипичных особей живокости уральской может быть результатом спонтанной эпизодической гибридизации с близким видом *D. dictyocarpum*. Это приводит к повышению популяционного разнообразия живокости уральской, что должно способствовать предотвращению негативных последствий, вызванных изолированностью местообитаний и небольшой численностью ее популяций. Рекомендовано осуществлять охрану *in situ* не только популяций живокости уральской, но и близко расположенных местообитаний *D. dictyocarpum*, обеспечивающий генетическую «подпитку» эндемичного вида.

***Inula helenium* L.** У девясила высокого генофонд хорошо сбалансирован, в большинстве популяций инбридинг не обнаруживается, генетическая подразделенность выражена сравнительно слабо. Таким образом, несмотря на экологические различия местообитаний и их географическую удаленность друг от друга, дифференциация большинства популяций не столь выражена, как можно было бы ожидать для вида, занесенного в «Красную книгу РБ». Этот аргумент необходимо учесть при выработке идеологии формирования перечня охраняемых видов в новых изданиях Красной Книги. При отборе эталонных популяций для охраны генофонда *in situ* и использования растений *ex situ* следует учитывать не столько генетические, сколько другие (экономические, организационные и т.д.) факторы.

Девясил высокий как ценное лекарственное растение широко вводится в культуру населением. В окрестностях г. Сибая в коллективных садах была получена выборка этого вида. Сравнение ее генофонда со структурой природных популяций показало следующие закономерности. Лocus *Adh-1*, изменчивый у растений из природных местообитаний, оказался мономорфным у культивируемых растений. Инвариантен и locus *Aat-1*, полиморфный у большей части природных популяций. По этой причине разнообразие искусственной популяции является низким: $A=1.8\pm 0.5$ (в природных местообитаниях в среднем 2.0 ± 0.07), $P=0.50$ (0.83 ± 0.04), $H_E=0.11\pm 0.08$ (0.31 ± 0.02). В 25% изученных генов выявлена несбалансированность генотипов. Таким образом, при введении в культуру формируется искусственная популяция девясила высокого, нерепрезентативная к генофонду вида в природных популяциях.

***Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Jiljin.** Важность недопущения снижения генетической базы природных популяций при введении лекарственных растений в культуру демонстрируют результаты изучения марального корня. Природная популяция этого вида обладает сравнительно высоким генетическим разнообразием ($A=1.80.3$, $P=0.54$, $H_E=0.170.054$). Искусственная популяция, созданная из семян интродуцированного ранее в Ботаническом саду-институте Уфимского научного центра РАН марального корня, генетически обеднена ($A=1.60.3$, $H_E=0.130.05$). Некоторые локусы, изменчивые в природной популяции, мономорфны у растений, введенных в культуру. Причиной этого феномена может быть изначально малое число семян, использованных при интродукции, а также отсутствие потока генов извне в искусственную популяцию, т.е. ее изоляция.

В заключение отметим, что для сохранения генетических ресурсов многих редких и исчезающих (а также лекарственных) видов растений единственным возможным способом является создание искусственных популяций *ex situ* для последующей

реинтродукции в природные условия. Генетический анализ позволяет решить многие важные вопросы: по каким принципам их создавать, должны ли в них включаться растения максимального числа популяций из всего ареала вида, требуется ли создание единственной искусственной популяции или следует соблюдать принцип экологической приуроченности особей из разных местообитаний, нужно ли учитывать географическую близость отдельных природных популяций?

10.2. Фенетический анализ популяций хвойных лесобразующих пород (В.П. Путенихин)

Хвойные на Южном Урале (*Larix sukaczewii* Dyl., *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb.) являются наиболее ценными породами с древесиной, отличающейся высоким качеством. Однако в XX веке площадь этих насаждений сократилась в результате интенсивных рубок. Возможности восстановления и повышения продуктивности хвойных лесов связывают с успехами исследований в основном на двух главных уровнях организации жизни: биогеоценотическом (в данном случае под этим следует понимать лесоводственный подход) и популяционно-генетическом. В последние десятилетия популяционная генетика и лесная селекция в мире достигли значительных успехов. Однако большинство селекционных мероприятий в лесном хозяйстве (выделение плюсовых деревьев, формирование лесосеменных участков, закладка лесосеменных плантаций и плантационных культур) имеют одностороннюю нацеленность – на максимальную производительность создаваемых насаждений (лесных культур) за счет отбора и размножения немногих высокопродуктивных генотипов (особей). Такая стратегия имеет ряд негативных последствий: устойчивость монокультур, созданных на «суженной» генетической основе, оказывается очень низкой – они чувствительны к резким климатическим воздействиям, антропогенному загрязнению, часто поражаются вредителями и болезнями, требуют больших затрат по уходу и выращиванию.

Стратегия лесной генетики и селекции должна строиться не только на поиске и введении в культуру лучших генотипов, но и на познании механизмов поддержания устойчивости и высокой продуктивности природных ПР. Центральное место в разработке такой стратегии занимает изучение внутривидовой изменчивости и дифференциации ПР, определение уровня внутривидового разнообразия, прогнозирование эволюционной судьбы видов и отдельных ПР. Речь идет о круге проблем, определяемых как популяционная структура вида (Путенихин и др., 2004, 2005; Путенихин, 2009).

Популяционная структура вида рассматривается как система изменчивости и дифференциации вида на популяции различного ранга, характеризующиеся наличием более или менее определенных границ, собственными фенотипическими и генетическими особенностями, определенным уровнем внутривидового разнообразия и направлениями протекающих в них микроэволюционных процессов, характером взаимодействия друг с другом, а также с ПР других близких видов в зоне контакта их

ареалов. Другими словами, анализ популяционной структуры предполагает выделение локальных ПР, установление их числа и границ, выявление фенотипических, генетических и микроэволюционных особенностей ПР. Основным элементом вида, требующим идентификации, является местная (локальная) ПР.

Методика исследований

Главнейшими моментами методики популяционного исследования являются:

- 1) организация иерархической системы выборок;
- 2) поэтапный анализ различных форм внутривидовой изменчивости – эндогенной (вариабельность метамерных органов в пределах особи), индивидуальной, экологической, географической;
- 3) выделение фенотипически и генетически дифференцированных ПР путем биометрического сравнения выборок по морфологическим признакам;
- 4) анализ путей формирования и микроэволюции ПР, а также интрогрессивной (т.е. с близкими видами) гибридизации видов на фоне их исторического и современного распространения в регионе;
- 5) вовлечение популяционных данных в программы селекции и сохранения генофонда вида.

На основе этого подхода был проведен анализ внутривидовой фенотипической изменчивости и популяционной дифференциации трех уже названных хвойных видов. В настоящее время, как отмечалось, имеет место значительное сокращение и пространственное раздробление автохтонных насаждений, что сопряжено с опасностью обеднения генофонда. На обширной территории Урала эти виды произрастают в различных природно-климатических условиях и разнообразных, часто специфических, местообитаниях; в южной части региона они находятся на границе своего распространения.

Исследования проводились на территории Республики Башкортостан, Челябинской, Свердловской, Пермской, Тюменской областей, Республики Коми. Реализована четырехуровневая иерархическая система выборок:

- 1) естественно-исторические участки лиственницы Сукачева, сосны обыкновенной и ели сибирской (районы обитания);
- 2) пробные площади в районах обитания (от 1 до 8 на район);
- 3) деревья на пробных площадях: 30 деревьев для изучения количественных признаков шишек (длина и ширина шишки, длина и ширина семенной чешуи, число чешуй, отношение ширины шишки к длине, отношение ширины чешуи к длине и др.), 10 – для выявления количественных признаков семян (длина и ширина семени, ширина крылатки, масса 1000 семян, отношение ширины к длине семени), до 370 – для характеристики качественных, т.е. полиморфных признаков (форма шишки, форма семенной чешуи, форм верхнего края семенной чешуи, конфигурация плоскости семенной чешуи, величина кроющей чешуи, густота опушения семенных чешуй, форма апофиза и др.);
- 4) генеративные органы с каждого дерева (до 20 зрелых шишек и семян).

В пределах уральского ареала лиственницы Сукачева выделено 28 районов обитания (в которых заложены 64 пробные площади; п/п); у сосны обыкновенной на Южном Урале и в Приуралье выделено 20 районов обитания и заложены 43 п/п; у ели сибирской на Южном Урале и в Башкирском Предуралье выделены 12 районов обитания, заложены 33 п/п.

Для обработки результатов использовались одномерные (по каждому морфологическому признаку в отдельности) и многомерные (по комплексу признаков) статистические процедуры популяционного анализа, в том числе разработанные нами показатели внутривидового фенотипического разнообразия. Вычислялись стандартные характеристики количественных признаков генеративных органов для всех форм внутривидовой изменчивости (эндогенной, индивидуальной, эколого-географической, популяционной): средние арифметические ($\bar{x}$), стандартные отклонения, коэффициенты вариации (CV , %) и их ошибки (сравнение показателей проводилось по t -критерию Стьюдента и F -критерию Фишера). Рассчитывались частоты вариаций качественных морфологических признаков генеративных органов, сравнивались их распределения в выборках по критерию χ^2 -квадрат.

Выполнялся сравнительный корреляционный анализ количественных морфологических признаков для двух форм изменчивости – эндогенной и индивидуальной (r – коэффициент корреляции), расчет обобщенных коэффициентов корреляции $r_{об}$ (эти показатели из разных выборок сравнивали по F -критерию Фишера), а также расчет полихорических показателей сопряженности Пирсона для качественных признаков. Вычисление $CV_{об}$ и $r_{об}$ производили отдельно для групп абсолютных и относительных признаков (поскольку вторые являются производными от первых). Анализировались корреляционные отношения (η) каждого из 20 количественных признаков генеративных органов с набором географических и климатических факторов (X_1 – широта местности, X_2 – долгота местности, X_3 – высота над уровнем моря (м), X_4 – сумма осадков за год (мм), X_5 – сумма активных температур выше $+10^\circ\text{C}$ (градусы).

Для опосредованной оценки наследственной обусловленности количественных признаков генеративных органов рассчитывались коэффициенты повторяемости (P) на основе однофакторного дисперсионного анализа изменчивости. В качестве меры внутривидовой «генотипической» изменчивости вычислялись также обобщенный коэффициент повторяемости комплекса признаков ($P_{об}$). С целью определения структуры фенотипической изменчивости использовался иерархический трехфакторный дисперсионный анализ, организованный по четырем уровням выборки: районам обитания (популяциям), пробным площадям, деревьям, генеративным органам – для всех количественных признаков, кроме массы 1000 семян, который анализировался по трем уровням (районы, пробные площади, деревья). Дисперсионный анализ выполнялся по смешанной модели с «фиксированными эффектами» районов обитания и пробных площадей и «рэндомными эффектами» деревьев и генеративных органов. Тестирование гетерогенности частот морф качественных признаков проводился на основе G -критерия, а определение структуры фенотипической изменчивости по качественным признакам – посредством разложения G -критерия.

Для биометрического выявления популяционной фенотипической структурированности вида в районе исследований использовались обобщенные расстояния Махаланобиса (D) между выборками (пробными площадями, районами обитания) по комплексу количественных признаков генеративных органов, а также показатели сходства выборок (R) по комплексу качественных морфологических характеристик по Л.А. Животовскому. Вслед за этим (на основе показателей D и R) строились дендрограммы различия-сходства ПР путем кластеризации по методу взвешенной парной группировки с арифметическим средним. Выполнялась также оценка пространственных соответствий выборок на основе факторного анализа (с одновременной реализацией метода главных компонент), кластерного и дискриминантного методов анализа. Статистическая оценка интрогрессивной гибридизации осуществлялась на основе определения уровня связности с использованием обобщенных коэффициентов корреляции количественных признаков и полихорического показателя сопряженности качественных признаков, а также метода гибридных индексов.

В качестве меры изменчивости комплекса количественных признаков проводилось вычисление обобщенных коэффициентов вариации ($CV_{об}$, %). Рассчитывались показатели внутривидового разнообразия по полиморфным морфологическим признакам (μ), в том числе по комплексу признаков ($\mu_{об}$). Для оценки внутривидовой изменчивости, кроме обобщенных коэффициентов вариации $CV_{об}$ и повторяемости $P_{об}$, а также показателя разнообразия ($\mu_{об}$), использовался ряд разработанных либо модифицированных нами показателей «ожидаемой» и наблюдаемой изменчивости:

– для комплекса количественных признаков: обобщенные коэффициенты вариации – наблюдаемый CV_o и ожидаемый CV_e , а также индекс вариации $F_{CV} = 1 - CV_o / CV_e$ (по формуле индекса фиксации Райта), демонстрирующий дефицит, норму либо эксцесс внутривидовой «количественной» изменчивости;

– для комплекса качественных признаков: наблюдаемое S_o и ожидаемое S_e число комбинаций морф разных признаков (фенокомбинаций), а также индекс фенокомбинации $F_s = 1 - S_o / S_e$, показывающий дефицит, норму или эксцесс возможных сочетаний морф; наблюдаемые Q_o и ожидаемые Q_e частоты фенотипов (фенокомбинаций), а также индекс разнообразия фенотипов $F_Q = 1 - Q_o / Q_e$, характеризующий дефицит, норму либо эксцесс частот фенотипов в популяциях.

Показатели ожидаемого и наблюдаемого фенотипического разнообразия достаточно надежно характеризуют уровень внутривидового разнообразия по морфологическим признакам, опосредованным образом оценивая степень генетической изменчивости популяций. Дефицит фенотипической изменчивости отражает снижение реализованного уровня варибельности относительно «усредненного» для данной популяционной системы, а эксцесс – превышение. В целом индексы вариации, фенокомбинации и разнообразия фенотипов позволяют косвенным образом характеризовать уровень инбридинга в популяциях. Чем больше дефицит фенотипической изменчивости, тем вероятнее действие в популяции механизмов, препятствующих свободному скрещиванию и способствующих «гомозиготизации» популяционного населения.

Результаты исследования

***Larix sukaczewii* Dyl.** В результате проведенных исследований показано, что у лиственницы Сукачева на территории от Южного до Полярного Урала эндогенная изменчивость большинства количественных признаков генеративных органов характеризуется низким и средним уровнем ($CV=4,9-15,2\%$). Индивидуальная изменчивость ($CV=4,9-12,5\%$) является более низкой, чем у других хвойных. По уровню эколого-географической изменчивости ($CV=4,8-20,4\%$) уральская лиственница не уступает другим видам. Многие естественно-исторические районы обитания лиственницы различаются спецификой состава морфологических вариаций качественных признаков. В характере варьирования некоторых качественных и количественных признаков выявляются слабые географические тенденции, тогда как большая часть признаков демонстрирует неоднородные переходы от района к району. Морфологические признаки различаются между собой по степени «генотипической» обусловленности, определявшейся на основе вычисления коэффициента повторяемости. В иерархической структуре внутривидовой изменчивости различия районов обитания (16-71%), в том числе по «высоконаследуемым» признакам (у которых коэффициент повторяемости P составлял 0,35 и выше), значительно превышают экологические различия выборок внутри районов (2-17,5%), что свидетельствует о фенотипической и генетической гетерогенности (неоднородности) лиственницы Сукачева на Урале.

Многомерный анализ выявляет дифференциацию лиственницы Сукачева на Урале и сопредельных территориях на 11 локальных морфологически и генотипически различающихся популяций: маргинальную уральскую (крайне южную), центральную и высокогорную южноуральские, башкирскую предуральскую, пермско-камскую, среднеуральскую, центральную и высокогорную североуральские, приполярно-уральскую, печоро-тиманскую, полярно-уральскую. Доля межпопуляционной компоненты в общей фенотипической изменчивости достигает 24%. Уровень внутривидовой изменчивости нарастает в северном направлении и с продвижением в высокогорья. В южноуральских популяциях (исключая высокогорную) определяется дефицит фенотипической изменчивости по количественным признакам (до 19,5%), что может быть результатом инбридинга. Для большинства популяций характерен определенный дефицит частот фенотипов по качественным признакам (до 7,1%). В целом относительно низкая внутривидовая изменчивость лиственницы Сукачева (в основном южной половине Урала) компенсируется достаточно высокой степенью межпопуляционной дифференциации. Микроэволюционное развитие крайне северных популяций протекает на фоне интрегрессивной гибридизации с лиственницей сибирской (доля гибридных форм достигает 26-45%). Повышенный полиморфизм этих, а также высокогорных популяций, по всей видимости, поддерживается естественным отбором, обеспечивая их адаптивность и благоприятные эволюционные перспективы. Формирование дизъюнктивной популяционной системы лиственницы Сукачева на Южном-Северном Урале связано со сложными процессами миграции и взаимодействия хвойных видов в

последледиговое время, а также с явлениями инбридинга и генетического дрейфа на внутрипопуляционном уровне.

***Pinus sylvestris* L.** Главной особенностью внутривидовой изменчивости сосны обыкновенной на Южном Урале и в Приуралье, коренным образом отличающей ее от лиственницы Сукачева, является превышение уровня индивидуальной изменчивости ($CV=8,8-17\%$) над эндогенной ($CV=4,4-13,6\%$). Степень индивидуального и эколого-географического ($CV=5,6-13,1\%$) варьирования, в том числе по качественным признакам генеративных органов, соответствует показателям этого вида для других частей ареала. Комплексный фенотипический анализ позволяет дискриминировать 3 местные популяции сосны обыкновенной: горную южноуральскую (включающую и предгорные островные субпопуляции), равнинно-плоскогорную (Бельско-Камско-Уфимское междуречье) и холмистую западно-предуральскую (Бугульминско-Белебеевская возвышенность). Межпопуляционная компонента суммарной фенотипической вариабельности составляет 11-22%. Наибольший уровень изменчивости характерен для горной популяции сосны, наименьший – для мелко-раздробленной и изолированной западно-предуральской (дефицит изменчивости до 41% как следствие вероятного инбридинга). Выделенные популяции имеют разные пути исторического проникновения на Южный Урал и различаются по характеру микроэволюционных процессов в современную эпоху.

***Picea obovata* Ledeb.** Внутривидовая изменчивость параметров генеративных органов ели сибирской на Южном Урале и в Башкирском Предуралье определяется показателями эндогенной (4,4-18,2%), индивидуальной (7,2-16,6%) и эколого-географической (4,8-15,1%) вариабельности, типичными для всего ареала вида. В составе насаждений представлены разнообразные вариации качественных признаков, характерные для зоны интрогрессивной гибридизации ели сибирской и европейской. Вид в регионе дифференцирован на 4 локальные популяции: высокогорную южноуральскую, центральную горную, плоскогорно-предгорную (Уфимское плато и западный макросклон Южного Урала) и равнинно-холмистую предуральскую. Степень межпопуляционной дифференциации составляет 16%. Фенотипическое разнообразие в значительной степени возрастает от высокогорных местообитаний к среднегорным и в направлении на северо-запад (в Предуралье). Интрогрессивная гибридизация играет существенную роль в дифференциации и формировании фенотипических особенностей популяций ели сибирской. В наименьшей степени этим процессом затронута высокогорная популяция (14% переходных форм var. *uralensis*), в наибольшей – плоскогорно-предгорная (34%) и равнинно-холмистая (44%), в структуре которых 3-6% гибридов тяготеют к var. *europaea*. По сравнению со среднеуральскими популяциями роль гибридных форм в сложении еловых лесов Южного Урала понижена, что объясняется историей распространения ели сибирской и генеральным направлением интрогрессивной гибридизации в сторону низкогорного Среднего Урала. Фундаментальное место в популяционной системе ели в эволюционном аспекте принадлежит полиморфной плоскогорно-предгорной популяции, ведущей свое происхождение от плейстоценового рефугиума этого вида на Уфимском плато.

Заключение

Генетический потенциал хвойных Урала в течение голоцена рассредоточен по многим популяциям и субпопуляциям, в южной части региона он в значительной степени обеднен. В связи с этим особую актуальность приобретают мероприятия по сохранению и селекционному улучшению видов на популяционной основе (популяционной селекции). Разработана процедура комбинированной оценки разнообразия и продуктивности, позволяющая уменьшить риск генетического обеднения при создании высокопродуктивных искусственных насаждений. Для повышения полиморфизма насаждений разработана схема получения межпопуляционных смесей семян лиственницы Сукачева. В лесах Южного Урала на популяционной основе выделены 7 генетических резерватов лиственницы Сукачева (5335 га), 12 резерватов сосны обыкновенной (9896 га), 1 резерват ели сибирской (192 га). В географических культурах в горно-лесной зоне Южного Урала и в Предуралье выявлены перспективные для селекции и лесовосстановления провениенции из местных популяций лиственницы Сукачева, а также из популяций лиственницы сибирской. С целью получения исходного материала для селекционного улучшения лиственницы на основе гибридизации разработаны и реализованы схемы закладки межпопуляционных (2,36 га) и межвидовых (2,4 га) гибридно-семенных плантаций.

Таким образом, лесообразующие хвойные виды Урала фенотипически и генетически дифференцированы на локальные популяции, отличающиеся по уровню внутрипопуляционного разнообразия и направлениям микроэволюционного развития. Имеет место определенное соответствие между популяционно-генетической структурой видов, с одной стороны, и современной эколого-географической структурой их ареалов в регионе, с другой стороны. В формировании популяционной структуры ели сибирской и лиственницы Сукачева выявлена важная роль интрогрессивной гибридизации с родственными видами. Интрогрессивная гибридизация может рассматриваться в качестве дополнительного микроэволюционного фактора, приводящего к преобразованию генетической структуры популяций. По своей эволюционной судьбе могут быть выделены популяции прогрессирующие и регрессирующие в современной природно-климатической обстановке. Резкие изменения среды обитания в сторону, неадекватную генетическим и эколого-биологическим особенностям видов, могут оказаться губительными для регрессирующих популяций Урала. В условиях глобального потепления климата следует ожидать, что интрогрессия генетического материала хвойных (лиственницы, ели) с запада на восток (за Урал) и в тундровые высокогорья, а также постепенное смещение ареалов видов в этих направлениях будут усиливаться. При этом в южных регионах Урала популяции хвойных будут сокращаться, тундровые участки в горах Южного Урала могут быть поглощены мигрирующими вверх по высотной трансекте лесными сообществами.

Идентификация локальных популяций на основе фенотипического подхода позволяет проводить в дальнейшем их углубленную характеристику на основе методов кариологического и прямого генетического анализа. Результаты определения популяционной структуры открывают новые возможности для совершенствования селекции

онно-генетических мероприятий по повышению продуктивности и устойчивости лесов на популяционно-генетической основе.

10.3. Фенетический анализ популяций комплексов близкородственных видов рода *Delphinium* на Южном Урале (Н.И. Федоров)

В связи с нечеткостью объема понятия «таксономический вид» (Грант, 1984) систематики вынуждены объединять выделенные в разных регионах близкородственные виды с недостаточно четкими различиями экологических и географических ареалов в группы близких, часто гибридизирующихся видов (например, группы *Delphinium* aggr. *elatum*, *Delphinium* aggr. *Dictyocarpum*; Цвелев, 2001), или выделять достаточно большое число подвидов. Так, например у *Thalictrum minus* только на территории Европейской части России выделяются пять подвидов (Цвелев, 2001), которые часть систематиков рассматривают в качестве самостоятельных видов (Рябинина, Князев, 2009). Если рассматривать таксономически близкие виды как экологические популяции и географические расы биологического вида, то становится очевидным, что они подвержены двум разнонаправленным изменениям – дивергенции и гибридизации, приводящим к изменению генетического и таксономического разнообразия.

Механизмы дивергенции разнообразны и связаны с возникновением пространственной и репродуктивной изоляции (Грант, 1984). На Южном Урале вследствие географической изоляции образовался ряд эндемичных видов, таких как, например, *Lathyrus litvinovii* Iljin, отделившихся от *Lathyrus rotundifolius* Willd. В результате экологической изоляции и приспособления к специфическим местообитаниям образовались некоторые скальные эндемичные виды растений. В дивергенции популяций может играть определенную роль и фенологическая изоляция. Так, один из эндемичных видов Южного Урала *Delphinium uralense* Nevski фенологически изолирован от близкого к нему вида *Delphinium dictyocarpum* DC., сроки начала цветения этих видов различаются на две недели (Федоров, 2003). Процессы дивергенции приводят к увеличению биоразнообразия за счет формирования новых подвидов и видов в стабильных местообитаниях с доминированием климаксовых сообществ.

При существенных изменениях климата меняются границы РС и возникают контакты между популяциями ранее изолированных близких видов, нарушается ритм их сезонного развития. Все это способствует образованию гибридных популяций в зоне контакта близких видов. В результате образуются сингамеоны – совокупности биологических полувинов и их гибридных популяций, которые ведут себя на своей внешней границе как хорошо изолированные биологические виды, но отличаются от них более сложной внутренней структурой (Грант, 1984). В силу резкого изменения климата и растительного покрова при переходе от плейстоцена к голоцену такие совокупности получили чрезвычайно широкое распространение. По мере сужения ареалов и ценоареалов видов, оказавшихся при изменении климата в неблагоприятных условиях, образовывалась широкая область перекрытия их ареалов с ареалами близких видов, увеличивающих свое распространение. В области перекрытия ареалов близких

видов формируется комплекс локальных гибридных популяций. Вследствие ретроградной гибридизации в некоторых из этих популяций могут преобладать растения, морфологически близкие к одному из родительских таксонов (виду или подвиду), а в других — в различном соотношении фенотипы, соответствующие двум и более близким видам (Грант, 1984).

Для изучения комплекса популяций близких видов наряду с генетическими методами могут быть использованы методы фенетики, основанные на анализе частоты встречаемости морфологических признаков, используемых для разделения этих видов, что позволяет получить понятные и четко интерпретируемые результаты. В случае если виды различаются только по качественным признакам (например, по наличию или отсутствию опушения на отдельных органах растений), целесообразно выделение фенотипов растений с последующей оценкой частоты их встречаемости в популяциях. Для анализа комплексов близких видов, различающихся по метрическим морфологическим признакам, используется кластерный анализ различий локальных популяций по этим признакам (Федоров, 2003).

В качестве примера можно рассмотреть результаты анализа комплекса южно-уральских популяций близких видов *Delphinium aggr. elatum* L., который на Южном Урале представлен тремя видами: *D. elatum* s. str., *D. alpinum* Waldst. et Kit., и *D. nurguschense* Kulikov. Вид *D. alpinum* от вида *D. elatum* отличается тем, что ось соцветия, цветоножки и чашелистики снаружи довольно густо покрыты очень короткими железистыми волосками. Он приурочен главным образом к горным районам Южной Сибири, Средней Азии и Урала с изолированными участками ареала в Карпатах. *D. nurguschense* — эндемичный вид высокогорий Среднего и Южного Урала. Он отличается густым двухъярусным (из железистых и более длинных прямых простых волосков) опушением всех частей растений и простым опушением на завязи и листовках. Анализ фенотипической структуры локальных популяций видов комплекса *D. aggr. elatum* показал, что на Южном Урале этот комплекс представлен 6 группами локальных популяций (табл. 19), которые с точки зрения концепции биологического вида (Грант, 1984) являются экотопическими расами сингамеона, образуемого системой биологических полувинов.

Наиболее сложную фенотипическую структуру имеют горные смешанные популяции, которые широко распространены в горно-лесной зоне и имеют почти непрерывный ареал, граничащий с ареалами видов *D. elatum* и *D. alpinum*. В них одновременно встречаются в различном соотношении друг с другом «типичные» и «нетипичные» фенотипы как вида *D. elatum*, так и *D. alpinum*, а в некоторых случаях еще и *D. nurguschense*, что, видимо, является результатом их интрогрессивной гибридизации.

Пространственная фенотипическая структура смешанных популяций может быть неоднородной. Например, в смешанной локальной популяции у подножья горы М. Яман-Тау растения субпопуляций «склон» и «лог» частично фенологически изолированы вследствие разной продолжительности сохранения снежного покрова, поэтому эти субпопуляции генетически различаются так же, как удаленные друг от друга на сотни километров локальные популяции. В субпопуляции «склон» встречаемость фенотипа

Таблица 19

Фенотипическая структура популяций комплекса видов *D. aggr. elatum* L. на Южном Урале

Группа Популяций	Виды										
	<i>D. elatum</i>		<i>D. alpinum</i>								<i>D. nurguschense</i>
	Формы										
	var. <i>glandulosum</i>		var. <i>hebecarpum</i>		var. <i>alpinum</i>						
	var. <i>elatum</i>										
Фенотипы											
	типичный	типичный	типичный	типичный	слабо опушенный	типичный	редко опушенный	слабо опушенный	типичный	слабо опушенный	криофилу-мовидный
Равнинные	V	I	–	–	–	–	–	I	–	–	I
Горнодолинные	IV	II	–	I	–	I	–	–	–	–	I
Низкогорные	I	V	I	I	–	I	I	–	I	I	I
Подгольцовые	–	–	IV	–	I	–	–	–	I	–	–
Горно-лесные	–	–	I	III	I	I	I	–	I	I	–
Горные смешанные	I-II	I-II	I	I	I	I	I	I-II	I	I-II	–

Примечание. Доля участия фенотипов в составе популяций: I – до 20%, II – от 21 до 40%, III – от 41 до 60%, IV – от 61 до 80%, V – от 81 до 100%

формы *D. elatum* var. *glandulosum* выше, а фенотипа формы *D. alpinum* var. *alpinum* ниже, чем в субпопуляции «лог» (Федоров, 2003; рис. 13).

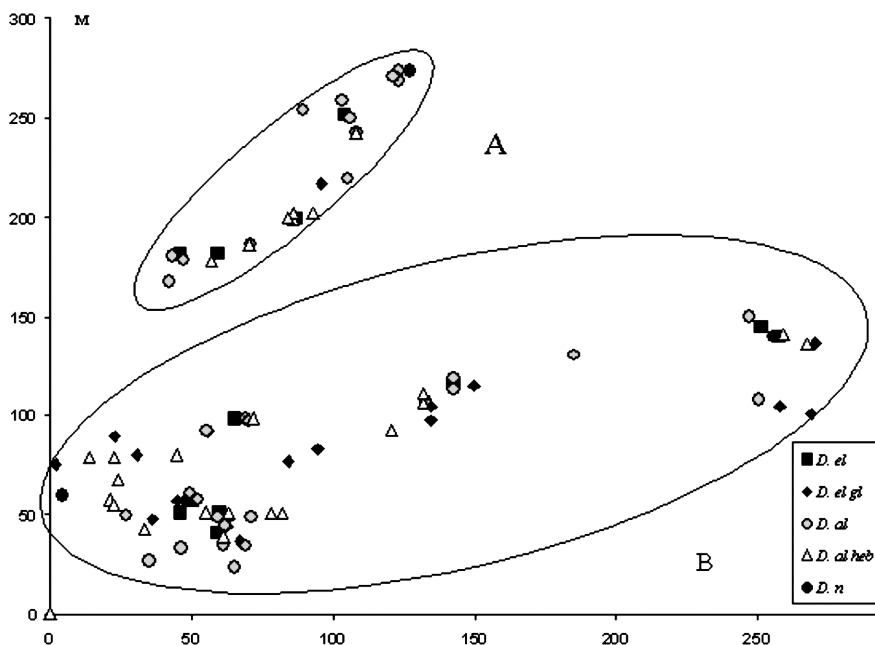


Рис. 13. Схема пространственного размещения фенотипов растений комплекса *Delphinium* aggr. *elatum* L. на пробной площади у подножья г. М. Яман-Тай.

А – субпопуляция «лог», В – субпопуляция «склон»; *D. el* – *D. elatum* var. *elatum*, *D. el gl* – *D. elatum* var. *glandulosum* nov., *D. al* – *D. alpinum* var. *alpinum*, *D. al heb* – *D. alpinum* var. *hebecarpum*, *D. n* – *D. nurguschense*

Анализ представленности фенотипов растений близких видов в популяциях таких комплексов позволяет реконструировать историю их формирования. Так, анализ распространения фенотипов трех близких видов *D. aggr. elatum* показал, что в наиболее холодные периоды плейстоцена на Южном Урале растения вида *D. alpinum*, произрастали и в Предуралье, а в горах имел большее распространение *D. nurguschense*. При потеплении климата в горах сократилась площадь тундровых сообществ, по периметру которых в настоящее время встречается *D. nurguschense*, и этот вид замещался, частично гибридируясь, видом *D. alpinum*. На равнине в логах, под пологом леса вид *D. alpinum* и форма *D. elatum* var. *glandulosum* замещались на более устойчивую к ценотическому давлению типичную равнинную форму *D. elatum* var. *elatum*.

Фенотипический анализ популяционной структуры лекарственных видов имеет не только теоретическое, но и практическое значение. На рис. 14 показано распространение двух форм *D. elatum*, вида *D. alpinum* и смешанных популяций. Наиболее высокое содержание суммы алкалоидов в корнях растений отмечается у вида *D. alpinum* и формы живокости высокой *D. elatum* var. *glandulosum*, приуроченной к днищам глубоких логов и к северным мерзлотным склонам на Уфимском плато, то есть местам,

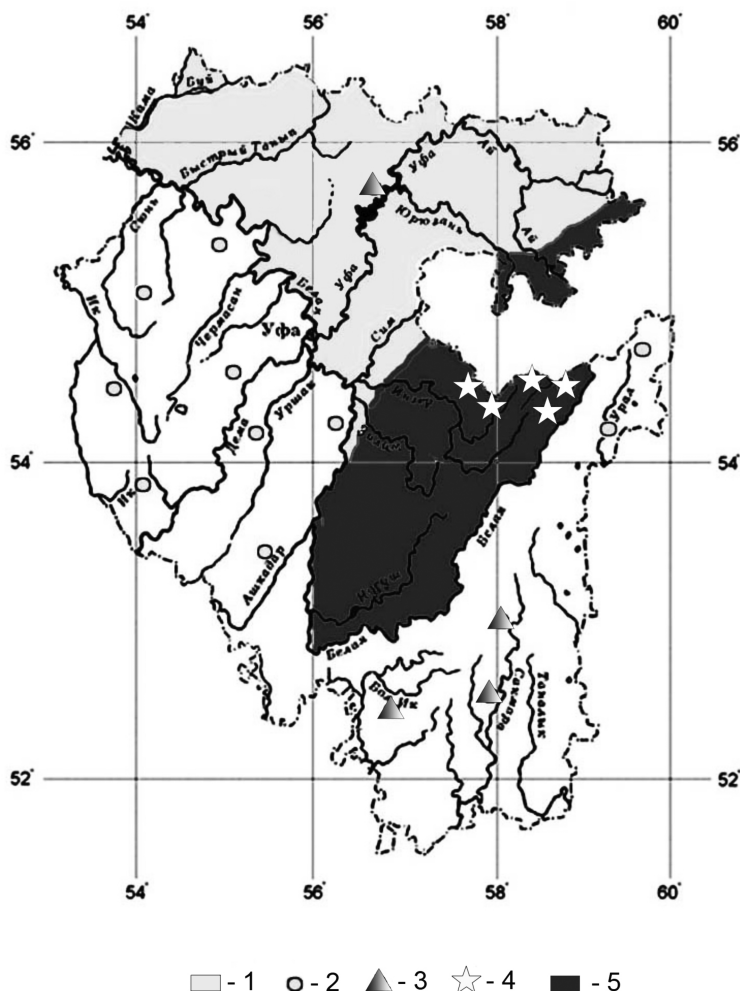


Рис. 14. Популяционные закономерности содержания алкалоидов в корнях растений комплекса *Delphinium* aggr. *elatum* L.

1 и 2 – популяции формы *D. elatum* var. *elatum*, содержание суммы алкалоидов в корнях 1,6-3,0%; 3 – популяции формы *D. elatum* var. *glandulosum*, содержание суммы алкалоидов в корнях 2,2-5,0%; 4 – популяции вида *Delphinium alpinum*, содержание суммы алкалоидов в корнях 3,7-5,1%; 5 – смешанные популяции видов *D. elatum* и *D. alpinum*, содержание суммы алкалоидов в корнях 2,9-3,6%

где у растений короче период вегетации. Популяционные различия растений комплекса *D. aggr. elatum* L. проявляются не только на уровне содержания суммы алкалоидов, но и их состава (Федоров, 2003). Так, в надземной части растений *D. alpinum* обнаружен алкалоид альпинин, а в надземной части растений некоторых смешанных популяций комплекса *D. aggr. elatum* обнаружен делькорин, который в других регионах находили только в семенах *D. elatum*. Таким образом, анализ популяционной струк-

туры лекарственных видов позволяет прогнозировать состав и содержание биологически активных веществ в растениях из разных частей ареалов.

**Глава 11. ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ОБЗОР КОНТИНУУМОВ
ОРГАНИЗМЕННОГО И ПОПУЛЯЦИОННОГО УРОВНЕЙ**

В заключение второй части еще раз подчеркнем важность изучения ПР как составляющих РС и продукционных блоков биоценозов и экосистем. Популяционная экология играет важную роль в развитии таксономии внутривидовых единиц и оценке роли гибридизации в формировании таксонов. Изучение ПР – теоретическая основа разработки систем сохранения фиторазнообразия, рационального использования растительных ресурсов и мониторинга инорайонных видов, внедряющихся в состав естественных и рудеральных сообществ, а также в состав агроценозов.

При рассмотрении ПР авторы опирались на прагматический подход как при установлении конкретных ПР, так и при выделении их типов по характеру генетического, полового, возрастного, онтогенетического и виталитетного состава. Такое «одномерное» выделение типов является данью удобства для исследователей: в природе ПР представляют точки (или объемы) в многомерном пространстве перечисленных признаков разнообразия. Однако использование системы типов ПР по комплексу признаков на основе учета этого многомерного пространства крайне неудобно для практического использования.

Как внутри каждой конкретной ПР, так и в пространстве этих ПР представлен континуум (табл. 20).

Таблица 20

**Континуумы организменного (внутрипопуляционного) и популяционного уровней
и результаты их редукции**

Тип континуума	Характеристика континуума	Направление редукции
1	2	3
Организменный (внутрипопуляционный) уровень		
а. Возрастной	Постепенность изменения растений в жизненном цикле	Классы календарного возраста, онтогенетические состояния растений
б. Фенологический	Постепенность фенологического развития растений	Фенофазы
в. Морфологический – по высоте – по числу побегов – по весу особей – по типам побегов (включая спейсеры)	Непрерывные ряды вариации растений по морфологическим признакам	Классы растений по разным морфологическим признакам
г. Величина репродуктивного усилия – по доле генеративных побегов	Непрерывные ряды вариации растений по признакам, определяющим репродуктивное усилие	Классы растений по величине репродуктивного усилия и характеру репродуктивных структур

1	2	3
– по доле общей фитомассы, расходуемой на формирование цветков – по доле общей фитомассы, расходуемой на формирование плодов		
д. Континуум пола (для двудомных растений)	Наличие наряду с мужскими и женскими особями переходных форм между одно- и двудомными растениями	Типы растений идентичной половой организации
е. Виталитетный	Непрерывные ряды растений по виталитету, оцениваемому по одному или нескольким ключевым признакам	Классы виталитета особей
Популяционный уровень		
а. Топографический	Постепенность перехода популяций друг в друга на топографических градиентах	Контурные популяций
б. Размерный – по величине занимаемого пространства – по численности – по плотности – по запасу фитомассы	Непрерывные ряды популяций по величине контура, численности, плотности и запасу фитомассы	Классы размерности популяций по разным признакам
в. Продукционный	Непрерывные ряды популяций по величине биологической продуктивности	Классы популяций по продуктивности
г. Возрастного состава	Непрерывные ряды популяций по возрастному спектру	Типы популяций по возрастному составу
д. Онтогенетического состава	Непрерывные ряды популяций по изменению онтогенетического спектра	Типы популяций по онтогенетическому составу
е. По способу размещения особей	Наличие переходов между разными типами распределения в пространстве (случайным, контактным, регулярным и др.)	Типы распределения в пространстве
ж. Половой структуры (для двудомных растений)	Наличие популяций с разным соотношением мужских и женских растений	Типы популяций по половому составу
з. По характеру флуктуации	Наличие популяций с разной амплитудой изменения признаков при разногодичных флуктуациях (от устойчивых до периодически переходящих в состояние покоя)	Типы популяций по характеру флуктуационной изменчивости
и. Виталитетный	Наличие переходов между популяциями разного виталитета	Типы популяций по виталитету
к. Генетический	Наличие переходов между популяциями разного генотипического состава	Типы популяций по генотипическому составу

1	2	3
л. Градиентный	Постепенность перехода популяций друг в друга на экологических и ценоотических градиентах	Экологические и фитоценоотические типы популяций
м. Сукцессионный	Постепенность перехода популяций друг в друга при векторизованных изменениях растительности	Сукцессионные стадии популяций

Разнообразие видов растений и их ПР слишком велико, чтобы можно было охватить их исследованиями одного уровня детальности. Поэтому, наряду со сложными и трудоемкими методами исследования небольшого числа модельных ПР, не стоит отказываться и от упрощенных учетов, которые позволят дать общую оценку состояния многих ПР разных видов. Напомним, что репрезентативность и детальность при изучении любого объекта никогда не были синонимами. Это полностью распространяется и на исследование ПР: часто менее точные, но более массовые материалы дают более репрезентативную картину их состояния, чем детальное исследование ограниченного числа объектов. Далеко не всегда необходимо учитывать онтогенетический состав с использованием дробной системы онтогенетических состояний и завершать этот анализ определением места ПР в двумерном пространстве показателей «дельта» и «омега».

Фитоценология как наука, изучающая растительные сообщества (РС, син. фитоценозы), является центральной в МДК НОР. Более того, фитоценология (и геоботаника, в понимании А.П. Шенникова и В.Н. Сукачева) является «праматерью» всех наук этого МДК: популяционная экология растений, аутоэкология и изучение инфраценотических феноменов до поры до времени рассматривались в рамках фитоценологии. В настоящее время эти разделы НОР приобрели достаточную автономию и вышли за рамки фитоценологии, которая изучает, преимущественно описательными методами, природу растительности в границах условно однородных частей пространственного континуума.

В этой части, перед рассмотрением основных концепций организации, структуры, динамики и классификации РС, читателю предлагается обзор основных дискуссий вокруг проблемы РС («проблемы-дракулы»).

Глава 12. РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО – «ПРОБЛЕМА-ДРАКУЛА» НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ

РС как совокупность ПР на однородном участке территории является абстракцией и результатом прагматической редукции многомерного континуума. Этот прагматический взгляд на РС популярен, но не общепризнан. Вплоть до конца XX в. сохранялось поразительно живучее холистическое (дискретное) понимание РС как обособленной в пространстве формы надпопуляционной структуры растительности с элементами, которые связаны коадаптацией. По сей день нет и более или менее единообразного понимания границ РС на «градиенте фитоценотичности» – от абсолютно разомкнутого покрова растений, в котором видовой состав определяется отношениями видов и условий абиотической среды, до РС с выраженными взаимными влияниями между особями и популяциями.

Все это создавало благодатную почву для дискуссий, нередко носящих схоластический характер, так как оппоненты не могли ни однозначно доказать своей точки зрения, ни отвергнуть точку зрения теоретического противника (т.е. невозможна «фальсификация» в смысле К. Поппера, 1983). По образному выражению Р. Макинтоша (Mcintosh, 1995), проблема природы РС является «дракулой» экологии, которая как бессмертный граф-вампира без особых признаков старения переходила из поколения к поколению.

12.1. Дискуссия «Что такое фитоценоз» в БИН АН СССР (1934 г.)

Эта дискуссия (Дискуссия..., 1935) сыграла весьма важную роль в развитии НОР в СССР. Социально-политическая ситуация, в которой она протекала, была неблагоп-

риятной для творческих дискуссий. В стране формировался менталитет тоталитарного общества, и соответственно шел активный процесс превращения научного сообщества в некую военизированную структуру, которой руководило государство (через отделы науки ЦК и обкомов КПСС, идеологические штабы философов-марксистов на кафедрах в вузах и «кукольные» общества с философами-кукловодами, подобные «Обществу биологов-материалистов», созданому в 1929 г.).

Плюрализм и разделение науки на школы отвергались как атрибуты буржуазной системы, представители которой подобно слепым котятam «тычутся» в потемках лабиринтов познания, так как не используют методологию диалектического материализма, высвечивающую правильное направление научного поиска. Социалистическая наука организовывалась в соответствии с моделью «одна наука – одна научная школа – один лидер – одна точка зрения» (причем одобренная философами-марксистами).

В начале 1930-х годов на горизонте уже маячили зловещие фигуры Лысенко и его теоретического оруженосца Презента. И хотя до арестов инакомыслящих в конце 1930-х годов, когда жертвой террора падают не только генетик Н.И. Вавилов и аграрий А.В. Чаянов, но и фитоценологи Ю.Д. Цинзерлинг и Р.А. Аболин, и до «варфоломеевской ночи» августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. было еще далеко, чистка науки уже шла полным ходом.

В этот период в немилость философов-марксистов попала и фитоценология, которая тогда называлась фитосоциологией и возглавлялась В.Н. Сукачевым. Недовольство философов-марксистов «фитосоциологией» было связано с несоответствием представлений об организованных ансамблях видов растений – фитоценозах, распространившимся в это время «революционным» идеям обновления природы за счет широкой интродукции заморских видов растений и животных для приведения флоры и фауны в соответствие с задачами строительства социализма. Даже заповедники в это время предлагалось рассматривать не как эталоны природы, а как полигоны интродукции (Вайнер, 1991). Вместе с В.В. Станчинским, которому борьба с «неистовыми интродукторами» стоила жизни, В.Н. Сукачев отстаивал необходимость сохранения заповедников как эталонов природы. Фитоценозы он рассматривал как результат эволюции с высокой степенью взаимообусловленности их состава, который нельзя изменить и улучшить, внедрив в естественный фитоценоз иноземные виды.

В это время были уже и другие взгляды на природу растительности: идеи континуума развивал Л.Г. Раменский, против самого понятия «РС» выступал крупнейший советский флорист В.Л. Комаров. Концепция континуума или недостаточно обоснованные высказывания В.Л. Комарова не были готовой теоретической платформой для обоснования неограниченных возможностей интродукции и преобразования природы, тем не менее, по иронии судьбы, эти представления были подспорьем «неистовым интродукторам».

В 1930-е гг. перед нападением на генетику И.И. Презент «разминался» на фитосоциологии и уже начал критику В.Н. Сукачева, обозвав возглавляемое им научное направление поповщиной. В этих условиях лидер науки решил предпринять крупную

оборонительную акцию и организовать широкую дискуссию, в ходе которой обосновать соответствие фитосоциологии идеям марксизма-ленинизма. Именно на этой дискуссии было окончательно решено отказаться от термина «фитосоциология» как наводящего на антропоцентрические аналогии с обществом и заменить его термином «фитоценология».

В это время В.Н. Сукачев начал активно изучать труды классиков диалектического материализма и постепенно увлекся их идеями. Семантика марксизма была столь широкой, что превращала философию в софистику, опираясь на которую можно было подтверждать или отвергать любые научные доктрины. Сукачев, увы, не только воспринял эту фразеологию, но со временем уверовал в диалектический материализм. Произошло, по словам одного из его сподвижников Д.В. Лебедева (устное сообщение), «омарксивание» образа мысли Сукачева. Это была достаточно грустная реалья, и осудить Сукачева за его «омарксивание» вряд ли можно, так как альтернативой этому процессу была бы судьба В.В. Станчинского или Н.И. Вавилова и разгон фитосоциологии.

В целом основополагающий доклад В.Н. Сукачева на дискуссии можно было бы назвать «оборонительным», если бы в нем не было сформулировано и предложено в качестве платформы консолидации узкое понимание РС, которое сводило все формы организации растительности к модели елового леса.

Крупный эстонский геоботаник профессор Х.Х. Трасс (1976) дает следующую оценку выступления В.Н. Сукачева: «Высказав свои положения по основным проблемам фитоценологии, он остановился на идеологических и философских вопросах, связанных с развитием советской геоботаники. Он отметил, что различные направления геоботаники в разных странах отражают в действительности идеологию социально-экономических формаций данных стран. Фитоценология, ее теория и методология в капиталистических странах, по мнению В.Н. Сукачева, отражают идеологию загнивающего капитализма» (с. 71).

Сукачев четко сформулировал определение РС, которое было следствием «экологии экологов» (Whittaker, 1962) и «эффекта запечатления» (Мейен, 1977) особенностей организации РС елового леса. Затем это определение, многократно модифицируясь, но не меняя своей основы, прошло через все советские учебники геоботаники: «Фитоценоз есть совокупность на определенной территории растений, организованная борьбой за существование между растениями в соответствии с условиями среды и характеризующаяся определенными взаимоотношениями как друг с другом, так и с условиями среды» (цит. по: Трасс, 1976, с. 72).

Таким образом, в советскую геоботанику пришла «еловая догма», и критерий наличия взаимоотношений стал основным для отличия фитоценозов от нефитоценозов. Тем не менее, несмотря на столь жесткие критерии установления РС, к ним была отнесена растительность полей (хотя состав этой растительности никак не был результатом борьбы за существование). РС пустынь, в которых очень невысока роль конкуренции вследствие крайней разреженности полога растений, оказались за рамками понятия «фитоценоз». Однако, спустя несколько лет, удалось «натянуть» понимание фитоценоза по Сукачеву и на пустыни, в которых отстоящие друг от дру-

га на несколько метров саксаулы с ажурной кроной стали также называть эдификаторами.

Советская фитоценология начала 1930-х годов была еще плюралистичной, и потому «еловая догма», предложенная как теоретическая платформа для объединения всех геоботаников страны в «единую советскую геоботаническую школу», вызвала достаточно острую полемику в ходе дискуссии. Против узкого понимания фитоценоза выступали П.Н. Овчинников, Д.Н. Кашкаров, К.М. Завадский, Г.Г. Боссе, однако наиболее последовательным противником сведения всего разнообразия РС к единой модели был представитель московской школы, замечательный исследователь болот Н.Я. Кац. Он подчеркивал, что в разных по природе категориях РС (РС пустынь, скал и обнажений, заливные луга, степи, леса, торфяные болота, тундры) роль разных факторов организации различна. «Существующие попытки дать универсальное определение фитоценоза обычно отражают особенности того типа растительности, с которым исследователь работал» (Дискуссия..., 1935. С. 45). Таким образом, Н.Я. Кац практически сформулировал положение об «экологии экологов» на 30 лет раньше, чем Р. Уиттекер (Whittaker, 1962) и был предтечей «полимодельной концепции РС», которая будет рассмотрена далее.

В.Н. Сукачев, к счастью, обладал самым высоким комплексом человеческих качеств и не использовал силовых приемов утверждения своей идеи. Тем не менее на «догму» работал тоталитарный менталитет. Под предложенное Сукачевым узкое понимание фитоценоза стали подводить все разнообразие РС, и развилась «эдификаторофилия»: стали выделять эдификаторы не только в РС степей и лугов, но и в РС пустынь и пашенной растительности (иначе эти объекты НОР нельзя было изучать в рамках советской фитоценологии!). Модель организации РС «эдификатор – соэдификаторы – ассектаторы» практически воспроизводила структуру тоталитарного общества «вождь – соратники – народ».

В агрофитоценологии влияние идей В.Н. Сукачева было особенно пагубным. Более двух десятилетий В.Н. Камышев, М.В. Марков, А.А. Часовенная и другие «диалектически мыслящие» исследователи пашенной растительности уподобляли организацию РС посева пшеницы или кукурузы ельнику, что имело анекдотический характер.

В истории НОР России послевоенного периода идеи Сукачева оказались чем-то вроде мины, которая до поры до времени (до сессии ВАСХНИЛ в 1948 г.) ржавела в земле, но после этого «революционного преобразования» биологии взорвалась. Многие перепуганные биологи стали искать укрытия под сенью авторитета, а Сукачев в это время был достаточно весомой фигурой в АН СССР. Единомыслие, о пользе «внедрения» которого писал Козьма Прутков, прогрессировало. Л.Г. Раменский, по описанию очевидцев (устное сообщение Т.А. Работнова), в это время пребывал в состоянии крайней подавленности и боялся увольнения даже из далекого от разработки фундаментальных проблем теории Института кормов, в котором работал.

Приверженность классикам и превращение их в объекты ритуального поклонения в большей или меньшей степени затронула все поколение российских фитоценологов

1950-1970-х годов. И именно вокруг правомочности такого узкого понимания фитоценоза, основанного на сознательном и подсознательном следовании «словой догме» российской НОР, велись дискуссии вплоть до конца XX в. (Норин, 1987 а,б,в; Миркин, 1989 а).

В личности В.Н. Сукачева отразились все противоречия советской науки. В пылу борьбы с «космполитизмом» он создал социалистический вариант экологии – биогеоценологию. И при всем при этом его заслуженно называли «великим гражданином», который еще при жизни В.И. Сталина возглавил дискуссию с химерами Т.Д. Лысенко. В 1958 г. гражданская позиция Сукачева стоила ему «разгромной» статьи в «Правде» и выдворения с постов главного редактора оппозиционных изданий – «Ботанического журнала» и «Бюлл. МОИП».

12.2. Дискуссия по проблеме континуума (1967-1968 гг.)

Дискуссии по проблеме континуума перманентно велись с момента формулирования этих идей Л.Г. Раменским и Г. Глизоном и вплоть до конца XX в. Наиболее важной для развития континуализма была дискуссия, которая состоялась в конце 1960-х годов в журнале «Botanical Review» по статье Р. Макинтоша «Концепция континуума» (Mcintosh, 1967). Безусловно, она была одним из наиболее ярких эпизодов полемики по «проблеме-дракуле». Р. Макинтош, ученик и сподвижник Дж. Кертиса, – один из самых крупных, а после смерти Р. Уиттекера (скончался в 1980 г.) самый крупный континуалист, опубликовавший содержательные обзоры состояния проблемы (Mcintosh, 1993, 1995).

В своей статье Макинтош осветил в основном три вопроса:

- истоки возникновения теории непрерывности растительного покрова;
- методы анализа континуумов;
- соотношение ординации и классификации РС.

Спустя год на эту статью были опубликованы отклики представителей разных стран: США (J. Cantlon, F. Egler, H. Leet, K. Monk), Англии (S. Gimingham), Франции (M. Guinoshet), Италии (R. Tomaselli), Новой Гвинеи (G. Robbins) и СССР (В.И. Василевич), причем часть участников дискуссии поддержала Макинтоша (Cantlon, Egler, Василевич, Leet, Monk), часть – выступили против (Robbins, Tomaselli, Guinoshet), а С. Гимингам посчитал дискуссию ненужной, так как, с его точки зрения, возможны разные варианты строения растительности – и континуум, и дискретность.

Макинтош подвел итоги состоявшейся дискуссии и, резюмируя ее результаты, отметил, что, несмотря на противостояние полемизирующих сторон, все еще подобных Монтекки и Капулетти (их полное примирение является «бумажной мечтой»), период острых разногласий миновал. Теперь нет необходимости вновь спорить о том, существует ли в природе только дискретность или только непрерывность, что правильнее, ординация или классификация. Настало время достижения соглашений по ряду основных вопросов, касающихся получения материала в поле и его дальнейшей обработки, иначе получаемый разными школами материал оказывается несравнимым.

Макинтош предлагал достичь конвенции, т.е. выработать общую точку зрения по следующим вопросам:

- 1) границы района для получения выборки;
- 2) способ стандартизации выбора мест для закладки пробных площадей;
- 3) перечень показателей, которыми должны характеризоваться виды, входящие в описываемое РС (методы могут быть качественными, количественными и охватывать различные показатели – плотность, численность, покрытие и т.д.);
- 4) условный масштаб для трактовки понятия «гомогенный», поскольку абсолютной гомогенности быть не может, и без понимания этого разные исследователи не смогут одинаково оценить однородность закладываемых пробных площадей;
- 5) количественные критерии для разделения РС на стабильные и нестабильные, поскольку ряд противников концепции континуума считают, что это свойство растительности характерно только для сукцессионных стадий и не присуще климаксовым РС;
- 6) оптимальные методы обработки данных, получаемых в поле. В 1960-х годах появились компьютеры (пока еще не персональные), и в НОР потоком хлынули методы количественной геоботаники, в которых сплошь и рядом сложность не окупалась качеством результата.

Как следствие этого «количественного формализма» возникло неприятие математических методов и некоторыми участниками дискуссии (в особенности Иглером и Геноше), которые высказались вообще против применения статистики. Это было также не оправдано, как и другая крайность, когда использование математики становилось самоцелью, и за ней терялся сам объект изучения. Макинтош по этому поводу весьма мудро (и с предвидением на много лет вперед, когда персональный компьютер появится на столе у каждого исследователя) заметил, что различные математические приемы при изучении растительности полезны для оценки полученных в поле данных и моделирования изученных закономерностей лишь тогда, когда имеется рабочая гипотеза. Он считал, что «талантливая догадка всегда будет одним из факторов развития науки». По поводу опасности «компьютерного опиума» в экологии писал один из самых математически образованных экологов Р. Маргалеф (1992).

За время, прошедшее после дискуссии, в целом доля сторонников континуума увеличилась, а представителей дискретности – уменьшилась (сегодня эти представления стали «реликтовыми»). Высказанный Гимингамом взгляд о ненужности дискуссии имеет своих сторонников (Keddy, 1987; Shiplay, Keddy, 1987). Как отмечалось в главе 1, современные представления о континууме более «фитоценоотичны», так как стало очевидно, что распределения видов вдоль градиентов среды не являются независимыми, и в континуум вплетены фитоценоотические эффекты. Нередко распределения видов полимодальны, так как эвритопные виды могут вытесняться с части градиента более сильным стенотопом (центробежная модель П. Кедди). Кроме того, возможны асимметричные распределения с крутым скосом, с одной стороны, и более длинными «хвостами» – с другой (Austin, Smith, 1989). Были описаны и фитоценоотические механизмы переключения, когда на фоне континуума формируются резкие границы (Wilson, Agnew, 1992).

12.3. Дискуссия о природе растительного сообщества в «Journal of Vegetation Science» (1991-1994 гг.)

Рассмотрим еще одну очевидно запоздавшую по времени (и, возможно, последнюю) дискуссию, которую оправдывает разве что экстравагантный стиль выступлений ее участников. Поводом к дискуссии послужила достаточно безобидная статья главного редактора журнала Е. ван дер Мареля (van der Maarel, 1991a) «Что такое наука о растительности?». Обсуждение вопроса было связано с необходимостью определить редакционную политику журнала «Journal of Vegetation Science» – нового центрального печатного органа IAVS (International Association for Vegetation Science), сменившего журнал «Vegetatio», который выполнял эту роль раньше.

В своей статье ван дер Марель не ставил вопрос о необходимости дискуссии о природе фитоценоза и лишь вскользь отметил, что при преобладании «индивидуалистического» взгляда на растительность сохраняется и «органицистский» подход, причем отметил, что, дополняя друг друга, сторонники этих антиномичных взглядов на природу растительности примерно сходным образом исследуют состав и структуру фитоценоза.

Собственно дискуссия началась с выступления молодого новозеландского ботаника Дж.Б. Уилсона (Wilson, 1991), который в следующем номере журнала выступил с краткой, но достаточно эксцентричной статьей под названием «Существует ли наука о растительности?».

По мнению Уилсона, НОР имеет не больше прав на существование, чем «наука о снежном человеке йети» (Yety science), которого никто никогда не видел, и потому автор испытывает серьезные затруднения при попытке описать его облик своей четырехлетней дочери. Он считает, что реальность существования фитоценоза никто не доказал, как не доказано многочисленными экспедициями в Гималаи и существование снежного человека, хотя его поиск продолжается и даже публикуются снимки следов йети на снегу, которые скорее напоминают результат простого вытаивания снега. Эти исследования не продвигают «специалистов по йети» к решению вопроса о том, что объект их науки реально существует.

Уилсон утверждает, что из статей, опубликованных по проблеме РС, также нельзя сделать вывод о том, что оно существует. Очевидно лишь, что виды растений сосуществуют, по-разному относятся к экологическим условиям, влияют друг на друга (чаще в процессе интерференции, реже как мутуалисты), причем иногда эти взаимодействия могут быть очень сильными. И, тем не менее, из этих работ не очевидно, что существуют какие-либо дискретные и интегрированные ансамбли видов растений, подобные сообществам птиц, которые Дж. Даймонд описал на островах вокруг Новой Гвинеи. У экологов, считает Уилсон, нет общих идей, которые бы объяснили природу сосуществования (assembly rules) видов, а те публикации, в которых сделаны попытки решить эту проблему, выглядят даже слабее, чем доказательства реальности снежного человека.

Свое сопоставление «науки о растительности» и «науки о снежном человеке» Уилсон завершил выводом о том, что «наука о растительности существует потому, что мы любим растительность и исследуем ее».

В очередном номере журнала на статью Уилсона отреагировал ван дер Марель (van der Maarel, 1991b) статьей «Наука о растительности после симпозиума в Егере». Симпозиум состоялся в 1990 г., был посвящен изучению механизмов динамики растительности и собрал большое число участников, причем преобладали молодые исследователи. Вдохновленный этим собранием молодых талантов при участии представителей когорты ученых, умудренных немалым опытом, ван дер Марель отвечает Уилсону следующим образом: «Оценивая энтузиазм и преданность науке, которые были продемонстрированы в Егере, можно сделать только одно заключение: да, безусловно, НОР существует. Или, по меньшей мере, существуют исследователи растительности».

В заключение ван дер Марель сделал реалистический вывод о том, что природу РС возможно удастся понять не каузально через потоки вещества и энергии, а феноменологически. И поэтому нужны и более высокий уровень абстрагирования, и новые альтернативные подходы для понимания этого феномена.

Спустя два года после этой, казалось бы, утихшей дискуссии, в нее вступил один из наиболее ярких представителей генерации фитоценологов 1980-1990-х годов канадец П. Кедди (Keddy, 1993), опубликовавший статью «Существуют ли экологические сообщества? (Ответ Бастову Уилсону)». Эта статья, безусловно, является самой интересной в прошедшей дискуссии, и поэтому на ее содержании остановимся несколько подробнее.

Свое выступление Кедди открывает обширной цитатой из «Путешествий Гулливера» Дж.Свифта: «Различия в точках зрения стоили многих миллионов жизней, например, может ли заменить мясо хлеб или хлеб заменить мясо, подобен ли сок вишни крови или вину, молчание – это порок или добродетель... и т.д. Ни одна из войн не была такой яростной и кровавой или такой затяжной, как те, которые велись из-за различных точек зрения, особенно, если они касались достаточно малозначимых вещей».

Возникшую дискуссию Кедди считает подходящей под разряд войн, описанных Дж. Свифтом. Он поражается, что в наши дни ученые могут затевать дебаты вокруг проблем, которые либо не имеют практического значения, либо не разрешимы в силу того, что объект дискуссии нельзя измерить или оценить количественно любым другим способом.

Если для усиления своей аргументации новозеландский ботаник апеллировал к своей четырехлетней дочери, то его канадский коллега не упустил возможности привлечь на свою сторону четырехлетнего сына. Мальчик имеет пристрастие к лужам на улице и не может отказать себе в удовольствии пополоскаться в каждой, которая оказывается на его пути. Ту же склонность полоскаться в каждой «академической луже», считает Кедди, имеют и некоторые ученые мужи, причем, как и его четырехлетний сын, они плещутся в ней до тех пор, пока вода в луже не помутнеет или не расплескается до конца. Примером такого «полоскания в луже», по мнению Кедди, были и рассмотренные выше дискуссии о непрерывности и дискретности растительности, так как ситуация в природе много сложнее и ее нельзя свести к дихотомии, потому одинаково неправы были обе спорящие стороны – и защитники дискретности, и континуалисты.

Аналогично неразрешим спор о том, является ли электрон частицей или имеет волновую природу. Более того, при поиске объектов для подобного рода «полосканий в лужах» можно прийти до дискуссий о том, реально ли существование докторов Уилсона и Кедди, поскольку продукты их метаболизма, по массе во много раз превышающие их вес, включаются в циклы экосистемных процессов. Где же теперь, пишет Кедди, доктора Уилсон и Кедди – «в канадских водорослях, новозеландских лесах или все-таки в собственных офисах и, наконец, или они есть везде или их нет нигде?».

После этих ироничных (но логически не безупречных) аналогий Кедди говорит о том, что для признания РС реально существующими недостаточно взглядов ни Ф. Клементса, ни Х. Глизона, нужно начинать с уточнения списка критериев, которые позволят доказать эту реальность. Кедди считает, что для этого нужно ответить, по крайней мере, на четыре вопроса:

1. Какими признаками должно обладать РС, чтобы мы признали его существование?
2. Как дать четкое определение каждому из этих признаков?
3. Как их измерить?
4. Какой вес полученные для каждого признака величины будут иметь для решения вопроса о существовании РС?

Дискуссия, подобная той, которую «в свое удовольствие» затеял Уилсон, по мнению Кедди, не продвигает вперед экологию, так как она должна быть более прагматичной и утилитарной. Вместо вопроса: «Существует ли РС?», нужно поставить вопрос: «Полезно ли понятие РС?». Вполне очевидно, что понятие «РС» не менее (или не намного менее) полезно, чем понятия «электрон», «личность», «автомобиль» и т.д. Вывод, который делает Кедди, просто убийственный: редакции следовало бы более тщательно отбирать вопросы для организации дискуссий на страницах столь уважаемого журнала.

Спустя год, дискуссия продолжилась. В ней приняли участие М. Палмер и Р. Уайт (Palmer, White, 1994), М. Дейл (Dale, 1994), Б.М.Миркин (Mirkin, 1994) и вновь Дж.Б. Уилсон (Wilson, 1994), который ответил своим оппонентам. Содержание выступления одного из авторов (Б.М. Миркина) о необходимости использования представлений о множественности феноменологических моделей организации растительности будет рассмотрено в следующей главе. Что касается выступлений других участников дискуссии, то в целом они согласились с прагматическим пониманием фитоценоза как условно однородного контура растительности.

12.4. Т.А. Работнов: «размывание еловой догмы»

В заключение обзора дискуссий по проблеме «растительное сообщество» коснемся вклада в отечественную фитоценологию Т.А. Работнова (1904-2000; далее Т.А.), который в 1960-1990-е годы был ключевой фигурой этой науки. С 1968 по 1981 год он заведовал кафедрой геоботаники МГУ, а после этого до конца жизни оставался на ней консультантом.

Т.А. пережил самые трагические события в истории советской биологии – репрессии 1920-1950-х гг. и разгром биологической науки в результате «победы мичуринской биологии» на сессии ВАСХНИЛ в 1948 г. Давящая атмосфера тех лет повлияла на целую генерацию ученых. Т.А. неоднократно говорил: «Наше поколение запугано». Этим во многом объясняется линия поведения Т.А. Он избегал любых противостояний, входил в число приближенных к В.Н. Сукачеву. Лидеру советской геоботаники Т.А. посвятил все три издания своей «Фитоценологии». Тем не менее он остро чувствовал недостатки «еловой догмы». В отличие от Л.Г. Раменского Т.А. не шел в «лобовую атаку», но, оставаясь в рамках руководящей парадигмы, своими трудами «размывал» целый ряд ее основополагающих установок.

На теоретические позиции Т.А. повлияло и то, что даже в период «борьбы с безродным космополитизмом» и противопоставления достижений «передовой социалистической науки реакционной буржуазной науке» он активно следил за зарубежной литературой, был инициатором и редактором перевода на русский язык многих книг зарубежных ученых, написал десятки рецензий на наиболее важные работы иностранных авторов. Т.А. состоял в регулярной переписке с десятками зарубежных коллег, которые его высоко ценили. Он был почетным членом ряда академий. Т.А. был посвящен один из выпусков «Handbook of Vegetation Science». В годы «железного занавеса» Т.А. удавалось получать наиболее важные зарубежные монографии по экологии и НОР (при этом он охотно давал читать эти книги своим коллегам, в частности, личной библиотекой Т.А. пользовались авторы). Одним словом, Т.А. был одним из самых образованных геоботаников, что способствовало критическому отношению ко многим положениям руководящей парадигмы.

Наиболее последовательным сторонником «еловой догмы» был крупный геоботаник-луговед А.П. Шенников (1964), вторая фигура после В.Н. Сукачева. Шенников ставил знак равенства между принципами организации РС лугов и еловых лесов. Он выделял внутри луговых РС ярусы-синузии, как эдификаторы рассматривал неустойчивые доминанты лугов (и даже агроценозов). Именно от Шенникова берет начало классификация луговых сообществ по доминантам, подобная классификации еловых лесов (см. раздел 15.2), что завело в тупик классификацию растительности в СССР. Т.А. принял эстафету ведущего луговедов от А.П. Шенникова. Символично, что он посвятил свой учебник «Луговедение» (Работнов, 1984) двум выдающимся предшественникам – Л.Г. Раменскому и А.П. Шенникову. При этом, не акцентируя внимания на принципиальных различиях своих представлений о растительности с взглядами А.П. Шенникова, он, по существу, был его главным оппонентом.

Выход учебника А.П. Шенникова «Введение в геоботанику» (1964) и второго, наиболее полного издания «Фитоценологии» Т.А. Работнова (1983) разделяет 20 лет, и по теоретической платформе это совершенно разные книги, представляющие разные периоды развития отечественной фитоценологии. Рассмотрим основные антиномии взглядов Шенникова и Работнова (табл. 21).

В процессе «размывания руководящей парадигмы» Т.А. сформулировал следующие положения.

Таблица 21

Антиномии представлений А.П. Шенникова и Т.А. Работнова

Позиция	Оппоненты	
	А.П. Шенников	Т.А. Работнов
Состав РС	Высшие и низшие растения, бактерии, грибы	Высшие растения, лишайники, водоросли
Природа растительности	Дискретные сообщества	Непрерывность
Роль гетеротрофной биоты в формировании РС	Второстепенная	Может быть очень значительной
Ярусность и синузальность	Присуща всем РС	Присуща только лесным РС
Роль доминантов	Являются эдификаторами в любых РС	Могут быть или не быть эдификаторами
Роль дифференциации экологических ниш в организации РС	Не обсуждается	Значительная
Оценка роли аллелопатии в организации естественных РС	Значительная	Незначительная
Система фитоцено типов	По В.Н. Сукачеву (эдификаторы и ассектаторы)	По Л.Г. Раменскому (виоленты, пациенты, эксплеренты)
Использование ординационных подходов	Не обсуждается	Перспективное дополнение к классификации РС
Критерии классификации РС	Доминанты-эдификаторы	Флористический состав
Место фитоценологии в НОР	Синоним геоботаники	Часть геоботаники

Обоснование специфики луговых сообществ. Т.А. отрицал роль доминантов луговых и других травяных РС как эдификаторов и вслед за Л.Г. Раменским обосновывал ведущую роль факторов среды в определении состава РС. Много внимания он уделял роли сезонной и разногодичной изменчивости луговых РС, которая вела к постоянной смене состава доминантов. Т.А. выступал категорически против выделения надземных ярусов (и тем более синузий) в луговых РС. Выделение подземных ярусов в любых РС он считал абсурдом.

Пропаганда идей континуума в растительности. Т.А. испытал влияние взглядов Л.Г. Раменского, с которым долгие годы работал во ВНИИ кормов и постоянно общался вплоть до его кончины в 1953 г. Т.А. досконально знал содержание работ ведущих американских континуалистов – Х. Глисона, Р. Уиттекера, Дж. Кертиса, Р. Макинтоша, публиковал рецензии на все вновь выходящие работы континуалистов. В конечном итоге его исследования в области популяционной экологии (мы уже говорили о том, что он создал научную школу, см. раздел 7.2) отражали континуальный взгляд на растительность. Т.А. изучал индивидуальные особенности экологии видов на уровне популяций и, в первую очередь, их возрастного состава. Интерес к концепции континуума сделал Т.А. активным участником Всесоюзных совещаний по количественным методам изучения растительности – в Тарту (1969) и в Риге (1971). На этих конференциях Т.А. общался с молодыми геоботаниками-континуалистами, которые в эти годы активно осваивали новые методы.

Развитие концепции эколого-ценологических стратегий. Т.А. дополнил фитоценолотипы В.Н. Сукачева (эдификаторы, созидикаторы, ассектаторы) системой «ценобиотических типов» Л.Г. Раменского (виоленты, пациенты, эксплеренты). Первым из отечественных ученых познакомившись с монографией Дж.Ф. Грайма (Grime, 1979), Т.А. понял, что английский исследователь переоткрыл систему фитоценолотипов Л.Г. Раменского, расширив ее содержание. В личном письме Грайму Т.А. сообщил о факте переоткрытия, и Грайм признал приоритет российского ученого. Т.А. считал, что названия ценобиотических типов Л.Г. Раменского семантически более точные, чем термины Грайма (конкурент, стресс-толерант, рудерал). В своих работах Т.А. много внимания уделил пластичности стратегий и привел примеры изменения стратегий видов в процессе онтогенеза.

Критический анализ роли аллелопатии. В период «аллелопатического бума» (1960-1970-е гг.) Т.А. выступил с рядом «отрезвляющих» статей, в которых показал, что данных о ведущей роли аллелопатии в организации РС нет, ее влияние пока не удалось отделить от влияния конкуренции. Т.А. подчеркивал, что в природе нет условий для накопления колинов в концентрациях, когда они могут стать существенным фактором влияния растений друг на друга. Т.А. сам не проводил «аллелопатических экспериментов», но глубоко анализировал результаты, полученные коллегами. «Досталось» от него самому главному «аллелопатчику» СССР А.М. Гродзинскому и зарубежным исследователям этого феномена Г. Муллеру и Э. Райсу.

Содействие распространению в СССР принципов эколого-флористической классификации (метода Браун-Бланке). В области классификации растительности Т.А. не работал, однако, опираясь на знание сменно-доминантных луговых РС, считал их классификацию на основе доминантов в соответствии с установками А.П. Шенникова «абсолютной чепухой» (об этом он многократно говорил Б.М. Миркину). Отсюда понятны его интерес к системе Браун-Бланке и горячая поддержка укоренения этого метода в СССР (см. главу 16). Т.А. сыграл большую роль в организации защиты докторской диссертации О.С. Гребенщикова (единственного в те годы профессионального «браун-бланкиста» в СССР) и был инициатором издания первой советской монографии с результатами классификации растительности по Браун-Бланке (Классификация растительности..., 1986). На секции биогеоценологии МОИП, которую возглавлял Т.А., регулярно заслушивались доклады о методе Браун-Бланке, по его инициативе этот метод изучался на семинарах кафедры геоботаники МГУ.

Т.А. был автором целого ряда прекрасных учебников: по фитоценологии (три издания, последнее – 1992 г.), луговедению (два издания, последнее – 1994 г.), экспериментальной фитоценологии (два издания, последнее – 1998 г.), истории фитоценологии (1995). Это был талантливый педагог, который не терпел серости. Среди его учеников – В.Г. Онипченко, Н.Г. Уланова, Й. Науялис, М.Вит. Марков и др.

Вспоминая Т.А., сегодня можно с уверенностью утверждать, что он был самым крупным отечественным фитоценологом второй половины XX в., который внес большой вклад в становление современной НОР.

В заключение главы отметим, что в XXI столетии дискуссии по проблеме РС уже не было: «дракула благополучно скончался». Группа американских исследователей из университета Монтаны выступила недавно со статьей с многообещающим назва-

нием: «Переосмысливание теории растительного сообщества» (Lortie et al., 2004). Авторы пишут о наступлении новой парадигмы «интегративного сообщества», в основе которой лежат представления о множественности факторов организации РС, которые они ординируют в осях случайности и степени взаимозависимости. В качестве факторов организации РС указаны: индивидуальность экологии видов, случайность, конкуренция и разделение экологических ниш, нейтральность, благоприятствование. Американские исследователи допускают синергизм в организации РС и видят прогресс фитоценологии на пути развития новой парадигмы в широком использовании экспериментов и математических методов.

Заметим, что очертания новой парадигмы даны лишь в самом общем плане, причем, не подчеркнуто, что в разных РС наборы факторов организации различаются. Вопрос рассматривается в самом общем контексте без обращения к конкретным типам РС. Кроме того, вера в роль эксперимента и математической обработки данных воспринимается как чрезмерно оптимистичная (это мы уже «проходили»). Разнообразие РС столь велико, что фитоценология неизбежно останется описательной наукой, о чем с некоторым сожалением пишет С. Пиньятти (Pignatti, 2010). Эксперименты и сложные математические методы могут быть использованы лишь в приложении к отдельным наиболее характерным типам РС, выделенных описательными методами. Сохранят свою роль и «талантливые догадки», о которых писал Р. Макинтош.

Глава 13. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

В этой главе авторы опираются на широкое «полимодельное» понимание РС (Mirkin, 1994). Признавая индивидуальность видов, мы должны признать индивидуальность «assembly rules» (принцип организации) РС и потому необходимость редукции этого разнообразия в некоторое оптимальное число типов.

13.1. Полимодельная концепция растительного сообщества

Во время дискуссии «Что такое фитоценоз» (см. раздел 12.1) Н.Я. Кац в общем плане сформулировал представления о множественности моделей организации РС. Рассматриваемая далее полимодельная концепция РС развивает эти представления в более полном и формализованном варианте. Мы полагаем, что именно трактовка РС как широкого родового понятия с подразделением его на определенное число «видов» (их число в разных районах будет зависеть от специфики растительности и в любом районе – от степени детализации схемы) позволяет формализовать представления по многим вопросам фитоценологии. И потому эта концепция станет для нас «красной нитью» при дальнейшем рассмотрении проблем НОР на фитоценоотическом уровне.

В табл. 22 показано шесть феноменологических моделей организации РС. Кратко прокомментируем эти модели.

Модели организации РС

Модель	Вклад факторов организации				Примеры
	эколог	взаимоотношения растений	влияние гетеротрофов	влияние нарушений	
Абиотическая S-модель	+++	+	+	+	Аридные и арктические пустыни, водные РС
Биотическая S-модель	+++	+++	+	+	Верховые болота
C-S-модель	+++	++	+	+	Леса умеренных широт (неморальные, бореальные, гемибореальные и др.)
G-B-модель	+++	++	+++	++	Степи, прерии, саванны
C-R-S-модель	+++	+	+	++	Послелесные луга
R-модель	++	+	+	+++	Рудеральные и сегетальные РС

Примечание. Количеством плюсов отражается величина вклада факторов организации РС.

Абиотическая S-модель представляет РС пациентов экстремальных условий. В таких РС практически нет конкуренции, и каждый из входящих в их состав видов подчиняется лишь собственным генетически предопределенным популяционным закономерностям (Noy-Meir, 1980).

Биотическая S-модель соответствует сообществам верховых болот, где крайняя олиготрофность и низкие значения реакции среды «почвенного раствора» связаны с деятельностью главного эдификатора-ценообразователя – сфагновых мхов.

C-S-модель – это лесные РС, в которых сочетаются виоленты-деревья и пациенты-травы, мхи или лишайники. Эту модель отразил В.Н. Сукачев своим определением фитоценоза, и отстаивал как единственно возможную форму организации РС Б.Н. Норин (1987 а, б, в).

G-B-модель – это РС экосистем степей и саванн, где особенно важную роль играют крупные животные-фитофаги (она названа по первым буквам слов «grazer» и «browser», соответственно травоядных и веткоядных животных). При уменьшении влияния фитофагов эти РС деградируют: саванна замещается ксерофильным редколесьем, а степи – сообществами степных кустарников.

C-R-S-модель – РС вторичных злаковников, для которых умеренное нарушение является обязательным фактором поддержания стабильности. Наиболее типичный пример – послелесные луга Евразии, которые при отсутствии нарушений зарастают лесом и переходят в C-S-модель.

R-модель – РС, обязательным условием существования которых являются повторяющиеся нарушения, причем в этом случае нарушение становится нормальным и облигатным фактором их существования. Кроме сегетальных РС и рудеральных

группировок первых стадий вторичных сукцессий, к РС с этим типом организации можно отнести начальные стадии первичных сукцессий на каменистых осыпях, в том числе исследованные Б.Н. Нориным и его сотрудниками РС в горах Субарктики («Структура горных...», 1995).

Если сравнивать РС, описанные этими моделями, по их «фитоценотичности» (взаимозависимости, Lortie et al., 2004), то есть по вкладу взаимоотношений видов и биотической трансформации экотопа, можно условно разбить их на три уровня «фитоценотичности»:

- а) высокий – С-S-модель;
- б) средний – биотическая S-модель, G-B-модель, C-R-S-модель;
- в) низкий – абиотическая S-модель, R-модель.

Модели представляют собой крайние точки осей n-мерного пространства форм организации и связаны множеством переходов, что отражает уже рассмотренные вторичные стратегии и пластичность стратегий растений (Grime, 1979). Так, тундры, в формирование структуры которых значительный вклад вносят экзогенные процессы, связанные с преобразованиями субстрата под влиянием мерзлотных явлений, могут быть рассмотрены как переход между абиотической S-моделью, C-R-S-моделью и R-моделью; лесотундра – как переход между абиотической S-моделью и C-S-моделью; сообщества однолетних злаков на пастбищах аридной зоны – как переход между абиотической S-моделью, G-B-моделью и R-моделью; пастбищные сообщества, производные от вторичных лугов, – как переход между C-R-S-моделью, G-B-моделью и S-моделью; и т.д. Однако детализация этих моделей и увеличение их числа усложняют ориентацию в разнообразии форм организации РС. Для каждого региона целесообразно составлять свою схему моделей организации на основе общего принципа, описанного в этом разделе.

В полимодельной концепции организации РС минимизировано влияние «экологии экологов» (Whittaker, 1962), т.е. экстраполяции представлений, возникших при изучении одного варианта РС на другие.

Далее будут рассмотрены факторы организации РС и их основные признаки – видовое богатство и структура.

13.2. Роль экотопа

Экотоп – это «ниша фитоценоза в ландшафте», его местообитание. Экотоп объединяет занимаемое РС пространство и ресурсы, используемые для производства биологической продукции. При любой модели организации РС экотоп является «абиотической матрицей» (Чернов, Бобров, 2011), хотя в значительной мере он может быть трансформирован биотическими влияниями растений (биотическая S-модель), животными (G-B-модель) или нарушениями (R-модель). Однако любая трансформация экотопа в биотоп, даже такими сильными эдификаторами, как сфагновые мхи, имеет границы, определенные факторами абиотической среды. Основной ареал сфагновых болот совпадает с ареалом биома тайги, а их южные форпосты на равнине лежат в лесостепной зоне. Эвритопные R-стратегии, которые формируют сообщества при ак-

тивных нарушениях, также имеют пределы распространения на климатических градиентах, и их нет ни в зоне пустыни, ни в тундре.

13.2.1. Факторы среды и комплексные градиенты

Экотоп формируется многими экологическими факторами (табл. 23), которые, как уже отмечалось, сложно взаимодействуют друг с другом. К их числу относятся кли-

Таблица 23

Классификация экологических факторов

Группа факторов среды	Характер влияния на растение	Причины, порождающие фактор		
		абиотические	биотические	антропогенные
Ресурсы (потребляются растениями), а также другие организмы, содействующие их жизнедеятельности	Прямое, снабжают организмы веществом и энергией, способствуют размножению и распространению	Вода, свет, углекислый газ, элементы минерального питания, кислород, пространство	Опылители, распространители диаспор, микоризные грибы, биологические азотфиксаторы; для растений-паразитов – ткани разных растений-хозяев.	Минеральные и органические удобрения, азот кислотных дождей; для гидрофитов – элементы минерального питания в промышленных, коммунальных и сельскохозяйственных стоках
Условия – не потребляются растениями	Прямое – непосредственно влияют на растения	Температура, pH среды; для наземных растений – атмосферное давление, гравитация, ветер, пожары; для водных – давление водяного столба, прозрачность воды, течение	Конкуренты, фитофаги, паразиты, мутуалы (микоризные грибы, азотфиксирующие бактерии); растения, преобразующие среду, в первую очередь деревья; биота, участвующая в почвообразовательном процессе	Изменение климата, химическое, физическое (электромагнитное, шумовое, радиационное) и биологическое (привнесение чужеродных организмов) загрязнение среды жизни, разрушение экосистем, сбор растений, заготовка древесины, выпас
	Косвенное – влияют на растения через прямые факторы	Экспозиция склона, высота над уровнем моря, географическая широта, удаленность от океана, механический состав почвы	Уплотнение почвы крупными фитофагами; влияние через посредников: подавление конкурентов, мутуалов и паразитов	Строительство водохранилищ, формирование антропогенных ландшафтов при горных разработках и строительстве городов, создании дорог и т.д.

матические факторы (температурный режим и режим поступления осадков, влияние ветра), свет (продолжительность экспозиции, интенсивность потока, спектральный состав), почвенные факторы (динамика содержания питательных элементов и влаги, реакция почвенного раствора, содержание токсичных солей, т.е. засоление). На эти природные факторы экотопа могут накладываться результаты хозяйственной деятельности человека – химическое загрязнение и нарушения (распашка, выпас скота, рубка леса, заготовка лекарственного сырья; и т.д.).

Кроме этих прямых экологических факторов, которые непосредственно влияют на растения, существуют косвенные экологические факторы – географическая широта и удаленность от океана, рельеф (высота над уровнем моря и экспозиция склона), гранулометрический состав почвы. Эти факторы действуют как на само РС, так и на влияющие на него гетеротрофные компоненты экосистемы опосредованно. Так, с подъемом в горы изменяется климат, экспозиция и крутизна склона также влияют на интенсивность прогревания поверхности почвы и режим ее увлажнения. Гранулометрический состав почвы влияет на режим увлажнения и динамику питательных элементов и т.д.

Факторы-ресурсы потребляются растениями, и при их дефиците возникает конкуренция. К этой группе факторов следует отнести организмы, которые не потребляются растениями, но необходимы для их жизнедеятельности – опылители, распространители плодов. Так же как и за свет или элементы минерального питания за них возможна конкуренция (более привлекательные для опылителей растения могут переманивать их от менее привлекательных; растения с более «вкусными» плодами могут выиграть в конкуренции за их распространителей).

Факторы-ресурсы и факторы-условия формируют континуум: вода является ресурсом для наземных РС и условием для водных РС, опылители и распространители плодов могут быть отнесены к ресурсам условно.

Сопреженное изменение нескольких прямых факторов среды вызывается не только косвенными факторами, подобными высоте над уровнем моря или географической широте. Отдельные прямодействующие экологические факторы также взаимодействуют и объединяются в «групповые» факторы, которые называются комплексными градиентами (Уиттекер, 1980).

Так, повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение почвы, а на влажных почвах в степных районах, кроме того, их засоление за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы. Изменение увлажнения влияет на биохимические процессы, протекающие в почве, и активность различных групп микроорганизмов, которые осуществляют гумификацию или минерализацию органического вещества. Изменение температуры также может вызвать цепную реакцию процессов изменения режима увлажнения и физико-химических преобразований в почве. Примером комплексных градиентов являются оси «креста Сукачева», который он предложил при классификации лесов. Пересекающиеся комплексные градиенты хорошо отражают результаты взаимодействия факторов увлажнения и богатства почвы. Д. Тильман (Tilman, 1982, 1986, 1988) проанализировал влияние на состав фитоценоза сложного комплексного градиента, который объединяет даже такие, казалось

бы, независимые факторы, как почвенное питание и свет, и сформулировал представление о главном комплексном градиенте продуктивности (см. рис. 18). Р. Уиттекер (1980) писал, что экологических факторов, которые бы не объединялись в комплексные градиенты, не бывает.

Те комплексные градиенты, которые влияют на состав и структуру фитоценозов в большей степени, чем другие, называются ведущими, а при количественной оценке влияния факторов среды методами многомерной ординации – главными компонентами или осями вариации.

Ведущие комплексные градиенты всегда включают в своем составе лимитирующие факторы среды (в понимании Ю. Либиха), которые находятся в максимуме или минимуме и потому сильнее, чем прочие, влияют на распределение и развитие растений. В тундровой зоне основу ведущего комплексного градиента составляет количество тепла, так как влаги там достаточно, а обеспеченность элементами питания зависит от тепла. Чем теплее субстраты, тем активнее идет в них процесс образования гумуса и меньше накапливается неразложившихся остатков растений.

В зоне тайги основу ведущего комплексного градиента составляет обеспеченность почв питательными элементами. Почвы, формирующиеся на карбонатных породах, которые богаты кальцием и другими минеральными элементами, позволяют формироваться более продуктивным сообществам. Однако в условиях тайги возрастает роль второго ведущего комплексного градиента, связанного с увлажнением.

В лесостепной и степной зоне ведущий комплексный градиент формируют экологические факторы, связанные с увлажнением, так как почвы в этих зонах (черноземы) богаты питательными элементами. На этот комплексный градиент может накладываться влияние выпаса (как отмечалось, выпас – это также комплексный градиент), а в южной части степной зоны – комплексного градиента засоления почвы. В расщелинах скал ведущим комплексным градиентом становится освещенность.

Изучение свойств экотопов – задача наук факториальной экологии, которые не входят в НОР: климатологии, почвоведения, гидрологии, геоморфологии и др. Специалист любой науки МДК НОР, разумеется, должен ориентироваться в климатологии или в почвоведении, тем не менее, он оценивает экотоп по его влиянию на исследуемые объекты: особи растений, ПР, РС, флору, растительность.

Специальной задачей является оценка уровня связи РС с отдельными составляющими экотопа, т.е. фитоиндикация в понимании А.Д. Булохова (2004). Она решается в трех вариантах:

- ординация – упорядочение видов, РС или их типов (синтаксонов) вдоль комплексных градиентов среды;
- геоботаническая индикация – определение значений факторов среды (индикаторов) по растениям-индикаторам или РС-индикаторам;
- оценка среды с использованием экологических шкал. В этом случае величина фактора среды определяется по суммарной информации об экологии видов, входящих в состав РС.

Кратко рассмотрим эти подходы к оценке связи РС с условиями среды.

13.2.2. Ординация

При обсуждении концепции континуума как методологии современной НОР, мы говорили и о прогрессе ординационного анализа растительности как наиболее соответствующего ее природе (см. раздел 1.3) и рассмотрели некоторые подходы прямого градиентного анализа для выделения ЭГ видов (см. раздел 3.1.2).

В настоящее время при оценке влияния среды на растительность методы прямого градиентного анализа по популярности в значительной мере уступают непрямым методам многомерной ординации. Использование методов не прямой многомерной ординации облегчается широким внедрением персональных компьютеров и наличием множества доступных вычислительных программ (PCA, DCA, DCCA и мн. др.). Стремление заменить дорогостоящее прямое измерение факторов среды, формирующей комплексные градиенты, на анализ их отражения в признаках растительности вполне понятно. Выявление главных осей варьирования растительности, оценка их вклада и определение положения объектов ординации в полях координат является почти обязательным атрибутом каждой второй статьи или монографии по фитоценологии.

И, тем не менее, эти ординационные подходы, несмотря на видимую математическую убедительность, часто не дают однозначных ответов о вкладе разных факторов среды в организацию растительности. Интерпретировать выделяемые оси максимального варьирования удастся лишь в тех случаях, когда в характере растительности интуитивно улавливается влияние достаточно сильных комплексных градиентов, таких как высота над уровнем моря, увлажнение, засоление, выпас и др. В таких случаях несложно сформулировать рабочую гипотезу о влиянии экологических факторов на РС. Результат многомерной ординации позволяет лишь количественно оценить вклад этих факторов. В ситуации, когда выборка описаний достаточно однородна, и комплексные градиенты интуитивно не улавливаются, выделенные оси максимального варьирования оказываются результатом взаимодействия многих факторов, и интерпретировать их не удастся. Таким образом, по существу, эффективность методов не прямой многомерной ординации соответствует интуиции опытного фитоценолога. Критические замечания в адрес этих методов были достаточно многочисленны уже в период их распространения (Pignatti, 1994, 1996; и др.).

Приведем пример ординации методом DCA синтаксонов рангов ассоциации, союза и подсоюза лесов класса *Querc-Fagetea* в ЮУР (рис. 15; Мартыненко, 2009). На рисунке показано распределение синтаксонов в пространстве двух первых осей ординации, которые взяли на себя соответственно 0,35 и 0,22 доли вариации. Оси, выделенные при ординации, были интерпретированы путем анализа флористического состава крайних синтаксонов, отражающих характер экотопов.

Первая ось интерпретируется как комплексный градиент, объединяющий факторы увлажнения и общего богатства почв. Вдоль оси происходит последовательное замещение гигромезофитных сообществ на богатых аллювиальных почвах (союза *Alnion incanae*) сообществами термофитных дубрав (союз *Lathyro-Quercion*) на сухих слаборазвитых горно-лесных почвах. Среднее положение занимают типичные широ-

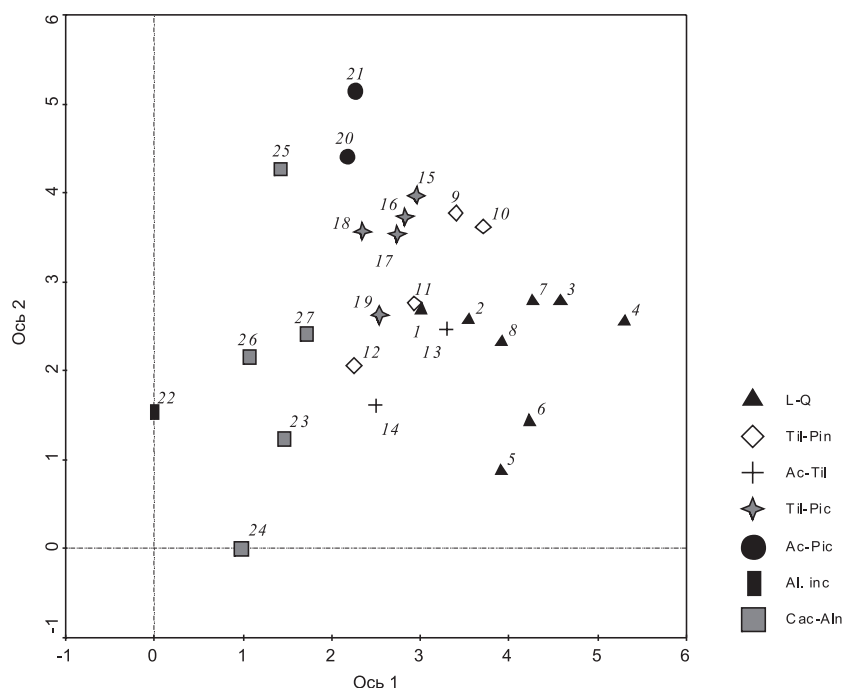


Рис. 15. DCA ординация синтаксонов, входящих в состав класса *Quercus-Fagetea* в ЮУР.

Союзы и подсоюзы: L-Q – *Lathyro-Quercion*, Til-Pin – *Tilio-Pinenion*, Ac-Til – *Aconito-Tilienion*, Til-Pic – *Tilio-Piceenion*, Ac-Pic – *Aconito-Piceenion*, Al. inc – *Alnenion incanae*, C ac-Aln – *Cacalio-Alnenion*. Ассоциации: 1 – *Aconogono-Quercetum*, 2 – *Calamagrostio-Quercetum*, 3 – *Bistorto-Quercetum*, 4 – *Filipendulo-Quercetum*, 5 – *Omphaloido-Quercetum*, 6 – *Carici-Quercetum*, 7 – *Lasero-Quercetum*, 8 – *Brachypodio-Quercetum*, 9 – *Tilio-Pinetum*, 10 – *Euonymo-Pinetum*, 11 – *Galio-Pinetum*, 12 – *Carici arnellii-Pinetum*, 13 – *Brachypodio-Tilietum*, 14 – *Stachyo-Tilietum*, 15 – *Violo-Piceetum*, 16 – *Carici rhizinae-Piceetum*, 17 – *Frangulo-Piceetum*, 18 – *Chrysosplenio-Piceetum*, 19 – *Brachypodio-Abietetum*, 20 – *Lathyro-Laricetum*, 21 – *Cerastio-Piceetum*, 22 – *Alnetum incanae*, 23 – *Aconito-Alnetum*, 24 – *Ficario-Alnetum*, 25 – *Calamagrostio-Alnetum*, 26 – *Ribeso-Alnetum*, 27 – *Crepidido-Alnetum*

колиственные (подсоюз *Aconito-Tilienion*), широколиственно-светлохвойные (подсоюз *Tilio-Pinenion*) и темнохвойно-широколиственные (союз *Aconito-Piceion*) леса.

Вторая ось интерпретируется как комплексный градиент теплообеспеченности, связанный с высотой над уровнем моря и экспозицией склонов. В самой верхней части оси в диапазоне значений 4,5–5,5 располагаются синтаксоны подсоюза *Aconito-Piceenion*, сообщества которых находятся в самых суровых климатических условиях (в верхних частях склонов хребтов) и граничат с сообществами субальпийских лугов класса *Mulgedio-Aconitetea*. В нижней части оси располагаются ассоциации союза *Alnenion incanae*, сообщества которых формируются в долинах рек, где климатические колебания сглажены. Ассоциации союза *Aconito-Tilion* занимают среднее положение.

Аналогичный ординационный анализ бореальной растительности Алтае-Саянской горной страны методом DCA (классы *Vaccinio-Piceetea*, *Brachypodio pinnati-*

Betuletea pendulae, *Rhytidio rugosi–Laricetea sibiricae*, порядок *Abietetalia sibiricae* класса *Querc-Fagetea*), выполненный Н.Б. Ермаковым (2011), позволил установить четыре оси максимального варьирования. Был выполнен корреляционный анализ связи положения синтаксонов на осях с факторами среды: высотой над уровнем моря, географической широтой и долготой, а также с семью климатическими показателями. Две первых оси (соответственно со значимостью 0,651 и 0,485) были интерпретированы как высота над уровнем моря и континентальность.

Следует отметить, что как у В.Б. Мартыненко, так и у Н.Б. Ермакова, результаты непрямой ординации немного добавляют к интуитивному знанию закономерностей изменения растительности лесов вдоль градиентов высоты над уровнем моря, континентальности и богатства почвы. Как будет показано далее (раздел 17.2.1), прямой градиентный анализ с использованием шкал Е. Ландольта дал более информативный результат.

К сожалению, возможности прямого градиентного анализа, который защищал Р. Уиттекер (1980), современными исследователями используются далеко не всегда ввиду сложности измерения факторов среды и опасения допустить субъективизм при выборе осей ординации. Однако возможности «субъектов», работающих в системе НОР, весьма велики, в большинстве случаев градиенты среды очевидны. В разделе 17.2.1 будут показаны результаты прямого градиентного анализа РС лесов ЮУР, которые позволили объяснить закономерности формирования их видового богатства.

Таким образом, ординация методами прямого градиентного анализа не теряет своего значения и при дальнейшем совершенствовании арсенала многомерных ординационных методов.

13.2.3. Геоботаническая индикация

Истоки подходов геоботанической индикации лежат в работах Ф. Клементса, который в 1920 г. опубликовал монографию «Plant indicators», в дельнейшем переизданную (Clements, 1973). Клементс не предлагал специальных методов геоботанической индикации и обсуждал проблему связи распределения растений с условиями среды в самом общем плане. Всплеск интереса к индикационной геоботанике отмечался в СССР в 1960-1980-е годы (Викторов и др., 1962; Корженевский, 1992; Виноградов, 1998).

Сегодня интерес к этим исследованиям в значительной мере спал, что связано с очевидной переоценкой уровня связи растительности и среды. Иллюзия тесной связи у «индикаторщиков» поддерживалась вследствие игнорирования статистического аппарата, который был в состоянии проверить достоверность индикации.

Использование методики подхода «распознавание образов» Г.С. Розенбергом (1984), показало, что количество градиентов среды, распознаваемых по растительности, ограничено, а достоверность оценок достаточно невысокая, так как на связь «растительность – среда» действует множество шумовых факторов фитоценотической природы. Если исключить экстремальные условия (пустыни, выходы скал, солончаки, антропогенные местообитания с высоким уровнем загрязнения токсичными для рас-

тений веществами), уровень этой связи довольно низкий, и соответственно низка разрешающая способность геоботанической индикации. Это объясняется формированием «биологически равноценных местообитаний» (т.е. экотопов со сходной растительностью в различных условиях за счет нивелирующего действия ведущих комплексных градиентов), достаточно широких пределов толерантности видов и типов РС на градиентах среды.

Свой вклад в «размазывание» связей растительности и среды вносит переменность режимов экологических факторов: колебание увлажнения и засоления почвы, обеспеченности нитратами и т.д. При этом, как подчеркнул К.А. Куркин (1976), возможны компенсаторные эффекты: при уменьшении увлажненности почвы, к примеру, повышается содержание нитратов, а в условиях высокой обеспеченности азотом растения более засухоустойчивы и продуктивны.

С использованием геоботанической индикации удавалось выделять три класса засоления почвы в условиях сульфатного засоления степной зоны Башкортостана и лишь две градации фактора скелетности почв в Монголии (Розенберг, 1984). По этой причине метод геоботанической индикации был вытеснен рассматриваемой далее оценкой условий среды с использованием экологических шкал.

13.2.4. Оценка условий среды с использованием экологических шкал

Как уже отмечалось, при оценке среды по экологическим шкалам используются данные об экологии видов, входящих в состав РС. Экологические шкалы могут быть амплитудными – для каждого вида указывается его распределение по градиентам среды «от» и «до», и оптимумными – для каждого вида указываются оптимальные условия его распространения. К первому типу относятся шкалы Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956) и Д.Н. Цыганова (1983), ко второму – шкалы Е. Ландольта (Landolt, 1979) и Г. Элленберга (Ellenberg, 1979).

Использование экологических шкал позволяет получить ранговые оценки экологических факторов, причем количество рангов достаточно ограничено. В шкалах Элленберга и Ландольта даже в условиях наиболее протяженных градиентов число ступеней не превышает 10. В шкалах Л.Г. Раменского количество градаций значительно больше (см. раздел 3.1.4). Однако оценка по этим дробным шкалам несет значительную ошибку, и потому практически они дают возможность по растительности установить то же количество градаций условий среды, что и при более обобщенных оценках по шкалам Элленберга и Ландольта.

Рассмотрим оценку среды по растительности с использованием шкал по методике Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956). На рис. 16 показаны экологические изоплеты для двадцати наиболее обильных видов лугового РС в лесной зоне Башкирского Предуралья (описание включает 56 видов, и сокращение списка проведено для того, чтобы сделать рисунок более понятным).

Нетрудно видеть, что входящие в состав фитоценоза виды различаются и по положению на градиентах У и БЗ, и по экологической амплитуде. Например, изоплет *Elytrigia repens* охватывает свыше 30 ступеней по увлажнению и 6 ступеней по бо-

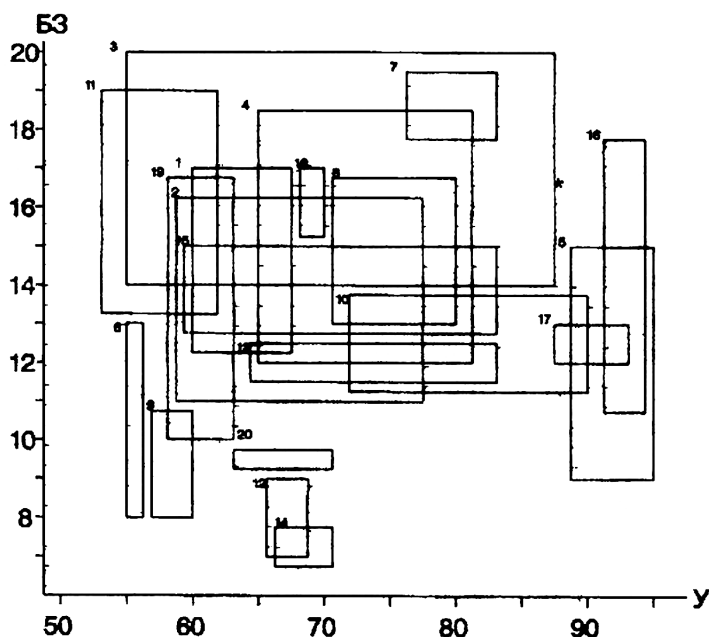


Рис. 16. Экологические ареалы двадцати видов из конкретного описания сообщества влажного луга переменного водного режима: 1 – *Alopecurus pratensis*, 2 – *Festuca pratensis*, 3 – *Elytrigia repens*, 4 – *Carex praecox*, 5 – *Carex caespitosa*, 6 – *Sanguisorba officinalis*, 7 – *Inula britannica*, 8 – *Lysimachia nummularia*, 9 – *Leucanthemum vulgare*, 10 – *Iris sibirica*, 11 – *Eryngium planum*, 12 – *Calamagrostis epigeios*, 13 – *Lathyrus pratensis*, 14 – *Rosa majalis*, 15 – *Plantago major*, 16 – *Phalaroides arundinacea*, 17 – *Lysimachia vulgaris*, 18 – *Rumex confertus*, 19 – *Ranunculus polyanthemos*, 20 – *Serratula coronata*

гатству почвы, а амплитуда *Phalaroides arundinacea* – всего пять ступеней по градиенту Y, по БЗ она составляет 6 ступеней, как и у *Elytrigia repens*.

У *Calamagrostis arundinacea* и *Rosa majalis* амплитуды укорочены по обоим факторам (по Y – 3 ступени, по БЗ – 2 ступени). Это РС имеет остро переменный водный режим, так как на градиенте Y между максимальной границей наиболее мезофильного *Leucanthemum vulgare* и минимальной границей *Phalaroides arundinacea* разница составляет почти 30 ступеней. Оптимальные условия увлажнения для жизни видов луговой и влажнoluговой ориентации складываются в разные периоды года. Такая оценка переменности режима увлажнения по различиям экологии видов оказывается более информативной, чем использование шкалы переменности увлажнения, предложенной Л.Г. Раменским. Это было показано при изучении экологических и флористических особенностей лугов поймы р. Волги (Наумова, 1986).

Установление среднего балла по факторам проводится так называемым методом ограничительных ступеней, который подробно описан в книге Л.Г. Раменского и др. (1956). Суть этого метода сводится к тому, что из всего списка видов отбираются виды-детерминанты (индикаторы), которые индицируют факторы среды краями сво-

их экологических амплитуд. Для «влажных» видов индикаторную роль играют верхние пределы распространения по градиенту увлажнения, для «сухих» видов, напротив, нижние пределы. Для определения среднего балла по РС Раменский считал достаточным по этим критериям отобрать из полного списка по 10 видов для каждого фактора (по пять из числа индицирующих границей «от» и по пять – «до»). На рис. 16 звездочкой (*) показан средний балл по У и БЗ для рассматриваемого РС.

Нетрудно видеть, что на определение балла по увлажнению (У=88) наибольшее влияние оказали виды-гигрофиты правой части рисунка (*Phalaroides arundinacea*, *Carex caespitosa*, *Lysimachia vulgaris*). Богатство почвы оценивается шестнадцатой ступенью (БЗ=16). Таким образом, этот луг характеризуется как РС богатых почв и сыролугового увлажнения остропеременного водного режима.

Шкалы Раменского для экологической оценки травяной растительности Восточной Европы, видимо, являются лучшими, однако они имеют недостатки, о которых должен знать всякий, кто хочет использовать их в практической деятельности.

Во-первых, шкалы грешат уже отмеченной нами ложной точностью, так как количество градаций слишком велико, и ошибка определения положения РС на оси увлажнения составляет 3-5 баллов, а на оси богатства почвы – 2-3 балла.

Во-вторых, градации покрытия, которые использованы Раменским, чрезмерно дробные и не могут быть установлены при полевом обследовании. Кроме того, в результате сезонных изменений, а также флюктуаций, покрытие вида существенно меняется. Поэтому достаточно использовать не более трех градаций обилия: m, n и p.

Усовершенствование шкал Л.Г. Раменского, которое выполнил Д.Н. Цыганов (1983), не сделало их более точными.

Оценка условий среды по шкалам Ландольта позволяет выявить отношение РС к обеспеченности почвы азотом, кислотности, температурному режиму, континентальности, гумусированности почвы, структурности почвы и освещенности.

Опыт использования шкал Е. Ландольта уфимскими геоботаниками показал, что они хорошо «работают» при анализе горной растительности ЮУР, которая по своему характеру близка к аналогичной растительности Центральной Европы (Shirokikh, Martynenko, 2009). На рис. 17 показано положение РС трех классов растительности лесов Южного Урала – неморальных (*Quercus-Fagetea*, Q-F), бореальных (*Vaccinio-Piceetea*, V-P) и гемибореальных (*Brachypodio-Betuletea*, B-B) в прострастве экологических факторов теплообеспеченности (этот фактор суммирует влияние высоты над уровнем моря и экспозиции) и увлажнения. Использование шкал Е. Ландольта позволило проиллюстрировать четкие различия экологии трех классов лесов.

Класс *Quercus-Fagetea* (неморальные леса) имеет наибольший диапазон распространения по фактору теплообеспеченности, так как его РС спускаются по градиенту высоты над уровнем моря ниже, чем РС двух других классов. При максимальном значении теплообеспеченности неморальные леса представлены остепненными вариантами РС, в состав которых входят степные виды и виды ксеротермных опушек (союз *Lathyro-Quercion*).

Класс *Vaccinio-Piceetea* (бореальные леса) имеет наименьшую амплитуду распространения по фактору теплообеспеченности, так как его РС встречаются в узком

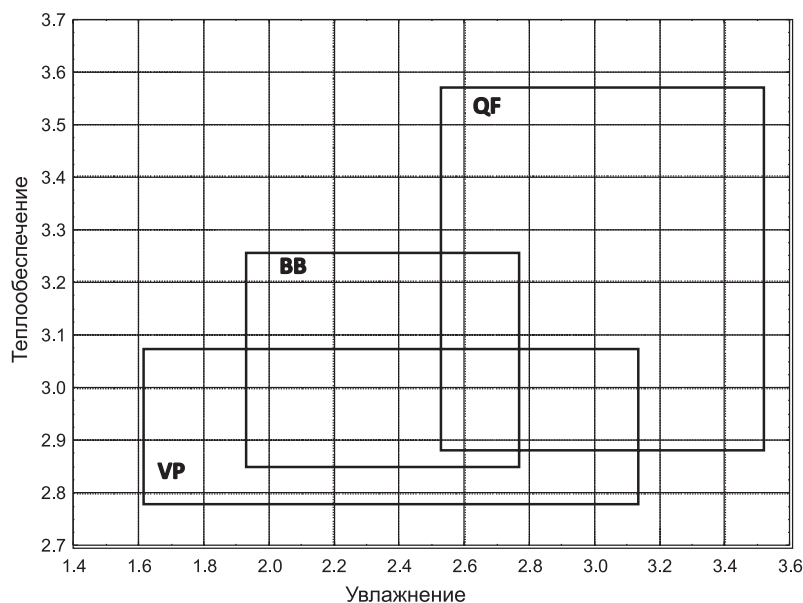


Рис. 17. Положение РС трех классов лесов Южного Урала в координатах градиентов теплообеспеченности и увлажнения, оцененных по шкалам Е. Ландольта (по Мартыненко, 2009). QF – *Quercus-Fagetea*, VP – *Vaccinio-Piceetea*, BB – *Brachypodio-Betuletea*

диапазоне высот в поясе горной тайги. В то же время этот класс имеет максимальную амплитуду распространения по фактору увлажнения (от сухих лишайниковых боров до влажных приручейных ельников).

Класс *Brachypodio-Betuletea* (гемибореальные леса) замещает неморальные леса в условиях более континентального климата восточного макросклона Южного Урала. Распространение его РС характеризуется наименьшими диапазонами по обоим ведущим комплексным градиентам.

В разделе 17.2.1 будут приведены результаты успешного применения шкал Е. Ландольта для изучения закономерностей формирования ВБРС.

Оценка условий среды по экологическим шкалам в настоящее время проводится с использованием компьютерных программ и баз данных, которые включают экологические оценки видов. В этом случае амплитудные шкалы преобразовываются в оптимумные (т.е. учитывается середина диапазона распределения вида), что снижает их эффективность.

13.3. Отношения растений в растительном сообществе

Этот фактор (точнее, группа факторов) в организации РС большинства моделей занимает второе место после экотопа, а в С-S-модели может даже приближаться по

своей роли к абиотическим условиям среды. Малую роль эта группа факторов играет в абиотической S-модели. Поскольку автономность РС условна, и оно является лишь частью экосистемы, то на взаимоотношения растений может накладываться влияние гетеротрофных компонентов-«посредников» (intermediary) – животных, грибов или растений-гетеротрофов из числа паразитов и полупаразитов (Bazzaz, 1990; Connell, 1990; Keddy, 1990). Влияние гетеротрофов на РС будет рассмотрено в разделе 13.4.

В РС R-модели на характер отношений растений с условиями среды и друг с другом сильно влияет режим нарушений. В этом случае «посредником» может стать человек.

Если исключить паразитизм и полупаразитизм, то все отношения между растениями представляют горизонтальные отношения организмов одного трофического уровня. Эти отношения многообразны, хотя разные их формы играют неодинаковую роль в РС, причем в большинстве случаев ведущим типом отношений является конкуренция, хотя в последние годы во многих работах подчеркивается роль отношений нейтральности и благоприятствования. Нашумевшие работы Р. Теркингтона (Turkington, Mehrhoff, 1990; Turkington et al., 1994) о тонкой биотической дифференциации в популяциях, которая вызывает синергические эффекты, нуждаются в проверке, так как после выявления этого варианта взаимных адаптаций между несколькими видами злаков и клевером ползучим не было опубликовано данных по другим видам.

Идеи сопряженной эволюции с глубокой коадаптацией видов внутри РС и формированием на этой основе синергических эффектов не получили фактического подтверждения. Как отмечалось, они составляют ядро органицистского видения природы растительности, и некоторые авторы (включая и В.Н. Сукачева) доходили до признания возможности «отбора второго порядка», что было объектом критики В.В. Алехина (1935; цит. по: Алехин, 1986). Критический анализ этого взгляда на эволюцию биоценологических систем выполнил Ю.И. Чернов (1983).

13.3.1. Конкуренция

Конкуренция – это соревнование особей за потребление ресурсов, количество которых лимитировано. Литература по этой проблеме многочисленна (Grime, 1979; Tilman, 1982, 1986, 1988; Куркин, 1984, 1986; Работнов, 1992, 1998; Tilman, Pacala, 1993; Онипченко, 2011; и мн. др.). Конкуренция рассматривается как один из главных факторов сосуществования видов в РС, причем в ее понимании наметились два подхода.

Дж.Ф. Грайм рассматривает конкурентную мощность вида (виолентность) как способность захватывать ресурсы и ограничивать их потребление конкурентами в любой период жизни сообщества, а Д. Тильман и Ю.Э. Романовский (1989) – как соревнование за потребление ресурсов в периоды их дефицита (например, конкуренция за воду в период засухи). Впрочем, обострение конкуренции при дефиците ресурсов происходит не всегда. Так, в субальпийских лугах Кавказа в опытах с удалением доминантов было показано, что во влажные годы это приводило к снижению уровня конкуренции, но в экстремальные годы доминанты оказывали положительное влияние на малообильные виды, т.е. выступали в роли «нянь» (Kikvidze et al., 2006).

Эти взгляды должны рассматриваться как взаимодополняющие. Конкуренция, по Тилману, проявляется при варьирующих условиях среды в экстремальные периоды жизни РС, а по Грайму, – в более стабильных экотопах (например, тропических лесов, лугов с доминированием *Phalaroides arundinacea* в прирусловой пойме рек зоны тайги и т.д.).

По этой же причине возможны самые разные соотношения между обеспеченностью ресурсами и остротой конкуренции. Как правило, при богатых ресурсах виды активно дифференцируются по виолентности, и напряженность «дележа» возрастает (Vilá, Terradas, 1995). При обеднении местообитания ресурсами конкуренция, напротив, ослабевает вплоть до перехода к экотопической регуляции продуктивности популяций в соответствии с S-моделью РС (Gigon, 1987; Alpine..., 2004; Онинченко, 2011).

Конкуренция может быть симметричной (конкуренты взаимоограничивают потребление ресурсов примерно одинаково) или асимметричной. Во втором случае один из видов оказывает на другой большее влияние. Асимметричная конкуренция усиливается во времени и ведет к конкурентному исключению особей (ее результат – регулирование плотности ПР зависимостью от смертности) или всей ПР (проявление принципа Ф. Гаузе). Несмотря на очевидность конкуренции между особями в ПР, ее уровень, как правило, ниже, чем при межвидовых отношениях. Исключением могут быть лишь особые комбинации видов (злаки и бобовые, рассматриваемые далее растения-«няни» и их «подопечные»). Многочисленные эксперименты с травосмесями и чистыми посевами видов многолетних трав показывают, что в чистом посеве в большинстве случаев растения развиты лучше, чем в смешанных. Этот феномен был в прошлом гипертрофирован Т.Д. Лысенко и доведен до дикого абсурда: утверждалось, что между особями внутри вида складываются отношения взаимопомощи, а антагонизм присущ только межвидовым отношениям.

У клональных растений асимметричная конкуренция может возникать между ризомами (Vilá et al., 1994; Makita, 1996), причем она тем более выражена, чем слабее конкуренция между генетами.

В многовидовых сообществах пар «дуэлянтов» не образуется, и конкуренция является диффузной (Василевич, 1983): много видов одновременно конкурируют за один или несколько факторов среды (ситуация напоминает переполненный автобус, в котором пассажиры толкают друг друга). Конкурентное влияние каждого растения на соседей распространяется на определенную площадь, которую А.А. Уранов (1965) называл фитогенным полем. Однако в формировании фитогенного поля участвует не только конкуренция, но и рассматриваемая далее биотическая трансформация экотопа по типу средообразования без конкуренции.

Д. Тилман сформулировал представление о главном комплексном градиенте конкуренции, объединяющем обеспечение растений светом и факторами почвенного питания. На полюсе градиента в условиях богатых почв растения конкурируют в основном за свет, а на другом полюсе при высокой обеспеченности светом – за почвенные факторы. В центральной части градиента растения конкурируют и за свет, и за почвенные факторы. С этой концепцией можно согласиться, если добавить к градиенту обеднения почвенных условий дополнительную, «нулевую» ступень, где вообще нет конкуренции (т.е. проявляется S-модель организации РС).



Рис. 18. Основной комплексный градиент конкуренции (по Д. Тилману с дополнениями). Пояснения в тексте

На рис. 18 показан этот комплексный градиент конкуренции. На почвах, богатых ресурсами влаги и элементов минерального питания, формируются сомкнутые РС с высокой плотностью ПР, и растения конкурируют главным образом за свет, причем чем богаче почвы, тем острее конкуренция. На бедных почвах (сухих или засоленных, на которых поступление воды и питательных элементов в растения затруднено) РС разомкнуты, и растения конкурируют не за свет, а за почвенные ресурсы.

Содержательный анализ роли конкурентных способностей видов при формировании РС (с учетом их генотипических и фенотипических свойств) дал Л. Аарсен (Aarssen, 1992). Конкурентную способность Аарсен рассматривает как результат взаимодействия двух факторов – генетического, т.е. определяющего потенции развития в конкретных условиях и соответственно скорость перехвата ресурсов в соревновании с другими организмами, и экотопического. Понятно, что в разных условиях один и тот же вид или экотип, и даже одна особь, будут по-разному отстаивать свои права на выживание. Изменение генотипа автор рассматривает на внутривидовом и межвидовом уровнях, а условий среды – на уровнях микросайта (т.е. варьирования среды внутри сообщества) и местообитания (различия среды между РС).

Эти составляющие, от которых зависят конкурентные отношения, легли в основу пяти гипотез сосуществования видов.

Гипотеза полного равенства. Все виды обладают сходным генетическим потенциалом (сходной фундаментальной нишей), среда однородна. Состав РС зависит от последовательности заселения, случайных причин, влияния травоядных, патогенов

и т.д. Это можно наблюдать в прибрежно-водных сообществах, где часто в одних и тех же условиях развиваются разные монодоминантные травостои. Пример проявления этой гипотезы привели Ф. Крагулец и Я. Лепш (Krahulec, Lepš, 1994), изучавшие развитие растительности в новом водохранилище.

Гипотеза лотереи. При сходных генетических возможностях организмы заселяют мозаичное местообитание, и соответственно некоторым удается попасть в лучшие, а некоторым – в худшие условия. На успех приживания вида может влиять количество «билетов» (семян), которые участвуют в лотерее, т.е. явление, которое называется масс-эффектом, или вицинизмом (Chesson, Warner, 1981; Onipchenko, Pokarzhevskaya, 1994; Zonneveld, 1995; van der Maarel, 1995).

Гипотеза гетерогенной среды. Виды различаются генетически, среда варьирует в масштабе, формирующем разные РС.

Гипотеза круговых сетей. В условиях однородной среды конкурируют виды с разными генетическими потенциями (понятие круговых сетей соответствует более удачному термину А.А.Уранова «фитогенное поле»). Этот вариант конкуренции отражается «центробежной моделью» П. Кедди (Keddy, 1990, 1992): виды с высокой конкурентной способностью вытесняют более слабых конкурентов.

Гипотеза комбинирующихся конкурентных способностей. Это наиболее сложная для доказательства (и наименее правдоподобная) гипотеза: в условиях неоднородной или однородной среды за счет тонких механизмов (не исключается и аллелопатия) происходит коадаптация экотипов разных видов. Гипотеза опирается на уже упоминавшиеся исследования Р. Теркингтона, который доказал наличие у клевера ползучего экотипов, возникающих в результате тонкой биотической дифференциации – приспособления к совместному обитанию с разными видами злаков. Эти экотипы, размноженные вегетативным путем, «узнавали» соседей, к которым они приспособлены, и при высеве в вегетационные сосуды в таких совместных обитаниях давали наиболее высокую биологическую продукцию.

В целом очевидно, что в ходе сукцессии конкуренция между видами вначале нарастает, а затем через асимметричные формы соревнования за ресурсы, которые ведут к конкурентному исключению более слабых особей и целых ПР, интенсивность соревнования за ресурсы ослабевает. «Победители» делят ресурсы путем дифференциации экологических ниш. Впрочем, асимметричные конкурентные отношения продолжают формироваться между взрослыми особями доминантов и претендентами на право выживания из числа их проростков, а также и между доминантами и видами нижних ярусов (C-S модель). Как уже отмечалось, в многовидовых РС кроме снижения конкуренции за счет дифференциации ниш возможно сосуществование видов в соответствии с моделью нейтральности (см. раздел 13.3.4).

Количественная оценка вклада конкуренции в сосуществование видов и формирование ВБРС в естественных условиях затруднительна. Она возможна при экспериментах с изоляцией растений в надземной или подземной сфере взаимовлияний, удалением доминантов, реципрокными пересадками видов и т.д. (Работнов, 1998; Alpine..., 2004; Kikvidze et al., 2006; Munson, Lauenroth, 2009; McLaren, Turkington, 2011; Онипченко, 2011; и мн. др.). В некоторых случаях оценить конкуренцию в РС можно путем

ценодиагностики – определения популяционного статуса видов в РС. Если ПР сходны по виталитету, то, стало быть, в РС нет подавляющих и подавляемых видов, и отношения находятся в равновесии в результате регулирования плотности ПР зависимостью от смертности. Примеры такой оценки достаточно многочисленны. Весьма убедительные данные об «уходе от конкуренции» лесообразующих видов в РС широколиственных лесов в Японии привел Т. Хара (Hara, 1995).

В случаях, когда в состав РС входит небольшое число видов, имеющих низкое покрытие, выявление конкурентных отношений возможно через оценку корреляции размеров особей и расстояния между ними. Этот подход был использован при изучении конкуренции доминантов североамериканских полупустынь – *Opuntia*, *Larrea* и *Helliaria* (Briones et al., 1996).

Изучение конкуренции видов наиболее просто реализуется при экспериментах в «микрокосмах»: вегетационных сосудах, водных культурах, чашках Петри, делянках. В «микрокосмах» в разном соотношении или в чистой культуре высеваются (высаживаются) разные виды. Эти эксперименты позволяют ранжировать виды по их виолентности (агрессивности), однако ценность полученных данных относительна. С одной стороны, оценка поведения вида в «микрокосме» может не подтвердиться при наблюдениях за его поведением в естественных условиях, где более сложным является и набор факторов среды, и комплекс биотических влияний посредников (Timoney et al., 1993). С другой стороны, любой построенный «ряд агрессивности» будет отражать конкурентную мощность видов лишь в конкретных условиях среды (Keddy, Shiplay, 1989), а при изменении условий произойдет неизбежная инверсия последовательности.

В начале XX в. одним из первых о роли условий среды в определении конкурентной мощности (виолентности) вида писал крупный русский лесовод Г.Ф. Морозов (2004). Он подчеркивал, что сложная «социологическая» жизнь леса протекает на фоне влияния географического фактора (климата и почвы), по этой причине абсолютных конкурентно мощных видов быть не может. «Что растет быстрее: дуб или бук? Ответ на этот вопрос может быть дан только в приложении к определенным почвенным или климатическим условиям; там, где они сочетаются наилучшим образом для дуба, последний будет иметь превосходство перед буком; так же, где, наоборот, условия будут наиболее подходящими для бука, последний получит перевес над дубом» (с. 41-42).

Конкурентная способность деревьев и трав в саваннах также зависит от особенностей субстрата: на песчаных субстратах она была сходной, но на каменистых – у деревьев были преимущества, причем интенсивность конкуренции снижалась при выпасе диких крупных фитофагов (Kambatuku et al., 2011). В сотнях статей показано изменение конкурентной способности видов в различных РС при внесении минеральных удобрений (Работнов, 1998; Онипченко, 2011).

13.3.2. Механизмы смягчения конкуренции

Д. Тилман (Tilman, 1982, 1986, 1994; Tilman, Pacala, 1993) считает, что у каждого вида растений – «свой тип питания», и потому конкуренция может быть ослаблена за счет различий поглощения ресурсов в сезонных ритмах, в различиях расположения в

пространстве (над землей и под землей) органов растений и т.д. Поэтому растения могут «конкурировать в разных точках пространства и времени», т.е. дифференцировать экологические ниши (хотя понятие экологической ниши Тильман в этих работах не использует).

В НОР принцип дифференциации экологических ниш сменил идею коадаптации видов, которая была характерна для органицистского понимания природы РС. Сторонники идеи коадаптации допускали даже «естественный отбор второго порядка», при котором отбираются наиболее удачные варианты РС. Эти идеи были популярны в российской фитоценологии, в частности, о «взаимоприлаживании» видов в РС писали Е.М. Лавренко (1959), В.Д. Александрова (1969), А.А. Ниценко (1971).

При формировании пространства ниш растений и соответственно для процесса их дифференциации большую роль играет рассматриваемая далее биотическая трансформация местообитаний, так как у пациентных видов реализованные ниши формируются под влиянием виолентов (эдификаторов). Ниши для растений-паразитов и полупаразитов соответственно формируют растения-хозяева. В тропических лесах значительное число видов составляют эпифиты, ниши для которых также предоставляют деревья, хотя в этом случае такая ниша включает только «дом» и не включает обязательств обеспечения жильца «обедами».

РС разных моделей характеризуются разной степенью дифференциации ниш. Наиболее развит этот процесс в РС С-S-модели и наименее – в РС абиотической S-модели и R-модели, хотя, как будет показано ниже, имеются возможности усиления дифференциации ниш и в этих РС в целях повышения их продуктивности и стабильности. Причиной слабой дифференциации ниш в РС этих моделей является низкий уровень диверсификации видов и однотипность их стратегий выживания (Shmida, Ellner, 1984). Это положение многократно подтверждалось экспериментально. Следует особо выделить серию блестящих работ американских исследователей школы Дж. Харпера из университета Иллинойс (Parrish, Bazzaz, 1976, 1979, 1982), которые в ходе исследования зарастания залежей убедительнее, чем кто-либо другой, показали специфику рудералов. Эти исследователи выявили ту же закономерность при анализе степени дифференциации экологических ниш по осям опыления (время цветения в сезонном цикле, виды опылителей, время посещения в днях и двумерный параметр: виды опылители / время опыления в днях).

Из последних исследований процесса дифференциации ниш в РС, объединяющих виды разных стратегий, отметим работы В.Г. Онопченко по изучению взаимоотношений растений злаково-лишайниковых альпийских сообществ Северного Кавказа (Alpine..., 2004; Онопченко, 2011).

В результате остроумно задуманного экспериментом с изоляцией корневых систем было показано, что в альпийской пустоши злаки составляют основу РС, а не способные к конкуренции с ними лишайники занимают отличную от злаков нишу и питаются за счет атмосферных осадков и содержащихся в них элементов минерального питания. Они занимают промежутки между злаками, которые в какой-то мере благоприятствуют их существованию, так как защищают их от ветра, т.е. играют роль «нянь». Почвенные ресурсы под лишайниками используются корнями злаков.

В ходе сукцессии конкуренция не усиливается, а напротив, ослабевает: в подземной части РС с использованием специального параметра перекрытия ниш также была установлена примитивность дифференциации ниш видов пионерного РС и развитость – у РС продвинутых стадий сукцессии. Аналогичные данные о низком уровне конкуренции за счет дифференциации ниш привел Т. Хара (Hara et al., 1995) для японских широколиственных лесов.

Как будет отмечено далее, кроме дифференциации экологических ниш фактором снижения конкуренции могут быть отношения нейтральности: виды, имеющие сходные эколого-биологические особенности, могут сосуществовать в одной нише. Отношения нейтральности особенно характерны для богатовидовых РС степей и лугов, а также тропических лесов.

13.3.3. Дифференциация ниш в искусственных сообществах

Если роль дифференциации экологических ниш в организации естественных РС в последние годы дискутируется, то этот механизм сосуществования видов все чаще используется при создании искусственных РС (Прохоров и др., 2005).

Принцип дифференциации ниш используется в растениеводстве и лесоводстве при создании поликультур (посевов и посадок из нескольких видов растений). Белорусские исследователи (Регулирование роста..., 1982) показали, что в смешанных посадках древесных культур характер распределения корней отличается от того, который был отмечен в чистом посеве. Наблюдалось как бы отталкивание корневых систем, и у одной культуры она смещалась ближе к поверхности почвы, у другой – в глубь почвенного профиля.

В состав травосмеси поликультуры многолетних трав обычно включают 2-5 видов растений с разными нишами, но иногда травосмесь составляют из 10-15 видов. Распространены и однолетние поликультуры, например, обычные посевы кукурузы с подсолнечником, горохом, фасолью, соей, люпином. В Германии широко используются сидеральные поликультуры (т.е. смеси, урожай которых запахивается в почву как зеленое удобрение) из 5-10 видов трав, которые быстро развиваются и образуют большую биомассу за два месяца вегетации.

Исследователи пастбищ Средней Азии – Н.Т. Нечаева и ее последователи (Нечаева, Мухаммедов, 1991) – использовали принцип дифференциации ниш при создании в пустыне искусственных РС из видов местной флоры. Естественные пустынные РС состоят из 5-7 видов обычно одной ЖФ – деревьев, кустарников или трав. В искусственных РС вместе выращивались виды разных ЖФ, дифференцированные по экологическим нишам. В таких РС без удобрения и полива удавалось получать урожай зеленой массы в 4-5 раз больше, чем в природных РС.

Дифференциация ниш в РС многолетних кормовых культур усложненного состава обеспечивает более полное использование растениями пространства и солнечного света или почвенных ресурсов. Это достигается за счет разной глубины корневых систем (например, корни люцерны проникают на глубину 5-7 м, а у злаков они расположены в слое до 30 см от поверхности) и разной требовательности к обеспечению

элементами минерального питания (злакам, в первую очередь, нужен азот, а бобовым – фосфор и калий), за счет создания «экологической очереди» фенологического развития растений. В пастбищные травосмеси включают виды, которые имеют разную скорость развития в течение вегетационного сезона и тем самым обеспечивают постоянную «зеленую волну» биологической продукции.

В севооборотах подсевные сидеральные культуры медленно развиваются под пологом основного возделываемого растения, но после его уборки быстро «наверстывают упущенное» и накапливают растительную массу. Наконец, уже упомянутые сидеральные смеси, используемые в ФРГ, успевают накопить достаточную для запашки массу «зеленого удобрения» до или после основной возделываемой культуры. Таким образом, подобные промежуточные посевы за счет дифференциации экологических ниш по оси времени (сезонного развития) удлиняют период активного фотосинтеза и соответственно увеличивают биологическую продуктивность агрофитоценоза (Зыбалов, Миркин, 2002).

13.3.4. Нейтральность

В самом общем плане механизмы поддержания устойчивости РС рассмотрел П. Чессон (Chesson, 2000). Он подчеркнул, что существуют два основных механизма: выравнивания (equalizing) и стабилизации (stabilizing). В первом случае виды имеют равные конкурентные способности, и их негативное влияние друг на друга невелико, во втором случае, напротив, уровень конкуренции высокий, но виды сосуществуют потому, что расходятся по разным экологическим нишам. Кроме того, возможно формирование моделей неустойчивости (models of unstable coexistence), при которых некоторые виды увеличивают свое участие, а другие – понижают его, т. е. происходит экологическая сукцессия.

Роль механизмов выравнивания недавно обсуждалась в серии статей о модели нейтральности (Hubbel, 2001, 2005; Гиляров, 2010; и др.). В соответствии с этой моделью высокое ВБРС тропических лесов объясняется тем, что входящие в их состав виды эволюционировали в направлении унификации экологических особенностей и конкурентной способности. Поэтому в отношениях между ними нет победителей и побежденных (принцип Ф. Гаузе не действует). К слову, ранее о модели нейтральности (без использования этого понятия) писал В.И. Василевич (1979, 1983), который считал, что главным фактором сосуществования видов в богатовидовых РС является нерасхождение их по экологическим нишам. Модель нейтральности проявляется, видимо, не только в тропических лесах, но и в РС остепненных лугов, альварных лугов, луговых степях и других богатовидовых РС.

Б. Вилсон (Wilson, 2011), который дал обзор 12 «теорий сосуществования» видов в РС, считает, что модель нейтральности неправомерна. Однако это утверждение не обосновано. Авторы полагают, что даже в одном РС сосуществование видов может обеспечиваться за счет двух механизмов: доминанты могут быть дифференцированы по экологическим нишам, а малообильные виды – за счет выравнивания экологических потребностей (т.е. несколько видов могут занимать одну экологическую нишу).

Концепции дифференциации ниш и нейтральности примиряются представлениями Д. Тильмана о «стохастической нише». О возможности проявления в одном РС разных механизмов сосуществования по типу дифференциации ниш и нейтральности пишут также К.Дж. Лорти и др. (Lortie et al., 2004).

13.3.5. Благоприятствование

В последние годы объектом пристального внимания исследователей стали положительные взаимовлияния разных видов растений или хотя бы односторонние положительные влияния, дающие синергетический эффект. Эти позитивные отношения (facilitation) компенсируют конкурентные отношения в РС и способствуют повышению их устойчивости. В целом такой взгляд на природу взаимоотношений видов в РС соответствует представлениям Г.А. Заварзина (1995, 2007), который считал, что не конкуренция и борьба за существование, а кооперирование видов является главным направлением эволюции. Виды, которые создают благоприятные условия для жизни других компонентов РС, в зарубежной литературе принято называть «инженерами». О.В. Смирнова (Методические..., 2010) считает более приемлемым использование термина «средопреобразующие виды».

В ряде работ роль положительных взаимовлияний растений рассматривается в общем плане (Callaway et al., 2002; Valiente-Banuet, Verdu, 2007). В частности, А. Валиенте-Бенуа и М. Верду считают, что филогенетическое разнообразие РС (присутствие в них представителей разных таксономических групп) может поддерживаться положительными отношениями между видами. Есть данные о тонких механизмах взаимного благоприятствования растений, в том числе и о «разговаривающих растениях» (Баркман, 1989): поедание растений фитофагами ведет к выделению сигнальных веществ (фенолов), которые способствуют выработке репеллентов у других особей, что снижает их поедаемость.

Роль положительных взаимовлияний возрастает в экстремальных условиях. Так, при повышении высоты над уровнем моря на смену конкуренции приходят отношения благоприятствования (Fajardo et al., 2008; Lingua et al., 2008). Положительные взаимовлияния могут усиливаться при нарушениях (Villarreal-Barajas, Martorell, 2009). В условиях пустынь как вариант благоприятствования рассматривается «гидравлический лифт» (Онипченко, 2011), под действием которого глубокоукореняющиеся растения поднимают воду в приповерхностные слои, причем растения-доноры с фотосинтезом C_4 выделяют воду в почву в ночные часы, а суккуленты с фотосинтезом САМ – в дневные. В настоящее время известна способность осуществлять «гидравлический лифт» у 27 видов растений (Caldwell et al., 1998).

В.Г. Онипченко пишет также о роли «микоризных сетей», которые формируются в РС за счет видонеспецифичных арбускулярно-везикулярных микориз травянистых растений. В этом случае по гифам возможен переток элементов питания от более сильных растений к более слабым. Однако количественная оценка величины этих «субсидий» отсутствует. Кроме того, как полагает Онипченко, они могут «застрывать» в микоризах тех растений, в направлении которых идет переток.

Имеется обширная литература об эффекте средопреобразования на первых стадиях первичных сукцессий, протекающих в соответствии с моделью благоприятствования (Connell, Slatyer, 1977; см. раздел 18.4).

Широко обсуждается вопрос о роли так называемых «растений-нянь», которые «в одностороннем порядке оказывают услуги» подопечным растениям. В луговых травостоях при отсутствии нарушений (т.е. без специальных регенерационных ниш) взрослые растения благоприятствуют развитию всходов, что является доказанным фактом (van der Maarel, Sykes, 1993; van der Maarel et al., 1995).

Описаны «няни», создающие новые экологические ниши, например, кочки на болотах, на которых могут поселяться виды мезофильной ориентации (Yu et al., 2006; Fajardo et al., 2008). «Няни» могут затенять всходы деревьев-доминантов в лесах (Kunstler et al., 2006; Smit et al., 2008). В роли «нянь» для *Picea* выступают виды из родов *Betula*, *Alnus*, *Salix* (Восточноевропейские..., 2004).

В североамериканских пустынях «няни» из семейств Asteraceae и Lamiaceae создают условия для жизни ювенильных особей кактусов. Эти суккуленты, обладая фотосинтезом типа САМ, «не потеют» и на открытом солнце гибнут вследствие перегрева, причем особенно страдают колонновидные кактусы (Valiente-Banuet et al., 1991 a,b; Valiente-Banuet, Verdu, 2007; López, Valdivia, 2007). В то же время у верхней границы распространения кактусов на градиенте «равнина – горы», где климат не столь жаркий, кактусы уже не нуждаются в услугах «нянь», т.е. не формируется устойчивых межвидовых коадаптаций.

В Средиземноморье кустарник-«няня» *Thymus satureioides* способствует возобновлению *Cupressus atlantica* (Ouahmane et al., 2006). На Канарских островах аборигенное растение *Mimosa mimosa* выступает в роли «няни» для натурализовавшегося растения *Acacia farnesiana*, интродуцированного из тропических районов Америки (Arévalo et al., 2010). В условиях субаридного климата тропиков Мексики «няни» из семейства бобовых *Cercidium praecox* и *Prosopis laevigata* создают островки плодородия, в которых локально повышается ВБРС (Perroni-Ventura, 2006). Опылению орхидного *Oncidium cosymbephorum* способствует «няня» *Malpighia glabra*. Цветки «няни» похожи на цветки подопечного растения, но отличаются большей привлекательностью в силу образования маслянистых выделений (Carmona-Díaz, García-Franco, 2009). У двудомных растений может различаться степень заботливости «нянь» разного пола. Так, у можжевельника (*Juniperus thurifera*) «мамки» (moms) оказывались лучшими «нянями», чем «папки» (dads), так как вокруг них складывались более благоприятные условия для развития трав. Кроме того, к этим «мамкам» в большем количестве доставляли семена птицы (Montesinos et al., 2007).

Эффект положительного влияния «няни» на подопечное растение проявляется на ранних этапах его жизни, по мере взросления подопечного его отношения с «няней» обычно сменяются конкуренцией.

Благоприятные отношения между видами могут складываться и при участии растений-посредников. Так, при эксперименте с обрезкой корней деревьев было установлено, что ель влияет на мхи (*Pleurozium schreberi* и др.) через посредника – *Oxalis acetosella* (Карпов, 1969). Когда обрубались корни ели, и кислица получала возмож-

ность без конкуренции захватить большее количество почвенных ресурсов, она подавляла мхи, которые практически выпадали из РС. В то же время в еловом лесу без обрезки корней (на контроле) разрастание кислицы сдерживалось конкуренцией с елью, корни которой расположены в том же приповерхностном слое почвы, что и у кислицы. Таким образом, ель является фактором благоприятствования развитию мхов через подавление их конкурента – кислицы, а также через режим средообразования (он рассматривается далее), так как опад ели вызывает выщелачивание почв, что благоприятствует развитию ацидофильных боровых мхов.

Аналогично дуб влияет через сныть на эфемероиды (виды родов *Anemone*, *Corydalis*, *Scilla*; Горышина, 1969, 1975). В период вегетации эфемероидов листья на деревьях еще не распустились, но летом они через режим освещенности влияют на распределение сныти. Сныть начинает вегетировать рано, и потому на осветленных участках леса, где меньше затеняющее влияние дуба, она подавляет эфемероиды. Таким образом, дуб, также через посредника, подавляя сныть, способствует развитию эфемероидов.

Заканчивая обсуждение роли режима благоприятствования для организации РС, отметим, что в целом его вклад, видимо, невелик на фоне отношений конкуренции и нейтральности. Идеи Г.А. Заварзина, навеянные изучением кооперирования видов в микробных сообществах, вряд ли могут быть экстраполированы на экосистемы и РС, сформированные высшими растениями.

13.3.6. Биотическое преобразование экотопа

В результате жизнедеятельности растений, входящих в состав РС, и связанных с ними гетеротрофных организмов экотоп трансформируется в биотоп. Биотическая трансформация возможна в разных пространственных шкалах, как в мезомасштабе для экотопа всего РС (и даже для многих РС, объединенных континуумом), так и в микромасштабе на уровне микрогруппировок и фитогенных полей (см. раздел 8.4).

Большую роль играет учет глубины преобразования экотопа. Возможна поверхностная трансформация, результаты которой исчезают одновременно с гибелью трансформирующих экотоп растений. Этот вариант трансформации проявляется в изменении напряженности режимов прямодействующих факторов (освещения, увлажнения почвы, концентрации элементов минерального питания в почвенном растворе) и вызывается либо конкуренцией, когда взаимоограничивается потребление ресурсов у конкурирующих растений, либо средообразованием без конкуренции. По аналогии с известной классификацией признаков почв по их консервативности, которая была предложена В.О. Таргульяном и И.А. Соколовым (1978), такие изменения среды можно назвать биотической трансформацией по типу «момент».

Трансформации типа «момент» противопоставлены биотические преобразования экотопа типа «память», которые глубоки (выщелачивание почв, мощность слоя почвы на скальной поверхности, мощность отложений торфа или сапропеля и т.д.) и сохраняются после того, как умирают преобразователи.

Роль неконкурентного средообразования растений подробно проанализирована Т.А. Работновым (1992). При взаимном средообразовании возможны как асимметричные отношения, когда растения изменяют среду друг для друга неодинаково, так и симметричные, когда эти изменения среды примерно одинаковы. Изменения условий среды могут происходить в направлении их улучшения или ухудшения.

Классическим примером взаимного отрицательного средообразования являются отношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте, которые рассмотрены в десятках работ (см., например, Malmer et al., 1994). Между сфагновыми мхами, которые отличаются бесконечным ростом вверх, и сосудистыми растениями – вересковыми (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne caliculata*, *Andromeda angustifolia*, *Oxycoccus palustre*), *Pinus sylvestris* и некоторыми осоками складываются отношения антагонизма без конкуренции, которые формируют экологическое равновесие.

Сфагновые мхи, быстро повышая уровень поверхности болота, ухудшают условия воздушного питания цветковых растений, хотя эти растения обладают специальной защитной системой перемещения корневой системы как вверх, так и в сторону в направлении участков болота, где нарастание его поверхности происходит не столь быстро. Сосудистые, в свою очередь, подавляют сфагновые мхи за счет иссушения верхнего слоя торфа, и в особенности, затеняя их опадом листьев и хвои. Тем не менее в ходе эволюции на сфагновых болотах сформировалось равновесие между антагонистами: количество опада сосудистых не бывает большим, так как их рост сдерживается сфагновыми мхами. Продуктивность сосудистых растений снижена, более того, формируются особые пациентные карликовые формы сосны (*Pinus sylvestris* forma *pumila* Abolin).

Рост сосудистых сдерживается также очень медленной минерализацией сфагнового торфа, который и без того, как торф верховых болот, отличается крайней бедностью элементами минерального питания, кислой реакцией и низкими температурами в горизонте расположения основной массы корней вследствие теплоизоляционных свойств верхнего слоя торфа и густого мохового покрова. Таким образом, угнетая цветковые растения, но не настолько, чтобы вытеснить их с болота, сфагновые мхи тем самым защищают себя от их пагубного влияния. Скорость роста мхов при этом не превышает того порогового значения, когда они смогут существенно помешать росту сосудистых растений.

Примером одностороннего отрицательного средообразования является влияние деревьев-доминантов (эдификаторов) на виды мохового и травяного яруса. Под пологом деревьев уменьшается освещенность, повышается влажность воздуха. При разложении опада деревьев происходит обеднение почв вследствие образования кислот, способствующих вымыванию питательных элементов в глубь почвенного слоя. В широколиственных лесах Германии этот процесс одностороннего средообразования недавно был предметом тщательного анализа (Wulf, Naaf, 2009). Особенно активно он происходит в таежном лесу под пологом густых елей, так как ель является сильным эдификатором (Базилевич, Титлянова, 2008). Участие в напочвенном покрове видов с высокой пациентностью компенсирует «пагубность» этого влияния, что способствует поддержанию экологического равновесия.

Пример позитивного преобразования условий среды описан в сухих степях Монголии, где в результате накопления ветоши улучшается режим увлажнения и минерального питания растений, и как следствие – повышается продуктивность РС. При отчуждении ветоши продуктивность значительно снижается (Wang et al., 2011). Часто процесс неконкурентного средообразования может дополняться конкуренцией, как, например, при сообитании бобовых и злаковых трав. Бобовые улучшают обеспечение злаков азотом, но конкурируют с ними за свет и воду.

Как неконкурентное средообразование могут быть рассмотрены многие случаи влияния растений-«нянь» на своих подопечных.

13.3.7. Аллелопатия

Термин «аллелопатия» предложил Г. Молиш (Molish, 1937; цит. по: Работнов, 1998), обозначив им взаимное влияние растений друг на друга через изменение среды в результате выделения в нее продуктов жизнедеятельности (летучих или растворенных в стекающей с листьев или омывающей корни воде веществ). Эти вещества были названы колинами. Дальнейшее развитие исследований аллелопатии приходится на 1950-1970-е годы (Работнов, 1998). В советской фитоценологии в это время наблюдался некий «аллелопатический бум». Исследования аллелопатических явлений проводились в лабораторных условиях при изоляции взаимодействующих видов от окружающей среды. Десятки исследователей с использованием чашек Петри выявляли влияние выделений из семян одного вида на прорастание семян другого вида, аллелопатическое влияние растений друг на друга выявлялось под стеклянными колпаками. Исследовалось влияние смывов листьев, экстрактов из корневищ и т.д.

В Ленинградском государственном университете такие исследования проводила А.А. Часовенная. В Ботаническом саду АН УССР работала группа ученых под руководством А.М. Гродзинского. Определялись индексы аллелопатического потенциала разных видов растений по их влиянию на скорость роста проростков редиса сорта красный с белым кончиком. Результаты этих экспериментов, выполненных «чашечно-колпачными» методами, было невозможно экстраполировать на природные РС (и даже на агроценозы), так как в природных условиях не могли накапливаться колины в тех концентрациях, которые создавались в экспериментах. Вода, ветер, буферные свойства почвы и прочие факторы резко ослабляют влияние колинов. В результате этого уже в 1980-е гг. интерес к аллелопатии заметно спал, что подчеркнул в своем обзоре состояния проблемы К. Виллиамсон (Williamson, 1990). Более того, далеко не всегда корректные методы, которые использовали «аллелопатчики», и их скорее эмоциональные, чем рациональные, оценки возможных эффектов биохимических взаимовлияний растений поставили изучение аллелопатии в положение некой «паранауки» (Работнов, 1992, 1998).

В литературе можно отыскать самый широкий спектр оценок возможного вклада аллелопатии в организацию естественных РС или агроценозов – от признания их главным фактором (Гродзинский и др., 1987) до полного игнорирования (Harper, 1973).

Т.А. Работнов (1992, 1998), который не занимался экспериментами, но постоянно анализировал литературу по проблеме аллелопатических взаимовлияний растений, считал, что отталкивание под влиянием колинов наиболее часто проявляется при встрече в одном сообществе видов, которые развивались изолированно, например, на разных континентах. Этой же точки зрения придерживается В.Г. Онипченко (2011): «Аллелопатия ярко проявляется лишь в случае эволюционно несопряженных видов растений» (с. 119). Леса из эвкалиптов в Средиземноморье и Калифорнии имеют крайне обедненный травяной покров, что объясняется фенольными выделениями из опада листьев дерева. В то же время на родине в Австралии эвкалиптовые леса входят в число самых богатовидовых РС мира. Такова же ситуация с грецким орехом (*Juglans fallax*), ингибирующее влияние которого на прочие виды растений было известно со времен Плиния Старшего. По современным данным, в листьях ореха содержится гидроюглон, который разлагается в почве до юглона, обладающего сильным аллелопатическим воздействием. Однако в местах естественного произрастания грецкого ореха, например, в орехоплодных лесах Южной Киргизии, травяной покров хорошо развит.

Данные о высокой аллелопатической активности заносных видов, которые способствуют подавлению аборигенных видов, приводятся во многих работах (Hewitt, Menges, 2008; Jarchow, Cook, 2009; Lorenzo et al., 2011; и др.), причем арсенал методов исследования остается прежним.

Аллелопатические влияния могут проявляться в изменении структуры ризосферной микрофлоры (Онипченко, 2011). Это было показано при изучении широколиственных лесов штата Нью-Джерси: под двумя заносными японскими растениями – *Berberis thunbergii* и *Microstegium vimineum* в сравнении с ризосферой местных видов *Vaccinium* spp. произошли существенные изменения.

В заключение подчеркнем, что в природных РС вычленив аллелопатию из влияния прочих факторов невозможно, а любые эксперименты в «микрокосмах» очень неполно моделируют условия естественного РС. Можно согласиться с общей оценкой вклада аллелопатии в организацию РС, которую дал В.Г. Онипченко (2011): «В целом роль аллелопатии в формировании структуры сообществ слабо изучена, а в естественных фитоценозах, видимо, незначительна. Снижение отрицательных взаимодействий между растениями при адсорбции метаболитов и их микробиологической трансформации в почве может способствовать сосуществованию видов и поддержанию флористического богатства растительных сообществ» (с. 120).

13.4. Влияние гетеротрофных организмов

РС – это продукционный блок экосистемы, и потому их анализ невозможен без учета гетеротрофных компонентов (Работнов, 1992). Наиболее существенное влияние на РС оказывают виды второго трофического уровня – фитофаги, микоризные грибы, микроорганизмы-симбиотрофы и патогены. Однако, как будет показано, во многих случаях необходимо учитывать также влияние организмов третьего трофического уровня (хищников).

13.4.1. Фитофаги

Фитофаги играют большую роль в жизни любого РС, но особенно важны для РС G-B-модели. При этом в естественных РС между растениями и фитофагами формируется экологическое равновесие, и далеко не всегда хорошо поедаемое растение проигрывает в конкуренции малопоедаемому. В саваннах, в которых обитают крупные фитофаги (антилопы, жирафы, зебры и др.), хорошо поедаемые растения имеют высокую скорость отрастания (McNaughton, 1992; Aguilar Silva et al., 1996) и быстро восстанавливаются. Растения с медленным ростом защищены от фитофагов колючками, жестким опушением, горьким вкусом и т.д., и поедаются плохо.

Много примеров механизмов формирования экологического равновесия между растениями и фитофагами приведены И.В. Стебаевым (Стебаев и др., 1993). У некоторых растений (в том числе и у картофеля) после начала отчуждения фитомассы фитофагами повышается концентрация веществ, защищающих их от поедания. Стебаев писал, что «...виды растений и животных двигаются в эволюции подобно флотам, технически соревнующимся в мощности брони и артиллерии, избегая при этом губительных генеральных сражений» (с. 172). Отношения между растениями и фитофагами носят характер коллективных – «диффузных» коадаптаций (Жерихин, 1994). Такие коадаптации обеспечивают возможность быстрого переключения фитофагов с питания растениями одного вида на другой, что способствует гибкому регулированию состава экосистем.

Экологическое равновесие может формироваться между растениями и насекомыми-фитофагами (Malcolm et al., 2009) или растениями и мышевидными грызунами (Wesche et al., 2007; Alberti et al., 2011). В саваннах Африки «островки плодородия», остающиеся после разрушения термитников, являются важным фактором повышения ВБРС (Sileshi, et al., 2010). Аналогично, разрастанию кустарника *Grabowskia duplicata* в засоленных саваннах Западного Уругвая способствуют «гнезда» муравья *Atta vollenweideri*, которые повышают плодородие почвы (Sosa, Brazeiro, 2010).

Тем не менее любое экологическое равновесие между растениями и фитофагами возможно только в том случае, если наличествует третье звено в пищевой цепи – хищник или паразит, контролирующий плотность популяций фитофага. Многочисленные попытки создать экологическое равновесие между растениями и фитофагами-оленьями при исключении хищников (отстреле волков на плато Кебаб в США) или при заселении оленьями островов Северного Ледовитого океана, на которых нет хищников, заканчивались крахом популяций фитофагов. Размножившись в соответствии с экспоненциальным законом роста популяций, олени уничтожали растительный покров, после чего резко снижалась их численность (Риклефс, 1979).

Фитофаги являются важными агентами по расселению растений. Так, в лесных сообществах мышевидные грызуны перемещают семена на расстояние 10-20 м, мелкие птицы (синицы, поползень) – на 50-100 м, птицы средних размеров (сойка, кедровка) – на 100-300 м. Копытные (лось, косуля, олень) могут распространять семена в радиусе 500-1000 м (Методические подходы..., 2010). Обеднение лесной фауны в результате интенсивного промысла снижает ВБРС вследствие уменьшения числа

агентов для доставки семян (Евстигнеев, 2009). Эндозоохорно активно распространяют семена кролики (Dellafiore et al., 2010).

В то же время фитофаги могут вызывать флуктуации (с повышением роли однолетних или корневищных видов) в естественных РС (см. раздел 14.3.2) и вызывать сукцессии даже при отсутствии выпаса домашних животных. Так, в Финляндии увеличение числа диких оленей со 100 до 280 тысяч (1900-1992 гг.) привело к уменьшению роли лишайников и усилению замоховелости за счет разрастания *Pleurozium* и *Dicranum*. Вследствие разрушения лишайникового покрова меняется режим увлажнения почвы, что способствует ее дальнейшему иссушению (Vare, 1996).

Исключение или резкое изменение влияния фитофагов может привести к деградации некоторых типов РС. Уникальные данные о последствиях снижении влияния фитофагов на экосистемы саванн Африки привел С. Макнаугтон (McNaughton, 1992). Под влиянием вируса «коровьей чумы» (rinderpest), который первоначально вызвал болезни у домашнего скота, а затем поразил многие виды диких крупных копытных животных, резко снизилась нагрузка фитофагов на растительность саванны, и в первую очередь на древесно-кустарниковый компонент и его отношения с травяным покровом саванны. Кустарники и деревья стали бурно разрастаться, подавляя травы, что усилило последствия пожаров, которые при таком сомкнутом древесном пологе стали более частыми. После пожаров деревья отрастали плохо и замещались кустарниками, корневища которых позволяли им сохраняться во время пожара.

Только в 1970-е годы, когда удалось снять влияние на экосистемы вируса «коровьей чумы», вылечив от болезни домашний скот, поставивший паразита популяциям диких животных через выделения слюны на пастбищах, где их выпас чередовался, процесс был остановлен. Плотность популяций веткоядных (броузеров) восстановилась, и соответственно стал восстанавливаться баланс между древесно-кустарниковым и травяным компонентами экосистемы саванны.

По одной из гипотез (Смирнова, 2006; Евстигнеев, 2009), крупные фитофаги «мамонтной свиты» (мамонт, носорог, бизон и др.) вплоть до начала неолита, когда они были уничтожены человеком, являлись важным фактором поддержания высокого ВБРСС. Они формировали у водопоев поляны среди леса с высоким разнообразием луговых и лугово-степных растений. После исчезновения этой гильдии фитофагов древесный полог сомкнулся, что привело к снижению числа видов. В настоящее время повышению ВБРС лесов способствуют кабаны и бобры (Восточноевропейские..., 2004). На пороях кабанов формируются РС из луговых и рудеральных видов, видовое богатство которых в 2-3 раза выше, чем окружающих их лесных РС. «Гидротехнические сооружения» бобров также способствуют повышению разнообразия РС.

При отсутствии фитофагов возможно разрушение и степных РС. В Зауралье Башкортостана в 1990-2000-е годы вследствие снижения поголовья скота на многих участках, удаленных от населенных пунктов, снизилось обилие ковылей, разрослись степные кустарники и корневищные злаки (особенно *Calamagrostis epigeios*). При отсутствии выпаса (или имитирующего его сенокосения) вторичные послелесные луга зарастают лесом.

Таким образом, в естественных экосистемах растения адаптированы к влиянию фитофагов, которые не нарушают ни взаимоотношений растений друг с другом, ни экологического равновесия экосистем.

13.4.2. Микоризные грибы

РС достаточно трудно представить без учета роли микоризных грибов, так как большинство сосудистых растений микотрофны (Работнов, 1992, 1998; Онипченко, 2011). Интересные данные о роли микоризных грибов при смене видов в ходе сукцессии РС приведены в обзоре состояния проблемы (Franeis, Read, 1994). Однолетники из семейств Brassicaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Polygonaceae, которые дают вспышки обилия в условиях нарушений и богатых нитратами почв и открывают восстановительные сукцессии, не имеют микориз. Более того, эксперименты показывают, что микоризные грибы и даже вытяжки из почв, на которых произрастали растения, инфицированные микоризными грибами, ингибируют развитие рудералов-однолетников. Видимо, в условиях богатого обеспечения почвенными ресурсами и низкой конкуренции затраты энергии на содержание «обслуживающего персонала» для растений нецелесообразны и они могут решать вопросы минерального питания без дорогостоящих посредников.

В свою очередь микоризные грибы и сами по себе плохо переносят нарушения (Pezzani et al., 2006; Püschel et al., 2007). Таким образом, микоризы многолетников являются одновременно индикаторами ухудшения условий обеспечения азотом и снижения интенсивности нарушений, а также одним из факторов преодоления стадии рудералов в ходе сукцессии. Это еще один интересный пример трансбиотических отношений между растениями: многолетники влияют на однолетники не только в ходе прямой конкуренции, но и через посредника – микоризный гриб.

Развитие многолетних травяных видов, напротив, стимулируется вытяжками из субстрата, где растения были инфицированы микоризными грибами. Для растений более бедных почв «посредники», улучшающие обеспечение минеральными элементами (в первую очередь фосфором), уже необходимы. В таких сообществах «обслуживающий персонал» невидоспецифичен и представлен грибами, которые формируют везикулярно-арбускулярные (VA) микоризы. В целом у большинства многолетних трав инокуляция повышает и семенную продуктивность, и содержание в семенах питательных элементов (особенно фосфора), и наиболее эффективно воздействует именно на доминанты сообществ. Как уже отмечалось, микоризные сети могут быть каналами взаимопомощи растений.

В лесных экосистемах доминанты-деревья связаны с эктотрофными микоризообразователями, которые в большинстве своем видоспецифичны. Смена микоризообразователей обуславливается в первую очередь обеспеченностью азотом (отношением C:N): при наличии мощно развитой подстилки, богатой органическим веществом, более энергетически дорогая VA-микориза, формирующаяся у трав на более бедных минеральных почвах, становится «недозволительной роскошью». У эктомикоризных растений основными мутуалами являются базидиомицеты, уменьшается и насыщен-

ность почвы корнями, что компенсируется увеличением длины гифов грибов (она может превышать длину корней в 105 раз!).

Весьма интересно, что при улучшении условий минерального питания (внесение удобрений на лугах) типичные микотрофы «отказываются» от микоризы (Работнов, 1992) и переходят к типу прямого минерального питания без гриба-посредника, который характерен для растений-рудералов. Это неудивительно, так как затраты энергии на микоризу у растений могут достигать 1/3 всей продукции фотосинтеза растения-хозяина. Видовое богатство грибов резко снижается даже в сосновых лесах при повышении богатства почвы за счет внесения удобрений, что было показано исследованиями в Нидерландах (Baar, 1996).

13.4.3. Симбиотические микроорганизмы-азотфиксаторы

Азот является одним из самых важных элементов минерального питания растений. Несмотря на то, что атмосфера почти на 80% состоит из азота, растения не могут усваивать этот инертный газ. Посредником между пулом азота в атмосфере и РС (а также экосистем) являются азотфиксирующие микроорганизмы (бактерии, цианобактерии, актиномицеты), которые вступают с растениями в отношения мутуализма. Растения снабжают микроорганизмы-азотфиксаторы продуктами фотосинтеза, а микроорганизмы – растения азотом.

Известно два варианта такого мутуализма: ассоциативная и симбиотическая азотфиксация. При ассоциативной азотфиксации азотфиксирующие бактерии населяют ризосферу, в которую как в проточный культиватор поступают органические вещества из корней (Садыков, 1989). При симбиотической азотфиксации микроорганизмы вступают с растениями в отношения прямого симбиоза (табл. 24).

Следует отметить, что ассоциативная азотфиксация обходится растениям дешевле, чем симбиотическая, и потому является основным каналом поступления азота в экосистемы. Исключение составляют агроэкосистемы и РС первых стадий восстановительных сукцессий в теплом климате.

Литература о первичных сукцессиях содержит много данных о том, что освоение бедных азотом субстратов (поверхностей отвалов пустой породы при горных разработках, отложений аллювия вдоль речного русла и др.) начинают бобовые растения, конкурентно более мощные в этих условиях, чем граминоиды. Бобовые-терофиты могут быть основными ценозообразователями на первых стадиях послепожарной сукцессии (Kazanis, Arianoutsou, 1996). Особенно много публикаций о роли бобовых при зарастании лавовых потоков (см. раздел 18.4).

Однако бобовые растения теплолюбивы и потому в условиях Крайнего Севера имеют низкую конкурентную способность, и «бобовый» вариант реализации сукцессии по модели благоприятствования (которая будет рассмотрена в разделе 18.2) оказывается невозможным. Обогащение субстрата азотом достигается за счет жизнедеятельности ассоциативных форм азотфиксаторов, и особенно за счет цианобактерий (Chapin et al., 1994). Пионерами сукцессии в таких условиях являются мхи, осоки, злаки и разнотравье.

**Сравнение основных типов симбиотических ассоциаций сосудистых растений
с азотфиксирующими прокариотами (по: Онинченко, 2011, с дополнениями)**

Характеристика	Форма симбиоза		
	ризобиальный	актинориза	ценобактериальный
Прокариоты	<i>Rhizobium</i>	<i>Frankia</i>	<i>Nostoc</i> , редко <i>Anabaena</i>
Растения	Большинство Fabaceae s.l., <i>Parasponia</i> spp. (Ulmaceae)	Более 200 видов дву- дольных гл. об. дре- весных растений: <i>Alnus</i> , <i>Hippophae</i> , <i>Elaeagnus</i> , <i>Dryas</i> , <i>Myrica</i> , <i>Casuarina</i> и др.	Папоротники (<i>Azolla</i> . 6 видов), саговники (все изученные, 150 видов), из цветковых растений – только <i>Gunnera</i> (65 видов)
Локализация прокариот	Чаще короткоживу- щие клубеньки на корнях, стеблевые мамиллы (<i>Serbania</i> <i>rostrata</i>)	Долгоживущие клу- беньки на корнях	Полости в листовид- ных лопастях (<i>Azolla</i>), межклетни- ки первичной коры (саговники), внутри- клеточно в гландах на стеблях и череш- ках листьев (<i>Gunnera</i>)
Максимальная ин- тенсивность азот- фиксации, кг N/га в год	700 (люцерна на по- ливе в Средней Азии, 450-550 (кле- вер в Новой Зелан- дии), 200 (клевер в средней полосе)	210-225 у <i>Alnus</i> <i>glutinosa</i>	1000 у <i>Azolla</i> в тро- пических странах, 720 у <i>Gunnera</i> <i>arenaria</i> в Новой Зе- ландии
Экологические пред- почтения растений	Нейтральные или слабощелочные поч- вы	Пионерные субстра- ты, болотные кислые почвы	Хорошее обеспече- ние влагой (<i>Gunnera</i>), водные растения (<i>Azolla</i>)

В РС развитых стадий сукцессии роль бобовых бывает ограниченной, так как в естественных экосистемах, как уже отмечалось, велика роль ассоциативной азот-фиксации. Даже в умеренной зоне она может достигать 200 кг/га азота в год, что полностью удовлетворяет потребности экосистемы в азоте и обеспечивает без-дефицитность его цикла. Ситуация меняется при разрушении естественных эко-систем и замене их агроэкосистемами, где ассоциативная азотфиксация не может превысить 40 кг/га азота в год. Этого очевидно недостаточно для поддержания баланса азота в продуктивной экосистеме, из которой постоянно происходит вы-нос веществ с урожаем. Компенсация этого выноса возможна за счет применения минеральных удобрений или, как и на первых стадиях первичной сукцессии, за счет биологической фиксации бактериями-симбиотрофами бобовых растений (Са-дыков, 1989).

13.4.4. Патогены

Для поддержания экологического равновесия в паре «хозяин – паразит», в отличие от отношений «жертва – хищник», не требуется третье звено в пищевой цепи, равновесие поддерживается за счет иммунитета хозяина. В естественных РС патогены являются фактором поддержания видового богатства, так как сдерживают рост популяций доминантов (Bishop et al., 2010). В тропических лесах доминированию видов деревьев препятствуют специфические виды патогенных грибов (Bell et al., 2006), что является одной из причин высокого видового разнообразия деревьев в этих РС.

В Японии описана смена сосняков из *Pinus densiflora* вторичными дубняками из *Quercus serrata* под влиянием заражения сосны нематодой *Bursaphelenchus xylophilus*. Весьма интересно, что при влиянии пожаров смена сосны дубом не происходит, и нематода вызывает циклическую зоогенную сукцессию (Fujihara, 1996).

Такую же роль как патогены могут играть растения-паразиты и полупаразиты (Bardgett et al., 2006).

Однако при заносе патогенов, к которым у потенциальных хозяев нет иммунитета, возможны драматические события. В начале XX века в США из Китая вместе с интродуцированным *Castanea chinensis* был завезен паразитический гриб *Endonthia parasitica*. Гриб в течение 50 лет практически уничтожил *Castanea dentata*, который был широко распространенным доминантом широколиственных лесов США. Гибель каштана ускорялась тем, что ослабленные паразитом растения проигрывали в конкуренции с другими доминантами лесов – дубами, кариями и др. В результате этой самой крупной ботанической катастрофы столетия погибло 3,5 млрд деревьев (Elliott, Swank, 2008).

Культурные растения отличаются слабым иммунитетом и потому часто страдают от патогенов. Для их защиты приходится использовать пестициды. Впрочем, в последние десятилетия получили развитие методы адаптивной селекции, ориентированные на повышение иммунитета культурных растений (включая получение ГМР).

13.5. Влияние нарушений

Нарушением называется влияние внешнего фактора, который разрушает РС полностью или его существенную часть. Факторы, вызывающие нарушения, могут действовать в режиме «puls» или «press» (Bender et al., 1984), т.е. периодически или постоянно. После прекращения нарушения в РС «запускается» восстановительная вторичная автогенная сукцессия (см. раздел 18.5).

Е. ван дер Марель (van der Maarel, 1993) пишет о трех основных измерениях нарушений: пространственной выраженности, времени действия фактора и амплитуде изменений РС, вызванных фактором нарушения. Соответственно, если параметры процесса не выходят за рамки буферности РС – его стабильности (resistance) и упругости (resilience), то этот процесс нецелесообразно рассматривать как нарушение. Поскольку РС разных моделей обладают разной устойчивостью к влиянию потенциально нарушающих факторов, то в одном случае они будут факторами нарушения, а в

другом – нормальными факторами поддержания состава и структуры РС. Так, многократное или повторяющееся (в режиме «puls») сильное нарушение является нормальным фактором для РС R-модели (рудеральных и сегетальных). Высокая пастбищная нагрузка (в режиме «press»), вызывающая деградацию луговых и степных РС, является нормальным фактором поддержания РС с доминированием *Polygonum aviculare* или *Artemisia austriaca*.

При интерпретации влияния нарушений на РС широко используется «гипотеза умеренных нарушений» (Intermediate disturbance hypothesis, IDH). Суть гипотезы заключается в следующем: при умеренных нарушениях ВБРС возрастает, при сильных – снижается (Vonlanthen et al., 2006; Peterson et al., 2007; Rixen et al., 2007; Liira et al., 2008; Trubina, 2009).

В научной литературе долгие годы обсуждается экологическая роль пожаров для разных типов РС. Для многих РС пожары являются нормальным экологическим фактором, поддерживающим их видовое богатство. Особенно высоким потенциалом восстановления после пожаров отличается средиземноморская растительность (Baeza et al., 2006, 2011; Arnan et al., 2007). В.Г. Мордкович (2005) подчеркивает, что пожары в условиях средиземноморской растительности являются обязательным фактором, усиливающим круговорот веществ (фитофаги и детритофаги «не справляются» с образующейся фитомассой, и она накапливается в ветоши). Высокой адаптированностью к пожарам отличаются многие типы РС австралийской растительности (Keith, Bradstock, 1994). В частности, показано, что периодическое нагревание почвы и слой золы (ash-bad) являются важными факторами, обеспечивающим возобновительный процесс у эвкалиптов (Ashton, Kelliher, 1996).

К более редким пожарам адаптированы бореальные (Drever et al., 2008) и субальпийские леса (Mori, Lertzman, 2011) Канады и Патагонии (Raffaele et al., 2011), саванны (Peterson, Reich, 2007), высокотравные прерии Северной Америки (Benson, Hartnett, 2006; Allen, Palmer, 2011), экотон злаковников и лесов в Южной Бразилии (Müller et al., 2007; Reyes, Casal, 2008), пустоши Средней Норвегии (Måren, Vandvik, 2009). Периодические пожары полезны для степных сообществ Евразии (Рябинина и др., 2010).

В настоящее время нарушения РС вызываются хозяйственным использованием территорий, особенно при освоении месторождений нефти и газа. Такие нарушения особенно опасны для РС S-модели с низким восстановительным потенциалом – тундр и лесотундр (Сумина, 2011), пустынь (Димеева, 2011).

Влияние на РС таких нарушающих факторов, как выпас и вытаптывание, будет рассмотрено в разделе 18.6.

Глава 14. СОСТАВ И СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

При характеристике РС используются три группы признаков:

- состав (флора): видовое богатство и качественный состав списка видов;
- морфологическая структура (синморфология): закономерности размора-
щения растений и их органов в физическом (надземном и подземном) пространстве;

– временная структура: циклические формы динамики, которые подстраивают РС к сезонным и разногодичным обратимым изменениям климата и других составляющих абиотической и биотической среды.

В этой главе мы рассмотрим основные формы организации РС, за исключением качественного состава списка видов, который характеризуется так же, как флора более крупных фитоценозов, рассматриваемых в разделе 20.2. Тем более, что в НОР чаще исследуются спектры не конкретных РС, а более обобщенные ценофлоры типов (синтаксонов) РС разного ранга. Это позволяет выявить ядра наиболее постоянных видов синтаксона, состав которых и раскрывает особенности группы экологически сходных РС, объединенных в синтаксон.

14.1. Видовое богатство

Видовое богатство РС (ВБРС, число видов на единицу площади) – его важнейшая интегральная характеристика. ВБРС является самой простой мерой альфа-разнообразия. Существуют и другие более сложные способы оценки альфа-разнообразия, которые учитывают не только число видов в РС, но и их количественное соотношение (Н-функция, индекс Симпсона и др.). Если используются эти индексы, то при одинаковом числе видов более высокое альфа-разнообразие будет у того РС, в котором разные виды представлены не поровну, а в разном количестве (оценивается числом особей, их массой, проективным покрытием и т.д.). Однако их информативность не намного превышает простой показатель ВБРС, что было показано еще Р. Уиттекером (Whittaker, 1972).

Р. Маргалеф (Margalef, 1994) остроумно заметил, что ВБРС в любом случае можно расположить между двумя крайними ситуациями: моделями «Ноев ковчег» (видов очень много, но каждый вид представлен всего одной парой особей) и «чашка Петри» (микробиологическая культура, в которой представлено огромное количество организмов одного вида).

14.1.1. Кривая «число видов/площадь»

ВБРС зависит от многих факторов, первым из которых является размер учетной единицы, т.е. масштаб его измерения. Как уже отмечалось, в мелком масштабе (1 дм²) наибольшим ВБРС характеризуются альварные луга в Эстонии и Швеции (van der Maarel, Sykes, 1993; Zobel et al., 1996). Эти луга образованы маленькими по размеру растениями, и на такой учетной площадке уместается до 40 видов. В Курских степях В.В. Алехин (1931, цит. по: Алехин, 1986) на 1 м² насчитывал до 100 видов. В крупном масштабе (сотни и тысячи квадратных метров) наиболее богаты видами тропические леса, где на 1 га может произрастать до двух тысяч видов деревьев, лиан и эпифитов.

Традиционно зависимость ВБРС от площади выявляют с помощью вписанных друг в друга квадратных или круглых площадок увеличивающегося размера. Таким

образом строится кривая «число видов/площадь». Фитоценологами накоплен большой фактический материал по форме этих кривых. В большинстве случаев при заложении в РС «матрешек» – площадок размером 0.1, 0.25, 1, 4, 9, 16, 25, 100 м² и т.д., построенные кривые вначале резко поднимаются вверх, а потом постепенно переходят на плато. Начало перехода на плато показывает, что на площадке этого размера в основном (хотя бы 80%) выявлены виды, составляющие РС. При однородном сложении растительности чем РС богаче видами, тем меньше размер площадки, при котором кривая выходит на плато. Размер площадки, при котором происходит «перелом» кривой (хотя не всегда он выражен четко), называется минимальным ареалом (Dierschke, 1994). Пробную площадку этого размера фитоценологи используют при геоботаническом описании.

При исследовании РС разных типов растительности Монголии авторы получили несколько кривых «число видов/площадь» (рис. 19), что позволило установить минимальные ареалы РС и соответственно размеры учетных площадок для выполнения геоботанических описаний. Для бедных видами РС пустынь площадка не может быть меньше 100 м², но она не может быть и больше, так как в этом случае ее трудно встроить в достаточно пеструю растительность. Степные РС, где на 100 м² произрастает 20-40 видов, целесообразно описывать на площадках 5х5 м²; богатые видами (свыше 40 – на 100 м²) РС лугов и луговых степей можно описывать на площадках 4 м², хотя по традиции описания выполняются на площадках 100 м². Такие же размеры пробных площадок рекомендует В.Б. Голуб (2011). Изучение моховых РС проводится на площадках размером 1 дм² (Baisheva, 1995).

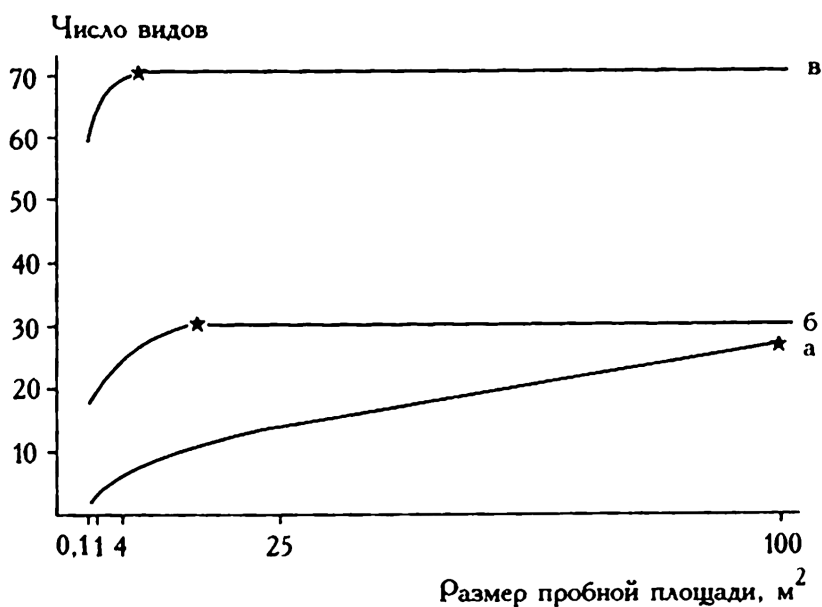


Рис. 19. Кривые «число видов/площадь» для РС пустыни (а), пустынной степи (б) и луговой степи (в); * соответствует минимальному ареалу

14.1.2. Гипотезы объяснения видового богатства

Р. Уиттекер (1980) писал о том, что разработать алгоритм, объясняющий ВБРС невозможно, так как факторы, формирующие этот феномен, многочисленны и находятся в сложном и неаддитивном взаимодействии. При этом ВБРС разных моделей организации формируется при участии разных факторов. Однако попытки сформулировать гипотезы формирования ВБРС (о теории речь никогда не шла) были достаточно многочисленными. М. Палмер (Palmer, 1994) упоминает более 100 гипотез, причем никакой авансированной им унификации не наблюдается. Процесс формулирования новых гипотез продолжился, в частности, вскоре появилась весьма экстравагантная гипотеза «ключа и замочной скважины» (key-hole; Gigon, Leutert, 1996). Как аналогии «замочных скважин» рассматриваются микроместообитания, а как «ключи» – виды. Соответственно, если будет много «замочных скважин» и много ключей, то РС будет богато видами. Эта гипотеза мало реалистична, так как не учитывает конкурентный потенциал разных видов: сильный «ключ» может вытолкнуть из многих «скважин» слабых конкурентов, в результате произойдет обеднение ВБРС в соответствии с центробежной моделью П. Кедди (Keddy, 1990).

В 2000-е годы процесс формулирования гипотез формирования ВБРС прекратился. Фитоценологам стало очевидным, что объяснить формирование феномена ВБРС в рамках «универсальной» гипотезы невозможно. В последние годы при изучении ВБРС сформировалась «новая парадигма» (Grime, 2006), которая ориентирует исследователей на изучение ВБРС не в природных условиях, а в условиях эксперимента: воздействием на РС за счет регулирования условий среды (удобрение, полив и др.), путем реципрокной пересадки видов из сообщества в сообщество, удаления доминантов, подсев новых видов и т.д. (Tilman, 1997; Alpine ecosystems..., 2004; Eskelinen, Oksanen, 2006; Shure et al., 2006; Zobel et al., 2006; Denoth, Myers, 2007; Storm, Suss, 2008; Alberti et al., 2011; Онипченко, 2011). Дж. Грайм подчеркивает, что экстраполяция результатов экспериментов на природные сообщества возможна далеко не всегда.

Авторами была предложена феноменологическая модель (рис. 20) влияния основных факторов формирования ВБРС (Миркин и др., 2010), причем в разных РС роль разных факторов различается. Экоотоп («абиотическая матрица») является главным фактором, определяющим ВБРС. Он может влиять непосредственно, если условия неблагоприятны (выступать в роли «инвайронментального сита»), и опосредованно через состав доминантов и общий режим конкуренции, если условия благоприятны и РС имеют достаточно высокую биологическую продукцию. Влияние доминантов может быть снижено под действием фитофагов и патогенов.

Кроме того, на ВБРС могут влиять:

– видовой пул (богатство флоры региона). Роль видového пула для формирования ВБРС подчеркивал создатель эстонской геоботанической школы Т. Липпмаа (см. Трасс, 1976), она активно обсуждается в современной литературе (Biewer, Poschlod, 2005; и др.). Влияние видového пула на ВБРС во многом зависит от наличия «транспортных средств» доставки диаспор. Отмечается большая роль гидрохории (Жилиев, 2005;

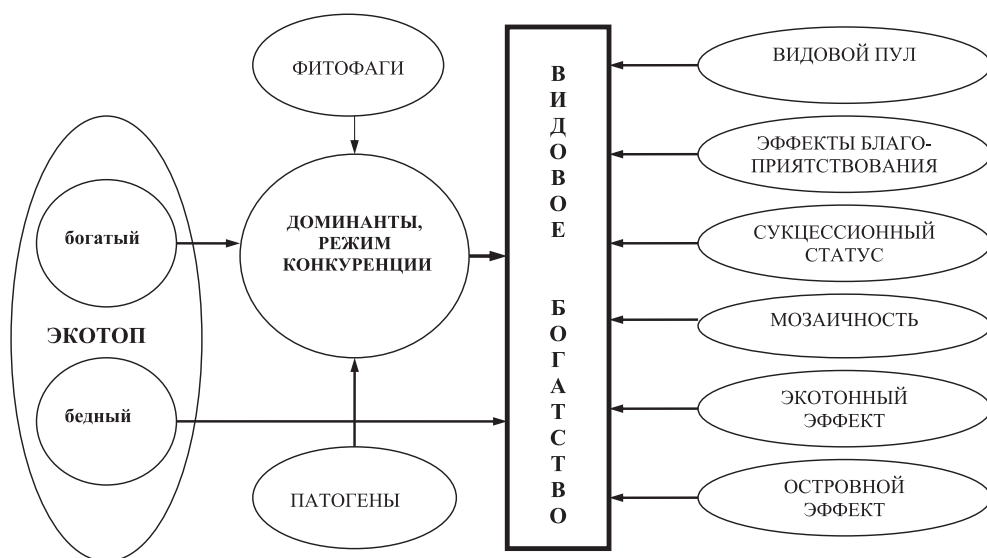


Рис. 20. Основные факторы, которые могут влиять на видовое богатство растительных сообществ

Gerard et al., 2008; Leng et al., 2010; Soomers et al., 2011). Для ВБРС рудеральной растительности большую роль играет анемохория (de la Riva, 2011);

- островной эффект, т.е. степень изоляции РС, влияющей на обмен диаспорами с другими сообществами. Снижение ВБРС в небольших изолированных сообществах является достаточно изученным феноменом (MacArthur, Wilson, 1967; Акатов, 1999; Акатов и др., 2002; и др.). К примеру, «островами» являются степи на территории Башкирского государственного природного заповедника (Жирнова и др., 2007), ВБРС которых на 15-20 видов меньше, чем у неостровных степных РС Зауралья;

- экотонный эффект, т.е. обогащение ВБРС за счет перекрытия видовых комбинаций разных сообществ. По причине экотонного эффекта формируется высокое ВБРС остепненных лугов (перекрытие видовых комбинаций лугов и степей). По той же причине ВБРС лесов ЮУР на 10-20 видов выше, чем у их равнинных аналогов (перекрываются видовые комбинации неморальных, гемибореальных и бореальных лесов; Мартыненко, 2009);

- внутриценотические мозаики, которые превращают РС в калейдоскоп видов разных форм обратимой внутриценотической динамики в гапах и других микрогруппировках (см. раздел 14.2.3);

- сукцессионный статус. Этим понятием объединяется влияние любых сукцессий: автогенных первичных и вторичных (восстановительных); аллогенных, порожденных влиянием человека (выпас, рекреация, загрязнение и др.; Liira et al., 2008). Роль режима нарушений для повышения разнообразия видов с разными типами реагирования на влияние этого фактора специально рассмотрел Дж.Ф. Грайм (Grime, 2002, 2006). На ВБРС может влиять внедрение заносных инвазивных видов (см раздел 8.7.2). Кроме того, ВБРС может отражать влияние геологической истории территории: скажем, чередова-

ние холодных и теплых периодов в плейстоцене и голоцене, что способствовало формированию «флористических коктейлей» из видов разной экологии.

Влияние большинства факторов на РС было рассмотрено в главе 13. В этом разделе охарактеризованы градиенты главных факторов, влияющих на ВБРС.

14.1.3. Градиенты видового богатства

Как уже отмечалось, работы о природе ВБРС многочисленны. Обсудим роль наиболее важных факторов, формирующих градиенты ВБРС.

Главные комплексные градиенты. Р. Уиттекер (1980) писал о трех главных комплексных градиентах – широтном, долготном и высотном. Он полагал, что в направлении Ю – С ВБРС снижается, однако, как показала Н.В. Матвеева (1998), сообщества Арктики могут оцениваться как маловидовые только при учете сосудистых растений. Количество криптофитов (мхов и лишайников) в РС тундры очень велико, и даже на площадках 1 м² составляет 40–50 видов. На площадках 100 м² во многих РС число видов превышало 100 (достигало 180!). Таким образом, ВБРС тундр превышает аналогичный показатель самых богатовидовых травяных РС – северных луговых степей и альварных лугов. В современной литературе работ о влиянии климата на ВБРС сравнительно немного (Stevens et al., 2011). Однако достаточно много работ о влиянии на ВБРС высотного градиента.

Р. Уиттекер считал, что с увеличением высоты над уровнем моря величина ВБРС снижается. Это положение справедливо лишь для горных систем умеренной полосы. В горах пустынной зоны Монголии закономерности изменения ВБРС имеют параболический характер, и число видов достигает максимума в среднегорном высотном поясе. Закономерность снижения ВБРС по мере увеличения высоты над уровнем моря описано в Европе (Hájková, 2006; Bruun et al., 2006), штате Колорадо США (Coop, 2010), Эфиопии (Desalegn, Beierkuhnlein, 2010) и др.

При анализе изменения ВБРС вдоль градиента высоты над уровнем моря выявлена закономерность независимости изменения величины ВБРС и спектра ЖФ. Ранее эта закономерность была отмечена Р. Уиттекером (1980) при характеристике изменения ВБРС вдоль широтного градиента: с севера на юг увеличивается число видов деревьев, но уменьшается число видов трав. В горах вдоль высотного градиента уменьшается количество видов граминоидов, но увеличивается количество видов древесных растений (кустарничков и кустарников). Причем иногда изменение спектра ЖФ происходит при сохранении ВБРС. Независимость изменений ВБРС и спектра ЖФ была отмечена и при изучении РС в разных экотопах на шведском острове Еланд в Балтийском море (Löbel et al., 2006). В заболоченных лесах юго-восточной Норвегии микрорельеф не оказывает влияния на состав сосудистых растений, но влияет на видовой состав мхов и лишайников (Økland et al., 2008).

Влияние высоты над уровнем моря на ВБРС лесов Южного Урала будет рассмотрено в разделе 17.2.1.

Влияние потепления климата. В последние годы появились публикации о влиянии на ВБРС потепления климата. Как наиболее вероятная причина потепления рас-

смаатриваются антропогенные выбросы диоксида углерода. Если на равнинных территориях пока процесс потепления не вызвал изменения ВБРС, то такие изменения уже очевидны в альпийских сообществах (Holzinger et al., 2008; Erschbamer et al., 2009), в которых ВБРС возрастает за счет «подъема в горы» видов из ниже расположенных высотных поясов. По прогнозам, этот процесс будет продолжаться, и при таянии ледников альпийские сообщества вначале займут их место, а затем «уйдут в небо».

Прочие градиенты. Значительное число работ посвящено влиянию на ВБРС других градиентов: реакции почвенного раствора, засоления, увлажнения, богатства почвы и др.

Реакция почвенного раствора. Фактор pH относится к числу легко измеряемых параметров. Кроме того, с ним скоррелированы многие другие существенные факторы почвенной среды, в первую очередь богатство почвы элементами минерального питания. В целом отношение ВБРС к pH в обобщающих работах в большинстве случаев рассматривается как отрицательное (Partel, 2002; Ewald, 2003; Wohlgemuth, Gigon, 2003; Онипченко, 2011). Эти выводы были подтверждены при изучении альпийских РС (Vonlanthen et al., 2006), водных РС (Porter et al., 2007), РС фриганы острова Крит (Chytrý et al., 2010) и уже упомянутых ранее РС острова Эланд (Löbel et al., 2006). Аналогична реакция ВБРС на засоление почвы (Biondi, Casavecchia, 2010) и воды (Porter et al., 2007): с повышением концентрации токсичных солей ВБРС снижается.

Увлажнение. Несмотря на то, что этот фактор во многих случаях является лимитирующим, публикаций о его влиянии на ВБРС сравнительно мало вследствие крайней сложности измерения этого динамичного показателя. Обычно влияние увлажнения на ВБРС оценивается по экологическим рядам РС. Эти ряды несложно построить по изменению флористического состава между терминальными РС, которые представляют крайние градации увлажнения. Такой подход был использован в субсредиземноморских лесных ландшафтах Центральной Италии (Catorci et al., 2010) и восточно-североамериканских лесах (Vox, Fujiwara, 2010).

В разделах 17.2.1 и 17.2.2 будут показаны результаты влияния фактора увлажнения на травяные и лесные РС Башкортостана.

Богатство почвы. Этот интегральный показатель также крайне сложно измеряется прямыми методами, поэтому обычно он оценивается с помощью экологических шкал или по легко измеряемым показателям, которые коррелятивно связаны с богатством почвы, например, pH. Классическим примером влияния богатства почвы на ВБРС является сравнение РС на крайне бедных серпентиновых почвах и почвах, сформированных на иных породах (Reddy et al., 2009). О низком ВБРС на серпентиновых почвах писал и Р. Уиттекер (1980).

Накоплено много данных о влиянии на ВБРС «искусственного плодородия», т.е. внесения минеральных удобрений. Полный обзор этих исследований, выполненных на лугах, в лесах и болотах, был составлен Т.А. Работновым (1998). В большинстве случаев внесение минеральных удобрений (в первую очередь азотных) усиливало доминирование злаков, что вело к снижению ВБРС. Недавно это было вновь подтверждено экспериментами на субальпийских пустошах северной части Апеннинских гор

(Brancaleoni et al., 2007). Внесение удобрений в невысоких дозах на низкопродуктивные РС песчаных лугов в долине реки Рейн (Storm, Suss, 2008) показало, что при некотором увеличении доли злаков ВБРС и продуктивность не изменяются.

Результаты изучения влияния богатства почвы на ВБРС лесов Южного Урала показано в разделе 17.2.1.

Атмосферное загрязнение. Влияние на ВБРС оказывает эмиссия на почвы из атмосферы загрязняющих веществ (соединений азота, фосфора и тяжелых металлов). Крупное обобщение результатов изучения влияния атмосферного загрязнения на ВБРС выполнено коллективом исследователей из разных европейских стран (Stevens et al., 2011). Анализировалось влияние кислотных дождей на 153 злаковника на пространственном градиенте, пересекающем Атлантический биогеографический район Европы. Дисперсионный анализ показал, что на долю эмиссии оксидов азота и серы приходится лишь 10% варьирования ВБРС, а основная часть его связана с зонально-климатическими и почвенными условиями. Изучение влияния эмиссии сернистого газа на ВБРС еловых лесов на градиенте снижения загрязнения показало, что в соответствии с «гипотезой умеренных нарушений» при невысоком уровне загрязнения ВБРС возрастало, а при сильном – снижалось (Trubina, 2009).

Доминанты и режим конкуренции. Под влиянием сильных доминантов ВБРС снижается. «Рекорд» принадлежит *Phragmites australis*, который в условиях теплого климата в дельтах рек достигает высоты 3-4 м, покрытия около 100% и формирует моновидовые сообщества плавней (Golub et al., 1991). О снижении ВБРС при повышении сомкнутости доминантов говорится и в ряде других работ (Gillet et al., 1999; Weiher, Howe, 2003; Peterson, Reich, 2007; del Moral et al., 2010). С влиянием доминантов часто связан общий режим конкуренции в сообществе и степень его закрытости от внедрения других видов, причем сообщества с интенсивным режимом конкуренции могут быть как монодоминантными, так и полидоминантными. Усиление режима конкуренции ведет к снижению ВБРС (Güsewell, Edwards, 1999; Waide et al., 1999; Pausas, Austin, 2001; Schamp et al., 2003).

Биологическая продуктивность. Связь ВБРС с биологической продуктивностью может различаться в разных РС (Гиляров, 1996, 1998; Waide et al., 1999). Накоплено много фактов о том, что при повышении продуктивности ВБРС может снижаться, повышаться или оставаться на прежнем уровне. В РС высокой продуктивности это связь отрицательная (Garcia et al., 1993; Huber, 1994). Однако при низкой продуктивности РС улучшение условий среды может повышать одновременно и продуктивность и ВБРС.

Величина почвенных банков семян. Вкладу почвенных банков семян в ВБРС посвящена обширная литература (Reiné et al., 2006; Handlová, Münzbergová, 2006; Fagan et al., 2010; Lu et al., 2010; Онипченко, 2011). В большинстве работ отмечается, что в состав почвенного банка входят преимущественно виды рудеральных растений, а флора естественных сообществ представлена в них крайне бедно. По этой причине почвенные банки семян не вносят вклад в ВБРС развитых сообществ, но являются резервным фондом для восстановления растительности при ее нарушениях. Выявлены отношения трейд-оффа между длительностью жизни растений и объемом семенного банка (Ozinga et al., 2007).

14.2. Пространственная структура

Синморфология – раздел фитоценологии о пространственном взаиморасположении растений (и их частей) в РС, т.е. о «физиогномике на уровне сообществ». В составе синморфологии два раздела – о вертикальной и горизонтальной структуре РС.

14.2.1. Вертикальная структура

Разновысотность растений и «разноглубинность» (различия в распределении корневых систем по почвенному профилю у разных видов) – важные оси дифференциации экологических ниш в РС. В сомкнутом РС на разной высоте различается режим освещения, на разной глубине – режимы увлажнения, аэрации, засоления, содержания элементов минерального питания в почвенном растворе.

Существует два полярных варианта разновысотности: ярусность, когда на глаз видно расчленение РС по вертикали на достаточно четко отграниченные слои-ярусы, и вертикальный континуум, когда такие слои не различаются. В подземной части РС, как указывает Т.А. Работнов (1992), ярусов в распределении подземных органов, за очень редким исключением, не наблюдается.

Ярусность характерна для лесов умеренной полосы, где четко различаются ярусы деревьев, подлеска и подроста, травяной или травяно-кустарничковый, моховой или лишайниково-моховой. В природе ярусность встречается реже, чем вертикальный континуум, классическим примером которого является вертикальная структура тропического леса. Континуальна вертикальная структура луговых и степных травостоев, реже в этих РС отмечается нечеткая размытая ярусность.

В РС, где ярусности нет или она выражена недостаточно четко, вертикальный континуум может быть подразделен на условные слои – фитоценоотические горизонты, число которых зависит от задач исследования. При детальном изучении распределения по вертикали фитомассы в РС остепненных пустынь Монголии (количество осадков около 100 мм/год) Т.И. Казанцева (2009) выделила всего два горизонта – напочвенный и надземный (высота 5-10 см). В луговых и степных РС для определения того, какая часть травостоя окажется выше линии скашивания или может быть использована определенным видом животного на пастбище, растения последовательно срезают с шагом всего 5 см. В тропических лесах, где высота древостоя может превышать 30 м, для изучения распределения листовой массы, видов фауны и др. бывает достаточно выделить 4-5 слоев.

Важной синтетической характеристикой вертикальной структуры РС, которая универсальна и может использоваться как в фитоценозах с ярусами, так и с вертикальным континуумом, является индекс листовой поверхности (ИЛП) – отношение площади поверхности листьев к площади поверхности почвы, над которой они находятся. ИЛП у разомкнутых РС пустынь составляет доли единицы, в большинстве луговых РС он равен 4-6. В еловом лесу ИЛП может достигать 12, т.е. на 1 га леса приходится 12 га листовой поверхности (Работнов, 1992).

Разная глубина проникновения корневых систем и различия в распределении максимальной массы корней характерны для всех РС, хотя в РС умеренной полосы зона корневого максимума многих видов расположена на глубине 0-30 см. В то же время даже в луговом РС корни *Medicago falcata* или *Rumex confertus* могут углубляться в почву на несколько метров. В растительности аридных территорий большую роль играют фреатофиты – растения, которые имеют глубокую корневую систему и достигают грунтовых вод (например, *Alhagi pseudalhagi*, *Phragmites australis* и др.). Эти виды используются для индикации уровня грунтовых вод при бурении скважин.

Разная глубина проникновения корней – пример дифференциации экологических ниш. Так, в солонцеватых степях в верхнем надсолонцовом слое расположены корни растений-гликофитов (типчака, ковылей, степного разнотравья и бобовых), а в солонцовом горизонте – корни галофитов, таких как представители рода *Limonium* или *Artemisia lerchiana*. Мы уже говорили о РС саксаула (*Haloxylon ammodendron*) и тростника (*Phragmites australis*) в пустыне Гоби, в которых злак с более глубокой корневой системой использует грунтовые воды, недоступные саксаулу.

Совмещение в одном посеве растений с разной высотой и разной глубиной корневых систем используется в сельском хозяйстве. Применяются, к примеру, сидеральные культуры из семейств Fabaceae и Brassicaceae, которые имеют более глубокие корневые системы, чем зерновые злаки, и могут возвращать в горизонт распространения корней пшеницы или кукурузы питательные элементы удобрений, вымытых в глубь почвы. Такую же функцию в посевах выполняют сорные растения, поэтому, если их количество не превышает порога вредоносности, наличие сорных растений в агрофитоценозе полезно. Они не только возвращают в пахотный горизонт вымытые в глубь почвы удобрения (т.е. служат лифтом для элементов минерального питания), но и накапливают в своих запасающих органах вносимые удобрения. При перегнивании запасающих органов сорных растений питательные элементы возвращаются в почвенный раствор. В посевах пропашных культур сорные растения защищают почву от эрозии.

Мы уже упоминали о работах Н.Т. Нечаевой по созданию искусственных многовидовых продуктивных РС из представителей местной флоры (иногда улучшенных селекцией). Основной принцип конструирования этих РС – подбор видов с разной высотой (деревья, кустарники, кустарнички, травы) и разной глубиной корневых систем, чтобы обеспечить более полное использование ресурсов солнечного света и почвы.

В лесоводстве используются многоярусные поликультуры – посадки из двух-трех видов древесных растений. Они не только полнее используют ресурсы света и почвы, но и более устойчивы к вредителям и болезням, и, следовательно, быстрее накапливают древесную массу и лучше исполняют роль по оздоровлению атмосферы (выделяют кислород, усваивают углекислый газ, поглощают пыль и токсичные примеси из воздуха).

Если разные ярусы сформированы растениями разных ЖФ (деревьями, кустарниками, травами, мхами), то их называют синузиями. Это понятие пришло в фитоценологию, благодаря работам шведских и эстонских ученых Х. Гамса (H. Gams), Т. Липпмаа, Х. Трасса (см.: Трасс, 1976), и широко использовалось в науке 1950-1960-х го-

дов. Ярусы-синузии обладают определенной независимостью (Норин, 1987 б). Так, травяной ярус широколиственного леса с преобладанием *Aegopodium podagraria* может быть встречен под дубовым, липовым или кленовым древостоем, поскольку главный фактор взаимоотношений травяного и древесного ярусов – затенение деревьями. Именно поэтому Т. Липпмаа предлагал классифицировать не РС, а синузии.

В последние годы синузиальный подход используется редко (Gillet, Gallandat, 1996). Избегают синузиального подхода даже бриологи и лишайнологи при изучении «сообществ в сообществах» – лишайников и мхов в лесах. Эти моховые и лишайниковые совокупности классифицируются как сообщества, существуют специальные разделы классификации растительности – бриосинтаксономия и лишайносинтаксономия.

В большинстве случаев достаточно использовать понятие «ярус», и в понятии «синузия» нет необходимости, тем более не оправдана замена классификации РС классификацией синузий.

14.2.2. Горизонтальная структура

Регулярное и случайное распределение ПР в РС встречается довольно редко. В большинстве случаев ПР распределены неслучайно и образуют группы, однако чаще всего в итоге суммирования неслучайных распределений ПР складывается случайная горизонтальная структура РС.

Тем не менее в некоторых случаях в горизонтальной структуре РС выявляются «субфитоценозы» – закономерно повторяющиеся пятна с различиями в составе видов или их количественном соотношении. Эти пятна связаны с фитоценоотическими причинами, что дает основание говорить о мозаичности РС, а пятна называть микрогруппировками.

Мозаичность возникает в результате биотической трансформации условий среды при жизнедеятельности некоторых видов растений. Различия микрогруппировок могут индуцироваться мелкими неоднородностями среды, повлиявшими, например, на распределение всходов того или иного вида, но при развитии микрогруппировок эти исходные различия сглаживаются влиянием самих растений, т.е. «тонут» в этом влиянии. Фактором, инициирующим формирование мозаичности, могут быть и последствия влияния животных, например, пятна фекалий на пастбищах (Singh et al., 1996).

В мозаичных РС формируются закономерно повторяющиеся сочетания видов – микрогруппировки, которые, как и РС, составляют континуум, но различаются статистически. Это означает, что при сравнении двух разных типов микрогруппировок будут выявлены достоверные различия покрытия, веса или постоянства хотя бы нескольких видов.

Мозаичность следует отличать от пестротности фитоценоза, когда микрогруппировки не выражены, и неоднородность носит случайный характер (имеет место абсолютный внутриценоотический пространственный континуум), и от комплексности растительности. При комплексности пятна, аналогичные микрогруппировкам, возникают по причине неоднородности условий среды. Например, пятна солончаков в Прикаспийской пустыне, где на фоне полыни черной (*Artemisia diversifolia*) формируются

пятна полыни белой (*Artemisia lerchiana*), или неоднородность растительности на южных склонах гор, где чередуются небольшие участки с почвой разной мощности и с разным содержанием хряща-скелета.

Различаются несколько вариантов мозаичности РС (Работнов, 1992).

Клоновые мозаики. Это неоднородность фитоценоза, связанная с вегетативным размножением растений. Полное описание клоновых мозаик для папоротника *Pteridium aquilinum* сделал английский ботаник А. Уотт (A. Watt), его работы на русском языке обобщил И. Науялис (1980). Папоротник разрастается круглым пятном; постепенно, вследствие старения, его продуктивность в центральной части пятна снижается, и уменьшается мощность подстилки, защищающей корневища от мороза. В результате в центре пятна папоротник вытесняется злаками, и микрогруппировка имеет вид кольца из папоротника, внутри которого растут злаки. Постепенно кольцо распадается на отдельные части, и каждая часть разрастается в новый круглый клон со стареющей центральной частью, и т.д.

Разрастающиеся куртины степных кустарников также формируют микрогруппировки. Так, в Монголии кустарник *Caragana microphylla* разрастается круглыми куртинами, диаметр которых увеличивается с возрастом. Внутри куртины скапливаются эоловые наносы, и образуется холмик, на котором поселяются рудеральные растения. Лучше, чем между куртинами, в этой микрогруппировке растет *Stipa krylovii*, так как для него кустарник играет роль растения-«няни», защищающей от высоких нагрузок пасущихся животных. Мы уже отмечали работы чешских исследователей (Herben et al., 1994), которые назвали виды, способные разрастаться и формировать клоновые мозаики, «партизанами», противопоставив их видам-«сидням» («старожилам»), длительное время произрастающим в одном и том же месте в РС (его называют микро-сайтом или микроместообитанием).

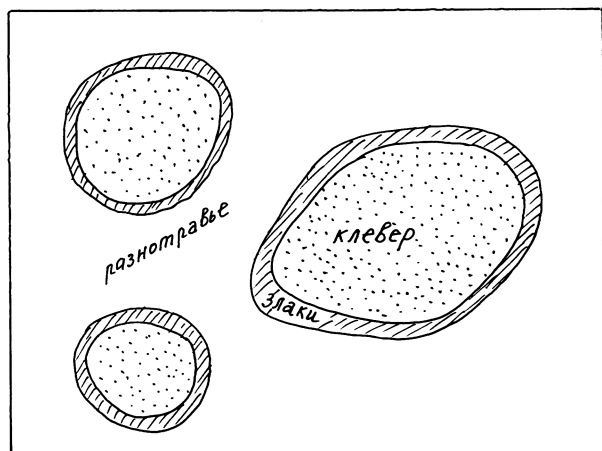


Рис. 21. Пример мозаичности остепненного луга в пойме р. Белой

Фитоэнvironmentальные мозаики. Связаны с изменением среды одним из видов и реагированием на это изменение других видов. Как правило, основным фактором формирования мозаичности выступает бобовое растение, так как симбиотически связанные с ним азотфиксирующие бактерии повышают содержание азота в почве. В Башкортостане в пойме р. Белой нами были описаны микрогруппировки, образованные *Amoria montana* (рис. 21). Внутри круглых пятен клевера диаметром 5-7 м в результате конкуренции за свет подавлены злаки, и разнотравье. Вокруг пятен клевера («центра») густым «ободом» шириной 15-30 см разрастаются злаки – *Poa angustifolia*,

результате конкуренции за свет подавлены злаки, и разнотравье. Вокруг пятен клевера («центра») густым «ободом» шириной 15-30 см разрастаются злаки – *Poa angustifolia*,

Festuca valesiaca и *Koeleria delavignei*, которые за счет латерально ориентированных корней, заходящих в пятно клевера, пользуются азотом, не испытывая сильной конкуренции за свет и влагу. Между пятнами из «центра» и «обода» представлены злаки, бобовые и разнотравье, причем последнее преобладает. Этот третий элемент мозаики был назван «между кругами».

Аллелопатические мозаики. Этот вариант мозаичности встречается нечасто, поскольку, как мы уже отмечали, аллелопатические эффекты редко могут стать главным фактором организации РС. В литературе описано несколько вариантов аллелопатических мозаик, наиболее интересными из которых являются мозаики шалфейного скраба в Северной Америке. В скрабе среди пышной травяной растительности разбросаны куртины колючих кустарников из рода *Salvia*.

В скрабе, изученном Г. Муллером (Muller, 1965, 1966 и др., цит. по: Работнов, 1992), вокруг куртин шалфея, который выделяет сильно пахнущие летучие ароматические вещества, образуются незанятые растительностью «пролысины». Периодически в скрабе происходят пожары, после которых формируется равномерный покров травяной растительности. Шалфей адаптирован к пожарам, через 5-7 лет он восстанавливается из сохранившихся в почве корневищ, и вокруг его разрастающихся куртин вновь образуются «пролысины». Т.А. Работнов (1992) считает, что фактором формирования этой мозаичности может быть и конкуренция за ресурсы почвенного питания, для исключения которой следовало провести обрезку корней, что сделано не было.

Зоогенные мозаики. Воздействие животных является внешним фактором по отношению к РС, и если последствие этого фактора достаточно длительное, то формируется комплексность (типичный пример – пятна рудеральной растительности на пороях грызунов). Однако если животные формируют неоднородность среды, которая в течение 3-5 лет исчезает, то они могут быть причиной возникновения мозаик по типу «зоогенной карусели». Пример такой «карусели» – влияние на РС экскрементов крупных фитофагов. Микрогруппировки на таких пятнах имеют обедненный видовой состав, и в них могут преобладать эндозоохорно распространяемые виды однолетних злаков.

Наиболее распространенным вариантом горизонтальной структуры РС являются регенерационные мозаики, рассматриваемые в следующем разделе.

14.2.3. Регенерационные мозаики

В большинстве случаев мозаики в РС отражают процессы динамики на ультраценоотическом уровне. Однако эти процессы наиболее хорошо описываются «моделью карусели» и «гап-мозаикой».

«Модель карусели» в травяных сообществах. Неоднородность РС связана с возобновительным процессом. В травяных сообществах была описана «модель карусели» (van der Maarel, Sykes, 1993). Эта модель описывает поочередное пребывание в одной экологической нише нескольких видов, причем разные части РС находятся на разных фазах «карусели», и поэтому его общий видовой состав остается постоянным. Как правило, при «карусели» не всегда возникают различимые на глаз микро-

группировки, так как регенерационный процесс протекает в масштабе нескольких десятков сантиметров, и рядом могут находиться разные стадии «карусели», поэтому выявить ее закономерности можно только при детальном стационарном исследовании. Авторы «модели карусели» образно сравнили процессы регенерационной динамики сообществ с фугой, когда в разных голосах поочередно проходит одна и та же музыкальная тема.

Тем не менее в некоторых случаях явление «карусели» приводит к формированию микрогруппировок, различимых на глаз. Р. Теркингтон (Turkington, 1979; Turkington, Harper, 1979) выполнил уникальные исследования динамики микрогруппировки *Trifolium repens* и *Lolium perenne*. Сообитание этих двух видов связано с дифференциацией их экологических ниш. Райграс образует плотную дернину, а клевер – рыхлый куст, который позволяет ему занять свободное от дернины пространство. Сезонные циклы видов дополняют друг друга: райграс имеет два пика роста листьев – весной и в конце лета, а клевер – один, как раз в промежутке между ними. Было выделено 6 стадий в жизни такой микрогруппировки:

- сообитание клевера и райграса;
- усиление райграса и ослабление клевера вследствие увеличения содержания азота в почве и потому большей конкурентной способности злака;
- внедрение нитрофильных видов – *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata* и вытеснение ими райграса;
- замена нитрофильных видов олиготрофными – *Antoxanthum odoratum* и *Agrostis tenuis* вследствие уменьшения содержания азота в почве, потребленного лисохвостом и ежой;
- новое внедрение клевера в медленно растущие дернины олиготрофных злаков;
- дополнение клевера райграсом и формирование первой стадии сообитания этих видов.

Гап-мозаики в лесных РС. При выпадении деревьев в лесу от старости или при выборочной рубке образуются «окна»-гапы (gaps), зарастающие видами, приспособленными к такому «ремонту» древостоев. Это наиболее характерно для тропических лесов, в которых существует две группы видов: дриады – основные виды и номады – виды, которые временно поселяются в «окнах», и под их пологом постепенно восстанавливаются дриады. Номады формируют банк семян, а дриады – банк проростков, т.е. всходов, которые подолгу не идут в рост, дожидаясь образования «окна». Если «окно» не образуется, то через 3-7 лет когорта всходов погибает и замещается новыми всходами. Такой банк проростков имеется и у деревьев умеренных широт, например, у *Quercus robur* (эти проростки называются «торчками»).

Величина гапов в лесах Восточной Европы (Восточноевропейские ..., 1994, 2004) может меняться от 200 до 2500 м². При «гап-мозаике» напочвенный покров чаще не нарушается, хотя в его составе могут появиться виды рудеральной ориентации (*Urtica dioica*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus caesius*), повышается покрытие видов подлеска (*Corylus avellana*, *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*). После этого в гапах восстанавливаются основные виды древостоя: в широколиственных лесах – *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*; в бореальных лесах – *Picea*

abies, *P. obovata*, *Abies sibirica*. Аналогичное восстановление гапов за счет основных видов древесного яруса отмечено в богатовидовых широколиственных лесах Японии (Tanaka et al., 2008), в хвойных лесах Канады (de Ruiter et al., 2007; Stan, Daniels, 2010), в атлантических горных дождевых лесах Бразилии (Ferreira de Lima, Cunha de Moura, 2008). В этих случаях у доминантов экологический диапазон отношения к фактору освещенности достаточно широкий и охватывает как условия затенения в древесном пологе, так и осветления в условиях гапов, которые также могут быть в разной степени затенены окружающими их деревьями, особенно если «окна» имеют небольшой размер.

В то же время во многих типах леса гапы зарастают светолюбивыми номадами, которых нет или почти нет в основном древостое. Так, в североамериканских широколиственных лесах гапы заполняют *Liriodendron tulipifera*, *Robinia pseudoacacia*, *Acer sacharum* и *A. rubrum* (Shure et al., 2006; Hart, Grissino-Mayer, 2009). Во влажных полулистопадных лесах Ганы в гапах разрастаются лианы (Toledo-Aceves, Swaine, 2008).

При изучении «гап-мозаики» основное внимание уделяется динамике популяций деревьев как фактору формирования разновозрастного состава древостоя, напочвенный покров изучается сравнительно редко (Gálhidy et al., 2006; Kirchner et al., 2011). Основная закономерность его динамики – смена светолюбивых нелесных видов лесными сциофитами.

Ветровально-почвенные комплексы (ВПК). В целом влияние гап-мозаики на ВБРС бывает незначительным. Большее влияние оказывает динамика растительности на ВПК (Скворцова и др., 1983; Уланова, 2000; Восточноевропейские..., 2004; Уланова, 2006; Бобровский, 2010). В этом случае при выворачивании дерева с корнем образуется несколько новых микросайтов: вывальная яма, ее склоны, земляной бугор, упавший ствол. Кроме того, в ВПК может входить и сохранившаяся ненарушенная часть напочвенного покрова. В этих микросайтах формируются различные микрогруппировки из светолюбивых видов – рудеральных и луговых, а на дне ям – иногда и сообщества гигрофитов, выходцев из черноольховых лесов. Общее ВБРС по сравнению с ненарушенным напочвенным покровом лесов возрастает в 2-3 раза. Однако к 30-50 годам различия между микросайтами выравниваются, и они зарастают типичными лесными видами. Полное разложение ствола грибами и насекомыми-ксилофагами происходит в течение 200 лет.

В регенерационном процессе реализуется известный в экологии принцип суммирования лабильности в микромасштабе и стабильности в мезомасштабе и макромасштабе. Стабильность РС оказывается результирующей нестабильности его составляющих – как микрогруппировок, так и входящих в состав РС популяций (Community..., 1986; Bornette, Amoros, 1996).

Использование мозаичности в луговодстве. Феномен мозаичности используется, хотя пока еще сравнительно редко, в луговодстве (Дохман, 1979). Обычно при сплошном посеве травосмеси из злаков и бобовых в первые два года разрастаются бобовые, а злаки подавляются, поэтому приходится увеличивать количество семян злаков в высеваемой смеси. Однако позднее раскустившиеся злаки начинают вытес-

нять бобовые из травостоя. Опыт создания мозаичных посевов из чередующихся полос злаков и бобовых или расположенных в шахматном порядке клеток злаков и бобовых размером 4 м² показал, что эти посевы устойчивее и продуктивнее, чем сплошные. Наиболее детальные исследования мозаичных посевов выполнены группой В.Г. Сидоренко (Сидоренко и др., 1992 а,б) в ботаническом саду Ростовского государственного университета.

14.3. Временная структура

РС постоянно изменяется во времени, подстраивая свою структуру и функцию под изменения условий среды – суточные, сезонные, разногодичные. Кроме того, на временную структуру РС влияют ритмы развития отдельных видов (периодичность цветения, плодоношения и т.д.). На наземные РС суточные ритмы оказывают сравнительно небольшое влияние. Так, у некоторых растений (*Lactuca tatarica*, виды рода *Trifolium*) в течение суток изменяется угол наклона листьев; у туранговых тополей (*Populus diversifolia*, *P. pruinosa*), растущих в поймах среднеазиатских рек, изменяется положение листовых пластинок, которые во время солнцепека повернуты к солнечным лучам ребром, а утром и вечером – широкой стороной. У лотоса (*Nelumbium coccoferum*) листья в ночное время лежат на поверхности воды, а в дневные часы поднимаются над ней. Значительно большее значение для наземных РС имеют сезонная и разногодичная изменчивость окружающей среды.

14.3.1. Сезонные изменения

В состав РС входят виды, имеющие разные циклы сезонного развития (феноритмотипы), и в течение сезона многократно изменяется облик РС – происходит смена аспектов. Например, в широколиственных лесах весной в напочвенном покрове представлены эфемероиды («подснежники») – виды рода *Anemone*, *Corydalis solida*, *Gagea lutea*, *Ficaria verna* и др. Они отцветают до распускания листьев на деревьях. Неодновременно зацветают виды лугов и степей. В РС северных луговых степей на территории заповедника «Стрелецкая степь» поочередно зацветают *Pulsatilla patens* с фиолетовыми цветками, *Adonis vernalis* – с желтыми, *Salvia pratensis* – с синими и т.д. Удаётся наблюдать от 8 до 12 аспектов (Алехин, 1986).

Разновременность сезонного развития видов, входящих в состав РС, позволяет им дифференцировать экологические ниши и снизить уровень конкуренции за ресурсы.

Фенологические наблюдения являются одним из наиболее распространенных вариантов стационарных наблюдений за РС. Строятся фенологические спектры (графические фигуры, показывающие очередность и продолжительность цветения видов) и кривые цветения (отражающие динамику числа цветущих видов в течение вегетационного сезона). На этой основе фенологи оценивают климатические особенности конкретного года и динамику климата в разные годы.

На рис. 22 и 23 показаны фенологический спектр и кривая цветения степного РС на территории Башкирского государственного заповедника (данные любезно предоставлены Т.В. Жирновой). Характерно, что некоторые виды вторично зацветают во второй половине лета. Такая двувёршинность является особенностью кривых цветения степных РС.

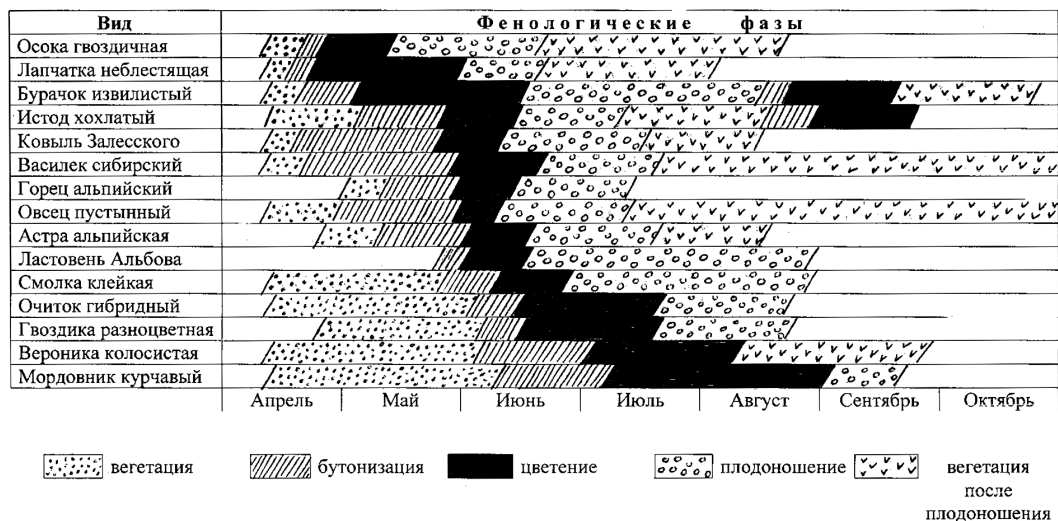


Рис. 22. Фенологический спектр степного растительного сообщества (Башкирский государственный заповедник, список видов сокращен)

В фенологических изменениях РС отражаются их адаптации к климату и почвенным условиям, что было предметом специального исследования В.Н. Голубева (1971), который обосновал фитоиндикационные возможности кривых цветения разных зональных РС (тундр, тайги, широколиственных лесов, луговых степей и др.) и предложил ряд методов, позволяющих более полно описывать фенологические закономерности РС.

Фенологические наблюдения необходимы при определении графиков пастбищного использования травостоев или их скашивания, так как с фенофазой растений связана их урожайность, качество корма и отавность.

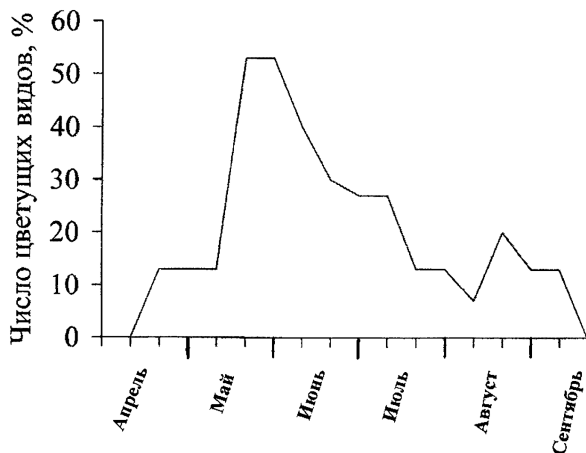


Рис. 23. Кривая цветения степного растительного сообщества

14.3.2. Разногодичные изменения

Для обозначения разногодичных изменений РС используется термин «флюктуация». Флюктуации вызываются различными факторами, внешними и внутренними по отношению к РС, продолжительность их цикла не превышает 10 лет (более длительные циклические изменения рассматриваются как циклические сукцессии). Т.А. Работнов предлагает различать следующие типы флюктуаций РС.

Экотопические (климатогенные) флюктуации. Это наиболее обычный тип флюктуаций. К примеру, облик луговых РС в результате экотопических флюктуаций может изменяться до неузнаваемости. По данным В.А. Михеева (1946, цит. по: Работнов, 1992), урожайность пойменного луга на гриве в долине р. Белой в разные годы изменяется в 10 раз. Во влажный год (высокий паводок, обильные осадки в послепаводковый период) урожайность луга достигала 40 ц/га сена, и в травостое преобладало мезофильное разнотравье (*Filipendula ulmaria*, *Thalictrum simplex*, *Geranium pratense*, *Sanguisorba officinalis* и др.). В сухой год урожайность снижалась до 4 ц/га, и травостой был представлен степными видами – *Festuca valesiaca* и *Poa angustifolia*. Большая часть луговых видов оставалась в покоем состоянии.

Аналогичные данные получены при наблюдении на горных лугах Южного Урала (Янтурин, 1981). Из 46 видов, которые были зарегистрированы на наблюдаемом участке луга, в год засухи было отмечено лишь 14, и урожайность снизилась в 10 раз. При эколого-физиономической классификации луга и степи различаются по соотношению в РС мезофильного разнотравья и дерновинных степных злаков – *Festuca valesiaca*, *F. pseudovina*, видов родов *Stipa* и *Koeleria*. По этой причине экотопические флюктуации РС степей у северной границы распространения приводят к тому, что она (при однократном учете) во влажный год может сместиться на юг, а в сухой – на север. В экстремальные годы граница может «смещаться» на 100 км.

Флюктуационные экотопические изменения РС были одной из причин, которые привели к отказу от классификации травяных РС по составу обильных видов (см. раздел 16.1). В разные годы в одном и том же РС обильными бывают разные виды, хотя при этом его флористический состав не изменяется, хотя часть видов может находиться в покоем состоянии.

Еще более ярко экотопические флюктуации выражены в пустынных РС. В них периодически в благоприятные периоды года массово развиваются однолетники из числа эксплерентов. Р. Уиттекер (1980), изучавший РС пустыни Сонора, писал, что для разных вариантов благоприятных периодов имеются свои наборы видов. Поэтому для выявления всего потенциально возможного видового состава пустынных РС нужно не менее 10 лет.

Пирогенные флюктуации. Такие флюктуации происходят в РС средиземноморского типа, а также в некоторых других типах РС, адаптированных к влиянию пожаров. За счет подземных органов многолетников и семян, которые заносят в почву муравьи и другие насекомые, РС полностью восстанавливается за срок менее 10 лет (см. раздел 13.5).

Фитоциклические флюктуации. Эти флюктуации связаны с особенностями биологических ритмов растений, входящих в состав РС. Так, *Quercus robur* обильно

плодоносит в среднем один раз в четыре года, и на следующий после этого год в напочвенном покрове РС будет много его всходов. Клевера (*Trifolium pratense*, *Amoria montana*) обильно цветут один раз в четыре-пять лет (в т.н. клеверные годы). Именно в клеверные годы можно наблюдать формируемую *Amoria montana* фитоэнвайроментальную мозаику, о которой говорилось в предыдущем разделе.

Зоогенные флюктуации. Эти флюктуации обусловлены массовым развитием какого-либо вида животного-фитофага (этот вид может появиться в сообществе из соседней или даже весьма удаленной экосистемы, например, прилет саранчи). Так, в широколиственных лесах непарный шелкопряд в годы массового развития уничтожает практически всю листву на деревьях, экскременты гусениц обильно удобряют почву. Это улучшение режима освещения и дополнительное питание повышает продуктивность травяного яруса в 1,5-2 раза.

Интересные зоогенные флюктуации степных фитоценозов в Монголии описали Е.М. Лавренко и А.А. Юнатов (1952). В отдельные годы там массово развивается полевка Брандта, которая почти полностью выедает дернины ковылей (в первую очередь *Stipa krilovii*) и разрыхляет поверхность почвы. Это приводит к тому, что из почвенного банка вегетативных зачатков (почек на корневищах) массово развиваются беловатые побеги востреца (*Leymus chinensis*), и степь изменяется до неузнаваемости. Однако через 4-5 лет ковыли восстанавливаются, так как грызуны, полностью выедая их побеги, не повреждают почек возобновления, расположенных у поверхности почвы. Вострец снова становится второстепенным видом, хотя и с обильным банком вегетативных зачатков в почве.

Антропогенные флюктуации. Эти флюктуации связаны с изменениями антропогенного влияния на РС. Например, при разном режиме пастбы может изменяться состав травостоя пастбищ. При периодическом внесении минеральных удобрений изменяется состав РС естественного луга (однако при регулярном внесении удобрений происходит сукцессия с обеднением видового состава). Состав РС, расположенных в сфере влияния промышленных предприятий, может изменяться под действием однократных или периодических эмиссий веществ, загрязняющих атмосферу и почву.

Сезонные и многогодичные изменения РС обратимы. Однако обратимость никогда не бывает полной, что позволяет говорить о флюктуационном континууме: состояния РС в сходные по климату годы похожи, но не идентичны. В каждый год и в каждый сезон этого года РС неповторимо.

В заключение отметим, что структура РС всегда отражает ту или иную модель его организации и факторы, которые сформировали эту модель за счет совмещения в одном РС определенного набора видов разных ЖФ и типов стратегий.

Глава 15. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Классификация является важнейшей составляющей любой науки, по словам великого К. Линнея, ее «ариадниной нитью». С.В. Мейен (Meyen, 1988) считал биологи-

ческие объекты столь сложными для классификации, что даже рассматривал ее как раздел теоретической биологии: без выявления разнокачественных биологических множеств разных уровней бессмысленны все другие подходы к их изучению. Успех развития наук биологического цикла во многом зависит именно от того, насколько удачно они разбиты на классы, позволяющие определять области экстраполяции выявленных закономерностей.

15.1. Синтаксономия и таксономия

Сложная для биологических объектов вообще, классификация РС оказывается сверхсложной, так как они объединены в многомерный континуум. При таксономическом континууме на уровне организмов в признаковом пространстве имеются области, где растения распадаются на достаточно дискретные биологические виды, которые можно принять в качестве эталонов для разбиения на условные (таксономические) виды тех частей таксономического континуума, где он абсолютен (имеются микровиды, виды-близнецы, виды-двойники, сингамеоны гибридизирующих полуви-дов и др.; Грант, 1984). На уровне РС таких эталонов практически нет, и масштаб редукции (разбиения континуума на условные типы) задается самими исследователями из соображений осознанного (или чаще неосознанного) удобства использования получаемой системы.

Опираясь на богатый опыт таксономии, синтаксономия как наука о единицах растительности должна была искать свои методические подходы к выделению иерархических типов – синтаксонов (табл. 25).

Резюмируя содержание таблицы, подчеркнем следующее.

Различались основные направление поиска критериев для установления типов: таксономисты основывали свою систему на устойчивых морфологических признаках, отражающих филогенетические закономерности формирования разнообразия; синтаксономисты – на отражении в растительности свойств экотопов и стадий сукцессии, которые являются главными организующими факторами ее формирования. Архетипы синтаксонов, особенно высших рангов, достаточно «рыхлые», и потому далеко не всегда диагностические виды высших единиц встречаются во всех РС низших единиц (растительных ассоциаций).

Попытки строить классификацию растительности на филогенетической основе, которые уходят корнями в работы А.И. Лескова и В.Б. Сочавы (см. Александрова, 1969), являются, по меньшей мере, спорными, поскольку фитоценозы не эволюционируют как целостности. В конечном итоге в филогенетических классификациях отражается все то же экологическое сходство сообществ и входящих в их состав видов, которое «украшается» филогенетической терминологией. Это оставляет возможность использования таких устаревших отечественных классификационных единиц, как формация и ассоциация, устанавливаемых по доминантам, и избавляет от необходимости приводить полные табличные характеристики описываемых единиц.

Сравнение таксономии и синтаксономии растений

Признак	Таксономия	Синтаксономия
Объект классификации	Реально существующие особи растений или их части у вегетативноподвижных видов	РС – условно ограниченные и условно однородные части континуума
Признаки классификации	<i>Основные:</i> строение генеративных органов, вегетативные признаки (включая габитус растения). <i>Дополнительные:</i> условия местообитания, тип РС, географический район	<i>Основные:</i> флористический состав и физиономия. <i>Дополнительные:</i> условия местообитания, географический район
Соотношение непрерывности и дискретности классифицируемого множества объектов	Единство дискретности и непрерывности при преобладании дискретности	Единство непрерывности и дискретности при преобладании непрерывности
Фактический материал для классификации	Гербарные образцы (фиксированные растения или их части)	Геоботанические описания (списки видов на пробных площадках с указанием количественного участия видов)
Задача установления основной классификационной единицы	<i>Биологические виды</i> – группы репродуктивно изолированных растений с общим генофондом, морфологическим и экологическим сходством в пределах четко очерченного ареала <i>Таксономические виды</i> – условно однородные и часто интерградирующие группы ПР с морфологическим и экологическим сходством и условно очерченным ареалом	Растительные ассоциации как условно однородные части синтаксономического континуума, представляющие его наиболее устойчивые и экологически контрастные сочетания видов, или стадии сукцессии в условно однородных местообитаниях и в пределах условно очерченного ареала
Охват классификацией разнообразия объектов	Полный. Каждый экземпляр относится к тому или иному таксономическому виду, реже он рассматривается как гибрид между двумя видами	Неполный. Часть РС синтаксономически интерпретируется, т.е. рассматривается как переход между синтаксонами
Принцип построения классификационной иерархии	Генетический и морфологический	Экологический (флористический и физиономический) и синдинамический
Выраженность архетипа	Более или менее четкая. Архетипы низших рангов включают большинство признаков архетипов высших рангов, число различающихся признаков архетипа по этой причине тем больше, чем ниже таксономический ранг	Как правило, нечеткая, особенно у синтаксонов высшего ранга. Включение признаков архетипов высших единиц в архетипы низших рангов неполное, зависимость возрастания числа признаков архетипа при понижении синтаксономического ранга прослеживается не всегда
Жесткость иерархической системы	Высокая, особенно у рангов вид, семейство и класс, хотя в некоторых группах один и тот же таксон можно с равным успехом отнести к двум вышестоящим таксонам. Таксономическое скольжение отмечается нечасто	Как правило, низкая. Доля синтаксонов, которые с равным основанием можно отнести к двум или даже нескольким вышестоящим единицам, велика. Синтаксономическое скольжение достаточно обычно

Синтаксономия не учитывает эволюцию растительности, но отражает сукцессионный статус РС – стадию аллогенной или автогенной восстановительной сукцессии (см. раздел 15.3.1). Таким образом, по своей природе синтаксономия является эколого-динамической.

Построение классификации осложняется тем, что в РС разных моделей различается структура – выраженность и устойчивость доминантов, степень зависимости от них второстепенных видов, флористическое богатство, амплитуда вариаций этих признаков при сезонных изменениях и разногодичных флюктуациях, время существования РС и т.д. В итоге, в РС водных макрофитов основным критерием установления ассоциаций являются доминанты, в лесных РС – флористический состав и доминанты, в луговых РС – флористический состав.

15.2. Краткий очерк истории синтаксономии

История классификации растительности неоднократно была предметом содержательных обзоров (Whittaker, 1962; Александрова, 1969; Трасс, 1976), причем через 50 лет после опубликования обзора Р. Уиттекера он не потерял ценности. Основные положения, которые сформулировал Уиттекер, сводятся к следующему.

При выборе принципов классификации ведущую роль сыграла «экология экологов», так как у фитоценологов индуцировался эффект запечатления (в понимании С.В. Мейена, 1977) от особенностей РС (выраженность или невыраженность доминантов), с которых было начато изучение растительности. В итоге, различия классифицируемых РС породили различия подходов к их классификации. Так появились две основные традиции: северная (или «лесная») доминантная – в США, странах Скандинавии, в России; и южная (или «травяно-кустарниковая») флористическая (во Франции).

В рамках этих традиций отмечалась поливергенция классификационных подходов, что превращало общее состояние проблемы классификации в хаос. Разные системы единиц оказывались альтернативами, достоинства и недостатки которых было невозможно оценить вследствие отсутствия критериев качества классификации. Р. Уиттекер отметил, что состояние этой проблемы к началу 1960-х годов было ближе к искусству, чем к науке. Наиболее развитой системой классификации растительности Р. Уиттекер (как, впрочем, и В.Д. Александрова) считал систему Браун-Бланке, пророчески предсказав вытеснение этой системой других подходов к классификации. Ярким примером такого вытеснения было присоединение в 1930-е годы к направлению Браун-Бланке Уппсальской доминантной школы Г. Дю-Рие (Александрова, 1969).

Кроме того, в истории развития экологической классификации растительности проявились три последовательных этапа: дедуктивный, индуктивно-дедуктивный и дедуктивно-индуктивный. Два первых из них были характерны для обеих традиций, а третий – только для южной.

Дедуктивный этап. Установление единиц растительности путем деления разнообразия РС «сверху» практиковалось в конце XVIII – первой половине XIX века К. Линнеем в Швеции, К. Бэрм в России, О. Сендтнером (O. Sendtner) в Германии, Ч. Мерриамом

(С.Н. Merriam) в США. Этот подход был прост и удобен, но не стимулировал выявления существенных признаков, обуславливающих дифференциацию растительности на экологические типы. Он стал объектом критики уже во второй половине XIX столетия в работах Х. Поста (H. Post) и Р. Хульта (R. Hult). В дальнейшем подход сохранится при районировании растительности и выделении биомов на основе ФТР (см. раздел 2.3).

Индуктивно-дедуктивный этап. Растительность группировалась в физиономические единицы на основе изучения состава слагающих РС видов разных ЖФ и особенно доминантов, по которым выделялись формации. Доминанты, что называется, «били в глаза», и потому на фоне стремления индуктивно объединять РС сохранялись возможности дедуктивного разделения РС по сходству доминантов. Эти представления более или менее независимо возникали в разных странах: Германии (А. Гумбольдт, А. Гризебах), Франции (Х. Крист), России (С.И. Коржинский), Дании (О. Друде, А. Варминг). Они сохранились до наших дней, и используются при составлении мелкомасштабных карт растительности земного шара, хотя термин «формация» вытеснен его экосистемным эквивалентом – «биоомом».

Примером развитого варианта индуктивно-дедуктивной системы является «Унифицированная национальная система классификации растительности» для особо охраняемых территорий США (Final draft..., 1994). В ней сочетаются элементы дедуктивного деления растительности при установлении высших единиц (система, физиономический класс, физиономический подкласс, группа формаций, формация) и индуктивного – на уровне низших единиц (союзов и сообществ). При этом объем «союзов» в этой системе более дробный, чем в рассматриваемой далее системе Браун-Бланке.

Дедуктивно-индуктивный этап. Этот подход пришел в НОР в начале XX столетия благодаря работам Г. Брокман-Ероша (H. Brockmann-Jerosch), предложившего группировать РС в типы на основе флористического состава. Роль дедукции при этом уменьшается, но не исчезает: в поле исследователь интуитивно делит растительность на типы со сходным флористическим составом, а в камеральный период проверяет правомочность дедуктивной гипотезы индуктивной обработкой материала. Таким образом, сочетание дедукции и индукции определяется одаренностью исследователя: чем он талантливее (обладает более развитой интуицией на основе знания экологических закономерностей растительности), тем в процессе классификации выше роль дедукции и ниже – индукции.

Этот подход достиг наибольшего развития в работах «фитосоциологического Линнея» Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, van der Maarel, 1978; Миркин, 1985), который разработал принципы эколого-флористической классификации РС. В силу проявления «экологии экологов», подход наиболее легко приживался в странах, где исследовалась травяная растительность, и наиболее трудно – в «лесных» странах, так как там исследователи продолжали использовать (и используют еще и сегодня) доминантный принцип выделения типов РС. Доминанты проще для учета, и при их высоком разнообразии (например, в лесах США) доминантными типами РС также можно отразить разнообразие экологических условий, которые формируют растительность и определяют ее функциональные особенности.

Подход Браун-Бланке проявил «агрессивность» (в понимании Х. Трасса, 1976) и, как уже отмечалось, в 1930-е годы постепенно «поглотил» сначала классификационные подходы фитоценологов скандинавских стран и Германии, в 1950-е годы – пришел в Японию, а в 1980-е годы – получил распространение в России, Канаде, а затем и в США, хотя его прогресс в североамериканских странах протекает весьма медленно.

В конце XX столетия конвергенция исследований фитосоциологов на основе подхода Браун-Бланке продолжалась: произошла «агрессия» подхода на другие континенты (Pignatti et al., 1993; Pignatti, Pignatti, 1994; Lawesson, 1994). Усилились и внутриевропейские интеграционные процессы по разработке единой синтаксономии Европы (Pignatti, 1990; Mucina et al., 1993; Schaminee et al., 1993; Moravec, 1994; Pignatti et al., 1995). В XXI веке эти тенденции получили дальнейшее развитие (Braun-Blanquetia, 2010).

15.3. Подход Браун-Бланке

Подход Браун-Бланке часто называют флористическим. По флористическим критериям устанавливаются синтаксоны, маркирующие разные условия среды и стадии сукцессионного процесса. Рассмотрим общую характеристику подхода, некоторые вопросы методики получения исходных данных, правила принятия синтаксономических решений и тенденции развития классификации с использованием компьютерных «технологий» (баз данных, методов группирования геоботанических описаний).

15.3.1. Общая характеристика подхода

Поскольку подход был уже неоднократно подробно описан в литературе (Александрова, 1969; Westhoff, van der Maarel, 1978; Миркин, Розенберг, 1978; Dierschke, 1983), нет необходимости давать характеристику содержанию этапов классификации (рекогносцировочного, аналитического, синтетического, синтаксономического). Ограничимся перечислением тех достоинств подхода, которые помогли ему стать «синтаксономическим эсперанто» современной НОР. Кроме того, рассмотрим некоторые новые аспекты методики классификации с использованием подхода Браун-Бланке: практику принятия синтаксономических решений, компьютерные методы классификации и требования к исходному материалу (геоботаническим описаниям), на основе которого создается синтаксономия.

Высокая информативность синтаксонов. Очевидно, что универсальная классификация «на все случаи жизни» невозможна, и любая классификация преследует определенную цель и ставит задачей получить систему единиц, которые в наибольшей мере отражают разнокачественность объектов в ракурсе поставленной цели. Классификация растительности, как уже отмечалось, ставит задачей построение иерархии типов РС, различающихся по отражению главных факторов их организации – экологических условий местообитания и сукцессионного статуса.

Сукцессионный статус определяет время жизни РС одного синтаксона. РС, представляющие первые стадий восстановительных сукцессий, живут годы (и даже меся-

цы), РС различных вариантов климакса живут десятилетия и столетия (вне зависимости от того, представляют они действительно климакс или длительно существующую стадию сукцессии, на которой растительность задержалась надолго в результате постоянного действия внешнего фактора, например, присельные выгоны возле старых сел). С экологическим и сукцессионным статусом связаны многие другие существенные признаки РС: видовое богатство, продуктивность, синморфология, синфенология.

Гибкость критериев классификации. Представление о подходе Браун-Бланке как о чисто флористическом (и тем более, как опирающемся на устаревшие критерии, подобные характерным видам с высокой верностью) – заблуждение. Флористические критерии являются основными, но они часто дополняются физиономическими. Доминанты учитываются на рангах класса, ассоциации и более дробных единиц, в особенности – фации. Роль физиономических критериев различается в разных типах РС – она тем выше, чем ниже ВБРС. В РС пустынь и водных макрофитов ассоциации практически соответствуют «формациям» отечественной доминантной классификации. Велика роль доминантов при классификации рудеральных РС. Кроме того, при классификации в соответствии с установками Браун-Бланке учитываются экотоп и географическое положение РС.

Эти дополнительные критерии «стоят за» классификацией и влияют на процесс принятия синтаксономических решений, чем объясняются сложности развития «автоматических» методов классификации. Даже после того, как компьютер объединит РС в кластеры и построит дендрограммы их сходства, окончательный вывод о ранге каждого из «кустов» дендрограммы делает опытный синтаксономист. При этом он опирается не только на формальные флористические различия кластеров-фитоценозов, но и на весь комплекс признаков РС (Вальтер, 1982; Pignatti, 1994, 1996; Dale, 1995; Nakes, 1994). Немалую роль при построении синтаксономии играет интуиция (синтаксономический такт) – «имплицитное» не вербализируемое знание (по М. Полани, см. Голубовский, 1996).

В зависимости от ВБРС меняется и целостность диагностической комбинации видов – архетипа синтаксона. В богатовидовых РС (неморальные леса, степи, луга) эти комбинации достаточно реальны, хотя их состав меняется на протяжении ареала высших единиц, особенно классов и порядков. В малоовидовых РС, напротив, эти комбинации весьма условны и крайне неполно представлены в конкретных РС единиц низших рангов (ассоциации, субассоциации). Таким образом, диагностические комбинации видов высших единиц являются всего лишь суммой видов, на основании которых выделяются низшие единицы (типичный пример – водная и прибрежно-водная растительность).

Открытость системы, преемственный характер развития классификации. При развитии синтаксономии возможны любые ее дополнения без разрушения созданной ранее иерархии: встраивание новых синтаксонов в уже существующую иерархию, дополнение ее новыми высшими единицами. Причем старое и новое в классификации взаимодействуют, так как меняются оценки диагностической значимости видов, уточняются объем и структура синтаксонов (проводится синтаксономическая коррекция).

Приток нового материала может быть значительным, что происходит сегодня при изучении растительности гигантских пространств Сибири, где в последние годы описан ряд новых классов (см. раздел 16.4). Тем не менее гибкость классификационной системы позволило «ассимилировать» новые синтаксоны в уже сложившуюся синтаксономию без ее разрушения.

При принятии синтаксономических решений используется опыт предшествовавших классификаций. В синтаксономии немалую роль играет не только «имплицитное» знание, но, как и в практике английского суда, «метод прецедентов». К примеру, при разработке классификации степной растительности Южной Сибири и Монголии (класс *Cleistogenetea squarrosae*), использовался опыт создания синтаксономии европейских степей класса *Festuco-Brometea*.

Последовательный редукционизм. В логике подхода заложены возможности классифицирования любой растительности вне зависимости от того, дискретна она или непрерывна, так как на всех этапах классификационной процедуры (рекогносцировочный, аналитический, синтетический, синтаксономический) последовательно выбраковываются переходные или редко встречающиеся комбинации видов. Таким образом, континуум преобразуется в дискретность – создается некое подобие кристаллической решетки с ядрами-синтаксонами, разделенными «фитосоциологическими смесями» (экотонами), которые не отнесены ни к одному из синтаксонов и лишь синтаксономически интерпретируются как переходы между ними. При этом, когда на основе синтаксономии составляется крупномасштабная карта, площадь «смесей» может оказаться больше площади тех РС, которые составили основу классификации. Синтаксоны-ядра представляют наиболее типичные ансамбли видов, но они вовсе не обязательно (хотя это и желательно) должны преобладать по площади над «смесями».

Редукция на этапе реконгосцировки проявляется в интуитивном улавливании «ядер», на аналитическом – в утрировании дискретности за счет типического отбора мест описаний, на синтетическом – за счет устранения эвритопов из числа дифференцирующих видов и выбраковки тех описаний, которые представляют «смеси» и, несмотря на редукцию аналитического этапа, попали в фитосоциологическую таблицу.

На синтаксономическом этапе редукция продолжается за счет выбраковки некоторых фитоценонов (безранговых типов РС), которые признаны переходными и мешающими созданию четкой картины дифференциации растительности на синтаксоны. Впрочем, в последние десятилетия, особенно у фитосоциологов из малых стран Европы, где площадь растительности ограничена (а «плотность геоботаников» сохраняется высокой), экотонные РС «серых зон» все чаще включаются в синтаксономию как единицы ранга ниже ассоциации (Mucina, 1997).

Использование интеллектуального потенциала исследователя. Использование интуиции («имплицитного» знания) делает подход Браун-Бланке привлекательным, так как позволяет проявиться творческой индивидуальности синтаксономиста. Все описанные этапы редукции непрерывности до дискретности в значительной степени интуитивны, и исследователь должен быть не только прекрасным флористом и внимательным ботаником, который не пропускает виды при получении исходного ма-

териала – геоботаническом описании растительности. Он должен быть наделен и «синтаксономическим тактом» – способностью принимать синтаксономические решения и оценивать правомочность таких решений, принятых коллегами. Этой интеллектуальной привлекательностью метода объясняется описанный далее феномен динамики молодой генерации фитосоциологов в России в период 1950-2000-х гг. В 1950-1970-е гг. в силу «неинтеллектуальности» доминантной классификации наблюдался массовый отток из фитосоциологии наиболее способных исследователей в другие области экологии растений, а с 1980-х годов, когда в СССР и затем в Россию пришел подход Браун-Бланке, – обратный процесс.

Однако интуиция исследователя не может быть «безудержной фантазией», так как постоянно контролируется традицией – правилами классификации. В итоге взаимодействия интуиции и жестких требований к результатам классификации процесс построения синтаксономии напоминает игру джаз-ансамбля диксиленд, когда музыкантам предоставляется возможность импровизаций, но в рамках условий, заданных тональностью, ритмом и музыкальной темой.

Развитая система номенклатуры. Берущая свое начало от опыта таксономии синтаксономия имеет свои правила опубликования результатов классификации и документирования принятых решений на основе «Кодекса фитосоциологической номенклатуры» (опубликовано 3-е издание, Вебер и др., 2005). Краеугольное положение «Кодекса» – охрана приоритетов синтаксонов, использование номенклатурных типов (геоботанических описаний – для ассоциаций и субассоциаций, ассоциаций – для союзов и подсоюзов, союзов – для прорядков, порядков – для классов) и требование документировать любое синтаксономическое решение фитосоциологическими таблицами, включающими полные геоботанические описания.

Для соблюдения требований «Кодекса» в рамках Международной ассоциации науки о растительности (IAVS) была создана специальная номенклатурная комиссия, которая с 1987 г. по 1994 год регулярно публиковала списки новых валидных синтаксонов (Index of new Names of Syntaxa Published in ... и Index of new Names of Syntaxa Typified in...) на страницах журнала «Folia geobotanica et phytotaxonomica». Однако после 1994 г. публикация таких списков, к сожалению, прекратилась. По решению IAVS создан Комитет по совершенствованию «Кодекса», результаты его деятельности были недавно опубликованы (Willner et al., 2011). В статье подробно рассмотрены критерии для признания синтаксонов ошибочно установленными и нуждающимися в замене (*nomina ambigua*, *nomina inverse*, *nomina mutata*) или рекомендованными для сохранения (*nomina conservanda*).

Следует заметить, что и без того сложное содержание третьего издания «Кодекса» от этих разъяснений проще не стало. Для использования «Кодекса», особенно молодыми исследователями, целесообразно организовывать специальные семинары, на которых опытные синтаксономисты, овладевшие принципами и правилами «Кодекса», на практических примерах поделятся своим опытом.

Впрочем, у «Кодекса» есть противники, в том числе мэтр синтаксономии С. Пиньятти (Pignatty, 1996), который после публикации первого издания «Кодекса» назвал его догмой, сдерживающей развитие синтаксономии. В этой критике есть рациональ-

ное, так как требование следовать приоритету, которое «реанимирует» синтаксоны, уже неиспользующиеся в практике синтаксономистов и замененные на более удачные, часто напоминает предложение пересечь из современного автомобиля на лошадь. Приоритетное название синтаксона не всегда самое лучшее и удобное.

В то же время «Кодекс» уже сыграл и продолжает играть большую роль для наведения порядка в синтаксономии. Особенно он полезен для тех российских синтаксономистов, которые только вступают на путь следования подходу Браун-Бланке. «Кодекс» положен в основу деятельности редакции Всероссийского геоботанического журнала «Растительность России».

Последствия «синтаксономического диксиленда», тем не менее, пока полностью преодолеть не удастся, и потому в разных геоботанических группах (разных странах) используются разные системы синтаксонов с различающимися диагностическими комбинациями одних и тех же синтаксонов. Это является следствием проявления «принципа множественности синтаксономических решений», которое преодолевается на договорной (конвенционалистской) основе. В 1950-е гг. задачу составления единого продромуса растительности Европы пытался решить Р. Туксен и безуспешно. С 1990-х гг. под эгидой IAVS разработку системы высших единиц растительности курирует Л. Муцина. Однако такая система пока не разработана, и можно полагать, что ее создание будет сопровождаться острыми дискуссиями.

15.3.2. Классический и неклассический синтаксономический анализ

Как уже отмечалось, классификационная процедура при подходе Браун-Бланке состоит из четырех этапов: рекогноцировки, аналитического, синтетического и синтаксономического. Три первых этапа у российских фитоценологов вопросов уже не вызывают: любой геоботаник в состоянии осуществить типический отбор участков однородной растительности, в которых закладываются пробные площадки, выполнить геоботанические описания и выделить однородные фитоценоны. Сложности для российских фитоценологов, особенно начинающих, представляет синтаксономический этап классификации растительности тех регионов, для которых синтаксономия не разработана. В цитированных работах о методе Браун-Бланке конкретных рекомендаций для выполнения синтаксономического этапа нет, приводятся лишь примеры уже созданной синтаксономии. Предполагается, что при установлении новых синтаксонов и обосновании их диагнозов начинающий фитоценолог может использовать метод прецедентов (аналогов), то есть опираться на уже накопленный опыт коллег.

В этом разделе сформулированы основные практические рекомендации для выполнения синтаксономического анализа¹. При этом, наряду с классическим (традиционным) синтаксономическим анализом, в котором строится полная иерархия, мы рассмотрим неклассический синтаксономический анализ с редуцированной иерархией

¹ Раздел написан на основе статьи Б.М. Миркина, В.Б. Мартыненко, С.М. Ямалова и Л.Г. Наумовой (Миркин и др., 2009).

синтаксонов в соответствии с методом «дедуктивной» классификации К. Копечки и С. Гейни (Коре́ску, Не́йну, 1974; Коре́ску, 1988, 1992).

Для иллюстрации описываемых подходов синтаксономического анализа мы использовали опыт классификации растительности лесов ЮУР (Мартыненко и др., 2005; 2007; 2008) и синантропной растительности Башкортостана (Синантропная..., 2008; Ямалов, 2011). Приводятся сокращенные дифференцирующие таблицы, полную характеристику синтаксонов можно найти в цитированных публикациях.

Синтаксономический анализ появился одновременно с подходом Браун-Бланке (в его основе лежали аналогии с систематикой растений), при этом разрабатывается полная синтаксономия. Как правило, он используется для систематизации геоботанических описаний естественной растительности. Возможны два варианта такого анализа.

Создание новой синтаксономии («от нуля»). Если для исследуемого района полностью отсутствует синтаксономия, а растительность этой территории имеет существенные отличия от районов, для которых синтаксономия уже разработана, то в этом случае индуктивно строится новая иерархия синтаксонов, включая новые высшие единицы (классы и порядки). При этом используется опыт синтаксономии, созданной для аналогичной растительности других регионов. В разрабатываемую синтаксономию включается часть «старых» синтаксонов, представляющих интразональную растительность (РС водных макрофитов, сфагновых болот, сегетальной растительности и др.). Так создавалась синтаксономия гемибореальных лесов Сибири (Ермаков, 2003) и растительности верховий реки Колымы (Синельникова, 2009).

Встраивание новых синтаксонов в уже существующую систему. В силу открытости системы Браун-Бланке добавление новых синтаксонов оказывает влияние на уже сформировавшуюся синтаксономию и может привести к необходимости коррекции диагностических блоков синтаксонов и даже к изменению синтаксономической иерархии с повышением или понижением ранга некоторых синтаксонов («синтаксономическому скольжению»). К примеру, такое «подлаживание» ранее разработанной синтаксономии к специфике своего района выполнено брянскими фитосоциологами Ю.А. Семенищенковым (2009) и Е.А. Авериновой (2010). Если некоторые новые синтаксоны ранга ассоциации или союза не удастся включить ни в одну из ранее выделенных высших единиц, то они временно включаются в синтаксономию без подчинения высшим единицам. Так, С.М. Ямалов в Национальном парке «Башкирия» на осыпях описал сообщество *Cystopteris dickieana*–*Schiverekia hyperborea*, которое не удалось отнести ни к одному из известных классов растительности (Флора..., 2010).

В ряде случаев у фитоценолога возникает непростая дилемма: следует установить новую единицу или лучше «втиснуться» в уже существующую, откорректировав состав ее диагностических видов за счет исключения тех из них, которые не встречаются в исследуемом регионе, и включения в блок диагностических видов региональных таксонов. При этом принимать решение помогает все тот же «синтаксономический такт», то есть умение анализировать сходство и различие всего флористического состава фитоценонов с учетом их экологии, географии и количественной представленности видов. При прочих равных всегда предпочтительнее не выделять новой единицы. Однако не следует увлекаться «традиционализмом» и «натягивать» единицы, ус-

тановленные в одном районе, на флористически отличающуюся растительность другого района, например, использовать синтаксоны, установленные в Центральной Европе, для растительности Восточной Европы (Булохов, 2003).

Неклассический синтаксономический анализ. В этом случае полная синтаксономическая иерархия не строится. В соответствии с «дедуктивным методом», рассматриваемым далее более подробно, выделяются «сообщества», которые относятся сразу к высшим единицам – порядкам и классам (причем часто к двум высшим единицам, переход между которыми они представляют). Этот прагматический вариант классификации анализа наиболее удобен при систематизации данных о синантропной растительности, которая сформирована видами с широкими эколого-фитоценоотическими ареалами. Как правило, такие РС являются серийными и представляют стадии восстановительной или аллогенной сукцессии. При длительном постоянном влиянии внешнего фактора на РС (пахотное использование, длительный интенсивный выпас) они могут стать хронически-серийными, то есть достаточно устойчивыми дисклимаксами (см. раздел 18.1).

Основные варианты диагноза при классическом синтаксономическом анализе

При рассмотрении некоторых наиболее распространенных вариантов диагноза синтаксонов мы будем придерживаться взгляда на диагностические комбинации видов без разделения на характерные виды (центрированы в данном синтаксоне) и дифференцирующие виды (диагностируют краями своих экологических амплитуд). Практика показала, что при расширении района исследований и увеличении числа геоботанических описаний виды, которые считались характерными, оказываются дифференцирующими, т.е. представлены в нескольких типах сообществ. Такого широкого понимания группы диагностических видов придерживается большинство российских фитоценологов, которые публикуют статьи на страницах журнала «Растительность России» (см. раздел 16.5). Однако при рассмотрении вариантов диагноза мы будем оперировать терминами «характерный» и «дифференцирующий» как условными и поясняющими диагностическую роль видов в конкретной совокупности описаний.

Все разнообразие вариантов принятия синтаксономических решений можно свести к пяти основным ситуациям.

Классическая дихотомия. Этот вариант диагноза соответствует первому этапу развития направления Браун-Бланке, когда основу выделения синтаксонов составляли характерные виды. Для каждого синтаксона устанавливается своя комбинация «характерных» видов (рис. 24). Такая «синтаксономическая развязка» позволяет построить синоптическую таблицу с четко выраженной диагональю. Чаще всего это возможно только при «первичной инвентаризации» – классификации растительности какой-либо новой территории с ограниченной площадью и без сравнения с синтаксономией других районов. При расширении объема выборки геоботанических описаний диагностические блоки «характерных» видов во многих случаях «рассыпаются».

Приведем пример (табл. 26), иллюстрирующий «классическую дихотомию» при дифференциации четырех ассоциаций хвойно-широколиственных лесов союза *Aconito septentrionalis–Piceion obovatae*. Все ассоциации имеют четко различающиеся диагностические группы «характерных» видов.

Диагноз по критерию отсутствия. Критерий отсутствия как дополнительный работает в любом варианте диагноза, усиливая значимость критерия присутствия видов диагностического блока (или блоков). О роли этого критерия специально писал А. Юрко (Jurko,

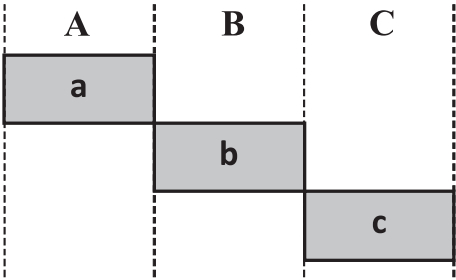


Рис. 24. Схема диагноза синтаксонов при классической дихотомии.
На этом рисунке, а также на рис. 25-28 прописными буквами обозначены синтаксоны, строчными – диагностические комбинации видов

Таблица 26

**Дифференциация четырех ассоциаций
темнохвойно-широколиственных лесов Южно-Уральского региона**

Синтаксон		1	2	3	4
Д.в. ассоциации <i>Carici rhizinae–Piceetum obovatae</i>					
<i>Euonymus verrucosa</i>	-sl	V	.	.	.
<i>Sambucus sibirica</i>	-sl	IV	.	I	.
<i>Rosa glabrifolia</i>	-sl	IV	I	.	.
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	-sl	IV	.	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	-hl	IV	.	.	I
Д.в. ассоциации <i>Chrisosplenio alternifolii–Piceetum obovatae</i>					
<i>Tilia cordata</i>	-t1	.	V	.	II
<i>Athyrium filix-femina</i>	-hl	.	V	.	I
<i>Festuca altissima</i>	-hl	.	IV	.	.
<i>Knautia tatarica</i>	-hl	.	III	.	.
<i>Conioselinum tataricum</i>	-hl	.	III	.	.
Д.в. ассоциации <i>Cerastio pauciflori–Piceetum obovatae</i>					
<i>Myosotis sylvatica</i>	-hl	.	.	V	+
<i>Valeriana wolgensis</i>	-hl	.	.	V	.
<i>Ranunculus subborealis</i>	-hl	.	.	IV	.
<i>Cicerbita uralensis</i>	-hl	.	I	IV	.
Д.в. ассоциации <i>Violo collinae–Piceetum obovatae</i>					
<i>Viola collina</i>	-hl	I	.	.	V
<i>Brachypodium pinnatum</i>	-hl	I	I	.	V
<i>Digitalis grandiflora</i>	-hl	.	.	.	V
<i>Atragene speciosa</i>	-sl	.	.	.	IV
<i>Adenophora lilifolia</i>	-hl	.	.	.	IV

Примечание. В этой таблице, а также в табл. 27-30 использованы следующие обозначения: t1 – первый ярус древостоя, t2, t3 – второй и третий (подрост) подъярусы древостоя; sl – кустарниковый ярус; hl – травяной ярус; Д. в. – диагностические виды.

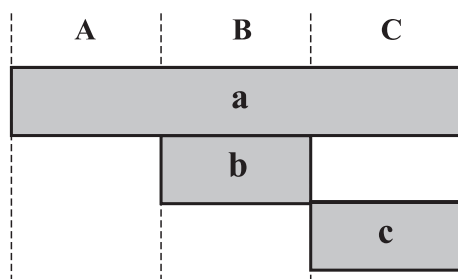


Рис. 25. Схема диагноза синтаксонов по критерию отсутствия

1973), сформулировавший принцип «многосторонней дифференциации растительных сообществ» и подчеркнувший, что во многих случаях критерий отсутствия играет даже большую диагностическую роль, чем присутствие видов диагностической группы. В практике синтаксономии достаточно обычна ситуация, когда в составе высшей единицы оказывается синтаксон более низкого ранга (союз в порядке, ассоциация в союзе, субассоциация или вариант в ассоциации), у которого нет своих диагностических видов (рис. 25). Обычно та-

кие сообщества представляют центральную часть синтаксона следующего ранга, а его периферические части «разобраны» по наличию диагностических блоков видов.

У синтаксона, выделенного по этому варианту диагноза, диагностическая комбинация видов повторяет диагностический блок вышестоящей единицы, по этой причине, как правило, такой синтаксон выбирается в качестве номенклатурного типа синтаксона более высокого ранга (например, субассоциация *typicum* в ассоциации, ассоциация в союзе и т.д.). Синтаксоны, выделенные по критерию отсутствия, обычно отличаются более бедным видовым составом. Впрочем, у них могут быть отличия по физиономии, то есть составу доминантов. Кроме того, при установлении единицы

Таблица 27

Диагноз варианта *typica* (оп. 1-11) ассоциации *Tilio cordatae–Pinetum sylvestris*

Номер описания		1	2	3	4	6	8	9	10	11	12	13	14	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
Д. в. <i>Tilio cordatae–Pinetum sylvestris</i> и варианта <i>typical</i>																										
<i>Pinus sylvestris</i>	-t1	3	4	3	3	3	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3	3	2	2	3	
<i>Tilia cordata</i>	-t3	1	1	.	2	3	3	2	2	2	2	1	3	.	r	3	1	.	1	3	2	+	r	3	+	
<i>Quercus robur</i>	-t3	+	+	r	+	r	r	+	r	+	r	r	+	r	r	r	.	r	r	r	r	r	r	r	к	
<i>Acer platanoides</i>	-t3	r	+	r	r	+	r	+	r	+	.	r	+	r	r	r	R	+	r	r	1	.	r	+	+	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	-hl	+	+	3	+	+	2	+	1	+	1	1	1	1	1	+	2	1	+	+	+	+	1	+	+	
<i>Digitalis grandiflora</i>	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	.	r	+	.	+	r	+	
<i>Pulmonaria mollis</i>	-hl	.	+	+	+	+	r	.	+	+	r	+	.	+	r	r	R	r	+	+	.	+	+	.	.	
<i>Hieracium albocostatum</i>	-hl	r	r	r	.	r	.	+	.	r	.	.	r	.	+	r	+	.	r	.	r	.	.	.	к	
<i>Poa nemoralis</i>	-hl	+	.	r	r	+	r	r	.	.	r	.	+	r	.	.	R	r	.	.	r	r	.	r	.	
Д. в. варианта <i>Lupinaster pentaphyllus</i>																										
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	-hl	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	+	+	r	r	r	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Silene nutans</i>	-hl	.	.	.	к	.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	r	r	R	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Moehringia lateriflora</i>	-hl	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	.	R	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Trommsdorffia maculata</i>	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	r	r	R	.	.	.	.	.	.	.	.
Д. в. варианта <i>Carex pilosa</i>																										
<i>Carex pilosa</i>	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	1	2	+	2	1	2	
<i>Carex macroura</i>	-hl	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1	2	2	3	2	1	1	
<i>Abies sibirica</i>	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	+	2	1	+	2	1	r	+	
<i>Picea obovata</i>	-t3	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	+	r	+	+	1	.	r	
<i>Athyrium filix-femina</i>	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	r	r	.	

по критерию отсутствия привлекаются и другие критерии, «стоящие за» классификацией – условия местообитания, география и т.д.

Этот случай диагноза мы иллюстрируем обоснованием варианта *typica* ассоциации *Tilio cordatae–Pinetum sylvestris* (табл. 27).

С.М. Ямалов (2011) по критерию отсутствия видов союза *Helictotricho–Stipion* дифференцировал порядки настоящих (*Helictotricho–Stipetalia*) и луговых (*Festucetalia valesiacae*) степеней.

Дихотомия, усиленная диагностическими блоками высших единиц. При этом варианте принятия синтаксономических решений диагностическая роль комбинаций «характерных» видов блоков с и d усиливается «дифференцирующими» видами из диагностических блоков а и b, представляющих высшие единицы (табл. 28, рис. 26). Обычно этот вариант диагноза используется при выделении ассоциаций или союзов, располагающихся у границ синтаксонов более высокого ранга. В приведенном примере диагностическая роль «характерных» видов союзов *Aconito septentrionalis–Piceion obovatae* и *Veronico teucrii–Pinion sylvestris* усиливается «дифференцирующими» диагностическими комбинациями классов *Quercus–Fagetalia* и *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae*.

Таблица 28

Дифференциация лесов союзов *Aconito–Piceion* и *Veronico–Pinion*

Синтаксон		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Д. в. класса <i>Quercus-Fagetea</i> и порядка <i>Fagetalia</i>																					
<i>Asarum europaeum</i>	-hl	IV	III	V	V	V	V	V	V	II	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	+
<i>Pulmonaria obscura</i>	-hl	III	.	V	V	IV	V	V	V	II	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	+
<i>Ulmus glabra</i>	-t3	IV	II	V	IV	+	IV	V	V	+	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Galium odoratum</i>	-hl	V	I	V	V	II	III	V	V	II	.	r	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Acer platanoides</i>	-t2	IV	+	V	III	.	I	II	V	+	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.
<i>Lamium album</i>	-hl	II	III	+	IV	.	III	V	IV	r	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	-hl	III	+	I	IV	III	V	IV	V	IV	.	r	.	.	+	.	I	+	I	II	.
<i>Viburnum opulus</i>	-t3	+	II	I	+	V	III	II	III	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
<i>Festuca altissima</i>	-hl	II	.	I	IV	.	I	III	IV	I	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>Campanula trachelium</i>	-hl	II	I	I	I	II	V	+	II	.	.	.	+	.	I	.	.	.	.	.	.
Д. в. союза <i>Aconito-Piceion</i>																					
<i>Picea obovata</i>	-t1	.	.	.	r	V	V	V	III	V	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	+
<i>Abies sibirica</i>	-t1	.	.	.	r	IV	V	III	IV	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Betula pubescens</i>	-t1	.	+	.	+	I	II	IV	II	IV	.	.	I	.	I	.	.	II	.	I	.
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	-hl	.	.	.	.	II	I	II	III	II	.	r	.	.	r	.	II	.	.	.	+
<i>Oxalis acetosella</i>	-hl	.	+	.	r	V	IV	III	.	V	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	I
Д. в. класса <i>Brachypodio-Betuletea</i> и порядка <i>Chamaecytiso-Pinetalia</i>																					
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	-s1	.	+	r	.	I	r	.	.	.	V	IV	III	V	IV	V	V	III	+	I	.
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	r	V	II	V	V	III	V	V	IV	III	II	.
<i>Campanula glomerata</i>	-hl	.	.	r	.	.	r	.	.	II	IV	I	IV	III	I	IV	V	IV	V	II	.
<i>Achillea millefolium</i>	-hl	.	.	r	.	+	.	r	.	.	V	IV	IV	III	V	IV	V	II	III	II	.
<i>Silene nutans</i>	-hl	+	.	.	.	+	r	.	.	.	V	IV	IV	III	IV	III	IV	II	.	.	.
<i>Euphorbia gmelinii</i>	-hl	+	.	+	r	.	.	.	.	.	V	V	II	III	III	II	IV	II	III	I	.
<i>Trollius europaeus</i>	-hl	I	.	.	.	.	.	r	.	+	I	+	III	II	+	III	r	V	V	IV	.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Д. в. союза <i>Veronico-Pinion</i>																				
<i>Origanum vulgare</i>	-hl	+	I	+	r	.	.	.	.	.	V	V	II	III	V	.	.	+	.	I
<i>Phlomis tuberosa</i>	-hl	+	+	I	.	.	+	.	r	.	II	IV	IV	III	III	.	r	+	+	.
<i>Filipendula vulgaris</i>	-hl	.	+	.	.	.	.	.	.	.	V	III	III	V	IV	.	+	.	.	.
<i>Seseli libanotis</i>	-hl	.	.	r	.	.	+	.	.	.	V	IV	V	.	IV	.	+	.	+	.
<i>Elytrigia repens</i>	-hl	.	+	.	.	.	.	.	.	.	V	II	III	III	I	.	.	r	.	.
<i>Fragaria viridis</i>	-hl	.	.	r	r	.	.	.	.	.	V	I	III	II	II	.	r	.	.	.

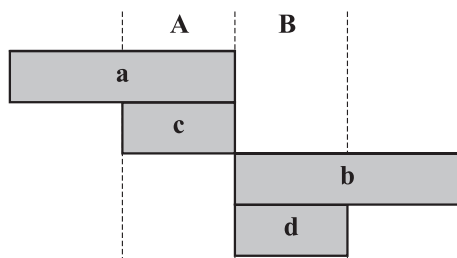


Рис. 26. Схема диагноза двух синтаксонов по «характерным» видам, усиленная диагностическими блоками высших единиц

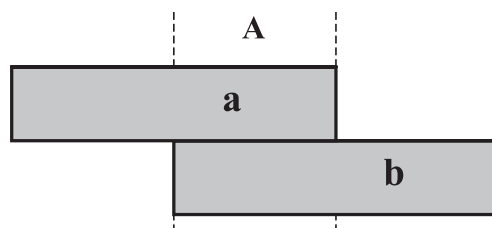


Рис. 27. Схема диагноза синтаксона по перекрытию комбинаций «дифференцирующих» видов

Выделение синтаксонов по перекрытию блоков диагностических видов высших единиц. Этот вариант установления синтаксонов (рис. 27) используется достаточно широко. Например, по критерию перекрытия блоков диагностических видов выделен класс *Vaccinietea uliginosi* (перекрытие комбинаций классов *Vaccinio-Piceetea* и *Oxycocco-Sphagnetetea*), порядок *Galietalia veri* (перекрытие комбинаций классов *Molinio-Arrhenatheretea* и *Festuco-Brometea*).

При разработке синтаксономии лесов ЮУР этот вариант реализован при выделении подсоюза *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris*, который представляет неморально-травные сосняки (табл. 29). Эти сосново-липовые леса в отличие от сложных боров

Таблица 29

Диагноз подсоюза *Tilio-Pinenion*

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	13
Д. в. класса <i>Quercio-Fagetea</i> и порядка <i>Fagetalia</i>											
<i>Asarum europaeum</i>	-hl	IV	V	IV	II	IV	III	.	.	.	+
<i>Tilia cordata</i>	-t2	V	IV	III	V	IV	IV	.	r	r	.
<i>Acer platanoides</i>	-t2	IV	III	I	IV	IV	+	.	.	.	.
<i>Acer platanoides</i>	-t3	V	IV	IV	V	V	II	.	.	r	.
<i>Ulmus glabra</i>	-t3	V	IV	I	IV	IV	II	.	.	.	+
<i>Pulmonaria obscura</i>	-hl	IV	V	III	II	III	.	.	.	.	+
<i>Geum urbanum</i>	-hl	II	V	I	II	IV	V	.	.	r	III
<i>Galium odoratum</i>	-hl	V	V	I	III	V	I	.	.	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	-hl	I	IV	I	III	III	+	.	I	+	II
<i>Campanula trachelium</i>	-hl	III	I	I	IV	II	I	.	.	.	.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Д. в. класса <i>Brachypodio-Betuletea</i> и порядка <i>Chamaecytiso-Pinetalia</i>												
<i>Pinus sylvestris</i>	-tl	r	r	V	V	V	V	IV	V	V	V	V
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	-sl	r	.	II	II	III	+	V	V	III	+	I
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	-hl	.	.	II	III	.	II	V	V	IV	III	II
<i>Pulmonaria mollis</i>	-hl	II	I	IV	V	V	V	.	II	V	V	V
<i>Adenophora lilifolia</i>	-hl	+	.	III	IV	II	III	III	V	V	IV	II
<i>Carex digitata</i>	-hl	.	+	III	IV	I	.	III	V	IV	IV	I
<i>Viola canina</i>	-hl	r	.	IV	I	I	I	II	IV	V	V	IV
<i>Hieracium umbellatum</i>	-hl	.	.	III	II	.	II	IV	V	IV	.	I
<i>Pleurospermum uralense</i>	-hl	I	+	IV	III	II	I	III	III	IV	II	I

Примечание. Синтаксоны: 1-6 – класс *Quercus-Fagetea*, союз *Aconito-Tilion* (1, 2 – подсоюз *Aconito-Tilienion*, 3-6 – *Tilio-Pinenion*); 7-11 – класс *Brachypodio-Betuletea*, союз *Trollio-Pinion*.

Русской равнины имеют обедненный набор видов неморального комплекса, и в то же время обогащены видами гемибореальных светлохвойных травяных лесов сибирского типа, но своих характерных видов подсоюз не имеет.

Выделение синтаксонов по перекрытию диагностических блоков высших единиц, усиленного комбинацией «характерных» видов. Этот вариант близок к предыдущему, но отличается тем, что, кроме перекрытия двух диагностических комбинаций высших единиц, в диагнозе участвуют свои «характерные» виды синтаксона (рис. 28). Такой вариант диагноза часто используется при выделении единиц, представляющих переход между синтаксонами одного ранга, например варианта, флористический состав которого включает виды двух смежных ассоциаций.

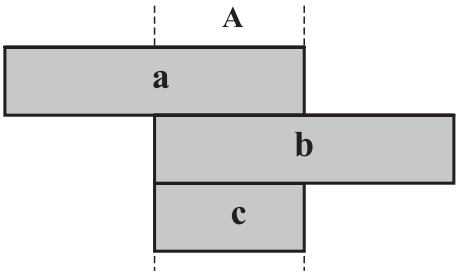


Рис. 28. Схема диагноза синтаксона по «дифференцирующим» видам, усиленная комбинацией «характерных» видов

Из табл. 30 видно, что вариант *Chrisosplenium alternifolium* ассоциации *Franguloalni-Piceetum obovatae* является экотонном между этой ассоциацией и ассоциацией *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae*. Вариант имеет три «характерных» вида, но его диагноз усилен перекрытием диагностических комбинаций ассоциаций.

Пять вариантов диагноза, которыми авторы проиллюстрировали возможные синтаксономические решения, не исчерпывают всего разнообразия сложностей синтаксономического анализа. В практике синтаксономии для диагноза единиц приходится использовать 5-6 групп, одна из них представляет «характерные» виды, а прочие – «дифференцирующие» виды, которые диагностируют границами своих распределений на эколого-фитоценологическом градиенте. При этом диагноз по критерию отсутствия, как уже отмечалось, часто играет не меньшую роль (а иногда и большую), чем критерий присутствия, о чем писал А. Юрко в уже цитированной работе. Заметим, что эта интересная статья не нашла отклика у многоопытных синтаксономистов Ев-

Таблица 30

Дифференциация варианта *Chrysosplenium alternifolium* ассоциации *Frangulo-Piceetum*

Номер описания		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Диагностические виды ассоциации <i>Frangulo alni-Piceetum obovatae</i> и варианта <i>typica</i>																						
<i>Abies sibirica</i>	-t1	3	1	3	3	3	2	1	3	2	.	1	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Oxalis acetosella</i>	-h1	1	r	.	2	2	+	2	2	2	1	2	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Frangula alnus</i>	-s1	r	r	+	r	r	+	+	r	+	r	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex rhizina</i>	-h1	+	+	2	+	+	+	2	r	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Campanula trachelium</i>	-h1	+	+	+	+	+	+	r	.	r	+	+	+	+	.	r	.	.	.	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	-h1	+	+	+	+	+	r	+	r	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cardamine impatiens</i>	-h1	.	.	+	r	+	.	.	r	r	r	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Диагностические виды варианта <i>typica</i> ассоциации <i>Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae</i> и варианта <i>Chrysosplenium alternifolium</i> ассоциации <i>Frangulo-Piceetum</i>																						
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	-h1	.	.	.	.	.	.	.	r	+	+	r	+	+	+	+	1	+	1	+	r	+
<i>Athyrium filix-femina</i>	-h1	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	+	+	+	1	+	+	+	+	+	r	r
<i>Impatiens noli-tangere</i>	-h1	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	+	1	1	+	+	1	r	+
<i>Senecio nemorensis</i>	-h1	.	.	.	.	.	.	.	r	.	+	.	+	.	+	+	+	+	r	+	+	+
<i>Equisetum sylvaticum</i>	-h1	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	.	1	r	1	+	+	+	.	+
<i>Cirsium oleraceum</i>	-h1	.	r	.	.	.	.	.	.	+	r	.	+	+	r	r	r	r	.	r	.	r
Диагностические виды варианта <i>Chrysosplenium alternifolium</i> асс. <i>Frangulo-Piceetum</i>																						
<i>Betula pubescens</i>	-t1	.	.	.	.	.	.	.	+	1	2	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ajuga reptans</i>	-h1	.	.	.	r	.	.	.	r	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	-h1	.	.	.	.	.	.	.	r	.	+	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.

ропы, для которых «многосторонняя дифференциация растительных сообществ» (без использования этого термина) является достаточно обычным вариантом синтаксономических решений.

Неклассический синтаксономический анализ: «дедуктивный» метод классификации растительности

Как уже отмечалось, «дедуктивный» метод классификации растительности как прагматическая альтернатива классическому синтаксономическому анализу был предложен К. Копечки и С. Гейни для классификации синантропных сообществ, которые сформированы эвритопными видами с широким эколого-фитоценоотическим диапазоном, и, как правило, с неустойчивым флористическим составом. В этих условиях классический синтаксономический анализ часто оказывается невозможным в силу сложности выбора диагностических видов для синтаксонов разных рангов.

Метод быстро стал популярным и широко используется фитоценологами Восточной и Центральной Европы. Так, в обзоре К. Копечки (Корецкы, 1988) приводится список из более 50 работ, выполненных с использованием «дедуктивного» метода. В последние годы в Европе опубликован ряд новых работ (Schaminée et al., 1996; Motiekaityte et al., 2004; Heerde et al., 2006; Zehm, 2006). Этот метод используется и в России (Булохов, 2001; Абрамова, 2003, 2011; Серeda, 2003; Черосов и др., 2005; Сайфуллина, 2006; Сорокин, 2007; Булохов, Харин, 2008; Арепьева, 2011; и др.), Белоруссии (Гусев, 2006) и др.

Содержание «дедуктивного» метода заключается в следующем: для РС обедненного видового состава выделяются «сообщества»², которые подчиняются высшим единицам (порядкам, классам), причем возможно подчинение сразу двум, реже – трем, высшим единицам. При этом К. Копечки и С. Гейни предложили различать два типа «сообществ»:

1) базальные – с доминированием вида «своей» высшей единицы (т.е. вида, входящего в состав сообществ порядка или класса);

2) дериватные – с доминированием вида из «чужого» порядка или класса, или заносного вида.

В название сообщества включается вид-доминант (реже два доминанта) и заключенное в квадратные скобки название высшей единицы (или двух единиц, если сообщество представляет переход между ними). Например:

- базальное сообщество *Onopordum acanthium* [*Onopordetalia acanthii*];
- базальное сообщество *Conium maculatum*–*Urtica dioica* [*Galio-Urticetea/Molinio-Arrhenatheretea*];
- дериватное сообщество *Pteridium aquilinum* [*Galio-Urticetea/Molinio-Arrhenatheretea*].

Метод прост в использовании, установление единиц не сопровождается существенной выбраковкой геоботанических описаний и, наконец, выделяемые «сообщества» не защищаются «Кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Вебер и др., 2005). С одной стороны, это – недостаток метода, поскольку фитосоциолог, выделивший и описавший базальные или дериватные сообщества, не имеет возможности закрепить свое авторство. С другой стороны, с учетом все возрастающей сложности использования «Кодекса», это упрощает работу синтаксономиста, то есть соответствует мудрому принципу Оккамы: «не сотвори сложность без надобности».

Однако в ходе дальнейшего обобщения геоботанических описаний, характеризующих растительность в пределах крупных регионов, у исследователей могут появиться аргументы для принятия иных синтаксономических решений и замены единиц, выделенных «дедуктивным» методом, ассоциациями в соответствии с «Кодексом», то есть при реализации классического синтаксономического анализа. Поэтому публикацию результатов классификации с использованием «дедуктивного» метода также необходимо сопровождать характеризующими таблицами полных геоботанических описаний. Для тех регионов, где уже установлены ассоциации, при систематизации нового материала следует по возможности использовать эти традиционные единицы, так как любая ревизия, выполненная без крайней необходимости, служит источником путаницы. И только в тех случаях, когда ассоциации слишком формальны (выделены на ограниченной площади и нечетко отличаются от других единиц того же ранга), от них следует отказаться, заменив вновь установленными базальными или дериватными сообществами.

² В синтаксономических работах часто выделяют «сообщества» (communities, gesellschaften) в более традиционном варианте. Это возможно в тех случаях, когда во флористическом составе хорошо представлены диагностические виды союза, но для установления ассоциации недостаточно материала. Такие «сообщества» являются предварительными единицами, ранг которых обычно соответствует ассоциации или субассоциации.

Область применения «дедуктивного» метода классификации растительности

«Фитосоциологические ситуации», когда целесообразно использовать «дедуктивный» метод, можно свести к трем вариантам.

Классификация хронически-серийных РС обедненного флористического состава, который представляет виды одной высшей единицы. В хронически серийных РС, формирующихся под влиянием постоянно действующего сильного фактора (выпас, пахотное использование, рекреационная нагрузка), видовой состав оказывается обедненным, но достаточно стабильным, и их принадлежность к высшей единице не вызывает сомнений. В табл. 31 показаны базальные сообщества с доминированием местных видов *Onopordum acanthium*, *Urtica dioica* и дериватные сообщества, формируемые заносными видами *Cardaria draba* и *Cyclachaena xanthiifolia*.

Все РС отличаются крайне бедным видовым составом и достаточно четко выраженной диагностической комбинацией видов порядков *Onopordetalia acanthii* и *Artemisietalia vulgaris*.

В табл. 32 приведено три базальных сообщества сильно сбитых степных пастбищ класса *Polygono-Artemisietea austriacae*. В этом случае видовой состав сообществ также обеднен.

Таблица 31

Дериватные и базальные сообщества хронически-серийной растительности нарушенных местообитаний населенных пунктов Зауралья Башкортостана

Порядковый номер синтаксона	1	2	3	4
Число описаний	5	6	2	11
Число видов	4-13	7-14	8-15	2-5
Среднее число видов	8	11	12	4
Д.в. базального сообщества <i>Onopordum acanthium</i> [<i>Onopordetalia acanthii</i>]				
<i>Onopordum acanthium</i>	V ²⁻⁵	.	.	.
Д.в. дериватного с-ва <i>Cardaria draba</i> [<i>Onopordetalia acanthii</i>]				
<i>Cardaria draba</i>	.	V ³	.	.
Д.в. дериватного сообщества <i>Cyclachaena xanthiifolia</i> [<i>Artemisietea vulgaris</i>]				
<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>	.	.	2 ⁴	.
Д.в. базального сообщества <i>Urtica dioica</i> [<i>Artemisietea vulgaris</i>]				
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	V ³⁻⁵
Д.в. порядка <i>Onopordetalia acanthii</i>				
<i>Axyris amaranthoides</i>	I	III	.	.
<i>Carduus nutans</i>	.	II	.	.
<i>Lappula squarrosa</i>	II	II	1	.
Д.в. порядка <i>Artemisietalia vulgaris</i> и класса <i>Artemisietea vulgaris</i>				
<i>Artemisia absinthium</i>	IV	III	1	I
<i>Arctium tomentosum</i>	III	II	1	III
<i>Achillea millefolium</i>	.	IV	.	I
Д.в. класса <i>Chenopodietea</i> и входящих в него синтаксонов				
<i>Convolvulus arvensis</i>	II	IV	1	I
<i>Atriplex tatarica</i>	II	III	1	.
<i>Sisymbrium loeselii</i>	III	II	1	.
<i>Cannabis ruderalis</i>	III	I	.	.

**Базальные сообщества хронически сериальной растительности степных пастбищ
Зауралья Башкортостана**

Порядковый номер синтаксона	1	2	3
Число описаний	5	9	9
Число видов	5-18	6-15	5-18
Среднее число видов	10	10	11
Д.в. базального сообщества <i>Bassia sedoides</i> [<i>Polygono–Artemisietea austracae</i>]			
<i>Bassia sedoides</i>	V ³	III	III
Д.в. базального сообщества <i>Eremopyrum triticeum</i> [<i>Polygono–Artemisietea austracae</i>]			
<i>Eremopyrum triticeum</i>	III	V ²⁻³	III
Д.в. базального сообщества <i>Ceratocarpus arenarius</i> [<i>Polygono–Artemisietea austracae</i>]			
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	I	III	V ²⁻³
Д.в. класса <i>Polygono–Artemisietea austriacae</i>			
<i>Alyssum turkestanicum</i>	II	IV	IV
<i>Agropyron pectinatum</i>	III	III	II
<i>Artemisia austriaca</i>	I	III	IV
<i>Atriplex tatarica</i>	IV	V	III
<i>Festuca pseudovina</i>	.	II	+
<i>Festuca valesiaca</i>	.	+	.
Д.в. класса <i>Plantaginetea majoris</i>			
<i>Polygonum aviculare</i>	III	I	I

Классификация РС, во флористическом составе которых сочетаются виды смежных высших единиц, различающихся по условиям среды. Этот вариант выделения «сообществ» обычно используется для случаев, когда доминант имеет широкую экологическую амплитуду, охватывающую местообитания сразу двух высших единиц, или сообществ, расположенных в зоне контакта растительности разных классов. Проиллюстрируем этот случай базальным сообществом *Polygonum aviculare* [*Plantaginetea majoris/Polygono–Artemisietea austriacae*] (табл. 33).

Таблица 33

**Базальное сообщество *Polygonum aviculare*
[*Plantaginetea majoris/Polygono–Artemisietea austriacae*]**

Число описаний	20
Число видов	4-17
Среднее число видов	12

Д.в. базального сообщества *Polygonum aviculare*
[*Plantaginetea majoris/Polygono–Artemisietea austriacae*]

<i>Polygonum aviculare</i>	V ²⁻⁴

Д.в. класса *Polygono–Artemisietea austriacae*

<i>Lepidium ruderae</i>	V
<i>Artemisia austriaca</i>	II
<i>Festuca pseudovina</i>	II
<i>Festuca valesiaca</i>	II
<i>Atriplex tatarica</i>	+

Д. в. класса <i>Plantaginetea majoris</i>	
<i>Taraxacum officinale</i>	V
<i>Plantago major</i>	II
<i>Amoria repens</i>	II
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	I

Это базальное сообщество представляет типичный случай конвергенции видового состава под влиянием выпаса. При сильном выпасе даже в условиях недостаточного увлажнения доминирует спорыш, который отличается наличием нескольких эко-типов, адаптированных к разным экологическим условиям.

Классификация РС, во флористическом составе которых сочетаются виды смежных высших единиц, представляющих разные стадии сукцессии. Это наиболее распространенный случай, когда целесообразно использовать «дедуктивный» метод классификации серийных сообществ. В современной НОР сукцессия понимается как стохастический процесс. В соответствии с этими представлениями в ходе сукцессии не происходит четкой смены видов, присущих разным стадиям, а сами стадии «размыты». Некоторые виды предыдущей стадии могут задерживаться на следующей стадии, а «фронтиры» следующей стадии, наоборот, могут появляться тогда, когда еще не угасла комбинация видов предыдущей стадии. Проиллюстрируем этот вариант сообществ примером растительности заброшенных населенных пунктов горно-лесной зоны Республики Башкортостан (табл. 34).

Два сообщества выделены как дериватные, так как *Chaerophyllum prescottii* не входит в число видов классов *Artemisietea vulgaris* и *Molinio-Arrhenatheretea*, кото-

Таблица 34

Дериватные и базальные сообщества пустырей на месте заброшенных сел горно-лесной зоны Республики Башкортостан

Номер синтаксона	1	2	3
Число описаний	24	39	4
Число видов	30-53	15-41	27-42
Среднее число видов	39	30	34

Д.в. дериватного сообщества *Chaerophyllum prescottii*
[*Artemisietea vulgaris*/*Galietalia veri*]

Chaerophyllum prescottii V¹⁻³ III II

Д.в. базального сообщества *Conium maculatum-Urtica dioica* [*Galio-Urticetea*/*Molinio-Arrhenatheretea*]

Urtica dioica + V¹⁻⁴ V
Conium maculatum r V .

Д.в. дериватного сообщества *Pteridium aquilinum* [*Galio-Urticetea*/*Molinio-Arrhenatheretea*]

Pteridium aquilinum . . V²
Rubus caesius . . V

Д. в. порядка <i>Galietalia veri</i>			
<i>Veronica spicata</i>	IV	+	.
<i>Galium verum</i>	IV	.	.
<i>Filipendula vulgaris</i>	III	.	.
Д. в. Класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>			
<i>Poa pratensis</i>	IV	IV	IV
<i>Dactylis glomerata</i>	IV	IV	V
<i>Achillea millefolium</i>	V	V	II
<i>Stellaria graminea</i>	V	III	III
<i>Trifolium pretense</i>	II	III	II
<i>Geranium pretense</i>	II	III	V
Д. в. класса <i>Artemisietea vulgaris</i>			
<i>Bunias orientalis</i>	IV	IV	II
<i>Artemisia absinthium</i>	III	IV	.
Д. В. класса <i>Galio-Urticetea</i>			
<i>Glechoma hederacea</i>	I	IV	IV
<i>Geum urbanum</i>	I	III	III
<i>Galium aparine</i>	+	II	III
<i>Cuscuta sp.</i>	.	II	II
<i>Humulus lupulus</i>	.	+	II

рые выступают главными ценозообразователями, а *Pteridium aquilinum* вообще является видом опушек широколиственных и светлых хвойных лесов.

В заключение отметим, что «дедуктивный» метод К. Копечки и С. Гейни, имеющий четко выраженный прагматический характер, появился уже после того, как на классификацию своеобразных синантропных сообществ растительности Центральной Европы был перенесен опыт синтаксономии коренных сообществ лесов, болот, пустошей, степей, и были установлены сотни ассоциаций, имеющих крайне малый объем и весьма случайный состав. Возможно, что если бы Ж. Браун-Бланке и его соратники знали об этом методе, то во многих случаях они предпочли бы при классификации синантропной растительности устанавливать дериватные и базальные сообщества, а не ассоциации.

15.3.3. Использование информационных технологий в синтаксономии (В.Б. Голуб, А.Н. Сорокин)

Современные информационные технологии, базирующиеся на использовании компьютеров, применяются на нескольких этапах процедуры классификации растительности.

Так как классификация растительности, по сути, является классификацией образцов, которыми являются геоботанические описания, то, прежде всего, возникает вопрос об их аккумуляции в легко доступной форме. При появлении компьютеров для

хранения коллекций геоботанических описаний стали создаваться электронные базы данных. Кроме накопления информации, электронные базы данных обеспечивают перевод геоботанических описаний в форматы, понятные для других программ, которые позволяют проводить различную их обработку. Базы геоботанических описаний дают возможность анализировать материал на уровне видов, сообществ, экосистем и ландшафтов. Некоторые ученые считают, что возникло новое направление науки – экоиформатика. Это дисциплина, изучающая природу на основе знаний, концентрируемых в базах данных, которые характеризуют РС в сочетании с абиотическими и историческими факторами. При Международной ассоциации по изучению растительности (IAVS) организована постоянно действующая рабочая группа, занимающаяся проблемами экоиформатики. Сайт этой группы в Интернете <http://www.bio.unc.edu/faculty/peet/vegdata/resources.htm>.

В августе 2010 г. был подготовлен общемировой каталог геоботанических баз данных (GIVD), информация о котором помещена на сайте <http://www.givd.info>. В середине 2011 г. на нем было зарегистрировано 136 баз данных из 104 стран. Из этого каталога следует, что наибольшее число геоботанических описаний, внесенных в компьютерные базы данных, находится в США – 2108439. В Европе лидером являются Нидерланды – 638001 описаний. Большое число описаний внесено в базы данных Новой Зеландии (468000), Франции (195481), Германии (182560), Чехии (159363), Испании (99193), Великобритании (93988). В России в компьютерных базах было зарегистрировано 21604 геоботанических описаний. Это меньше чем в Намибии (24317). Что касается количества компьютеризированных описаний на единицу площади страны, то Россия в ряду 104-х стран занимает 97-е место, имея 1,3 описаний на 1000 км² (Dengler et al., 2011).

Базы данных создаются как с использованием стандартных программ, таких как Microsoft Access, Microsoft Excel или MySQL, так и на основе специальных систем управления базами данных, предназначенных для фитосоциологических исследований. К последним относятся, например, такие как TURBOVEG и BIOTABase.

Классификации растительности, охватывающие большие территории и разнообразные РС, появившиеся в последнее десятилетие, базируются на использовании больших баз данных геоботанических описаний. Примерами могут служить опубликованные в последние 20 лет обзоры растительности Англии, Голландии, немецкой области Мекленбург-Верхняя Померания, а также осуществляемый в настоящее время проект «Растительность Республики Чехии», который должен закончиться изданием к 2012 г. 4-х томного обзора (Chytrý, 2007). Следует заметить, что в этом проекте реализуются наиболее современные достижения информационных технологий, поэтому ниже мы будем неоднократно ссылаться на него.

При использовании баз данных для целей классификации растительности возникает вопрос о корректном отборе описаний для проведения этой процедуры. Дело в том, что геоботанические базы данных создаются из информации, почерпнутой из разных источников: публикаций, полевых дневников и бланков, принадлежащих разным авторам. Эти описания выполнены в разное время и с разными целями. В результате базы данных обычно гетерогенны по многим параметрам: по характеризующей

площади, отражению вариации факторов среды, по времени осуществления геоботанических описаний. Поэтому необходим ресамплинг (переосуществление отбора), который направлен на выравнивание выборки описаний с целью приближения ее к репрезентативной. Ресамплинг не может восполнить отсутствие данных из некоторых районов или местообитаний (они могут быть получены только за счет дополнительных полевых исследований), но он может повысить качество наборов данных (Lengyel et al., 2011).

Ресамплинг и фильтрацию описаний в базе данных можно проводить по разным параметрам, но все они должны быть заранее зафиксированы в соответствующих полях базы. Отбор описаний может производиться и по комплексу параметров.

С появлением компьютеров стали осуществляться попытки автоматизировать выделение фитоценонов в валовых таблицах. Одной из первых программ, которая имитировала «ручной» процесс такой работы при классификации растительности методом Браун-Бланке, является TWINSpan (Hill, 1979). Алгоритм обработки в программе TWINSpan строится на основе не прямой ординации массива описаний с его иерархическим дихотомическим делением и диагонализацией. Дихотомическую иерархию групп видов, полученную в результате обработки совокупности описаний программой TWINSpan, можно интерпретировать как иерархию синтаксонов (вариант, субассоциация, ассоциация и т. д.).

Поскольку основной принцип объединения описаний в фитоценоны – это близость флористического состава, то для их формирования в компьютерных программах применяют также различные коэффициенты сходства/различия, такие как Жаккара, Сьеренсена, Стюггена-Радулеску, Шимкевича-Симпсона, а также евклидово расстояние, расстояние χ^2 и др. Далее проводится кластеризация – разбиение выборки объектов (в нашем случае совокупности геоботанических описаний) на кластеры так, чтобы каждый из них состоял из схожих описаний, а описания разных кластеров существенно отличались. Для всех пар рассматриваемых описаний рассчитывают степень их сходства между собой, а затем, используя различные методы связывания, строят дендрограмму. Иерархический характер дендрограммы, так же как и результаты, полученные при обработке массива описаний программой TWINSpan, соответствует общей идеологии классификации растительности в направлении Браун-Бланке. Поэтому кластерный анализ, как и программа TWINSpan, нашел широкое применение в компьютерных методах обработки геоботанических описаний, предназначенных для классификации растительности.

Обычно выделенные с помощью программы TWINSpan или на основе коэффициентов сходства группы описаний требуют «ручной» доработки экспертом, направленной, как правило, на увеличения различия между ними за счет выбраковки переходных описаний. Доля выбракованных описаний может достигать 50-70%.

Программа TWINSpan и кластерный анализ приводят к разделению описаний на группы, состав которых зависит только от информации, содержащейся в наборе данных. Основной недостаток обработки массивов описаний с помощью этих алгоритмов – это то, что результат стабилен только для данного набора геоботанических описаний. Если их состав как-то изменен (например, добавлением описаний), то ре-

зультаты классификации при тех же параметрах обработки могут заметно отличаться. То же самое происходит, если один и тот же массив описаний обрабатывается различными вариантами этих алгоритмов. Таким образом, оба алгоритма классификации не гарантируют ее стабильности. Поэтому их относят к так называемым неконтролируемым методам классификации (Ejrnæss et al., 2004).

Контролируемые методы используют внешние заданные критерии того, на что должны быть похожи отдельные описания и фитоценоны. К таким относится метод «Cocktail» (Bruehlheide, 2000), который был разработан как математическая модель процедуры классификации в направлении Браун-Бланке. В отличие от методов, базирующихся на неконтролируемых алгоритмах, классификация с помощью метода «Cocktail» основана на экспертных знаниях. Эксперт, имея свое мнение, начинает формировать группы видов, в то время как программа предлагает возможные решения и гарантирует, что конкретные шаги в процессе классификации применяются последовательно для всего набора данных. Итоговое выделение единиц растительности описывается с помощью логических формул. Новые описания, которые не присутствовали в оригинальном наборе данных, на основе этих формул могут быть также классифицированы как принадлежащие или не принадлежащие к определенной единице растительности.

В модернизированном виде метод «Cocktail» был реализован в проекте «Растительность Республики Чехии» при характеристике ассоциаций, ранее установленных в соответствии с утсановками подхода Браун-Бланке на территории этой страны. Первый этап работы с использованием этого метода заключается в выделении социологических групп видов. Для этого в массиве описаний базы данных выделяются статистически сопряженные группы видов. В каждую социологическую группу на основе экспертной оценки отбираются по 3-5 видов. Социологические группы называются по одному из растений группы, наиболее четко отражающему ее экологию.

Следующий этап состоит в создании экспертного образа ассоциации на основе присутствия или отсутствия тех или иных социологических групп. Это делают посредством формальных определений с логическими операторами «И», «ИЛИ» и «НЕ». В итоге выявляется, какие социологические группы должны присутствовать или отсутствовать в описании, чтобы отнести его к определённой единице растительности. Создание этого образа производится таким образом, чтобы группа описаний, отнесенная к той или иной ассоциации, была в максимальной степени близка к уже сложившемуся традиционному представлению о флористическом составе ассоциации и возможному диапазону его варьирования. Анализ показал, что значительное количество традиционных ассоциаций не могло быть определено только на основе флористического состава без данных о доминантах. Поэтому в окончательные формулы ассоциации были включены сведения о проективном покрытии доминантов.

Например, формула ассоциации *Angelico sylvestris*–*Cirsietum oleracei* имеет следующий вид:

Группа *Caltha palustris* И Группа *Cirsium oleraceum* НЕ Группа *Cirsium rivulare* НЕ *Carex cespitosa* проективное покрытие > 25% НЕ *Filipendula ulmaria* проективное покрытие > 25%.

Это означает, что описание относится к данной ассоциации, если оно содержит социологические группы *Caltha palustris* (*Angelica sylvestris*, *Caltha palustris*, *Galium uliginosum*, *Myosotis palustris*, *Scirpus sylvaticus*) и *Cirsium oleraceum* (*Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium palustre*), но в то же время оно не содержит группу *Cirsium rivulare* (*Cirsium rivulare*, *Cruciata glabra*, *Valeriana simplicifolia*), а также виды *Carex cespitosa* и *Filipendula ulmaria* с проективным покрытием более 25%.

Таким образом, контролируемая классификация опирается на обучающий набор данных. Если он несовершенен, то это отразится и на качестве классификации: она может способствовать закреплению и распространению ошибок. Поэтому контролируемые методы классификации целесообразно применять для территорий с уже хорошо предварительно изученной растительностью, где такие ошибки легче обнаружить. Неконтролируемые методы классификации лучше использовать на территориях в синтаксономическом отношении малоизученных, а также, если ставится задача выявить новые комбинации видов на ранее хорошо исследованной площади. Результаты, полученные с помощью неконтролируемых методов, следует увязывать с традиционной классификацией.

С проблемой классификации растительности тесно связано решение вопроса об отнесении геоботанического описания конкретного РС к какой-либо синтаксономической единице уже существующей классификации растительности. Эта задача решается при использовании экспертных систем. В этом случае могут применяться различные индексы подобия, позволяющие сопоставить конкретные геоботанические описания с данными синоптической таблицы, характеризующими тот или иной синтаксон. Кроме того, можно использовать формулы ассоциаций, составленных с помощью рассмотренного выше метода «Cocktail». Именно этот последний прием применен в упомянутом проекте «Растительность Республики Чехии». При этом 50-70% описаний РС, состоящих преимущественно из видов широкой экологической амплитуды, остаются неклассифицированными. Это соответствует традиционному фитосоциологическому опыту, когда большинство встречающихся на исследуемой территории РС рассматриваются как «фитосоциологические смеси», которые не могут быть отнесены к ассоциациям из-за отсутствия четко выраженных диагностических видов. Существуют ситуации, когда геоботаническое описание с помощью формул метода «Cocktail» можно включить в более чем одну ассоциацию. В этом случае для отнесения описания к тому или иному синтаксону используют один из индексов подобия.

Вообще следует заметить, что с точки зрения методологии в проекте «Растительность Республики Чехии» растительность на уровне ассоциаций в действительности характеризуется методами экспертного анализа, а не на основе классификации растительности в общепринятом понимании этой работы.

Совсем недавно появились идеи о совмещении процедуры классификации растительности и решений задач, которыми занимаются экспертные системы, используя математический аппарат теории нечетких множеств. Предлагаемые алгоритмы соответствуют представлениям о непрерывности растительного покрова и индивиду-

альном поведении видов растений по отношению к факторам среды (De Cáceres et al., 2010).

Применение компьютеров значительно облегчило и чисто техническую работу геоботаников-синтаксономистов, которым приходилось ранее в бумажных таблицах записывать десятки, а иногда и сотни геоботанических описаний. Трудоемким процессом являлась перестановка строк и столбцов валовых таблиц с целью получения компактной блочно-диагональной структуры, где можно было бы выявить группы описаний (фитоценоны) со сходным флористическим составом. Надо было пользоваться ножницами и клеем. Приходилось также многократно переписывать эти таблицы. Компьютеры позволили значительно упростить эту процедуру, так как любой их табличный редактор предусматривает возможность перемещения строк и столбцов.

Появились и специализированные пакеты программ для обработки геоботанических описаний, предназначенные для классификации растительности. Несомненно, что наиболее совершенным из них в настоящее время является пакет программ JUICE, который позволяет одновременно обрабатывать до 65 тысяч описаний (Tichý, 2002). Получить информацию о возможностях этого пакета программ можно на сайте <http://www.sci.muni.cz/botany/juice/>. Мы лишь обратим внимание, что среди многих показателей, которые он дает возможность рассчитать, предусмотрена функция выявления диагностических видов на основании расчета их верности тому или иному фитоценону.

Следует отметить, что в области синтаксономических исследований есть еще много задач, до решения которых современные информационные технологии еще не «добрались» (или они только начинают использоваться). К таким задачам, например, можно отнести размещение в Интернете данных о вновь выделенных синтаксонах или об установленных лектотипах, автоматизированное объединение баз данных геоботанических описаний, основанных на разных флористических сводках.

В заключение отметим, что в российской фитоценологии наблюдается нарастающее отставание в области использования современных информационных технологий от международного уровня. Об этом свидетельствует хотя бы незначительное число геоботанических описаний, внесенных в компьютерные базы данных в России.

15.3.4. Совершенствование системы сбора исходных данных

В отличие от систематика и флориста, для которых фактическим материалом, подтверждающим правильность их решений, являются гербарные экземпляры, для фитоценолога такую роль играют геоботанические описания, т.е. списки видов на учетной площади определенного размера с указанием их количественной представленности.

В советской геоботанике выполнение полных геоботанических описаний не входило в число требований, обязательных при изучении растительности. А.А. Ниценко, один из наставников Б.М. Миркина в годы аспирантуры на кафедре геоботаники Ленинградского государственного университета (1960-1963), говорил, что нужно учить геоботаников схватывать суть РС прямо в поле и характеризовать их лишь наиболее важными видами – доминантами и индикаторными видами, отражающими особенно-

сти экотопа и сукцессионный статус РС. В статьях и монографиях растительность характеризовалась текстом без приведения фитоценологических таблиц. Типы РС характеризовались по составу доминантов и несколькими произвольно выбранным видам-спутникам. Такая произвольность характеристики растительности, кроме всего прочего, не стимулировала повышение уровня знания флоры геоботаниками (иногда в характеристику РС включались не те важные для характеристики РС виды, которые имел в виду А.А. Ниценко, а те виды, которые были известны автору геоботанического описания).

Впрочем, в то время геоботаники академических учреждений (БИН АН СССР, ЦСБС (Новосибирск), Институт ботаники АН УССР и др.) выполняли полные геоботанические описания. Однако и в академических монографиях РС характеризовались текстом, а «стоящие за» этой характеристикой полные геоботанические описания попадали в архив. Исключением были лишь некоторые работы, в которых приводились полные геоботанические описания, например, монография Л.И. Номоконова (1959) о пойменных лугах Енисея, опубликованная под редакцией А.П. Шенникова. Впрочем, публикация фитоценологических таблиц не улучшила качество классификации: каждое описание у автора представляло свою ассоциацию, установленную по двум доминантам; эти ассоциации также по доминантам объединялись в классы ассоциаций, формации, классы формаций и т.д. Таким образом, вся классификация была построена на доминантах, которые, как уже отмечалось, непостоянны и меняются в ходе сезонной и многолетней изменчивости РС. Таким образом, монография Л.И. Номоконова, как ни одна другая работа, ярко высветила полную бесперспективность следования «еловой догме» и классификации луговых РС по принципам лесной типологии.

Наличие полных геоботанических описаний является первым условием использования подхода Браун-Бланке, однако в практике их выполнения возник ряд моментов, снижающих качество исходного материала, что сказывалось на результатах классификации. В.Б. Голуб (2011), один из наиболее авторитетных российских специалистов в области методики флористической классификации, предпринял попытку «расчистить завалы», возникающие при получении выборки корректных геоботанических описаний, которые используются «в качестве коллекции образцов для классификации растительности». Тем более, что в «Кодексе» (статья 7) требования к качеству геоботанических описаний сформулированы лишь в общем плане (список должен быть полным с указанием не менее трех градаций обилия видов). Кратко прокомментируем основные положения статьи В.Б. Голуба.

Флористическая корректность списка видов. В настоящее время идет постоянный пересмотр объема видов, что осложняет работу геоботаников. Кроме того, во флористических сводках разных стран имеется множество синонимов для одних и тех же видов. Для преодоления этих сложностей предлагается привлекать к работе профессиональных флористов, контролирующих корректность идентификации видов, включенных в описание. (Корректность списков видов геоботанических описаний уфимских геоботаников контролирует опытный флорист А.А. Мулдашев.) Преодоление синонимии, порожденной различиями трактовки видов в разных флорах, возможно с использованием специальных программ (например, «Система управления базами дан-

ных BIOTABase»). В случаях, когда полностью разобраться в синонимике не удастся, это следует специально оговорить при характеристике синтаксона. Для преодоления результатов «видодробительства» полезно вместо видов использовать их агрегации (это широко практикует сам В.Б. Голуб). Паллиативным решением может быть исключение «плохих» видов из числа диагностических (разумеется, они сохраняются в характеризующих таблицах).

При выполнении каждого геоботанического описания необходим сбор справочного гербария, а также фотографирование растений.

Учет криптогамов. При выполнении геоботанического описания нужно учитывать мхи и лишайники. Впрочем, в той растительности, где криптогамы представлены незначительно, их можно не включать в обработку, но следует привести общий список мхов и лишайников для синтаксона. В.Б. Голуб считает, что в следующем издании «Кодекса» следует специально оговорить те классы растительности, для которых учет криптогамов и их включение в обработку описаний является обязательным.

Размер учетной единицы. В качестве предварительной рекомендации для стандартизации размера пробной площади предлагается следующее:

4 м² – для всех типов водной и низкорослой сухопутной растительности, включая такие классы как *Isoëto-Littorelletea*, *Isoëto-Nannojuncetea*, *Montio-Cardaminetea*, *Saginetea maritimae* и др.;

16 м² – для большинства типов травянистой растительности (классы *Phragmito-Magnocaricetea*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*, *Oxycocco-Sphagnetetea* и др.). (Основные классы злаковников – *Molinio-Arrhenatheretea*, *Festuco-Brometea* – В.Б. Голуб не упоминает);

50 м² – для кустарниковой растительности (классы *Rhamno-Prunetea*, *Cisto-Lavanduletea*, *Querceta ilicis*). К этой категории РС отнесены высокогорные луга, леса класса *Alnetea glutinosae*, класс *Salicetea purpurea*. (Отметим, что в двух последних классах наряду с РС кустарников есть леса с доминированием тополей, для которых площадка 50 м² будет недостаточной. Повторно указывается класс верховых болот *Oxycocco-Sphagnetetea*);

200 м² – для лесной растительности. Это полезная рекомендация, так как многие «лесные» геоботаники используют учетные площадки размером 600-1000 м². Если не изучается возрастной состав деревьев-доминантов, то такой размер пробной площадки не оправдан и ведет к увеличению затрат времени на геоботаническое описание.

Заметим, что предложенные рекомендации нуждаются в уточнении, так как количество РС, для которых построены кривые «число видов/площадь» сравнительно невелико. По этой причине «традиционная» пробная площадь 100 м², которая обычно используется при описании лугов и степей, вполне правомочна. Более того, кривая «число видов/площадь» после прохождения точки минимального ареала, который часто соответствует 16 м², выходит на плато и прирост числа видов происходит медленно. Таким образом, при обработке в одну выборку можно включать описания, выполненные на площадках 16 м² и 100 м². Величина размера пробной площади не повлияет на выявление состава доминантов и константных видов, из числа которых выбирают диагностические виды. Различия могут коснуться только показателя ВБРС.

У В.Б. Голуба из рассмотрения выпал случай, когда РС имеют малые размеры, и их приходится описывать в естественных границах. Это часто имеет место при изучении рудеральной растительности. Выполнение геоботанических описаний на учетных единицах разного размера и включение их одну таблицу является «вынужденной неизбежностью».

Форма пробной площади. Учетная единица должна иметь квадратную форму. Если описываемые РС имеют «лентовидную» форму (прибрежно-водная растительность, РС днищ оврагов, окраин полей и др.), то соотношение длины и ширины пробной площади должно быть не более 5:1, на более вытянутых пробных площадях величина ВБРС будет завышена.

Размещение пробных площадей. Типический отбор мест заложения пробных площадей, которым обычно пользуются при флористической классификации растительности, не рекомендуется. Предлагается приближать выборку описаний к репрезентативной, заполняя «лакуны», не охваченные описаниями. Эта рекомендация полезна для малых стран с «высокой плотностью геоботаников» (Чехия, Словакия, Нидерланды и др.). Для больших стран, например России (особенно ее Сибири), где растительность изучена весьма неполно, а «плотность геоботаников» низкая, основным способом размещения пробных площадей останется типический отбор, позволяющий при ограниченном числе фитоценологов охватить синтаксономическим изучением большие территории.

Учет времени геоботанического описания. В связи с бурным ростом влияния человека на растительность происходят ее быстрые изменения, в первую очередь за счет утраты редких видов и внедрения заносных видов. По этой причине выборки описаний, выполненные с интервалом в 20-30 лет, могут выявить произошедшие в растительности изменения. Впрочем, геоботаники при сборе материала для любой классификации всегда указывали дату описания.

Учет факторов среды при выполнении геоботанического описания. Предлагается тщательно характеризовать условия среды описываемого РС, выявляя и измеряя в поле ведущие факторы. Эту рекомендацию во многих случаях выполнить невозможно. Нетрудно определить высоту над уровнем моря или экспозицию склона, но оценить величину увлажнения, богатства и засоления почвы, пастбищной нагрузки в поле нельзя. Факторы среды могут быть оценены с использованием экологических шкал (см. раздел 3.1.4).

В целом, безусловно, рекомендации В.Б. Голуба по совершенствованию системы выполнения геоботанических описаний для получения «коллекций образцов для классификации растительности» полезны.

Глава 16. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СИНТАКСОНИИ В РОССИИ

Распространение подхода Браун-Бланке в России берет начало в 1970-х годах, однако его выход на положение основного метода классификации растительности при-

ходится на 1990-2000-е годы. В этой главе кратко рассматривается история «укоренения» подхода и его современное состояние в нашей стране. Поскольку библиография по данной проблеме велика, процитируем лишь те источники, которые представляются нам наиболее важными.

16.1. Предыстория (до 1960 г.)

Как уже отмечалось, классификация РС по доминантам достаточно хорошо «работала» в применении к растительности лесов, но была непригодной для классификации травяной растительности. Вплоть до начала 1960-х годов раздавались критические голоса по поводу конкретных геоботанических работ, но никакой альтернативы доминантным классификациям луговой растительности не предлагалось. В этом плане весьма показательным является изменение отношения к подходу Браун-Бланке у одних и тех же исследователей в разные годы. По крайней мере, трижды в печати о «методе Браун-Бланке» высказался один из лидеров советской фитоценологии А.П. Шенников.

В своем учебнике «Луговедение» (Шенников, 1941), предлагая «принципы ботанической классификации лугов» на основе доминантов, он оценивал флористическую классификацию резко отрицательно: «С таким сугубо флористическим подходом к классификации лугов нельзя согласиться. Он приводит к абсурду, извращая ценную идею классификации по ботаническим признакам» (с. 285). Спустя 15 лет, А.П. Шенников (1956) в специальной статье на эту тему, помещенную в сборнике, посвященном 75-летию В.Н. Сукачева (что символично уже само по себе), отзывался о ней уже не без элемента симпатии и был далек от упрека в ее абсурдности. И, тем не менее, Шенников считал, что в СССР «...учение о растительности (фитоценология, геоботаника) развивается вне влияния учения Браун-Бланке и его последователей» (с. 581). Ценность метода Браун-Бланке Шенников увидел в тщательности описания РС, в массовости исходного материала, во внимании к попутному изучению условий среды.

Через 6 лет, в своей последней работе «К созданию единой естественной классификации растительности» (Шенников, 1962) лидер советской геоботаники сделал еще один шаг в сторону положительной оценки метода Браун-Бланке как бесспорного достижения мировой фитоценологии. Читаем: «...изучение растений, их сообществ и местообитаний в экологическом отношении проводится зарубежными фитоценологами очень успешно, и в это дело очень заметный вклад вносится самим Браун-Бланке и многими его последователями (Элленберг, Тюксен и др.)...Из метода Браун-Бланке нам полезно усвоить максимально тщательный учет флористического состава и выявление видов и групп характерных видов...в смысле показательности их для экологической характеристики биотопов...Нам непременно следует публиковать подробные сводные таблицы описаний фитоценозов, как это делается иностранными фитоценологами, а не ограничиваться общими характеристиками» (с. 130-131).

Следует вспомнить о своеобразном климате в отечественной геоботанике того времени. Кроме авторитарного режима в «единой советской геоботанической школе»

свой вклад в отношение к подходу Браун-Бланке вносило марксистско-ленинское разделение науки на «передовую социалистическую» и «реакционную буржуазную». Даже такой борец с догматизмом, как А.А.Ниценко (1956), опубликовал свой разгромный опус о методе Браун-Бланке, где обвинил его сторонников в «порочном круге»: чтобы выявить верные виды, нужно знать ассоциацию, а чтобы установить ассоциацию, нужно знать верные виды. Ключевая идея флористической классификации о диагонализации фитоценотической таблицы с сопряженным выделением сходных групп описаний и видов со сходным характером распределения была не понята А.А. Ниценко. Впрочем, как подчеркивают В. Вестгоф и Е. ван дер Марель (Westhoff, van der Maarel, 1978), обвинение подхода в наличии «порочного круга» высказывали и другие авторы.

16.2. Период паллиатива (1960-1970-е гг.)

Для этого периода, который продолжался вплоть до начала 1980-х годов, был характерен поиск возможности сочетания принципов флористической классификации и традиционной классификации на основе доминантов.

Необходимость совершенствования доминантной классификации широко обсуждалась в конце 1960-х годов на семинарах Отдела геоботаники БИН АН СССР. Вопрос о неопределенности экологического объема формации, которая при эвритопных доминантах оказывалась шире любого из классов формаций А.П. Шенникова, первой подняла Е.П. Матвеева. Она предложила смелый (по тем временам) вариант его решения – в качестве главной единицы рассматривать не формацию, а подформацию, т.е. часть формации в пределах одного класса. Таким путем удавалось восстановить экологичность классификации, но нарушались требования логики и субординации единиц разного ранга, что вызвало критику предложения Е.П. Матвеевой.

В это время, в основном благодаря В.И. Василевичу, были реанимированы идеи Л.Г. Раменского о непрерывности растительности: многие исследователи стали рассматривать растительную ассоциацию как условность и обсуждать ее объем. Степеды З.В. Карамышева и Е.И. Рачковская высказались за укрупнение объема ассоциации и предложили включать в число ее критериев индикаторные виды. Этот подход они успешно применили при классификации растительности степей Центрального Казахстана (Карамышева, Рачковская, 1973).

Полностью паллиативными были решения Третьего Всесоюзного совещания по классификации растительности, которое состоялось в Ленинграде в 1971 г. В резолюции совещания было предложено изменить определение ассоциации: кроме доминантов предлагалось использовать также ядро сопряженных видов. Была дана рекомендация публиковать сводные таблицы, и не рекомендован к употреблению синтаксон «формация» в традиционном понимании. Общая атмосфера совещания была проникнута интересом к подходу Браун-Бланке. Был создан Совет из пяти редакторов, которым предложено подготовить к публикации серию монографий с включением фитоценологических таблиц. Казалось бы, для распространения подхода складываются самые благоприятные условия. Однако все сложилось иначе. Четвертое (Львов, 1974) и

Пятое (Новосибирск, 1977) совещания были посвящены вопросам картографии, «Совет редакторов» оказался недееспособным – ни одной монографии с фитоценологическими таблицами издано не было.

Наиболее последовательно экологизировали объем формации сибирские геоботаники, коллекив которых возглавляла А.В. Кумина. Ее «формация» не имела ничего общего с традиционным монодоминантным синтаксоном и по объему примерно соответствовала союзу флористической классификации. Верность традиции привела Кумину к тому, что формация стала «детской рубашкой», из которой выросли сибирские геоботаники. Однако сменить «рубашку» смогли только ученики А.В. Куминой – Н.Б. Ермаков, А.Ю. Королук, Г.С. Таран и др. Это проиллюстрировало положение Т. Куна о закономерностях научных революций: смена концепций происходит при смене поколений. Впрочем, из этих закономерностей были исключения: М.С. Боч, представлявшая старшее поколение геоботаников БИН АН СССР, последовательно вошла в подход Браун-Бланке и опубликовала ряд интересных работ по синтаксономии растительности болот.

В это время предлагать новые принципы классификации (без разрушения общей концепции традиционной системы) было модным, это даже приветствовалось. (Увы, не избежал длительного периода «поиска новизны» и Б.М. Миркин, который неоднократно в течение 1960-1970-х годов предлагал разные варианты своей «доминантно-детерминантной» классификации.)

Впрочем в конце 1960 г. ситуация начала изменяться. В 1961-1962 гг. в БИН АН СССР на длительной стажировке находился словацкий геоботаник М. Ружичка, который прочитал цикл лекций о флористической классификации. Это заставило вернуться к ней многих. Под влиянием этих лекций и непосредственных консультаций Ружички З.В. Карамышева (1967) освоила метод фитосоциологических таблиц. В Москве первый опыт аналогичной обработки данных приобрели Л.П. Рысин и З.М. Коваленко (1968). В.Д. Александрова (1969) опубликовала в переводе на русский язык методику обработки данных для построения флористической классификации по Элленбергу. Эти работы подготовили наступление следующего этапа развития подхода Браун-Бланке в России, хотя вплоть до 1980-х годов сохранялась тенденция поиска паллиативных решений.

16.3. Прорыв в синтаксономии (1980-е гг.)

Большую роль в укоренении подхода Браун-Бланке в СССР сыграла Шестая Всесоюзная конференция по классификации растительности, которая состоялась в 1981 г. в Уфе. Ее проведение было встречено «в штыки» ведущими фитоценологами БИНа. Мотивы этих действий были понятны: критики считали, что, конечно, система Браун-Бланке перспективная, но переходить на нее советской фитоценологии еще рано, тем более, что уфимские геоботаники, которые возглавили внедрение этой системы в отечественную геоботанику, к выполнению роли лидеров не готовы. За всем этим стояла подсознательная инерция следования устоявшимся традициям. Одним словом, «би-

новцы» были не против, когда говорили о подходе Браун-Бланке «вообще», как было на Третьем Всесоюзном совещании, но резко выступили против конкретных действий по его внедрению.

В конференции приняли участие более 150 человек из всех республик СССР (исключая среднеазиатские), особенно широко были представлены республики Прибалтики и Украина. На заседаниях царил атмосфера энтузиазма, в принятой резолюции говорилось о необходимости последовательного использования принципов и методов флористической классификации. Ленинградцев на конференции было мало. Б.Н. Норин, не входя в число сторонников подхода Браун-Бланке, как последовательный плюралист выступал против «зажима» нового направления классификации. За внедрение подхода Браун-Бланке активно выступал С.А. Дыренков. На протяжении всей конференции, включая выработку резолюции, боролся против нового для российской геоботаники подхода Ю.Н. Нешатаев.

В составе эстонской делегации были маститые профессора В.В. Мазинг и Х.Х. Трасс. Ведущий историограф геоботаники Х.Х. Трасс считал, что конференция является историческим событием, он забрал резолюцию и отправился в Ленинград к академику Е.М. Лавренко, чтобы убедить его в полезности проведенной конференции и необходимости содействия реализации ее решений. Однако это ему не удалось. Более того, реакция БИНа была еще более отрицательной, чем до конференции. В Отделе геоботаники состоялся семинар, на котором С.А. Дыренков и Б.Н. Норин информировали его участников о конференции. В своем выступлении В.Д. Александрова сказала о колоссальном вреде, который нанесла конференция советской геоботанике. Она предложила организовать серию статей для нейтрализации деятельности «уфимцев». Серия статей состоялась: на страницах «Ботанического журнала» выступили В.И. Василевич, Е.М. Лавренко, В.Д. Александрова, Е.П. Матвеева, З.В. Карамышева. Но было уже поздно – «процесс пошел».

Иную позицию заняли москвичи Т.А. Работнов и В.Н. Тихомиров, которые предложили опубликовать монографию с результатами использования подхода Браун-Бланке. В числе авторов «Классификации растительности СССР» (1986) были С.А. Дыренков, Л.В. Швергунова, К.О. Коротков, С. Гейны, Ю.Р. Шеляг-Сосонко, В.А. Соломаха, Л.М. Сапегин, Г.Д. Дымина, В.В. Корженевский, А.В. Костылев, Л.М. Абрамова, В.Б. Голуб, К.Е. Кононов, В.В. Туганаев, П.А. Гоголева и др. Разумеется, далеко не у всех авторов монографии уровень синтаксономии был высоким, так как советские геоботаники только осваивали этот метод, недостаточно знали зарубежную литературу и не умели проводить «фронтальный» сравнительный анализ синтаксонов. В это время в стране был всего один профессионал, освоивший подход Браун-Бланке во время эмиграции в Европе, – О.С. Гребенщиков. Но он был не борец, и подготовил всего одного ученика – К.О. Короткова, который принимал активное участие в подготовке монографии. Тем не менее монография все-таки состоялась, в ней имелись фитоценотические таблицы, а для всех новых синтаксонов были указаны номенклатурные типы. Книгу положительно оценили умудренные опытом зарубежные коллеги.

Такое «разовое» издание не решило проблемы обнародования результатов синтаксономии, которую для различных регионов страны создавали сторонники флорис-

тического подхода. Их число быстро росло, а советские журналы не публиковали статей с синтаксономическими таблицами. Единственной возможностью оказалось депонирование рукописей в ВИНТИ, которое было бесплатным, а стоимость их ксерокопий была небольшой. Рефераты депонированных рукописей публиковались в «Реферативном журнале», и потому любая работа быстро набирала «тираж» за счет тех, кто ей заинтересовался. За период 1986-1991 гг. было депонировано более 150 рукописей, которые содержали не менее 15 тысяч полных геоботанических описаний (Solometch at al., 1994 a,b). Авторами депонированных рукописей были практически все геоботаники, которые использовали подход Браун-Бланке, в них приводились данные о лесной, степной, луговой, болотной, рудеральной и сегетальной растительности разных районов СССР, включая Дальний Восток, Западную и Восточную Сибирь. Была депонирована и рукопись продромуса растительности территории бывшего СССР в четырех частях, в которой подведены итоги развития флористической классификации в СССР.

Уровень классификаций, которые содержались в депонированных рукописях, как и в монографии «Классификация растительности СССР», был не всегда высоким, так как рукописи не рецензировались, тем не менее, именно благодаря депонированию удалось осуществить «прорыв» в синтаксономию. К 1995 г. синтаксономия растительности территории бывшего СССР уже была достаточно развитой – включала 73 класса, 140 порядков, 291 союз и 1300 ассоциаций, в том числе новых соответственно 22, 64, 98 и 384. К сожалению, достичь полного успеха инициаторам этой «синтаксономической акции» не удалось. ВИНТИ отказался выполнять заказы зарубежных фитоценологов на депонированные рукописи, что сделало этот вариант обнародования синтаксонов невалидным. Наконец, с началом экономических реформ ВИНТИ установил слишком высокую плату за депонирование рукописей и еще более высокую – за их ксерокопии. Это «подрезало крылья» эффективной форме обмена синтаксономической информацией, и в 1992 г. депонирование прекратилось.

Депонирование сыграло роль «школы синтаксономии». В конце 1980-х гг. советские синтаксономисты «сдали экзамен»: опубликовали более 10 статей на страницах центральных зарубежных геоботанических изданий – «Vegetatio», «Folia Geobotanica et Phytotaxonomica», «Feddes repertorium». Авторами статей были В.Б. Голуб, Б.М. Миркин, Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Л.М. Сипайлова, К.Е. Кононов, П.А. Гоголева, А.И. Соломещ, А.Р. Ишбирдин, Л.Г. Наумова и др. «Экзаменаторы» отнеслись к советским синтаксономистам благожелательно, рецензии журналов на рукописи статей были мягкими. К слову, инициатором «экзамена» был Т.А. Работнов, который после Шестой Всесоюзной конференции сказал Б.М. Миркину: «Я вам верю, но чтобы поверили другие, нужно добиться международного признания». И мы его добились.

Флористическая классификация – подход во многом интуитивный, который развивается по правилу «делай, как я» и передается «из рук в руки» – от наставников к ученикам. У советских геоботаников возможностей широкого общения с зарубежными коллегами в это время не было. В имеющихся руководствах по методу (Александрова, 1969; Westhoff, van der Maarel, 1978) излагались лишь самые общие подходы, и при практической работе возникало множество вопросов, ответов на которые в них не

было. Поэтому было решено понять (а иногда и сформулировать) ряд положений теории флористической классификации по результатам анализа использования ее методов опытными зарубежными исследователями. В эти годы анализу подверглись сотни работ, нас интересовала в первую очередь степень совпадаемости результатов классификации одной и той же растительности у разных исследователей (объем синтаксонов разного ранга, вариация состава диагностических комбинаций видов, общая структура синтаксономии и т.д.). Итоги «синтеза» особенностей подхода на основе анализа результатов классификации были изложены во многих рецензиях и статьях и подытожены в монографиях (Миркин, 1989; Миркин, Наумова, 1998). Авторы старались взглянуть на методологию флористической классификации «глазами континуалиста». Эти обобщения не вызвали интереса у европейских коллег, но получили высокую оценку лидера американских континуалистов Р. Макинтоша (McIntosh, 1993).

Был сформулирован ряд положений, важных для теории флористической классификации: отличия синтаксономии от таксономии; понятие о классифицируемости растительности, принцип множественности синтаксономических решений, прагматический подход к классификации.

16.4. Вступление в стадию зрелости (после 1990 г.)

Если 1980-е годы для российской синтаксономии были периодом количественного роста, то после 1990 года наступило время повышения качества и вступления в фазу зрелости. Пионеры внедрения подхода Браун-Бланке в российскую практику стали профессионалами европейского уровня, и теперь новым специалистам, приходящим в синтаксономию, было у кого учиться. В это время на смену традиционному методу упорядочения фитоценологических таблиц (на миллиметровой бумаге с ручным разрезанием на строки и столбцы) пришли компьютерные методы, что резко сократило затраты времени на обработку материала. В 1997 г. А.И. Соломещ совместно с Ланкастерским университетом (Великобритания) провел в Уфе международную школу-семинар по базам геоботанических данных. Все участники школы получили (причем бесплатно) пакеты программ для обработки количественных данных.

Росло количество публикаций статей в зарубежных журналах: В.Б. Голуб «осваивает» журнал «Phytocoenologia»; на страницах «Journal of Vegetation Science» выступают Н.Е. Королева, Н.В. Матвеева, В.Ю. Разживин; много статей публикуется в «Folia geobotanica» и «Feddes repertorium». Однако главным способом валидного обнародования синтаксонов становятся монографии. При этом, наряду с региональными работами по отдельным типам растительности, появляются книги, содержащие синтаксономические обобщения растительности обширных регионов. К настоящему времени сформировалось несколько научных центров, где проводятся исследования по синтаксономии (Mirkin, Ermakov, 2010).

Санкт-Петербургский центр. Этот центр представлен сравнительно небольшим числом исследователей, но отличающихся высоким научным уровнем. Пионерами использования подхода Браун-Бланке были З.В. Карамышева (1967) и М.С. Боч (Боч,

Смагин, 1993). Важную роль в координации работы сообщества синтаксономистов России играет организованный в 2001 г. в БИНе журнал «Растительность России» (редакторы Н.В. Матвеева и Б.К. Ганнибал). В 2000-е гг. в БИНе расширились синтаксономические исследования растительности Арктики. Публикуются монографические статьи о растительности южной части острова Большевик (Матвеева, 2006), о растительности острова Врангеля (Холод, 2007), о растительности маршей северо-востока Мало-земельской тундры (Матвеева, Лавриненко, 2011), а также научные сообщения о сообществах кустарниковых ив Северо-Восточной Азии (Секретарева, 2001, 2003) и о растительности полуострова Таймыр (Заноха, 2001, 2003). Появляются работы о синтаксономии растительности болот (Смагин, 2003; Смагин, Напреенко, 2003). Вкладом в синтаксономию синантропной растительности, образовавшейся в результате техногенных нарушений в районах Крайнего Севера (от Европы до Дальнего Востока) являются работы О.И. Суминой (Сумина, Копцева, 2004; Сумина, 2011; и др.).

Дальневосточно-Сибирский центр. Перефразировав крылатую фразу М.В. Ломоносова, можно сказать, что «российская синтаксономия прирастала Сибирью». Именно в Сибири и на Дальнем Востоке за последние 20 лет были выполнены наиболее крупные и интересные синтаксономические разработки. При этом современные средства коммуникации позволили объединиться ученым из разных научных учреждений и вузов: Новосибирска (Н.Б. Ермаков, А.Ю. Королюк, Г.Д. Дымина, Н.И. Макунина, Т.В. Мальцева, Г.С. Таран, Н.Н. Лашинский, М.Ю. Телятников и др.), Владивостока (П.В. Крестов), Магадана (Н.В. Синельникова), Якутска (П.А. Гоголева, Н.П. Слепцова, М.М. Черосов), Улан-Удэ (О.А. Аненхонов, Б.Б. Намзалов).

Главные достижения синтаксономистов этого региона были связаны с классификацией лесов. Н.Б. Ермаков (2003; Ermakov, 2010) разработал систему новых высших единиц классификации гемибореальных лесов Сибири. Выделены новые классы: *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae*, *Rhytidio-Laricetea*, *Quercu mongolicae–Betuletea davuricae* и новые порядки в традиционном классе *Vaccinio-Piceetea* для лесов в условиях экстраконтинентального климата: *Ledo–Laricetalia cajanderi*, *Lathyro humiles–Laricetalia cajanderi* (Ermakov et al., 2002). Эта система высших единиц в дальнейшем была успешно адаптирована Н.В. Синельниковой (2009) для растительности Северо-Востока России. Класс *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae* был успешно использован при классификации лесов Южного Урала. Для отражения экотонных сообществ между бореальными и неморальными лесами в классе *Quercu-Fagetea* Н.Б. Ермаковым выделен новый порядок *Abietetalia sibiricae*, который использовался и при классификации лесов Южного Урала.

Большой вклад в синтаксономию лесов Дальнего Востока внес П.В. Крестов (Krestov, Nakamura, 2002; Крестов, 2006; Krestov et al., 2009). Высшими единицами (классами и порядками) бореальных и неморальных лесов, которые использовались в синтаксономии этого региона были: *Abieti-Piceetalia*, *Quercetea mongolicae*, *Quercu–Betuletea davuricae*, *Ledo–Laricetalia cajanderi*, *Lathyro humiles–Laricetalia cajanderi*. П.В. Крестов выполнил уникальное ботанико-географическое сравнение синтаксономии лесов Дальнего Востока и тихоокеанского побережья Северной Америки.

Активно развивалась синтаксономия степной растительности (Королюк, 2002, 2007; Гаджиев и др., 2002; Макунина, Мальцева, 2002; Макунина и др., 2007, Ермаков и др., 2009). Кроме традиционного класса *Festuco-Brometea*, сибирские фитоценологии используют установленный в Монголии класс *Cleistogenetea squarrosae*. А.Ю. Королюк разрабатывает синтаксономию степей в ареале Евразии. О.А. Анненхонов и В.Б. Найданов выполнили обобщение по синтаксономии солончаковатых РС Юго-Западного Забайкалья (Найданов, 2011).

Опубликована монография о болотах юго-востока Западной Сибири (Лапшина, 2010), в которой на массовом материале, собранном в широком спектре условий среды от северной тайги до лесостепи, охарактеризовано разнообразие растительных сообществ классов *Alnetea glutinosae*, *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* и *Oxycocco-Sphagnetea*. Выделен новый порядок *Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae* и ряд новых союзов и подсоюзов. Новым является большинство ассоциаций и субассоциаций. В этой монографии последовательно проводится принцип «регионализации синтаксономии» (даже при выделении синтаксонов болотных сообществ, которые принято рассматривать как космополитные).

Основным классом, в рамках которого выделяются новые синтаксоны лугов Сибири, является *Molinio-Arrhenatheretea* (Мальцева, Макунина, 2002, 2005; Макунина, Мальцева, 2003; Лашинский, 2009; Дымина, 2010; и др.). Н.Б. Ермаков выделил новый порядок сибирских лугов *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae*, который использовался и для классификации лугов Южного Урала. Для региона Дальнего Востока Н.Б. Ермаковым и П.В. Крестовым (2009) выполнена синтаксономическая ревизия класса *Calamagrostetea langsdorfii* (Ахтямов, 1995) и предложен новый класс *Arundinello anomalae-Agrostetea trinii*.

Начато изучение растительности высокогорий – альпийских лугов и горных тундр (Ermakov et al., 2006; Синельникова, 2009; Телятников, 2009, 2011; Зибзеев, 2009). Опубликована монография о синтаксономии растительности Елизаровского государственного заказника (в пойме р. Обь), в составе которой – водные и прибрежно-водные РС, низинные болота, а также бореальные и гемибореальные леса (Таран и др., 2004). Обобщение в области синтаксономии синантропной растительности выполнено в Якутии (Черосов, 2006).

Вклад в изучение растительности Сибири вносит сотрудничество сибирских ботаников с коллегами из Чехии, особенно с М. Хитри (Chytrý et al., 1993, 1995).

Уфимский центр (Институт биологии УНЦ РАН, Башкирский государственный университет, Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы). Разработка синтаксономии была начата с изучения сегетальной (Миркин и др., 1985) и рудеральной (Ишбирдин и др., 1988) растительности. В настоящее время основным объектом исследований является растительность особо охраняемых природных территорий. Опубликована серия из 5 монографий: о растительности заповедников – Башкирского государственного (Мартыненко и др., 2003), «Шульган-Таш» (Мартыненко и др., 2005), ЮУР (Флора и растительность..., 2008), водоохраных лесов Уфимского плато (Водоохранно-защитные леса..., 2007), национального парка «Башкирия» (Флора и растительность..., 2010).

Разработана полная синтаксономия лесов Южного Урала (Мартыненко, 2009). Основная часть лесов относится к трем классам: *Querc-Fagetea*, *Vaccinio-Piceetea*, *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*, в рамках которых выделено 48 ассоциаций (в том числе 29 новых), установлен 1 новый союз и 7 новых подсоюзов. Разработана синтаксономия травяной растительности (Григорьев и др., 2002; Синантропная..., 2008; Ямалов, 2011; и др.): естественной (степной – *Festuca-Brometea*, горных лугов – *Mulgedio-Aconietea*), полуестественной (*Molinio-Arrhenatheretea*, *Trifolio-Geranietea*), синантропной (*Artemisietea vulgaris*, *Galio-Urticetea*, *Plantaginetea majoris*, *Polygono-Artemisietea*). Специальное внимание уделено изучению динамики растительности и анализу факторов, определяющих ВБРС (см. раздел 17.2). Изучены уникальные «островные» маловидовые степные петрофитные сообщества Башкирского государственного заповедника (Жирнова и др., 2007). Охарактеризованы естественные и синантропные РС городов Салават и Ишимбай (Голованов и др., 2011). Выполнены исследования по бриосинтаксономии (Баишева, 2010).

Брянский научный центр (г. Брянск). Группу геоботаников возглавляет А.Д. Булохов, выполнявший докторскую диссертацию при консультациях Б.М. Миркина. Он подготовил целую плеяду молодых синтаксономистов. Объектами исследований являются луга и степи (Булохов, 2001; Аверинова, 2010), леса (Булохов, Соломещ, 2003; Семенищенков, Кузьменко, 2011), РС водных макрофитов (Анищенко, 2011), широкий спектр РС территории г. Брянска (Булохов, Харин, 2008) и фрагментированная естественная растительность одного из районов Южного Нечерноземья – Судость-Деснянского междуречья (Семенищенков, 2009). В результате этих исследований значительно пополнена картина синтаксономии широколиственных лесов Восточной Европы, выделено три новых союза: *Quercu roboris-Tilion cordatae*, *Acerion campestris-Quercion roboris*, *Vaccinio myrtilli-Quercion roboris*. Е.А. Авериновой (2010) формализованы флористические критерии различения остепненных лугов (*Galietalia veri*) и луговых степей (союз *Festucion valesiacae*). Большое внимание в исследованиях уделяется ботанико-географическому анализу ценофлор. При классификации синантропной и синантропизированной растительности широко используется дедуктивный метод классификации К. Копечки и С. Гейни.

Приволжский научный центр (Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти). Синтаксономические исследования возглавляет В.Б. Голуб – один из пионеров флористической классификации растительности в России, который также выполнял докторскую диссертацию при консультациях Б.М. Миркина. В 1980-1990-е гг. В.Б. Голуб исследовал растительность поймы Нижней Волги (Golub, Mirkin, 1986, Golub et al., 1991; Golub, 1994 a). В дальнейшем усилия группы Голуба были сконцентрированы на изучении РС засоленных почв. Были выполнены синтаксономические обобщения для внутриконтинентальных РС засоленных почв с преобладанием гемикриптофитов на территории СНГ и Монголии (Golub, 1994 b; Голуб и др., 2001 a), опубликованы обзоры синтаксономии классов *Salicornietea fruticosae* (Голуб и др., 2001 б) и *Festuco-Puccinellietea* (Голуб и др., 2005 в). Разработана синтаксономия солончаковатых РС различных районов Восточной Европы (Freitag et al., 2001; Лысенко и др., 2003; Карпов, Юрицина, 2006).

Опубликованы также работы о растительности побережий Балтийского (Голуб и др., 2005 а,б), Белого (Голуб и др., 2003), Азовского и Черного (Голуб и др., 2011) морей.

Другие центры. Вклад в синтаксономию лесов внесли работы Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов и Института географии (РАН, г. Москва). Были опубликованы работы о неморальных (Коротков, 1991; Заугольнова, Браславская, 2003) и бореальных (Заугольнова, Морозова, 2004; Морозова и др., 2008; Заугольнова и др., 2009) лесах. Некоторые синтаксоны альпийской растительности Кавказа охарактеризованы В.Г. Онипченко (Onipchenko, 2002). Продолжались исследования европейских тундр сотрудниками Полярного ботанического сада (Королева, 2001, 2006). Сотрудниками Института биологии внутренних вод (г. Борок) проведено изучение сообществ гидрофитов (Чемерис, Бобров, 2002) и макроскопических зеленых нитчатых и желтозеленых сифоновых водорослей (Бобров и др., 2005). Синтаксономия водной и прибрежно-водной растительности озера Синдор (Республика Коми) описана в работе Б.Ю. Тетерюка и А.И. Соломеща (2003). Синтаксономия лугов пойм рек Вычегды и Печоры разработана Г.С. Шушпанниковой и А.М. Поповой (2011), а степной растительности бассейна Дона – О.Н. Деминой (2011).

Следует отметить, что при всех успехах распространения метода Браун-Бланке в России, он еще не стал всеобщим для российских фитоценологов. На Всероссийской геоботанической конференции (Отечественная..., 2011) общее число докладов с изложением результатов классификации по Браун-Бланке составило 53, но в 42 статьях приведены результаты классификации по доминантам. Конференция была «с международным участием», причем особенно много докладов представлено украинскими фитоценологами, которые полностью перешли на использование подхода Браун-Бланке.

Проблемы унификации номенклатуры. Актуальной и сложно решаемой задачей для сообщества синтаксономистов остается разработка продромуса растительности.

Следует заметить, что на современном этапе развития синтаксономии унификация системы высших единиц (не говоря уже об ассоциациях и более дробных единицах) затруднительна. В рамках проекта IAVS «Продромус растительности» синтаксономическую систему для растительности России разрабатывает Н.Б. Ермаков (составленный им продромус помещен в монографии как приложение). Следует отметить, что продромус растительности России, составленный Н.Б. Ермаковым, является «европейски ориентированным», его задача – консолидировать синтаксономию растительности России с синтаксономией растительности Европы (разумеется, за исключением уникальных синтаксонов растительности Восточной Сибири и Дальнего Востока). Этот продромус является большим достижением российской синтаксономии, он позволяет получить представления о результатах синтаксономических исследований, выполненных в разных регионах России.

Тем не менее, в силу своеобразия растительности более континентальных районов Восточной Европы, центральноевропейские синтаксоны могут быть использованы в синтаксономии растительности России далеко не всегда. Продромус Н.Б. Ермакова – это не свод окончательных синтаксономических решений (список высших единиц с ди-

агностическими видами), а предварительная база для унификации этих решений российских синтаксономистами. В ходе обсуждения ряд синтаксономических решений может быть пересмотрен, хотя общая основа продромуса, безусловно, сохранится.

Уфимскими фитоценологами был разработан продромус для растительности РБ (Ямалов и др., 2004), который в дальнейшем был существенно пополнен (Ямалов и др., 2012). Этот продромус был использован при написании данной монографии, его согласование с системой высших единиц продромуса Н.Б. Ермакова – задача ближайшего будущего.

16.5. Анализ потока синтаксономической информации в журнале «Растительность России» (2001-2010 гг.)

В заключение обсудим результаты анализа потока синтаксономической информации, прошедшей через журнал «Растительность России» (табл. 35), который репрезентативно отражает синтаксономическую активность российского сообщества фитоценологов. За 10 лет существования журнала (2001-2010) вышло 16 номеров. При анализе ставились задачи:

- выявить число классов, растительность которых рассматривалась в журнале;
- установить число статей о растительности каждого из классов и число геоботанических описаний, опубликованных в этих статьях;
- выявить контингент авторов синтаксономических статей.

В таблице классы расположены в порядке убывания числа опубликованных описаний. Группа статей, в которых описанные синтаксоны не отнесены к классам, включила как публикации результатов классификации по доминантам с приведением полных фитоценологических таблиц, так и статьи, в которых авторы пока воздержались от отнесения синтаксонов, установленных в соответствии с требованиями эколого-флористической классификации, к классам (это вполне естественно для интенсивно развивающейся синтаксономии). В тех случаях, когда авторы использовали дедуктивный метод классификации и установили базальные и дериватные сообщества, представляющие переход между двумя классами, фитоценоны были отнесены к тем классам, диагностические виды которых более массово представлены в РС.

Общее число классов, которые охарактеризованы в рассматриваемых статьях, – 45, общее число описаний – 6622. Число статей, в которых для систематизации материала использован подход Браун-Бланке, – 70, методы доминантной классификации использовались авторами в 10 статьях. Это соотношение отражает тенденцию перехода российской фитоценологии на принципы флористической классификации (и плюралистическую политику редакции журнала).

По разным классам накоплена разная синтаксономическая информация. В статьях о таких классах, как *Molinio-Arrhenatheretea*, *Phragmito-Magnocaricetea*, *Potametea* и *Festuco-Brometea*, опубликовано более чем по 400 описаний, а о классах *Alnetea glutinosae*, *Lemnetea*, *Mulgedio-Aconietea*, *Vaccinetea uliginosi* – менее чем по 10 описаний. Обращает на себя внимание крайне недостаточная представленность синтаксономической информации о классах синантропной растительности.

Полнота характеристики разных классов в статьях, опубликованных в журнале

Класс	Число статей	Число описаний	Авторы
1	2	3	4
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	13	657	Т.В. Мальцева, Н.Н. Макунина (3, 7); А.А. Филинов, С.М. Ямалов, А.И. Соломещ (3); Е.В. Чемерис, А.А. Бобров (3); Н.Н. Макунина, Т.В. Мальцева (4); С.М. Ямалов, А.А. Филинов, А.И. Соломещ (5); С.М. Ямалов (7); Д.В. Дубына, Т.П. Дзюба (10); С.М. Ямалов, Н.М. Сайфуллина, Б.М. Миркин (12); С.М. Ямалов, А.В. Баянов (13); С.М. Ямалов, С.В. Кучерова (15); Н.Н. Макунина, А.Ю. Королюк, Т.В. Мальцева (16); М.П. Тищенко, А.Ю. Королюк (16).
<i>Phragmito-Magnocaricetea</i>	9	630	Н.В. Бабина (3); Б.Ю. Тетерюк, А.И. Соломещ (4); Е.В. Чемерис, А.В. Бобров (4); ; В.А. Смагин (4); Н.В. Синельникова, Г.С. Таран (9); Л.М. Киприянова (12); Б.Ю. Тетерюк (12); Д.В. Дубына, Т.П. Дзюба (13, 14)
<i>Potametea</i>	6	445	Н.В. Бабина (3); Б.Ю. Тетерюк, А.И. Соломещ (4); Л.М. Киприянова (12); Г.С. Таран (12); Б.Ю. Тетерюк (12); Д.В. Дубына, Т.П. Дзюба (16)
<i>Festuco-Brometea</i>	10	413	Е.А. Аверина (7); Н.Л. Цепкова (7); Г.Н. Лысенко, И.А. Коротченко (9); А.Ю. Королюк (10); М.М. Серeda (12); А.В. Полуянов (14); С.М. Ямалов, С.В. Кучерова (15); Т.М. Лысенко, Н.С. Раков (16); Н.Н. Макунина, А.Ю. Королюк, Т.В. Мальцева (16); М.П. Тищенко, А.Ю. Королюк (16)
<i>Quercus-Fagetea</i>	6	293	Л.Б. Заугольнова, Т.И. Браславская (4); А.Д. Булохов (5); А.А. Француз (9); А.Д. Булохов, Ю.А. Семенищенков (13); В.Б. Мартыненко и др. (13); Е.А. Стародубцева, Л.Г. Ханина (14)
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	5	204	В.Б. Мартыненко, С.Н. Мартынова (6); Н.Е. Королева (9); О.В. Морозова и др. (13); Н.А. Полякова, Н.Б. Ермаков (13); Л.Б. Заугольнова и др. (15)
<i>Cariaci rupestris-Kobresietea bellardii</i>	2	191	Н.Е. Королева (5); С.С. Холод (11)
<i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i>	3	160	А.И. Соломещ, В.Б. Мартыненко, О.Ю. Жигунов (3); М.А. Полякова, Н.Б. Ермаков (13); Н.Н. Макунина, А.Ю. Королюк, Т.В. Мальцева (16)
<i>Festuco-Puccinellietea</i>	5	153	Д.Н. Карпов, Т.М. Лысенко, В.Б. Голуб (4); Т.М. Лысенко, Д.Н. Карпов, В.Б. Голуб (4); В.Б. Голуб и др. (7); Д.В. Дубына, Т.П. Дзюба (10); Т.М. Лысенко, Н.С. Раков (13)

1	2	3	4
<i>Juncetea trifidi</i>	2	130	К.О. Коротков (1); О.Ю. Ермолаева (10)
<i>Juncetea maritimi</i>	1	124	Н.В. Бабина (3)
<i>Thlaspietea rotundifolii</i>	2	116	О.Ю. Ермолаева (10); С.С. Холод (11)
<i>Cleistogenetea squarrosae</i>	1	110	Н.Н. Макунина, Т.В. Мальцева, Л.П. Паршутина (10)
<i>Montio-Cardaminetea</i>	3	100	Н.Е. Королева (2); Э.З. Баишева, А.И. Соломещ, И.Н. Григорьев (6); С.С. Холод (11)
<i>Calamagrostietea langsdorffii</i>	1	95	О.А. Аненконов (5)
<i>Loiseleurio-Vaccinietea</i>	2	88	С.С. Холод (11); Е.Е. Кулюгина (12)
<i>Salicetea herbaceae</i>	4	86	Н.В. Матвеева (3, 8); О.Ю. Ермолаева (10); С.С. Холод (11)
<i>Scheuchzerio-Caricetea nigrae</i>	6	74	Н.Е. Королева (2, 9); В.А. Смагин (4); Л.Л. Заноха (5); В.А. Смагин, М.Г. Наприенко (5); С.С. Холод (11)
<i>Secalietea</i>	1	73	С.М. Ямалов, Э.Ф. Шайхисламова, Б.М. Миркин (10)
<i>Arundinello anomalae-Agrostietea trinii</i>	1	72	Н.Б. Ермаков, П.В. Крестов (14)
<i>Trifolio-Geranietea sanguinei</i>	2	69	А.Д. Булохов, А.В. Харин (13); С.М. Ямалов, С.В. Кучерова (15)
<i>Galio-Urticetea</i>	2	63	С.М. Ямалов, Н.М. Сайфуллина, Б.М. Миркин (12)
<i>Oxycocco-Sphagnetetea</i>	3	59	В.А. Смагин (4); В.А. Смагин, М.Г. Наприенко (5); С.С. Холод (11)
<i>Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae</i>	1	52	Э.З. Баишева, А.И. Соломещ, И.Н. Григорьев (6)
<i>Isoëto-Nanojunctetea</i>	2	43	Г.С. Таран (1); Н.В. Синельникова, Г.С. Таран (4)
<i>Koelerio-Corynepherea</i>	1	38	Е.Е. Кулюгина (12)
<i>Honckenyo-Elymneteа arenariae</i>	3	35	Н.В. Бабина (3); Н.Е. Королева (9); Е.Е. Кулюгина (12)
<i>Rhitiido rugosi-Laricetea sibiricae</i>	1	30	Н.Н. Макунина, Т.В. Мальцева, Л.П. Паршутина (10)
<i>Rhizocarpetea geographici</i>	1	32	С.С. Холод (11)
<i>Cladophoretea</i>	1	30	А.А. Бобров, Л.М. Киприянова, Е.В. Чемерис
<i>Scorzonero-Juncetea gerardii</i>	1	29	Д.В. Дубына, Т.П. Дзюба (10)
<i>Salicetea purpurea</i>	2	26	Н.Е. Королева (2); Г.С. Таран (7)
<i>Plantaginetea majoris</i>	2	26	Н.Л. Цепкова, И.Т. Кучмезова, Л.М. Абрамова (12); С.М. Ямалов, Н.М. Сайфуллина, Б.М. Миркин (12)
<i>Thero-Salicornietea</i>	2	20	Н.В. Бабина (3); Т.М. Лысенко, Д.Н. Карпов, В.Б. Голуб (4)
<i>Artemisieta lerchianaе</i>	1	20	Д.Н. Карпов, Т.М. Лысенко, В.Б. Голуб (4)
<i>Asplenietea trichomanis</i>	1	18	О.Ю. Ермолаева (10)
<i>Agropyretea repens</i>	1	16	Н.Л. Цепкова, И.Т. Кучмезова, Л.М. Абрамова (12)
<i>Cetrario-Loiseleurietea</i>	1	12	Н.Е. Королева (9)
<i>Salicornietea fruticosae</i>	1	10	В.Б. Голуб, И.А. Рухленко, Д.Д. Соколов (10)
<i>Asteretea tripolium</i>	1	10	С.С. Холод (10)

1	2	3	4
<i>Betulo-Adenostyletea</i>	1	10	Н.Е. Королева (9)
<i>Alnetea glutinosae</i>	1	5	В.А. Смагин (4)
<i>Vacinieta uliginosi</i>	1	4	В.А. Смагин (4)
<i>Zosteretea marinae</i>	1	3	Н.В. Бабина (3)
<i>Mulgedio-Aconitetea</i>	1	3	М.П. Тищенко, А.Ю. Королук (16)
Класс не установлен	19	1745	Л.Л. Заноха (1); Н.А. Секретарева (1, 5); С.В. Дегтева (2); В.Ю. Нешатаева, В.Ю. Нешатаев (2); В.Н. Ухачева, Е.И. Ломова (2); Д.Н. Карпов, Т.М. Лысенко, В.Б. Голуб (4); В.Ю. Нешатаева (6); Т.М. Лысенко, Д.Н. Карпов, В.Б. Голуб (6); О.И. Сумина, Е.М. Концева (6); Е.Г. Зибзеев (6, 12); С.Е. Журавлева, А.И. Соломещ, Э.З. Баишева (7); Н.Е. Королева (9); Е.Г. Зибзеев, Т.С. Черникова (9); С.С. Холод (11); В.Б. Голуб и др. (14); Е.А. Стародубцева, Л.Г. Ханина (14); А.Ю. Кудрявцев (15)

Полагаем, что приведенная таблица позволяет получить достаточно полное представление об уровне развития синтаксономии в России. Она может служить справочником для поиска опубликованных в журнале статей о растительности разных классов.

Глава 17. СИНТАКСОНОМИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЕЕ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЗАДАЧ

Площадь ЮУР составляет около 14.5 млн га, протяженность с севера на юг около 550 км (от 51°30' до 56°31' с.ш.), с запада на восток – 420 км (от 53°08' до 60°00' в.д.). Территория расположена в границах Республики Башкортостан, запада Челябинской области (горная часть) и южной оконечности Оренбургской области.

В главе показаны основные результаты синтаксономических исследований уфимской группой геоботаников. Основное внимание уделено опыту использования синтаксономии для решения экологических задач – анализу факторов формирования ВБРС лесной и травяной растительности, а также вкладу синтаксономии в разработку рекомендаций по совершенствованию системы сохранения биоразнообразия. Кроме того, показаны возможности подхода Браун-Бланке для анализа экологии цианобактериально-водорослевых сообществ пещер.

17.1. Общая характеристика синтаксономии (С.М. Ямалов, В.Б. Мартыненко, А.В. Баянов)

В разделе дана краткая характеристика современного состояния синтаксономии растительности ЮУР на уровне классов. Для каждого класса указаны число валид-

ных ассоциаций и синтаксономисты, которые внесли вклад в характеристику разнообразия РС этих единиц. История становления синтаксономии в РБ описана в статье Б.М. Миркина и др. (2007). Был опубликован «Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан» (Ямалов и др., 2004; 2012).

Современное состояние синтаксономии растительности Республики Башкортостан показано в табл. 36. В таблицу включены новые валидно опубликованные синтаксоны, а также традиционные синтаксоны, в последнем случае кроме публикаций использовались также депонированные рукописи. Порядок синтаксономистов – по алфавиту. Как уже отмечалось (см. раздел 15.3.1), синтаксономия растительности ЮУР пока не приведена в соответствие с «Продромусом» Н.Б. Ермакова, помещенном в «Приложении».

В настоящее время выявлено 315 ассоциаций, из которых 208 описано впервые, принадлежащих к 35 классам. Очевидно, что традиционные ассоциации представляют классы экстразональной растительности – водных макрофитов и синантропных сообществ. Во всех прочих классах преобладают новые ассоциации, отражающие своеобразие природного комплекса ЮУР.

Таблица 36

Структура синтаксономии растительности РБ
(на 2011 г.; общее число ассоциаций / число новых синтаксонов)

Класс	Количество ассоциаций	Основные синтаксономисты
1	2	3
Водная и прибрежно-водная растительность		
<i>Lemnetea</i> R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955	9/0	З.Б. Бактыбаева, Я.М. Голованов, И.Н. Григорьев, С.С.Петров, А.И. Соломещ, S.Klotz, U.Köck
<i>Potametea</i> Klika 1941	21/0	Я.М. Голованов, И.Н. Григорьев, С.С.Петров, А.И. Соломещ, S.Klotz, U.Köck
<i>Phragmiti-Magnocaricetea</i> Klika 1941	28/2	З.Б. Бактыбаева, И.Н. Григорьев, С.С.Петров, А.И. Соломещ, С.М. Ямалов, S.Klotz, U.Köck
<i>Littorelletea</i> R. Tx. 1947	1/0	А.И.Соломещ, S.Klotz, U.Köck
<i>Isoeto-Nanojuncetea</i> Br.-Bl. et R.Tx. ex Westhoff et al. 1946	1/1	А.И. Соломещ
Синантропная растительность		
<i>Bidentetea tripartitae</i> R. Tx., Lohmeyer et Preising 1950	1/0	Я.М. Голованов, А.Р. Ишбирдин, Г.Я. Суюндукова, С.М. Ямалов
<i>Secalietea</i> R.Tx., Lohmeyer et Preising 1950	7/7	Л.М. Абрамова, Б.М. Миркин, К.М. Рудаков, Г.Я. Суюндукова, Э. Ф. Шайхисламова, С.М. Ямалов
<i>Chenopodietea</i> Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952	20/15	Б.М. Миркин, А.Р. Ишбирдин, Л.М. Ишбирдина, М.Т. Сахапов, А.И. Соломещ, Г.Я. Суюндукова, С.М. Ямалов

1	2	3
<i>Artemisietea vulgaris</i> Lohmeyer et al. Ex von Rochow 1951	17/14	Л.М. Абрамова, А.Р. Ишбирдин, Л.М. Ишбирдина, Б.М. Миркин, К.М. Рудаков, М.Т. Сахапов, А.И. Соломещ, Г.Я. Суяндукова, С.М. Ямалов
<i>Galio-Urticetea</i> Passarge ex Kopecký 1969	7/6	Р.Ш. Кашапов, Н.М. Сайфуллина, Р.М. Хазиахметов, С.М. Ямалов, S.Klotz, U.Köck
<i>Agropyretea repentis</i> Oberd. et al. 1967	3/3	А.Р. Ишбирдин, Б.М. Миркин, М.Т. Сахапов, Г.Я. Суяндукова, С.М. Ямалов
<i>Plantaginetea majoris</i> R. Tx. et Preising in R. Tx. 1950	11/3	А.И. Соломещ, М.Т. Сахапов, А.Р. Ишбирдин, Л.М. Ишбирдина, Б.М. Миркин, Г.Я. Суяндукова, С.М. Ямалов, S.Klotz, U.Köck
<i>Polygono-Artemisietea austriacae</i> Mirkin, Sakhapov et Solomeshch in Mirkin et al. 1986	4/4	Л.М. Абрамова, Б.М. Миркин, М.С. Сайтов, М.Т. Сахапов, А.И. Соломещ, С.М. Ямалов
<i>Urtico-Sambucetea</i> Doing 1962 em Passarge 1968	1/0	А.Р. Ишбирдин, Л.М. Ишбирдина
Растительность засоленных почв		
<i>Thero-Salicornietea</i> Tx. in Tx. et Oberd. 1958	4/3	В.Б. Голуб, Н.А. Юрицина, Д.Н. Карпов, Т.М. Лысенко.
<i>Scorzonero-Juncetea gerardii</i> Golub et al. 2001	9/9	Б.Голуб, Д.Н.Карпов, Т.М.Лысенко, S.Klotz, U.Köck
<i>Festuco-Puccinellietea</i> Soó ex Vicherek 1973	14/14	В.Б.Голуб, Д.Н.Карпов, Т.М.Лысенко, Б.М.Миркин,
Луговая растительность		
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> R. Tx. 1937	43/35	А.В. Баянов, И.Н. Григорьев, Р.Ш. Кашапов, Б.М. Миркин, А.И. Соломещ, Л.А. Султангареева, А.А. Филинов, С.М. Ямалов, S.Klotz, U.Köck
<i>Trifolio-Geranietea sanguinei</i> Th. Müller 1962	3/3	С.М. Ямалов, С.В. Кучерова, S.Klotz, U.Köck
Степная растительность		
<i>Festuco-Brometea</i> Br.-Bl. et R. Tx. in Br.-Bl. 1949	26/26	А.В. Баянов, Т.В. Жирнова, М.С. Сайтов, А.И. Соломещ, Л.А. Султангареева, С.М. Ямалов, R.Schubert
Аркто-альпийская и наскальная растительность		
<i>Montio-Cardaminetea</i> Br.-Bl. et R. Tx. 1943	2/1	Э.З. Баишева, А.И. Соломещ
<i>Caricetea curvulae</i> Br.-Bl. 1948	4/4	Р.Ю. Муллагулов, А.Р. Ишбирдин
<i>Loiseleurio-Vaccinietea</i> Eggler 1952	3/2	Р.Ю. Муллагулов, А.Р. Ишбирдин
<i>Mulgedio-Aconitetea</i> Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944	5/5	А.Р. Ишбирдин, А.А. Мулдашев, Р.Ю. Муллагулов, С.М. Ямалов
Лесная растительность		
<i>Quercu-Fagetea</i> Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937	26/25	В.Б. Мартыненко, О.Ю. Жигунов, А.И. Соломещ, Л.А. Султангареева, Н.И. Федоров, П.С. Широких, R. Schubert
<i>Vaccinio-Piceetea</i> Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939	11/9	В.Б. Мартыненко, С.Н. Жигунова, А.И. Соломещ, П.С. Широких

1	2	3
<i>Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae</i> Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991	10/10	В.Б. Мартыненко, А.И. Соломещ, П.С. Широких
<i>Salicetea purpureae</i> Moor 1958	2/0	А.И. Соломещ, Р.М. Хазиахметов
Болотная растительность		
<i>Oxycocco-Sphagnetea</i> Br.-Bl. et R.Tx. ex Westhoff et al. 1946	1/0	А.Р.Ишбирдин, Р.Ю. Муллагулов
<i>Alnetea glutinosae</i> Br.-Bl. et R. Tx. ex Westhoff et al. 1946	3/1	В.Б. Мартыненко, А.И. Соломещ, Р.М. Хазиахметов
<i>Vaccinietea uliginosi</i> Lohmeyer et Tx. in Tx. 1955	2/1	И.Н. Григорьев, В.Б. Мартыненко, А.И. Соломещ,
Моховая растительность		
<i>Platyhypnidio–Fontinalietea antipyreticae</i> Philippi 1956	4/0	Э.З. Баишева, А.И. Соломещ, И.Н. Григорьев
<i>Cladonio digitatae–Lepidozietea reptantis</i> Jezek et Vondráček 1962	5/3	Э.З. Баишева
<i>Hylocomietea splendentis</i> Marstaller 1992	1/0	Э.З. Баишева
<i>Frullanio dilatatae–Leucodontetea sciurioidis</i> Mohan 1978	6/2	Э.З. Баишева

17.2. Использование синтаксономии для анализа факторов формирования видового богатства растительных сообществ

Как уже отмечалось (см. раздел 14.1), анализ факторов формирования ВБРС является одной из самых сложных проблем НОР. В разделе описан опыт выявления этих факторов с использованием синтаксономии лесной и травяной растительности. В первом случае анализировалось изменение ВБРС на ведущих комплексных градиентах, которые оценивались по шкалам Е. Ландольта, во втором – связь ВБРС со сложностью фитоценологического спектра, который индицирует характер экотопов и сукцессионный статус РС.

17.2.1. Коренные леса³

Несмотря на сравнительно небольшую площадь ЮУР леса имеют высокое синтаксономическое разнообразие (Мартыненко, 2009), что связано с обширностью экологического гиперпространства, которое формируется вертикальной поясностью (разница абсолютных отметок распространения лесов достигает 1000 м над ур. м.) и экспозиционными различиями.

³ Раздел написан на основе статьи Б.М. Миркина, В.Б. Мартыненко, П.С. Широких, Л.Г. Наумовой (2010).

Уральский хребет является преградой на пути Атлантических воздушных масс, поэтому климат Предуралья, Южного Урала и Зауралья значительно различается, что в свою очередь сказывается на формировании различных типов растительности. На западном макросклоне Южного Урала и в Предуралье распространены широколиственные и хвойно-широколиственные неморальные леса класса *Quercus-Fagetea* (далее **QF**). На восточном макросклоне и в Зауралье преобладают травяные светло-хвойно-мелколиственные гемибореальные леса класса *Brachypodio-Betuletea* (далее **BB**). Леса центрально-возвышенной части Южного Урала представлены преимущественно бореальными РС класса *Vaccinio-Piceetea* (далее **VP**), кроме того, они встречаются небольшими массивами (в определенных экотопах) и в Предуралье, и в Зауралье.

Изученные леса различаются по синтаксономическому разнообразию: число растительных ассоциаций в классе **QF** – 27, в классе **BB** – 11, в классе **VP** – 10. Соответственно различается объем ценофлор классов: по ряду **QF** – **BB** – **VP** они составляют соответственно 586, 508 и 449 видов. Ассоциации всех классов характеризуются широким диапазоном изменения среднего ВБРС: в классе **VP** он составляет 23-65 видов, в классе **BB** – 42-72, в классе **QF** – 27-74. Очевидно, что диапазон изменения ВБРС максимален в **QF** (47 видов), за ним следует класс **VP** (42 вида). В классе **BB** этот диапазон минимален и составляет 30 видов.

Фитосоциологический спектр большинства растительных ассоциаций включает виды из ценофлор трех лесных классов. Кроме того, в состав некоторых РС входят виды из классов степей *Festuco-Brometea* и ксеротермных опушек *Trifolio-Geranietea*, а также вторичных лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea* и высокогорных лугов класса *Mulgedio-Aconietea*.

На основе эвристического анализа установлено, что наиболее важными факторами, влияющими на ВБРС, являются экотопические: теплообеспеченность (отражает высоту над уровнем моря и экспозицию склонов), богатство почв и режим их увлажнения. Факторы среды оценивали по шкалам Е. Ландольта (Landolt, 1977). В этих шкалах каждый фактор среды разделен на 5 градаций. Исследованные леса были связаны со следующими градациями:

- шкала теплообеспеченности: 2 – субальпийский пояс, 3 – среднегорный пояс, 4 – нижнегорный пояс;
- шкала увлажнения: 2 – умеренная сухость, 3 – средние условия увлажнения, 4 – увлажненные почвы;
- шкала общего богатства почвы: 2 – бедные почвы, 3 – среднебогатые почвы, 4 – богатые почвы.

Между этими экологическими факторами имеются зависимости. Наиболее тесная зависимость выявлена между богатством почв и их увлажнением ($r = 0,85$): при повышении увлажнения более активно идет процесс накопления органического вещества. Фактор теплообеспеченности также имеет высокую положительную корреляцию с богатством почвы ($r = 0,61$), что вполне понятно: вниз по градиенту высоты над уровнем моря повышается гумусированность почвы (и сменяются горные аналоги зонального ряда почв – подзолистых, светло-серых, серых и темно-серых лесных).

Связь между факторами теплообеспеченности и увлажнения недостоверна, так как на одном высотном уровне в зависимости от рельефа могут быть представлены почвы с разным увлажнением.

Экологические изоплеты трех классов лесов в осях теплообеспеченности и увлажнения были показаны на рис. 17. По фактору увлажнения наибольшая амплитуда распределения у класса **VP**, в состав которого входят как сухие лишайниковые боры, так и приручьевые зеленомошные ельники. По этому градиенту достаточно четко дифференцировано распределение классов **QF** и **BB**, которые являются долготными विकариантами: неморальные леса связаны с более влажными почвами западного макросклона Южного Урала, а гемибореальные леса – с более сухими почвами в условиях континентального климата восточного макросклона.

Для выявления влияния на ВБРС экологических факторов строились экологические ряды отдельно для каждого класса растительности лесов. Пример экологического ряда приведен в табл. 37. После этого диапазон, в пределах которого были распределены растительные ассоциации, разделялся на 5 равных градаций и для каждой градации рассчитывались среднее ВБРС и средняя представленность видов разных классов (%), т. е. строился усредненный фитосоциологический спектр.

Идеальным вариантом оценки влияния факторов среды на ВБРС был бы дисперсионный анализ, однако в связи с ограниченным количеством данных по каждому классу его использование невозможно. Влияние факторов на ВБРС оценивалось по величине его изменения на градиенте. Тем не менее статистика «стоит за» результатами выполненного анализа, так как средние значения ВБ по растительным ассоциациям, усредненные для каждой градации фактора, получены с использованием большого числа описаний (часто более 20). Таким образом, выявленные тенденции можно рассматривать как соответствующие природным закономерностям связи ВБРС и условий среды.

В табл. 38 приведены обобщенные данные для характеристики изменения ВБРС разных классов вдоль градиентов факторов среды и диапазоны изменения значений этих факторов, а на рис. 29-31 – тренды изменения ВБРС и фитосоциологического спектра РС.

Для облегчения визуального восприятия рисунков фитосоциологический спектр строился на основе шести групп видов: виды классов **QF**, **VP** и **BB**, группа луговых видов класса *Molinio-Arrhenatheretea* (**MA**), а также объединенная группа ксеротермных видов классов *Festuco-Brometea* и *Trifolio-Geranietea*. Остальные виды были отнесены в группу прочих. В нее вошли немногочисленные виды классов *Alnetea glutinosae* (эвтрофные болота) и *Salicetea purpureae* (прирусловые ивово-тополевые леса), а также виды, не имеющие определенного фитосоциологического статуса. Следует подчеркнуть, что группа видов класса **MA** является гетерогенной. В правой части спектра по фактору увлажнения (более ксерофитные условия) основную долю видов **MA** представляют мезофиты порядка *Arrhenatheretalia*, а в левой части – гигромезофиты порядка *Molinieta*.

В табл. 38 приведены не только значения диапазонов изменений факторов среды и ВБРС для разных классов, но и использован оригинальный простой аллометрический

Экологический ряд ассоциаций класса *Vaccinio-Piceetea* по фактору увлажнения

Ассоциация	Союз	Число описаний	Увлажнение	Среднее число видов	Фитосоциологический спектр, %				
					VP	BB	QF	TrG + FB	Прочие
<i>Cladonio-Pinetum</i>	DP	9	1.65	26.89	24.30	28.04	7.94	15.89	9.35
<i>Violo-Pinetum</i>	DP	25	2.13	51.72	18.75	44.38	9.06	18.75	7.50
<i>Antennario-Pinetum</i>	DP	20	2.32	49.50	29.18	28.52	1.9.02	7.21	10.82
<i>Pleurospermo-Pinetum</i>	DP	44	2.33	61.75	19.06	48.30	16.97	5.48	6.53
<i>Zigadeno-Pinetum</i>	DP	18	2.36	65.00	21.67	30.70	21.90	10.38	7.45
<i>Seseli-Pinetum</i>	DP	18	2.38	42.00	31.18	42.65	14.34	3.23	3.94
<i>Asaro-Piceetum</i>	P.e.	21	2.69	49.90	23.17	29.57	30.79	4.27	4.27
<i>Equiseto-Piceetum</i>	P.e.	28	2.80	46.57	41.74	24.62	20.12	1.80	5.71
<i>Linnaeo-Piceetum</i>	P.e.	53	3.03	22.68	67.06	15.88	13.53	0.00	1.18
<i>Aconito-Piceetum</i>	P.e.	83	3.25	37.88	44.49	14.29	32.24	0.00	3.67
									5.31

Примечание. Классы: QF – *Quercus-Fagetea*, VP – *Vaccinio-Piceetea*, BB – *Brachypodio-Betuletea*, Tr-G+FB – *Trifolio-Geranietea* + *Festuco-Brometea*, MA – *Molinio-Arrhenatheretea*. Союзы: DP – *Dicrano-Pinion*, P.e. – *Piceion excelsae*.

Таблица 38

**Количественная характеристика зависимости ВБРС
лесов от влияния экологических факторов**

Показатель	Экологические факторы		
	теплообеспеченность	увлажнение	богатство почв
Класс <i>Vaccinio-Piceetea</i>			
Пределы изменения фактора	2.79-3.12	1.65-3.25	2.20-2.74
Диапазон изменения фактора	0.28	1.60	0.54
Пределы изменения ВБРС	30.28-50.79	26.89-54.56	26.89-63.38
Диапазон изменения ВБРС	20.51	27.67	36.49
Интенсивность изменения ВБРС	7.3	1.7	6.8
Класс <i>Brachypodio-Betuletea</i>			
Пределы изменения фактора	2.87-3.28	1.95-2.78	2.31-2.92
Диапазон изменения фактора	0.41	0.83	0.61
Пределы изменения ВБРС	42.00-61.68	52.69-65.97	47.39-71.59
Диапазон изменения ВБРС	19.7	13.28	24.20
Интенсивность изменения ВБРС	4.8	1.6	4.0
Класс <i>Quercio-Fagetea</i>			
Пределы изменения фактора	2.84-3.67	2.43-3.61	2.63-3.82
Диапазон изменения фактора	0.83	1.18	1.19
Пределы изменения ВБРС	39.04-60.71	39.04-55.68	43.14-51.77
Диапазон изменения ВБРС	21.72	16.64	8.63
Интенсивность изменения ВБРС	2.6	1.4	0.7

показатель, который назван интенсивностью изменения (увеличения или уменьшения) ВБРС. Этот показатель характеризует изменение ВБРС на 0.1 балла соответствующих шкал Е. Ландольта. Он очень информативен и позволяет выявить нелинейность связи ВБРС с факторами среды. Так, диапазон изменения показателя теплообеспеченности для класса **QF** составляет 0.83 балла, а для класса **VP** он почти в 3 раза меньше, при этом значения диапазона изменения ВБРС по этому градиенту в обоих класса очень близкие. Таким образом, при изменении теплообеспеченности на 0.1 балла в классе **QF** видовой состав меняется на 3 вида, а в классе **VP** – на 7 видов. Экологическая «цена» единицы теплообеспеченности в поясе суровых климатических условий бореальных лесов оказывается значительно выше, чем в расположенном ниже поясе широколиственных лесов, связанных с более благоприятными условиями среды. Различия интенсивности изменения ВБРС по фактору богатства почвы у этих классов еще выше. Показатели составляют 6.8 видов для **VP** и 0.7 видов для **QF**.

В целом по градиентам трех изученных факторов диапазон изменения ВБРС в классе **VP** самый большой, а в классе **QF** самый низкий. Класс **VB** занимает промежуточное положение. Диапазон изменения ВБ по трем факторам составляет для **VP** – 28 видов, для **VB** – 19, для **QF** – 15. Для всех классов самым главным фактором, который влияет на ВБРС, является теплообеспеченность, вторым по значимости – богатство почвы (как уже отмечалось, эти показатели имеют тесную прямую корреляционную зависи-

мость). Влияние на ВБРС фактора увлажнения для классов **VP** и **BB** существенно, но вносит меньший вклад. Для класса **QF** влияние этого фактора более значимо, чем влияние фактора богатства почвы. Это вполне объяснимо, так как в составе класса неморальных лесов, связанных с достаточно богатыми почвами, есть и сообщества остепненных дубняков (союз *Lathyro-Quercion*) на темно-серых лесных почвах, и ольховые уремы (*Alno-Padion*) на переувлажненных лугово-болотных почвах.

Рассмотрим закономерности изменения трендов ВБРС и фитосоциологического спектра вдоль исследованных градиентов факторов среды.

Теплообеспеченность (рис. 29). На градиенте теплообеспеченности, который отражает в первую очередь высоту над уровнем моря, классы **VP**, **BB** и **QF** представляют экологический ряд, соответствующий вертикальной поясности, причем, как отмечалось, сообщества класса **QF** распространены на западном, а класса **BB** на восточном макросклоне. Показатель интенсивности изменения ВБРС вдоль градиента меняется по ряду **VP** (7.3) – **BB** (4.8) – **QF** (2.6). Диапазон значений фактора теплообеспеченности для сообществ класса **QF** значительно шире, чем для других классов. В классах **VP** и **BB** при повышении теплообеспеченности ВБРС увеличивается, в классе **QF** тренд изменения этого показателя имеет параболический характер с максимумом при теплообеспеченности 3.0 балла, что соответствует среднегорному поясу по шкале Е. Ландольта.

Особенностью изменений фитосоциологического спектра в классе **VP** является последовательное снижение доли участия «своих» видов (принадлежащих к ценофлоре класса **VP**) вдоль градиента фактора и соответственно увеличение вклада экотонного эффекта в первую очередь за счет светлюбивых видов класса **BB**, а также опушечных видов класса *Trifolio-Geranietea*. В фитосоциологических спектрах классов **BB** и **QF** изменения имеют иной характер. В **QF** при максимальных значениях ВБРС в ценофлоре увеличивается доля «своих» видов, но при более низкой и более высокой теплообеспеченности возрастает роль экотонного эффекта соответственно за счет видов класса **VP** и термофильных лугово-степных видов. В классе **BB** доля «своих» видов максимальна в средней части градиента. К концам градиента усиливается экотонный эффект за счет видов класса **QF** и термофильных лугово-степных и степных видов.

Увлажнение (рис. 30). Как уже отмечалось, по градиенту увлажнения класс **VP** имеет наибольший диапазон (1.6 балла), у классов **QF** и **BB** диапазоны значительно меньше (1.18 и 0.83), причем эти два класса занимают разные отрезки градиента – первый тяготеет к более увлажненным, второй к более сухим почвам. Интенсивность изменения ВБРС на градиенте фактора у разных классов различается несущественно, хотя снижается по ряду **VP** (1.7) – **BB** (1.6) – **QF** (1.4).

Тренд изменения ВБРС классов **VP** и **BB** параболический, а класса **QF** – однонаправленный (ВБРС последовательно снижается вдоль градиента, хотя при самых высоких значениях увлажнения несколько увеличивается). В классе **VP** влияние экотонного эффекта особенно сильное, так как доля видов «своего класса» сравнительно низка и в большинстве ассоциаций находится в пределах 20-40%. Долевое участие видов «своего» класса последовательно возрастает от сухих почв к влажным. Основ-

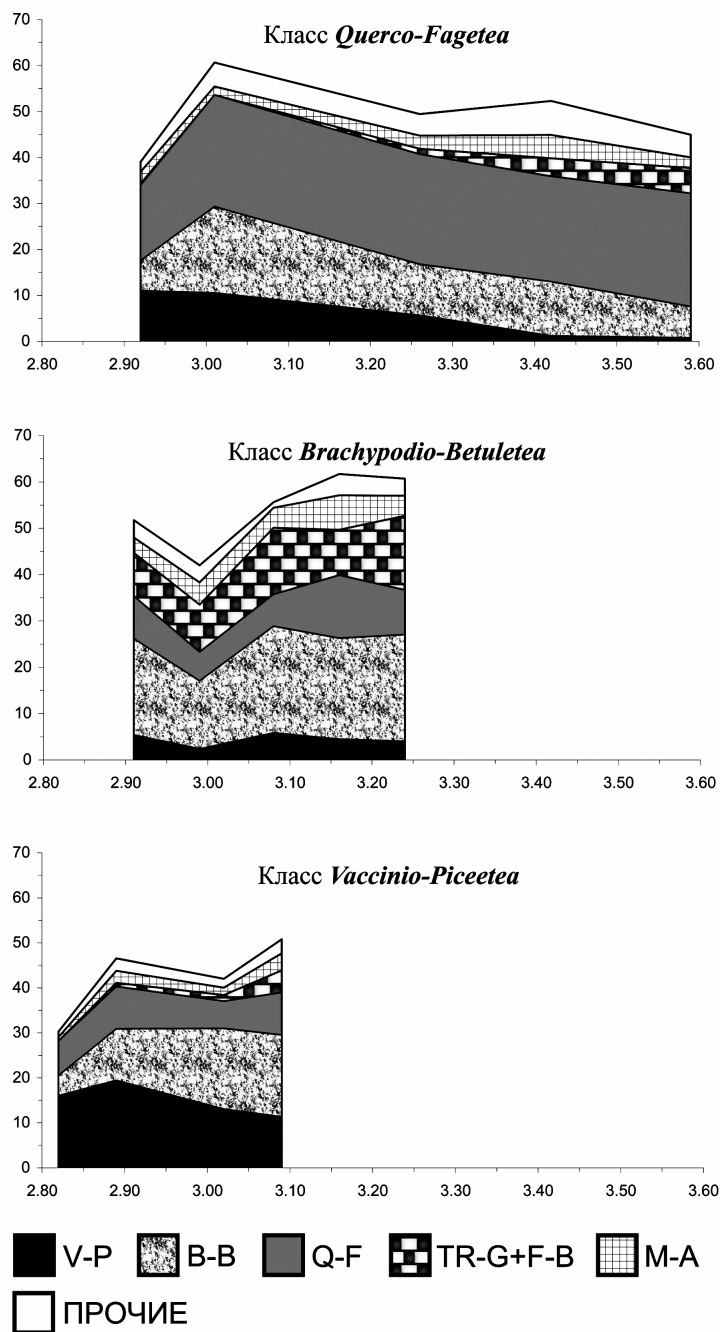


Рис. 29. Изменение видового богатства и фитосоциологического спектра лесных сообществ вдоль градиента теплообеспеченности. На этом рисунке, как и на рис. 30 и 31, разными штриховками показано участие (%) в видовом составе видов разных классов.
 V-P – *Vaccinio-Piceetea*, B-B – *Brachypodio-Betuletea*, TR-G – *Trifolio-Geranietea*, F-B – *Festuco-Brometea*, M-A – *Molinio-Arrhenatheretea*

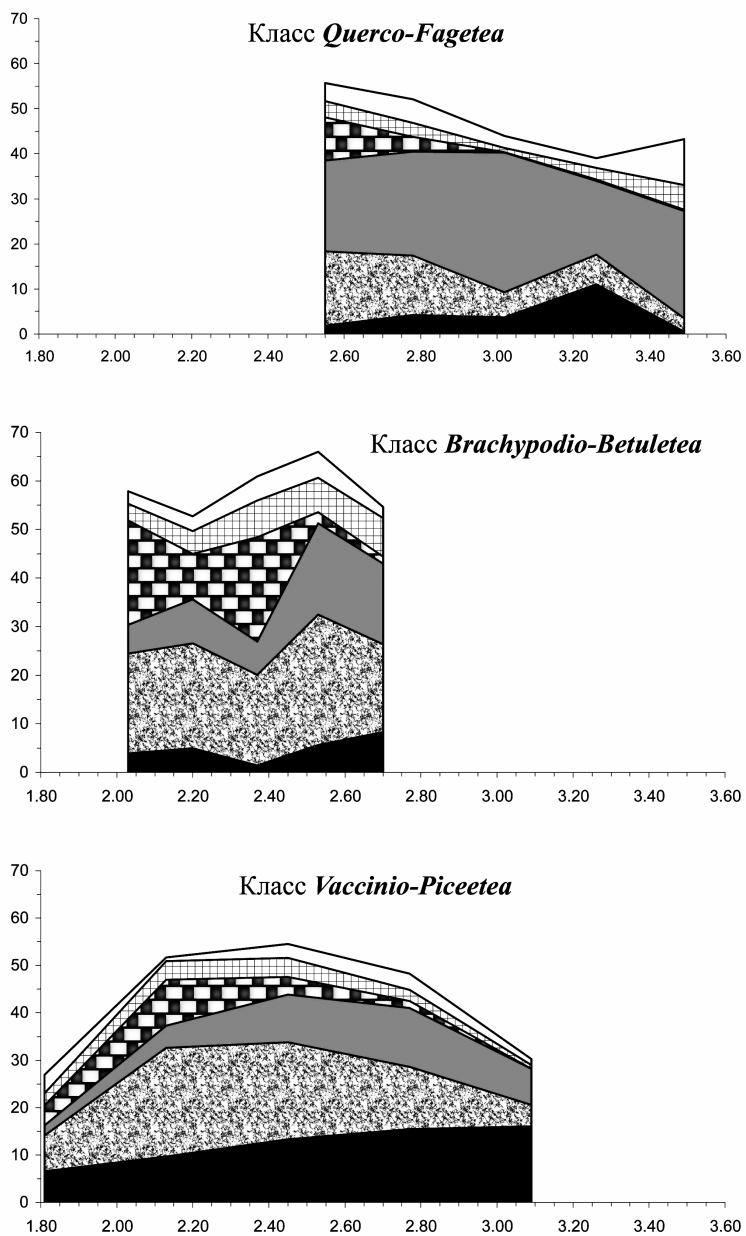


Рис. 30. Изменение видового богатства и фитосоциологического спектра лесных сообществ вдоль градиента увлажнения

ными вкладчиками в ВБРС сообществ, расположенных в средней части градиента, являются ценофлоры классов **ВВ** и **QF**, в области низких значений увлажнения возрастает роль видов термофитных классов.

В фитосоциологическом спектре класса **ВВ** максимальному значению ВБРС соответствует максимальное участие «своих» видов. Экотонный эффект резко усиливается на сухих почвах, в первую очередь за счет видов классов *Trifolio-Geranietea* и *Festuco-Brometea*, а при увеличении увлажнения увеличивается доля как бореальных, так и неморальных видов классов **VP** и **QF**.

В фитосоциологическом спектре класса **QF** максимальное участие «своих» видов отмечается в средней части градиента, на сухих почвах резко увеличивается участие видов термофитных классов и класса **ВВ**, а на влажных почвах, с которыми связаны ольховые уремы, – видов влажных лугов порядка *Molinietalia* и класса *Alnetea glutinosae* (которые отнесены в группу прочих).

Богатство почвы (рис. 31). По мере повышения общего богатства почвы сменяют друг друга классы **VP**, **ВВ** и **QF**. Диапазоны распространения классов на градиенте составляют для **QF** – 1.19, для **ВВ** – 0.61, для **VP** – 0.54. Как видно на рис. 31, диапазон класса **QF** сильно сдвинут в область более богатых почв. Диапазон интенсивности изменения ВБРС также последовательно меняется по ряду **VP** – **ВВ** – **QF**, соответственно 6.8, 4.0, 0.7. Тренды изменений ВБРС в целом близки к закономерностям, выявленным по фактору теплообеспеченности: при повышении богатства почвы ВБРС в классе **QF** снижается, в классе **ВВ** увеличивается, а в классе **VP** имеет островершинный характер с максимум в средней части градиента.

Изменения фитосоциологического спектра имеют следующие закономерности. В классе **VP** вклад экотонного эффекта минимален в области относительно бедных почв, где в сообществах высока доля видов «своего» класса. Максимум он достигает в средней части градиента, где высокий вклад в ВБРС вносят виды класса **ВВ**, и кроме того, повышается участие видов класса **QF**.

В классе **QF** влияние экотонного эффекта возрастает в крайних грациях градиента: на более бедных почвах увеличивается доля видов класса **ВВ** и видов термофильных классов, а на самых богатых почвах, с которыми связаны ольховые уремы, повышается участие луговых видов порядка *Molinietalia* и класса *Alnetea glutinosae*.

В классе **ВВ** максимальным значениям ВБРС также соответствует наибольшее участие «своих» видов, экотонный эффект возрастает у границ диапазона распределения класса по градиенту за счет видов термофильных классов (на наименее богатых и неразвитых почвах) и класса **QF** (на относительно более богатых почвах).

Таким образом, для основных классов лесов Южного Урала – неморальных, гемибореальных и бореальных – характерны широкие диапазоны изменения ВБРС, что во многом определяется разнообразием экотопов. Если исключить экстремальные варианты экотопа у верхней границы лесного пояса, то это влияние опосредуется через эдификаторный эффект доминантов-деревьев. Разные классы имеют разные диапазоны распределения: максимальный диапазон по фактору теплообеспеченности (практически по высоте над уровнем моря) и богатству почвы – у неморальных лесов, по фактору увлажнения – у бореальных лесов. Влияние на ВБРС исследованных факторов нелинейно и усиливается у границ распределения лесов на этих комплексных градиентах.

Тренды изменения ВБРС разных классов различаются, преобладают параболические тренды с максимумом в области средних значений факторов, однако у класса не-

моральных лесов тренды имеют однонаправленный характер и ВБРС снижается при повышении богатства почвы и увеличении увлажнения. Однонаправленно возрастает ВБРС на градиенте повышения теплообеспеченности у класса бореальных лесов.

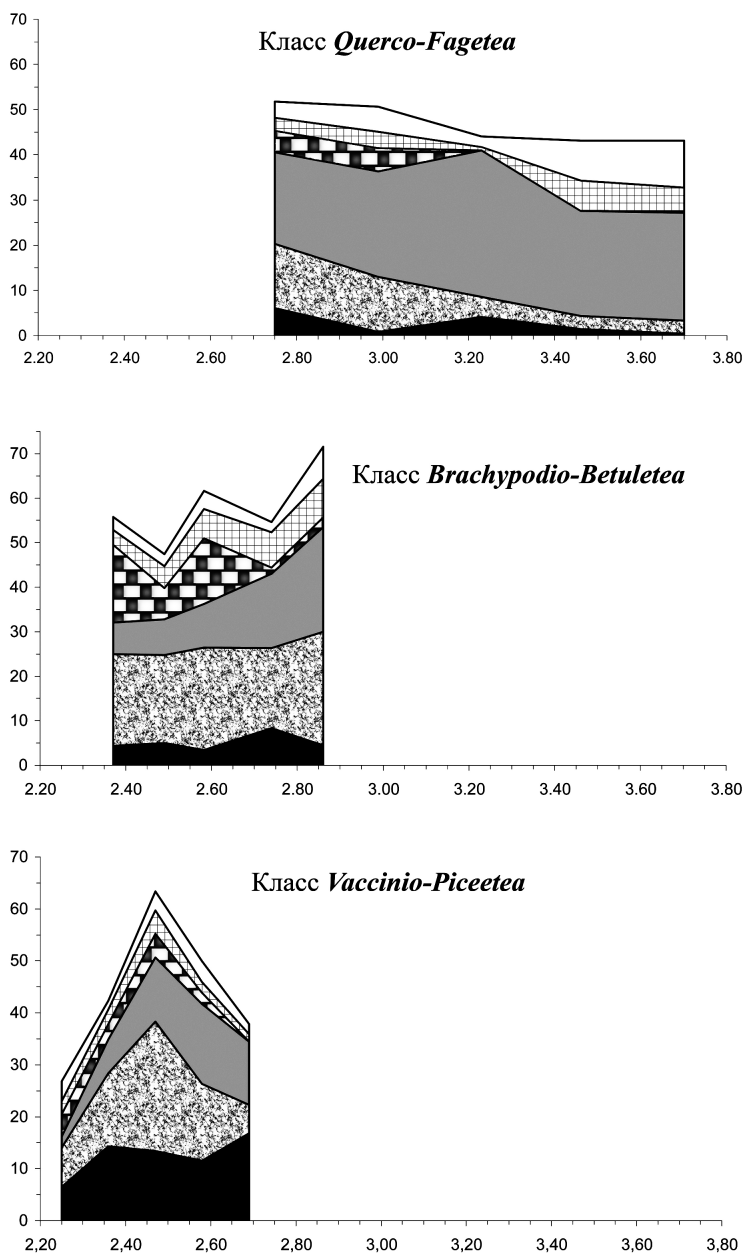


Рис. 31. Изменение видового богатства и фитосоциологического спектра лесных сообществ вдоль градиента богатства почвы

Экотонный эффект (перекрытие видовых комбинаций разных классов) вносит высокий вклад в ВБРС всех исследованных лесов, так как для лесов ЮУР характерен сложный фитосоциологический спектр, причем доля «своей» ценофлоры не превышает 50%. В большинстве РС сочетаются виды всех трех классов лесной растительности, а также виды нелесных классов – степей, термофильных опушек и влажных лугов. Тем не менее вклад экотонного эффекта в ВБРС различается в сообществах разных классов и в разных экологических условиях. Наибольшую роль он играет при формировании ВБРС бореальных лесов, которые находятся в экстразональных условиях и на южной границе географического ареала, чем объясняется уменьшение числа типичных таежных видов сосудистых растений в этих РС (закономерности изменения ВБРС мохообразных не рассматривается). В классах неморальных и гемибореальных лесов при оптимальных условиях вклад экотонного эффекта снижается, и возрастает роль «своих» ценофлор. Однако при ухудшении условий, когда угасают «свои» ценофлоры, возрастает участие ценофлор других классов, что существенно повышает ВБРС.

17.2.2. Травяные сообщества⁴

Анализировались факторы, определяющие ВБРС в широкой совокупности травяных сообществ умеренной зоны на территории РБ. Разнообразие изученных РС охватило как типичные синантропные РС – сегетальные и рудеральные, так и полустепственные РС лугов, включая опушки и лесные луга, формирующиеся на месте заброшенных населенных пунктов, а также естественные РС степей и близких к ним по экологии остепненных лугов.

В целом для этих РС характерны:

- благоприятные условия среды: достаточно теплый климат, богатые почвы и количество осадков в пределах 400-600 мм/год. Однако в течение вегетационного сезона осадки поступают неравномерно, что является причиной переменного водного режима всех почв, кроме тех, которые находятся в условиях постоянного переувлажнения за счет высокого уровня грунтовых вод;
- полидоминантность, что ослабляет потенциальный эффект влияния виолентов на ВБРС;
- отсутствие выраженной внутриценотической динамики, подобной «гап-мозаике» в лесах;
- наличие близко расположенных источников диаспор (видового пула), что ослабляет возможное влияние островного эффекта (хотя в некоторых случаях, как отмечалось выше, островной эффект проявляется).

На основе эвристического анализа было выбрано два основных фактора формирования ВБРС:

условия экотопа («инвайронментальное сито»), включая переменность водного режима, которая для условий континентального климата района исследования играет особо важную роль;

⁴ Раздел написан на основе статьи Б.М. Миркина, С.М. Ямалова, А.В. Баянова, Л.Г. Наумовой (2009).

сукцессионный статус РС. Как отмечалось, под сукцессионным статусом понимается совокупность всех процессов, протекающих в РС: восстановительные сукцессии после нарушений (рубки леса, забрасывания пашни, локального нарушения целостности РС) и аллогенные сукцессии, которые возникают под влиянием выпаса и рекреационного воздействия. Статус сообществ отражает и «сукцессионное время».

Поскольку изучение режима увлажнения требует достаточно дорогостоящих стационарных исследований, а определение сукцессионного статуса – длительного периода наблюдений за динамикой состава РС, то прямые методы изучения этих факторов, влияющих на ВБРС, нереально трудоемки. В связи с этим определение условий экотопа и выявление сукцессионного статуса проводилось косвенным методом по характеру фитосоциологических спектров – учитывалось соотношение во флоре РС ИЦФ разных синтаксонов, каждый из которых индицирует определенный режим экотопа и сукцессионный статус.

Используемое понятие «индикаторные ценофлоры» (ИЦФ) включает совокупности диагностических видов, на основе которых можно отличить один синтаксон от другого. Могут быть установлены ИЦФ любого уровня – от класса до растительной ассоциации, причем при установлении ИЦФ высших единиц (классов, порядков, союзов) в них включаются и виды ИЦФ синтаксонов более низких рангов. Таким образом, ИЦФ класса включает не только виды, центрированные в нем, но и аналогичные виды порядков, союзов и ассоциаций, входящих в его состав. В силу условности любой классификации установление ИЦФ неизбежно несет элемент субъективизма, однако он сравнительно невелик при установлении ИЦФ рангов класса и порядка, которые отражают крупные градации изменений условий среды или разные стадии экологических сукцессий.

Возможно два варианта установления ИЦФ – выделение общих и региональных ИЦФ. В первом варианте к ИЦФ относятся все виды, которые центрированы в РС синтаксона на всем его ареале. Для таких классов с обширными ареалами, как тайга (*Vaccinio-Piceetea*), широколиственные леса (*Quercu-Fagetea*), степи (*Festuco-Brometea*) или луга (*Molinio-Arrhenatheretea*), в разных частях ареала в состав РС будут входить дополнительные региональные группы видов.

Во втором варианте выявления ИЦФ, который использован нами, устанавливается список видов, центрированных в синтаксоне только в конкретном регионе. Понятно, что региональная ИЦФ будет по объему меньше, чем общая, представляющая всю совокупность видов, тяготеющих к РС класса на всем его ареале. Кроме того, ИЦФ некоторых классов оказываются усеченными, так как виды этих классов заходят в изучаемую растительность только краями своих ареалов. К примеру, в состав РС вторичных послелесных лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea* могут входить как «реликты лесного прошлого» виды из классов *Quercu-Fagetea*, *Vaccinio-Piceetea* или *Brachypodium-Betuletea*. В таком случае ИЦФ этих классов будут обедненными, поскольку включают лишь ограниченное число видов, сохранившихся в составе вторичных РС. Аналогично в состав лесных РС у границ их экологических ареалов могут входить виды из классов луговой и степной растительности, ИЦФ которых также будут иметь небольшой объем.

В соответствии с природой синтаксонов, в рамках которых выделены ИЦФ, они могут быть отнесены к двум разным группам:

– **экологические (экотопические) ИЦФ.** Это ИЦФ синтаксонов, связанных с разными экотопами. Например, совокупности видов, центрированных в классах степной (*Festuco-Brometea*) и прибрежно-водной (*Phragmiti-Magnocaricetea*) растительности, широколиственных (*Quercu-Fagetea*) и бореальных (*Vaccinio-Piceetea*) лесов;

– **сукцессионные ИЦФ.** Эти ИЦФ более многочисленны и представляют классы, формирование которых связано с процессами динамики растительности при постоянных нарушениях (класс *Secalietea* – сообщества пашен), восстановительных сукцессиях (классы рудеральной растительности – *Chenopodietea*, *Bidentetea tripartiti*, *Artemisietea vulgaris*) или под влиянием сильного выпаса (классы *Plantaginetea majoris* и *Polygono-Artemisietea austriacae*). В положение сукцессионных попадают ИЦФ классов лесной растительности, если они входят в состав вторичных лугов, и наоборот, ИЦФ классов лугов и степей, если они входят в состав лесной растительности.

Различие экологических и сукцессионных ИЦФ в ряде случаев может быть достаточно условным. К примеру, ИЦФ лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea* может рассматриваться как сукцессионная, так как представляет квазиестественные РС, сформированные на месте лесов. Тем не менее, поскольку возраст луговой растительности измеряется многими тысячелетиями, и она устойчиво сохраняется при хозяйственном использовании травостоев (выпас, сенокошение), ее флора отнесена к экологическим ИЦФ.

Среди ИЦФ синантропных классов также есть экологические варианты. Так, пастбища классов *Plantaginetea majoris* и *Polygono-Artemisietea austriacae* представляют две градации увлажнения – луговое и степное. Классы *Chenopodietea* и *Bidentetea tripartiti* аналогично представляют РС однолетников в условиях нарушенных местообитаний при разном режиме увлажнения. Экологическими вариантами класса *Artemisietea vulgaris* являются порядки *Artemisietalia vulgaris* (нормальное увлажнение) и *Onopordetalia acanthii* (недостаточное увлажнение). Для упрощения анализа все ИЦФ классов синантропной растительности были отнесены к сукцессионным.

Размер ИЦФ варьирует в широких пределах. Они достаточно велики (даже при региональных ИЦФ) у классов, связанных с благоприятными условиями среды (*Festuco-Brometea*, *Molinio-Arrhenatheretea*), и включают небольшое число видов у классов экстремальных условий – при засолении (*Scorzonero-Juncetea gerardii*, *Festuco-Puccinellietea*), переувлажнении (*Phragmiti-Magnocaricetea*), сильном выпасе (*Plantaginetea majoris*, *Polygono-Artemisietea austriacae*), интенсивных нарушениях (*Secalietea*) и т.д. О малом объеме «усеченных» ИЦФ классов, которые входят в изучаемую растительность границами своего ареала, мы уже говорили.

При анализе фитосоциологических спектров РС как отражения условий экотопа и их сукцессионного статуса возможно использование ИЦФ разного ранга. Мы выбрали синтаксономический уровень порядка, так как для решения поставленной задачи он оптимален: с одной стороны, порядка лучше, чем классы, индицируют экотоп, а с другой – их число (по сравнению с числом союзов или ассоциаций) сравнительно невелико.

В табл. 39 показаны объемы ИЦФ порядков, которые наиболее важны для формирования ВБРС изученной растительности.

Анализ факторов формирования ВБРС проводился на уровне ассоциаций или сообществ, установленных дедуктивным методом, при использовании геоботаничес-

**Объем ИЦФ порядков, виды которых встречаются в составе травяной растительности
Республики Башкортостан**

Порядок	Экологическая характеристика	Тип ИЦФ	Число видов
<i>Festucetalia valesiacae</i>	Луговые степи	Э	76
<i>Molinietalia</i>	Влажные луга	Э	51
<i>Arrhenatheretalia</i>	Настоящие луга	Э	41
<i>Cariaci macraurae-Crepidetalia sibiricae</i>	Лесные луга	С	31
<i>Origanetalia vulgaris</i>	Опушки	С	31
<i>Onosmetalia</i>	Петрофитные степи	Э	19
<i>Onopordetalia acanthii</i>	Рудеральные сообщества ксеротермных многолетников	С	17
<i>Secalietalia</i>	Сегетальные сообщества	С	16
<i>Helictotricho-Stipetalia</i>	Настоящие степи	Э	14
<i>Sisymbrietalia</i>	Рудеральные сообщества однолетников	С	14
<i>Magnocaricetalia</i>	Крупноосоковые луга	Э	13
<i>Plantaginetalia majoris</i>	Пастбища на умеренно-увлажненных почвах	С	12
<i>Artemisietalia vulgaris</i>	Рудеральные РС мезофитных многолетников	С	10
<i>Fagetalia sylvaticaе</i>	Широколиственные леса	С	10
<i>Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris</i>	Мелколиственные гемибореальные травяные леса	С	8
<i>Lamio albi-Chenopodietalia</i>	Рудеральные нитрофильные сообщества	С	8
<i>Polygono-Artemisietalia</i>	Степные пастбища	С	6
<i>Bidentetalia</i>	Рудеральные сообщества однолетних гигрофитов	С	5
<i>Polygono-Chenopodietalia</i>	Сегетальные сообщества	С	5
<i>Agrostietalia stoloniferae</i>	Пастбища на переувлажненных почвах	С	4
<i>Agropyretalia repentis</i>	Рудеральные сообщества с преобладанием корневищных злаков	С	4
<i>Alnetalia glutinosae</i>	Заболоченные леса	С	3
<i>Phragmitetalia</i>	Околоводные сообщества	Э	3
<i>Quercetalia pubescentis</i>	Остепненные дубовые леса	С	3
<i>Piceetalia excelsae</i>	Хвойные леса	С	2
<i>Scorzonero-Juncetalia gerardii</i>	Засоленные луга	Э	2
<i>Oenanthetalia aquaticea</i>	Прибрежные сообщества	Э	2
<i>Salicetalia purpureae</i>	Пойменные леса	С	2
<i>Atropetalia</i>	Сообщества вырубок и гарей	С	1
<i>Festuco-Sedetalia</i>	Луга на бедных песчаных почвах	Э	1

Примечание. Э – экологические ИЦФ, С – сукцессионные ИЦФ.

ких описаний на площадках 100 м². Учитывались только виды флористического «ядра», которые имели постоянство выше 20%. Более редкие виды не учитывались ввиду того, что их наличие во многом зависит от случайных факторов.

В качестве меры сложности фитосоциологического спектра был использован индекс Шеннона – Уивера (H-функция):

$$H = - \sum_{i=1}^N \frac{u_i}{S} \log_2 \left(\frac{u_i}{S} \right)$$

где u_i – число видов в порядке i , N – общее число порядков,

$$S = \sum_{i=1}^N u_i$$

Результаты выполненного исследования показаны на рис. 32, на котором приведены оценки связи Н-функции и ВБРС для 58 типов РС, а также в табл. 40, иллюстрирующей выявленную закономерность примерами некоторых ассоциаций, представляющих разные экологические варианты растительности.

Рисунок показывает, что зависимость между величиной Н-функции и ВБРС является положительной и линейной. Коэффициент корреляции Пирсона между величиной Н-функции и ВБРС составляет 0.81.

Достаточно сложно количественно сопоставить величину вклада экотопа и сукцессионного статуса в формирование ВБРС. Тем не менее полученные нами данные свидетельствуют о том, что ВБРС большинства изученных РС во многом связано именно с сукцессионными процессами. Анализ списков ИЦФ, которые входят в состав разных РС, показывает, что главными вкладчиками в фитосоциологический спектр

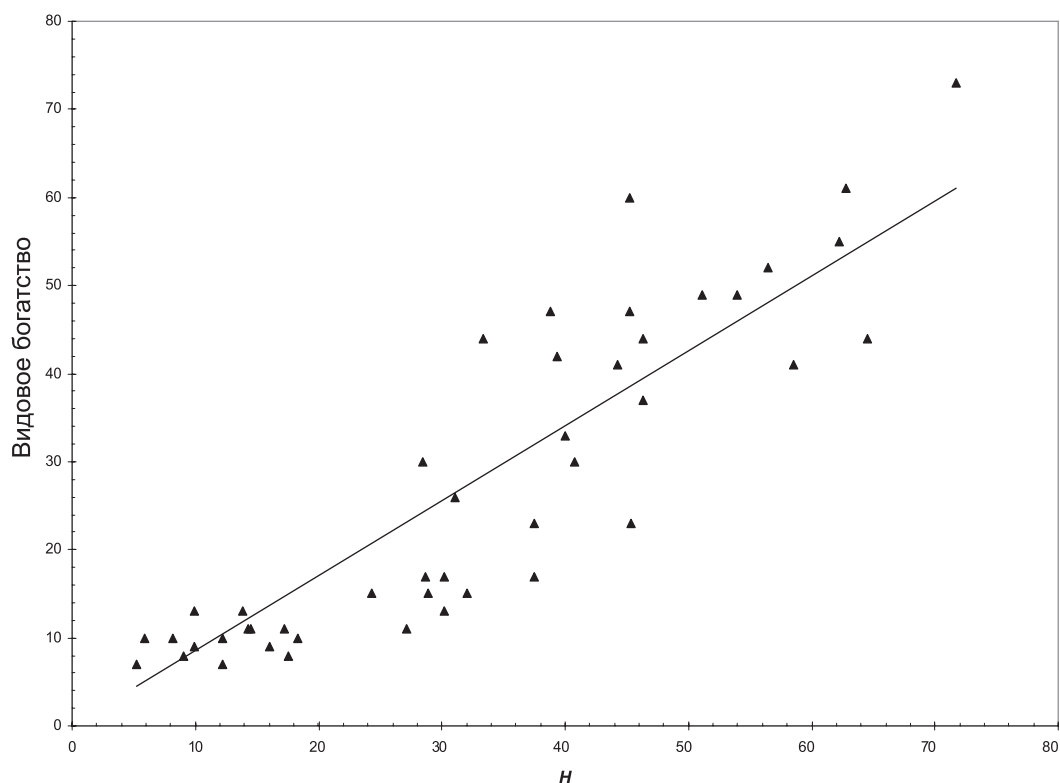


Рис. 32. Связь Н-функции (сложности фитосоциологического спектра) и видового богатства РС

Таблица 40
Зависимость сложности фитосоциологического спектра (величины Н-функции) и ВБРС для 10 ассоциаций разных классов

Ассоциация	Класс, характеристика	Число ФП	Экологические ИЦФ	Сукцессионные ИЦФ	H	ВБРС
1	2	3	4	5	6	7
<i>Bistorto majoris-Caricetum polyphyllae</i>	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> , лесные луга	14	<i>Arrhenatheretalia</i> , <i>Festucetalia valesiacae</i> , <i>Molinietalia</i>	<i>Artemisetalia vulgaris</i> , <i>Carici macraurae-Crepidetalia sibiricae</i> , <i>Fagetalia sylvaticae</i> , <i>Lamio albi-Chenopodietalia</i> , <i>Onopordetalia acanthii</i> , <i>Origanetalia vulgaris</i> , <i>Polygono-Chenopodietalia</i> , <i>Quercetalia pubescentis</i> , <i>Sisymbritalia</i> , <i>Chamaecyiso ruthenici-Pinetalia sylvestris</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i>	71.75	73
<i>Koelerio delavignei-Caricetum supinae</i>	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> , остепненные луга	11	<i>Arrhenatheretalia</i> , <i>Festucetalia valesiacae</i> , <i>Helictotricho-Stipetalia</i> , <i>Molinietalia</i> , <i>Onosmetalia</i>	<i>Artemisetalia vulgaris</i> , <i>Carici macraurae-Crepidetalia sibiricae</i> , <i>Lamio albi-Chenopodietalia</i> , <i>Onopordetalia acanthii</i> , <i>Origanetalia vulgaris</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i>	51.14	49
<i>Poa palustris-Alopecuroidetum pratensis</i>	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> , владжные луга	10	<i>Arrhenatheretalia</i> , <i>Festucetalia valesiacae</i> , <i>Helictotricho-Stipetalia</i> , <i>Magnocaricetalia</i> , <i>Molinietalia</i>	<i>Artemisetalia vulgaris</i> , <i>Carici macraurae-Crepidetalia sibiricae</i> , <i>Chamaecyiso ruthenici-Pinetalia sylvestris</i> , <i>Onopordetalia acanthii</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i>	46.8	45
<i>Anthoxantho-Agrostietum tenuis</i>	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> , настоящие луга	10	<i>Arrhenatheretalia</i> , <i>Festucetalia valesiacae</i> , <i>Molinietalia</i>	<i>Carici macraurae-Crepidetalia sibiricae</i> , <i>Lamio albi-Chenopodietalia</i> , <i>Onopordetalia acanthii</i> , <i>Origanetalia vulgaris</i> , <i>Quercetalia pubescentis</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i> , <i>Sisymbritalia</i>	46.32	44

Окончание табл. 40

1	2	3	4	5	6	7
<i>Cerastio holosteooides-Deschampsietum cespitosae</i>	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> , влажные луга	9	<i>Arrhenatheretalia</i> , <i>Magnocaricetalia</i> , <i>Molinietalia</i>	<i>Alnetalia glutinosae</i> , <i>Artemisetalia vulgaris</i> , <i>Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris</i> , <i>Lamio albi-Chenopodietalia</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i> , <i>Oenanthetalia aquaticae</i> <i>Agropyretalia repentis</i> , <i>Sisymbrietalia</i> , <i>Artemisetalia vulgaris</i> , <i>Onopordetalia acanthii</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i> , <i>Secalietalia</i> , <i>Polygono-Artemisetalia</i> , <i>Polygono-Chenopodietalia</i>	37.21	41
<i>Axyrido-Artemisetum absinthii</i>	<i>Artemisetea vulgaris</i> , рудеральные сообщества мезоксерофитов	8		<i>Sisymbrietalia</i> , <i>Artemisetalia vulgaris</i> , <i>Onopordetalia acanthii</i> , <i>Agrostietalia stoloniferae</i> , <i>Onopordetalia acanthiii</i> , <i>Bidentetalia</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i>	28.04	15
<i>Inulo-Trifolietum repentis</i>	<i>Plantaginetea majoris</i> , пастбища на умеренно-увлажненных почвах	8	<i>Arrhenatheretalia</i>	<i>Sisymbrietalia</i> , <i>Artemisetalia vulgaris</i> , <i>Agropyretalia repentis</i> , <i>Agrostietalia stoloniferae</i> , <i>Onopordetalia acanthiii</i> , <i>Bidentetalia</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i>	27.41	15
<i>Leonuro-Urticetum dioicae</i>	<i>Artemisetea vulgaris</i> , нитрофильные рудеральные сообщества	6		<i>Sisymbrietalia</i> , <i>Artemisetalia vulgaris</i> , <i>Onopordetalia acanthii</i> , <i>Secalietalia</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i> , <i>Lamio albi-Chenopodietalia</i>	21.44	9
<i>Lactucetum tataricae</i>	<i>Secalietea</i> , сетчатые сообщества	4		<i>Sisymbrietalia</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i> , <i>Lamio albi-Chenopodietalia</i> , <i>Secalietalia</i>	9.5	14
<i>Matricario matricarioidis-Polygonetum avicularis</i>	<i>Plantaginetea majoris</i> , пастбища на умеренно-увлажненных почвах	3		<i>Sisymbrietalia</i> , <i>Onopordetalia acanthii</i> , <i>Plantaginietalia majoris</i>	5.25	7

являются ИЦФ порядков, отражающих процессы как восстановительных сукцессий, так и аллогенных сукцессий, связанных прежде всего с выпасом.

Таким образом, предложенный нами подход – оценка факторов, определяющих ВБРС по фитосоциологическому спектру, оказался эффективным. Фитосоциологический спектр хорошо отражает особенности экотопа и в первую очередь переменность режима увлажнения почвы, которая является причиной сосуществования в одном РС видов разных экологических групп (от гигрофитов до мезоксерофитов). Еще более тонко он фиксирует все разнообразие процессов динамики, протекающих в РС под влиянием внутренних и внешних факторов.

Значительный вклад сукцессионного статуса в ВБРС должен учитываться при определении системы сохранения биологического разнообразия. Например, заповедание богатовидовых травяных РС лугов и степей не должно быть полным, так как в этом случае неминуемо произойдет их обеднение за счет выпадения видов из состава сукцессионных ИЦФ. Отсюда возникает необходимость обоснования регламентированного режима нарушений, в первую очередь сенокошения или легкого выпаса.

17.3. Использование синтаксономии для оценки природоохранной значимости растительных сообществ (В.Б. Мартыненко, С.М. Ямалов)

В период резкого усиления влияния хозяйственной деятельности человека на РС возрастает роль системы их сохранения. Первым условием для организации такой системы является создание синтаксономии как кадастра РС. На основе кадастра возможно выявить РС, нуждающиеся в охране и разработать рекомендации по совершенствованию системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Опыт использования синтаксономии для оценки природоохранной значимости РС накоплен в РБ (Мартыненко, 2009; Ямалов, 2011).

Международным союзом охраны природы и природных ресурсов (IUCN) разработана шкала редкости для видов растений и животных (1995 г.). Она построена на основе учета двух ведущих параметров – тенденции сокращения ареала и редкости объекта охраны. Оценка природоохранной значимости РС выполняется по аналогии с системой оценки видов IUCN при использовании дополнительных характеристик – ВБРС, наличие в составе РС редких видов, место РС в сукцессионных рядах, их способность к самовосстановлению и др.

На основе анализа и обобщения опыта российских исследователей и зарубежных коллег в лаборатории геоботаники и охраны растительности Института биологии УНЦ РАН под руководством А.И. Соломеша был определен набор ключевых характеристик и разработаны шкалы оценки природоохранной значимости РС ранга ассоциации для Южного Урала методом экспертных оценок. Первоначально РС получают экспертную оценку в баллах по шести относительно независимым друг от друга базовым критериям: флористико-фитосоциологическая значимость, редкость, сокращение ареала, способность к самовосстановлению, естественность и обеспеченность охраной. На основе этих критериев определяются два интегральных показателя, имеющие принципиальное значение для выявления природоохранного статуса РС – категория охраны и опасность исчезновения.

С использованием этой системы оценки была определена природоохранная значимость РС ассоциаций лесной и травяной растительности ЮУР. Опыт уфимских геоботаников был использован в Брянске (Аверинова, 2010).

Рассмотрим критерии природоохранной значимости РС.

Флористико-фитосоциологическая значимость (F). Показатель является обобщенным, на его величину влияют следующие параметры: наличие редких видов (виды Красных книг, эндемики, реликты, виды на границе ареала), уникальность РС (сочетание видов разных классов растительности, расположение вблизи границы ареала), ВБРС, сложность структуры. В тех случаях, когда в составе РС нет редких видов, флористико-фитосоциологическая значимость повышается присутствием видов, произрастающих на границе ареала и уникальностью флористического состава (например, совмещением видов европейского и сибирского типов ареала). Этот показатель оценивается по четырех-балльной шкале:

- 1 – очень высокая;
- 2 – высокая;
- 3 – средняя;
- 4 – низкая.

Редкость (R). Показатель служит для характеристики распространения РС и зависит от размера их ареалов и от того, насколько часто РС встречаются в пределах своего ареала. Для оценки редкости использована шкала из семи градаций:

- R0 – широкий ареал, высокая встречаемость, крупный размер РС;
- R1 – широкий ареал, низкая встречаемость, крупный размер РС;
- R2 – широкий ареал, высокая встречаемость, мелкий размер РС;
- R3 – широкий ареал, низкая встречаемость, мелкий размер РС;
- R4 – узкий ареал, высокая встречаемость, крупный размер РС;
- R5 – узкий ареал, низкая встречаемость, крупный размер РС;
- R6 – узкий ареал, высокая встречаемость, мелкий размер РС;
- R7 – узкий ареал, низкая встречаемость, мелкий размер РС.

Естественность (N). Показатель характеризует степень близости РС к своему первоначальному состоянию. Шкала включает семь градаций:

- 1 – климаксовые РС (коренные старовозрастные леса, болота, водная, высокогорная и наскальная растительность);
- 2 – естественные неклимаксовые РС (занимают различные положения в рядах сукцессионных смен, протекающих по естественным причинам, или испытывают слабое антропогенное влияние, например, условно коренные леса);
- 3 – традиционно используемые РС (вторичные леса, послелесные луга, и степи сенокосного или сенокосно-пастбищного использования);
- 4 – интенсивно используемые антропогенно-трансформированные РС обедненного видового состава при значительном участии рудеральных видов (РС слабо трансформированных пастбищ, рекреационные леса);
- 5 – синантропные РС (рудеральные РС сильно сбитых пастбищ, РС интенсивно вытаптываемых местообитаний, РС первых стадий восстановительных сукцессий на сильно нарушенных местообитаниях, сегетальные РС агроценозов).

Сокращение площади (D). Показатель современного состояния РС и тенденции дальнейшего изменения занимаемой ими территории. Шкала включает четыре градации сокращения площади:

- 1 – на 80 % и более;
- 2 – от 50 до 79 %;
- 3 – от 30 до 49 %;
- 4 – менее 30 %.

Восстанавливаемость (V). Показатель восстановительного потенциала РС, который измеряется продолжительностью периода, необходимого для восстановления. Используется шкала из пяти градаций времени восстановления:

- 0 – не восстанавливаются;
- 1 – более 100 лет;
- 2 – от 20 до 100 лет;
- 3 – от 10 до 20 лет;
- 4 – менее 10 лет.

Обеспеченность охраной (P). Показатель, который в совокупности с тенденцией к сокращению ареала и способностью к восстановлению позволяет оценить опасность исчезновения РС. Шкала оценки включает пять градаций по доле РС (из всего спектра разнообразия), для сохранения которых уже приняты необходимые меры:

- 0 – не охраняется;
- 1 – охраняется менее 20 %;
- 2 – охраняется от 21 до 50 %;
- 3 – охраняется от 51 до 70 %;
- 4 – охраняется более 70 %.

Опасность исчезновения (угрожаемость, T). Важнейший критерий, по которому оценивается необходимость охраны РС. Опасность исчезновения может зависеть и от того насколько территория, занимаемая РС, пригодна для удовлетворения тех или иных потребностей людей (для нужд сельского хозяйства, добычи полезных ископаемых, рекреации, строительства городов, водохранилищ и т.п.). Это интегральный показатель, который обобщает рассмотренные ранее критерии природоохранной значимости. Шкала состоит из четырех градаций состояния РС:

- 1 – на грани исчезновения;
- 2 – исчезающие;
- 3 – уязвимые;
- 4 – риск исчезновения невелик.

Категория охраны (C). Отражает ценность РС как объекта охраны. Это также интегральный показатель, который оценивается на основе флористико-фитосоциологической значимости, естественности и опасности исчезновения. Шкала включает четыре градации ценности:

- 1 – высшая; 2 – высокая;
- 3 – средняя; 4 – низкая.

Приведем пример оценки природоохранной ценности некоторых ассоциаций лесной и травяной растительности ЮУР (табл. 41 и 42).

Таблица 41

Оценка природоохранной ценности некоторых ассоциаций лесов Южного Урала (по: Мартыненко, 2009)

Ассоциация	Критерий						
	F	R	N	D	V	P	T
Класс <i>Quercus-Fagetum</i>							
<i>Lasero-Quercetum</i>	F3	R7	N2	D1	V1	P0	T1
<i>Carici-Pinetum</i>	F2	R7	N1	D1	V1	P1	T1
<i>Ficario-Alnetum</i>	F2	R7	N2	D3	V1	P0	T2
<i>Violo-Piceetum</i>	F1	R7	N1	D3	V0	P2	T2
<i>Filipendulo-Quercetum</i>	F2	R6	N2	D2	V1	P0	T2
<i>Carici-Quercetum</i>	F2	R6	N2	D2	V1	P0	T2
<i>Frangulo-Piceetum</i>	F2	R6	N1	D2	V1	P0	T3
<i>Chrysosplenio-Piceetum</i>	F2	R6	N1	D2	V1	P0	T3
<i>Cerastio-Piceetum</i>	F2	R4	N1	D2	V1	P3	T4
<i>Tilio-Pinetum</i>	F3	R5	N2	D2	V1	P2	T3
<i>Stachyo-Tilietum</i>	F3	R4	N1	D2	V1	P2	T4
Класс <i>Brachypodio-Betuletea</i>							
<i>Anemonastro-Laricetum</i>	F2	R7	N1	D2	V0	P0	T1
<i>Ceraso-Pinetum</i>	F1	R6	N1	D3	V1	P1	T2
<i>Carici-Pinetum</i>	F2	R6	N1	D3	V1	P3	T3
<i>Seseli-Laricetum</i>	F3	R4	N2	D2	V1	P2	T4
<i>Serratulo-Betuletum</i>	F3	R6	N2	D2	V2	P0	T3
<i>Bupleuro-Pinetum</i>	F2	R4	N2	D2	V1	P2	T3
Класс <i>Vaccinio-Piceetea</i>							
<i>Zigadeno-Pinetum</i>	F1	R7	N1	D2	V1	P0	T2
<i>Antennario-Pinetum</i>	F2	R6	N2	D2	V1	P0	T3
<i>Bistorto-Piceetum</i>	F2	R4	N1	D2	V1	P3	T3
<i>Pleurospermo-Pinetum</i>	F2	R4	N1	D2	V1	P2	T3

Оценка природоохранной ценности некоторых ассоциаций лугов и степей Южного Урала

(по: Ямалов, 2011)

Ассоциация	Критерий					
	F	R	N	D	V	T
Класс <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>						
<i>Anthoxantho-Agrostietum</i>	F 3	R 5	N 3	D 3	V 3	T 2
<i>Drabo-Primuletum</i>	F 2	R 4	N 3	D 3	V 3	T 2
<i>Diantho-Saponarietum</i>	F 2	R 7	N 3	D 3	V 3	T 2
<i>Artemisio-Festucetum</i>	F 2	R 4	N 3	D 2	V 3	T 2
<i>Elytrigio-Bromopsidetum</i>	F 4	R 3	N 3	D 2	V 4	T 3
<i>Bromopsido-Alopecuretum</i>	F 3	R 3	N 3	D 2	V 4	T 3
<i>Loto-Agrostietum</i>	F 4	R 1	N 3	D 4	V 4	T 4
<i>Agrostio-Festucetum</i>	F 4	R 1	N 3	D 4	V 4	T 4
Класс <i>Festuco-Brometea</i>						
<i>Amorio-Stipetum</i>	F 1	R 3	N 3	D 1	V 2	T 1
<i>Poo-Stipetum</i>	F 1	R 2	N 3	D 1	V 2	T 1
<i>Scorzonero-Stipetum</i>	F 2	R 5	N 3	D 1	V 2	T 1
<i>Leucanthemo-Stipetum</i>	F 1	R 2	N 3	D 1	V 2	T 1
<i>Astragalo-Stipetum</i>	F 1	R 3	N 3	D 1	V 2	T 1
<i>Minuartio-Festucetum</i>	F 2	R 7	N 3	D 1	V 2	T 1
<i>Stipo-Centauretum</i>	F 2	R 2	N 3	D 1	V 2	T 3
<i>Salvio-Stipetum</i>	F 2	R 3	N 3	D 1	V 2	T 2
<i>Hedysaro-Stipetum</i>	F 1	R 3	N 3	D 1	V 2	T 2
<i>Artemisio-Stipetum</i>	F 2	R 6	N 3	D 2	V 2	T 3
<i>Diantho-Orostachetum</i>	F 2	R 3	N 3	D 2	V 2	T 3
<i>Poo-Cotoneastrum</i>	F 2	R 2	N 3	D 2	V 2	T 3
<i>Galio veri-Stipetum</i>	F 1	R 2	N 3	D 2	V 2	T 3
<i>Amgddalo-Stipetum</i>	F 1	R 2	N 3	D 2	V 2	T 4
<i>Centaureo-Poetum</i>	F 2	R 2	N 3	D 2	V 2	T 4
<i>Hedysaro-Centauretum</i>	F 1	R 2	N 3	D 2	V 2	T 4

Как видно из табл. 41-42, РС многих ассоциаций лесов, лугов и степей ЮУР не имеют никакой охраны (P0) или охраняется менее 20 % их разнообразия (P1). Большинство из них находится на грани исчезновения (T1) и имеют самую высокую категорию охраны (C1).

Наиболее критическое положение складывается с охраной травяной растительности. Анализ степени защищенности РС лугов и степей (табл. 43) показывает, что на территории заповедников охраной охвачено только 19% ассоциаций и безранговых сообществ лугов и 12% – степей. Значительная часть РС, соответственно 57% лугов и 35% степей, не обеспечена охраной и в настоящее время испытывает влияние негативных факторов.

Таблица 43

Представленность синтаксонов лугов и степей в действующих ООПТ
(по: Ямалов, 2011)

Порядок	Число ассоциаций и сообществ				
	всего	охраняется			не охраняется
		в заповедниках	в национальных и природных парках	в других ООПТ	
Класс <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>					
<i>Arrhenatheretalia</i> (настоящие луга)	12	1	0	2	9
<i>Galietalia veri</i> (остепненные луга)	18	1	4	1	12
<i>Carici-Crepidetalia</i> (лесные луга)	12	6	3	0	3
Всего (число / %)	42/100	8 / 19	7 / 17	3 / 7	24 / 57
Класс <i>Festuco-Brometea</i>					
<i>Festucetalia valesiacaе</i> (луговые степи)	9	1	3	2	3
<i>Helictotricho-Stipetalia</i> (настоящие степи)	25	3	8	5	9
Всего (число / %)	34/100	4 / 12	11 / 32	7 / 21	12 / 35

17.4. Использование подхода Браун-Бланке для экологического анализа цианобактериально-водорослевых сообществ пещер (Ш.Р. Абдуллин)

Пионером использования флористических критериев для выделения сообществ водорослей был Р. Маргалев (Margalef, 1949). В последнее время при изучении альгоценозов все чаще используется подход Браун-Бланке (Хайбуллина и др., 2006; Dell'Uomo, 2010). Однако в литературе работы по классификации цианобактериально-водорослевых ценозов (ЦВЦ) пещер с использованием этого подхода на данный момент отсутствуют. В этом разделе приведены результаты выделения типов ЦВЦ пещер с использованием принципов флористической классификации. Автором были

проанализированы ЦВЦ различных по морфологии и залегающим породам 16 карстовых пещер из разных регионов России и некоторых стран СНГ (табл. 44).

Таблица 44

Характеристика изученных пещер

Пещера		Основные особенности	Географическое положение
№	название		
1	Шульган-Таш	Наклонно-горизонтального типа; залегает в известняках; амплитуда – 165 м, протяженность – 3045 м; есть озера, ручьи и река; привходовая часть является экскурсионной	Южный Урал, Башкортостан
2	Космонавтов	Наклонно-горизонтального типа; залегает в известняках; амплитуда – 43 м, протяженность – 280 м	Южный Урал, Башкортостан
3	Аскинская	Мешковидного типа; залегает в известняках; амплитуда – 34 м, протяженность – 230 м; большая часть пола пещеры занята ледником	Южный Урал, Башкортостан
4	Куэшта	Горизонтального типа; залегает в гипсах; амплитуда – 15 м, протяженность – 1094 м; есть ручей; встречается лед	Предуралье, Башкортостан
5	Вертолетная	Вертикального типа; залегает в гипсах; амплитуда – 50 м, протяженность – 1768 м; есть озеро; встречается лед	Предуралье, Башкортостан
6	Хлебодаровская	Горизонтального типа; залегает в известняках; амплитуда – 48 м, протяженность – 3550 м	Предуралье, Башкортостан
7	Икская	Горизонтального типа; залегает в гипсах; амплитуда – 10 м, протяженность – 120 м	Предуралье, Башкортостан
8	Кунгурская ледяная	Горизонтального типа; залегает в гипсах; амплитуда – 30 м, протяженность – 5700 м; много озер; значительная площадь оледенения; экскурсионная	Предуралье, Пермский край
9	Ахштырская	Горизонтального типа; залегает в известняках; амплитуда – 10 м, протяженность – 60 м	Западный Кавказ, Краснодарский край
10	Снежная	Вертикального типа; залегает в известняках; глубина – 1753 м, протяженность – 27087 м; много подземных водотоков; во входной шахте – ледник; вторая по глубине в мире	Западный Кавказ, Абхазия
11	Ледяная	Горизонтального типа; залегает в известняках; амплитуда – 32 м, протяженность – 720 м	Красноярский край
12	Водораздельная	Вертикального типа; залегает в известняках; глубина – 143 м.	Красноярский край
13	Левобережная	Горизонтального типа; залегает в песчаниках; амплитуда – 5 м, протяженность – 5500 м; есть озера и ручей; экскурсионная; искусственного происхождения	Ленинградская область
14	Голубинский провал	Горизонтального типа; залегает в гипсах; амплитуда – 17 м, протяженность – 1622 м; есть водотоки; встречается лед; экскурсионная	Архангельская область
15	Певческая эстрада	Горизонтального типа; залегает в гипсах; амплитуда – 9 м, протяженность – 305 м; протекает ручей; встречается лед	Архангельская область
16	Красная	Наклонно-горизонтального типа; залегает в известняках; амплитуда – 235 м, протяженность – 20100 м; есть озера и водотоки; часть пещеры является экскурсионной	Крым, Украина

Для выявления ЦВЦ пещер в период 2000-2009 гг. было отобрано 372 пробы грунта, воды, донных отложений, соскобов и мазков со стен, воздуха. Пробы отбирались в 8-10 точках пробной площадки размером 100-400 см² с последующим усреднением по всей протяженности пещеры методом случайной выборки (Кузяхметов, Дубовик, 2001). Исследование водорослей аэропланктона было проведено седиментационным методом (Лабинская, 1963).

Выявление видового состава ЦВЦ проводилось прямым микроскопированием на «стеклах обрастания» и после культивирования проб в жидкой минеральной среде № 6 (Кузяхметов, Дубовик, 2001). Обилие водорослей оценивалось по 7-балльной шкале, в дальнейшем баллы были переведены в ранги шкалы Браун-Бланке. ЦВЦ классифицировались в соответствии с установками направления Браун-Бланке. Данные обрабатывались традиционным методом фитоценологических таблиц. На данном этапе исследования мы воздержались от установления синтаксономического ранга типов ЦВЦ (ассоциаций и др.) и использовали в качестве единицы «безранговые сообщества», что практикуется в синтаксономии РС сосудистых растений.

В результате синтаксономического анализа выделено 5 сообществ (табл. 45), для установления их синтаксономического ранга требуются дополнительные исследования.

Сообщество *Diadесmis contenta-Hantzschia amphioxys* приурочено к стенам освещенной привходовой части пещер 1, 4, 6, 9, 10, 11, 12, 14. Для местообитаний этих ЦВЦ характерны наличие высокого уровня освещенности, а также значительные колебания температуры и влажности в течение года. Среди диагностических таксонов преобладают светолюбивые диатомовые водоросли. В ЦВЦ представлены моховидные (Bryopsida и Marchantiopsida). Ранее сообщество было описано в пещере Шульган-Таш (Абдуллин, 2009).

Сообщество *Diadесmis contenta-Hantzschia amphioxys var. Planophyla laetevirens* представляет вариант сообщества *Diadесmis contenta-Hantzschia amphioxys*. Оно объединяет ЦВЦ стен и грунта освещенной привходовой части некоторых пещер Южного Урала (1, 2, 3, 6, 7). Для местообитаний характерны наличие высокого уровня освещенности, значительные колебания температуры и влажности в течение года. Диагностические таксоны представлены зелеными и желтозелеными водорослями. Имеются моховидные.

Сообщество *Nitzschia palea-Navicula subminuscula* (ст. 4) объединяет виды грунта, бентали, изредка – стен темновой части пещер 1, 5, 8, 13, 14, 15, 16 (табл. 45) в местах постоянных или временных водотоков, и характеризует инфлюационный занос. Для местообитаний характерны отсутствие освещенности, постоянное или временное наличие проточной воды. Высшие растения отсутствуют.

Сообщество *Nitzschia palea-Hantzschia amphioxys* – переходное сообщество между *Diadесmis contenta-Hantzschia amphioxys* и *Nitzschia palea-Navicula subminuscula*. Оно объединяет ЦВЦ грунта, бентали, стен и воды темновой и освещенной частей пещер 1, 3, 4, 5, 7, 8, 10, 11, 13, 14, 15, 16. Для местообитаний характерны отсутствие или наличие освещенности, постоянное или временное наличие проточной воды. Высшие растения отсутствуют. В перспективе по мере накопления нового материала возможно разделение данного сообщества на более мелкие единицы.

Сообщества цианобактерий и водорослей пещер

Порядковый номер синтаксона	1	2	3	4	5
Число описаний (проб)	15	19	40	90	43
Д. т. сообщества <i>Diademsis contenta-Hantzschia amphioxys</i>					
<i>Diademsis contenta</i> (Grun. ex Van Heur.) Mann in Round	IV ^{r-4}	III ^{r-5}		I	
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	III ^{r-2}	III ^{r-5}		III ^{r-4}	
<i>Klebsormidium nitens</i> (Menegh. in Kütz.) Lokhorst	III ^{r-2}	I		r	
<i>Phormidium ambiguum</i> Gom.	II	II		III ^{r-5}	
<i>Stichococcus minor</i> Nag. s. str.	I	II		r	
<i>Aulacoseira</i> sp.	+	II		+	
var. <i>Planophyla laetevirens</i>					
<i>Chlorosarcinopsis minor</i> (Gern.) Herndon		II		+	
<i>Planophyla laetevirens</i> Gern.		II			
<i>Pleurochloris magna</i> Boye-Pet.		II			
Д. т. сообщества <i>Nitzschia palea-Navicula subminuscula</i>					
<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Sm.		I	IV ^{r-3}	IV ^{r-5}	
<i>Navicula minima</i> Grun.			III ^{r-3}	II	
<i>Navicula subminuscula</i> Manguin.	+	+	II	III ^{r-4}	
<i>Amphora montana</i> Krasske			I	II	
Д. т. сообщества <i>Nitzschia palea-Hantzschia amphioxys</i>					
<i>Coccomyxa confluens</i> (Kütz.) Fott		I		II	
<i>Leptolyngbya foveolarum</i> (Mon. ex Gom.) Anagn. et Kom.			+	II	
<i>Calothrix elenkinii</i> Kossinsk.				II	
Д. т. сообщества <i>Mychonastes homosphaera</i>					
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina et Punč.	II	II	II	II	V ^{r-5}
Прочие виды					
<i>Leptolyngbya boryana</i> (Gom.) Anagn. et Kom.	II	III ^{r-5}	II	IV ^{r-5}	r
<i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitl.) Hollerb.	I	II	II	IV ^{r-5}	
<i>Muriella terrestris</i> Boye-Pet.	I	III ^{r-5}	r	+	r
<i>Leptolyngbya gracillima</i> (Zopf. ex Hansg.) Anagn. et Kom.	II	I		I	
<i>Muriella magna</i> Frisch et John	+	I	r	+	r
<i>Nostoc paludosum</i> (Kütz.) Elenk.		+	I	II	r

Сообщество *Mychonastes homosphaera*. Распространено в грунте темновой зоны, пелагиали проточных и непроточных водоемов темновой зоны, на стенах темновой части, в аэропланктоне темновой и освещенной частей пещер 1, 2, 4, 6, 8, 10, 11, 13, 14, 15, 16. Ранее сообщество было описано в пещере Шульган-Таш (Абдуллин, 2009).

К прочим видам относятся виды, входящие в состав нескольких сообществ пещер.

Характеристика видового богатства и таксономический спектр выделенных сообществ показаны в табл. 46.

Максимальное общее число видов в сообществе и среднее число видов в пробе выявлено в сообществе *Nitzschia palea-Hantzschia amphioxys*, которое является экотонным и потому характеризуется перекрытия видовых комбинаций сообществ *Diademsis contenta-Hantzschia amphioxys* и *Nitzschia palea-Navicula subminuscula*. Минимальное общее число видов и среднее число видов в пробе отмечено в сообществе *Mychonastes homosphaera*, которое приурочено к темновой зоне пещер, где пред-

Таблица 46

Таксономический спектр выделенных сообществ на уровне отделов
(абсолютное число видов/%)

Таксон	1	2	3	4	5
Цианопрокaryota	5 / 18	11 / 26	16 / 32	63 / 37	7 / 35
Bacillariophyta	11 / 39	18 / 42	13 / 26	57 / 34	1 / 5
Xanthophyta	0	1 / 2	0	3 / 2	0
Chlorophyta	12 / 43	13 / 30	21 / 42	46 / 27	12 / 60
Среднее число видов в пробе	5,0	6,8	4,5	11,7	1,7
Всего видов	28	43	50	169	20

Примечание. Номера сообществ соответствуют табл. 44

ставлено лишь небольшое число видов цианобактерий и водорослей, способных к миксотрофному питанию. По относительному числу видов Цианопрокaryota незначительно доминируют в сообществе *Nitzschia palea-Hantzschia amphioxys*, что также связано с его экотонным характером. Наименьшее относительное число видов Цианопрокaryota отмечено в сообществе *Diademesmis contenta-Hantzschia amphioxys*, распространенном при высоком уровне освещенности. Максимальное относительное число видов диатомей выявлено в сообществах *Diademesmis contenta-Hantzschia amphioxys* var. *Planophyla laetevirens* и *Diademesmis contenta-Hantzschia amphioxys*, что также связано с высоким уровнем освещенности; минимальное – в сообществе *Mychonastes homosphaera* темновой зоны пещер. Представители желто-зеленых водорослей отмечены лишь в сообществах *Diademesmis contenta-Hantzschia amphioxys* var. *Planophyla laetevirens* и *Nitzschia palea-Hantzschia amphioxys*. По относительному числу видов Chlorophyta доминируют в сообществе *Mychonastes homosphaera*. Наименьшее относительное число видов Chlorophyta отмечено в сообществе *Nitzschia palea-Hantzschia amphioxys*.

Таким образом, в результате синтаксономического анализа в изученных пещерах удалось выявить 5 сообществ, факторами дифференциации которых являются освещенность, инфлюационный занос водой и, в меньшей степени, географическое положение пещер. Поскольку сообщества были выделены на основе анализа проб, отобранных на территории России и некоторых стран СНГ, можно сделать вывод об их интразональном характере. В дальнейшем при пополнении материала возможна разработка более детальной синтаксономии ЦВЦ пещер.

Глава 18. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Под динамикой растительности (синдинамикой) в НОР понимают различные варианты направленных (векторизованных) изменений, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними по отношению к РС факторами, и, как правило, имеют необратимый характер. Обратимые изменения растительности – сезонные, связанные со сменой времен года, или флюктуации состояния в разные годы, не вы-

ходящие за пределы нормы (требующие для восстановления менее 10 лет, Работнов, 1992), противопоставляются динамике растительности и рассматриваются как «структура во времени» (см. раздел 14.3). Однако эти классы изменений растительности связаны переходом, так как возможны более длительные циклические изменения, например, при регулярно повторяющихся пожарах в лесах. По этой причине в разряд процессов, рассматриваемых как динамика растительности, включаются также и циклические сукцессии, цикл которых превышает 10 лет.

18.1. Время Ф. Клементса

Интерес к проблемам динамики растительности (синдинамики) проявлялся на самых ранних этапах развития НОР. Так, первичные сукцессии зарастания форландов (субстратов, образующихся при таянии ледников в условиях Арктики) в 1840-х годах исследовал К. Бэр (Трасс, 1976). Однако исследования синдинамики РС в XIX веке носили эпизодический характер, и основные достижения в этой области теории связаны с XX столетием. Наиболее знаменательным событием были работы американских исследователей, в особенности Ф. Клементса (Clements, 1904, 1905, 1928, 1949, цит. по: Александрова, 1964).

Блестящий ученый с дедуктивным («романтическим») типом мышления Клементс создал безупречно последовательную концепцию автогенной экологической сукцессии как закономерного процесса изменения растительности в направлении устойчивого состояния – климакса. Логика Ф. Клементса была гипнотизирующей. Он в наиболее полном варианте выразил взгляд на природу растительности в контексте парадигмы органицизма. Наряду с Л.Г.Раменским и Ж.Браун-Бланке, Ф. Клементса можно отнести к наиболее выдающимся представителям НОР XX столетия.

В наше время взгляды Клементса были развиты С.М. Разумовским (1999), предложившим понятие сукцессионной системы как совокупности сообществ, находящихся на разных стадиях разных сукцессий, но обладающих внутренним потенциалом для развития в одно и то же климаксовое сообщество. В более мягком варианте идею сукцессионной системы пропагандирует И.Б. Кучеров (Антропогенная динамика..., 1995), который допускает формирование в одном природном регионе нескольких климаксов, т.е. поликлимакс. Концепция поликлимакса как альтернатива моноклимаксу Ф. Клементса развивалась в экологии в первой половине XX в. (Nichols, 1919; Ludi, 1932; Tansley, 1930, цит. по: Александрова, 1964).

В России в первой половине XX столетия вопросам динамики растительности большое внимание уделял В.Н. Сукачев (1954 и др.), который разработал одну из наиболее полных схем типов сукцессий. Если Ф. Клементса интересовали в основном «центростремительные» автогенные сукцессии, которые вели растительность к состоянию моноклимакса, то интересы В.Н. Сукачева были более широкими.

Во-первых, Сукачев подразделил автогенные сукцессии на варианты сингенеза и эндозоогенеза (когда воздействие РС на среду вызывает ее изменения по типу «момент» или «память»).

Во-вторых, он предложил еще два разных по природе варианта аллогенных, т.е. «центробежных» сукцессий, возникающих под влиянием внешних факторов, — локальных (гейтогенез, например, изменения РС под влиянием выпаса или рекреации) и региональных (гологенез, например, изменения РС, связанные с развитием речной поймы или влиянием на РС большого водохранилища).

Авторы полагают, что если отбросить как малоудачные представления В.Н. Сукачева о филоценогенезе растительности (он допускал не только флорогенез, но и фитоценогенез вплоть до естественного отбора второго порядка) и чисто «марксистскую» критику климакса в растительности, то его вклад в разработку теории синдинамики должен получить высокую оценку. Его классификация форм динамики растительности стала частью теории современной НОР.

18.2. «Динамический бум» в фитоценологии

Развитие теории экологической сукцессии после Ф. Клементса полностью укладывается в гегелевскую триаду познания: «тезис — антитезис — синтез».

«Тезис» сформулировал Клементс. Его теоретическое кредо включило однозначные формулировки концепции экологической сукцессии:

- в каждом природном районе имеется одно климаксовое состояние, к которому в ходе автогенных сукцессий «устремляются» все РС;
- в ходе сукцессий разных серий (ксеросерии, псаммосерии, гидросерии, литосерии и др.) происходит «мезофитизация» условий среды и растительности: болота зарастают лесом, на скалах за счет образующегося слоя почвы улучшаются условия увлажнения, пески оглиняются, что способствует накоплению влаги и т.д.;
- климакс для каждого типа климата является самым продуктивным РС с максимальным ВБРС, развитой структурой (наличием ярусности) и дифференциацией экологических ниш (хотя понятие «ниша» Клементс не использовал);
- почвы под климаксовыми РС (по существу, Клементс имел в виду сукцессии экосистем) — самые развитые;
- серии реализуются как цепочки жестко определенных последовательностей дискретных стадий.

Таким образом, сукцессионная система (этот термин появился позже) при таком понимании имеет единственное терминальное состояние. Однако условия для наступления этого терминального состояния могут отсутствовать, и тогда возникают различные другие варианты климакса:

- преклимакс и постклимакс на склонах разной экспозиции, т.е. РС «недоразвития» и «сверхразвития» (степь на южном склоне в лесной зоне, лес на северном склоне в степной зоне);
- дисклимакс (при постоянном влиянии нарушающего фактора — выпасе, рубках леса и др.);
- субклимакс (при сдерживании наступления фазы климакса каким-то фактором, например, паводковым режимом в пойме).

Вся эта система состоявшихся и несостоявшихся терминальных состояний объединялась в панклимакс. С годами количество климаксов в системе Клементса увеличивалось и со временем достигло трех десятков.

Формулирование «антитезиса» было открыто уже упомянутыми работами Г.Е. Найкольса, А. Тенсли и В. Люди, которые выступили против идеи полной конвергенции автогенных сукцессий в одном районе, и продолжено Р. Уиттекером (Whittaker, 1953)⁵. Лидер континуализма развил представления о поликлимаксе Найкольса и Тенсли до климакс-континуума (climax-pattern), а затем предложил целую систему климаксов для различных условий (Whittaker, 1974). После Клементса работы Уиттекера были самым ярким достижением НОР в области теории динамики растительности.

Однако в работах Уиттекера была подвергнута критике только сама концепция моноклимакса, пересмотр жесткого детерминистского понимания сукцессии был выполнен в 1960-1980-е годы. В это время отмечался бурный всплеск интереса к проблемам динамики растительности, который был назван «динамическим бумом в фитоценологии» (Миркин, 1985). Показателем этого «бума» было резкое увеличение числа публикаций по вопросам динамики растительности. К примеру, только основной печатный орган IAVS этого периода – журнал «Vegetation» – с интервалом всего в один год издал два специальных выпуска, посвященных проблеме динамики растительности (1980, 1981). В США вышла крупная коллективная монография «Forest succession» (1981), в серии «Benchmark papers in Ecology» была переиздана основополагающая монография Ф. Клементса (Clements, 1973).

В СССР в эти годы был также опубликован ряд монографий как теоретического характера (Разумовский, 1981), так и посвященных динамике растительности конкретных отдельных регионов (Парфенов, Ким, 1976; Antropogenous changes..., 1981; и др.). Результаты наукометрического анализа публикаций, прошедших через «Реферативный журнал», показали, что интенсивность публикаций по динамике растительности за период 1971-1982 гг. увеличилась в три раза для зарубежных изданий и в пять – для отечественных (Миркин, 1985).

«Динамический бум» отразил социальный заказ в связи с резко усилившимся влиянием человека на растительность – понять суть происходящих изменений, чтобы прогнозировать их дальнейшее развитие и поставить под контроль.

Кроме того, изучая динамику растительности, исследователь получал ценнейшую информацию о динамике экосистем и давал специалистам других областей знаний, интегрируемых экологией (зоологам, микологам, микробиологам, почвоведом и др.), канву для изучения динамики гетеротрофных компонентов экосистемы. «Динамический бум» в фитоценологии был отражением общего «динамического бума» в экологии. Этот период сыграл большую роль в развитии теории динамики растительности

⁵ В своих полемических выступлениях молодой Уиттекер был весьма ироничен при оценке теоретического значения представлений Клементса. В частности, он дополнил самооценку Клементсом значимости своих работ для развития НОР (“Сезам, открой дверь”) словами “в пустую комнату”. С годами Уиттекер во многом изменил свое отношение к классическому и в своих последних работах относился к нему с достаточным почтением.

и позволил накопить много данных о конкретном содержании процессов изменения растительности человеком и о природных сукцессиях в различных районах Земли.

Основные результаты развития теории динамики растительности свелись к следующему.

Сукцессия как стохастический процесс (Drury, Nisbet, 1973; Lepš, 1988). Стохастичность сукцессий не абсолютна, и в разных вариантах сукцессий возможна вся гамма процессов – от Марковской цепи (каждое последующее состояние зависит только от предшествующего) до достаточно жесткого детерминирования смены видов и их количественной представленности на разных стадиях сукцессии. Наконец, возможны случаи, когда часть видов образует более или менее четкую временную последовательность, а часть видов на этом фоне тренда флуктуирует (Mueller-Dombois, 1981; Orloci, 1981). Р. Макинтош (Mcintosh, 1981, 1985) считает возможным и правомерным сосуществование двух концепций экологической сукцессии – холистической и индивидуалистической. Он пишет о том, что эти концепции могут также сосуществовать, как сосуществуют в физике волновая и корпускулярная теория света. В дальнейшем континуальный характер сукцессий неоднократно подтверждался на самых разных объектах (например, Grootjans et al., 1996).

Климакс, ВБРС и продуктивность РС. Процессы автогенной сукцессии в направлении к климаксу вовсе не обязательно сопровождаются нарастанием ВБРС, повышением сложности пространственной структуры и продуктивности РС. Более того, как будет показано далее, возможна смена прогрессивной сукцессии с нарастанием продуктивности и ВБРС регрессивной сукцессией с противоположными тенденциями. Пики продуктивности и ВБРС наблюдаются в предклимаксовых стадиях, причем могут не совпадать: самое продуктивное РС не обязательно должно быть самым устойчивым и иметь самое высокое ВБРС. В условиях климакса нередко более четко выражено доминирование отдельных видов-виолентов, которые захватывают больший гиперобъем ресурсов и потому «вытесняют» из РС менее конкурентоспособные виды (Feoli et al., 1981).

Модели сукцессий. Сукцессия по Клементсу с улучшением условий за счет биотической трансформации местообитания вовсе не обязательна. В ходе сукцессии условия могут (и чаще всего так и происходит) ухудшаться. Работа Дж. Кэннела и Р. Слейтера (Connell, Slatyer, 1977) с дополнениями, которые внес в предложенную ими схему Д. Боткин (Botkin, 1981), стала рекордсменом цитирования в период «динамического бума». В итоге в лексикон НОР прочно вошли четыре модели автогенной сукцессии:

– *модель благоприятствования* (facilitation). Соответствует модели сукцессии по Ф. Клементсу, когда в ходе сукцессии смена видов сопровождается постепенным улучшением условий среды (например, при зарастании скал сменяются лишайники, мхи, травы, кустарники, деревья);

– *модель толерантности*. В ходе сукцессии происходит ухудшение условий среды, что сопровождается поселением все более и более толерантных видов, и потому остановки сукцессии не происходит. Наиболее полно эта модель проявляется при развитии болота по ряду: низинное – переходное – верховое (смена растительности про-

исходит под влиянием уменьшения содержания в торфе элементов минерального питания). Это модели соответствуют восстановительные сукцессии лесных РС после вырубки или пожара. Так, поселение ели возможно только под полог растений-«нянь», создающих затенение. В ходе этой сукцессии, кроме того, снижается богатство почвы. Эта модель проявляется и при зацелинении пашни на месте степей и лугов, когда в ходе залежной сукцессии повышается уровень замкнутости РС и обостряется конкуренция за ресурсы (Omacini et al., 1995; Wondzell, Ludwig, 1995; Donfack et al., 1995).

Модель была использована В.В. Скрипчинским (1977) при воссоздании искусственным путем лесных сообществ, близких к естественным. На основе описания уничтоженных типов лесов и используя посевной материал из близлежащих районов Кавказа, Скрипчинский создал буковые, дубовые, березовые и пихтово-еловые сообщества, последовательно высаживая деревья, а под их полог – кустарники и затем травы. К сожалению, исследователь не опубликовал работ с полным приведением флористического состава сообществ на разных стадиях этой экспериментальной сукцессии, и ограничился анализом закономерностей формирования древостоев. Он указал лишь, что ВБРС достигло 40-50, в составе напочвенного покрова были все типичные виды воспроизводимых РС;

– *модель ингибирования*. В отличие от модели толерантности ухудшение условий среды происходит «скачком» при поселении вида, ингибирующего ход сукцессии. Как правило, главными ингибиторами оказываются мхи, которые могут остановить сукцессию как на пустошах (Miles, 1981), так и в пустыне (Нечаева, Мухаммедов, 1991). На послелесных пожарищах может формироваться густой покров *Polytrichum commune*, который препятствует приживанию цветковых растений. В пустыне мхи и водоросли образуют плотную корку (карахарсанг), которая также «запирает» поверхность песка от поселения цветковых растений. На пустошах олени копытами нарушают сплошной ковер мхов и дают возможность поселиться травам и вереску. В пустыне аналогичную роль играют верблюды, что позволяет прижиться саксаулу и другим пустынным растениям. В последние годы появились работы о таких «задержанных» (arrested) сукцессиях (Kulmatiski, 2006; Сайфуллина и др., 2008; Sonnier et al., 2010). В работе Н.М. Сайфуллиной с соавторами описана, в частности, «задержанная» сукцессия на месте заброшенных населенных пунктов в горно-лесной зоне Южного Урала вследствие массового развития *Urtica dioica* и некоторых других рудеральных видов.

– *модель нейтральности*. Соответствует сукцессии как чисто популяционному процессу смены популяций видов с разными жизненными циклами и разными эколого-фитоценоотическими стратегиями. Чаще эта модель распространяется только на формирование видового состава, а количественные соотношения между видами обуславливаются ослабленным проявлением эффектов благоприятствования, ингибирования или толерантности.

Развитие концепции климакса в растительности. В.Д.Александрова (1964, 1969) считала, что концепцию моноклимакса удалось окончательно «сокрушить». Однако это не так, более того, стало очевидным, что принятие моноклимакса или поликлимакса зависит от масштаба времени. Признание моноклимакса подразуме-

вает конвергенцию сукцессий в геологические отрезки времени масштаба десятков тысяч лет, а сторонники поликлимакса мыслили более обозримыми отрезками временной шкалы масштаба столетий и тысячелетий (Kershaw, 1974). На основе концепции моноклимакса родились представления о сукцессионной системе С.М. Разумовского (1981, 1999). Характер климакса зависит от особенностей растительности и соответственно природных условий. Это позволило Р. Уиттекеру (Whittaker, 1974) создать свою систему климаксов, что явилось крупным достижением теории. Он предложил различать типы климакса по соотношению длительности жизни доминантов и продолжительности процесса формирования устойчивого РС:

- аклимакс. Время генерации доминантов меньше, чем цикл изменений условий среды. Флюктуации РС беспрестанны. Климатические и серийные РС неразличимы (пример – планктон);

- циклоклимакс. Цикл генерации доминантов совпадает с годовыми колебаниями условий среды. Климат может быть охарактеризован главными доминантами-однолетниками, но серийные РС от него также неотличимы (пример – сингузия однолетников в пустыне);

- катаклимакс. Генерация доминантов происходит в период между повторяющимися воздействиями среды, уничтожающими растительность (пожары, заносы и т.д.), климатические и серийные сообщества в большей или меньшей степени различимы;

- суперклимакс. Генерация доминантов длительна, изменения среды незначительны. Фитомасса низкая, ПР более или менее стабильны, но серийные РС не отличимы от климатических (пример – тундровые РС);

- эуклимакс. Генерация доминантов длительна, изменения состава доминантов в ходе сукцессии более или менее непрерывны, фитомасса высокая. Серийные сообщества хорошо отличимы от климатических (классическая «клемментсовская» сукцессия).

Хроноклины. Континуальны не только смены видов в пространстве и вдоль комплексных градиентов среды, но и процессы во времени. От жесткого разделения сукцессий на стадии-фазы, которые использовал Клементс, исследователи перешли к восприятию любой сукцессии как континуума. При этом допускается широкий спектр вариантов сукцессий – от полного континуума (хроноклина) до последовательности достаточно дискретных фаз, организованных процессами нуклеации (Yarranton, Morison, 1974; Castellanos et al., 1994). В любом случае, как и при изучении пространственных континуумов, непрерывный ряд изменений может быть редуцирован до дискретных стадий по прагматическим соображениям.

Ординация типов сукцессий. Количество и разнообразие выявленных типов сукцессий столь велико, и они столь плавно переходят друг в друга, что целесообразна не только классификация, но и ординация сукцессий в многомерном пространстве их признаков. Так, Х. Сьёрс (Sjors, 1980) ординировал сукцессии в многомерном пространстве, осями которого являются различные характеристики изменений РС. По первой оси он расположил флюктуации, циклические смены и тренды, по второй – градации постоянных и непостоянных смен, по третьей – обратимые и необратимые изменения, по четвертой – прогрессивные и регрессивные (т.е. сопровождающиеся

увеличением продуктивности и ВБРС или снижением этих показателей), по пятой – конвергентные и дивергентные смены и т.д.

Классификация сукцессий. На основе синтеза многомерного подхода Х. Съерса и классификации сукцессий В.Н. Сукачева и В.Д. Александровой (1964) была предложена схема классификации сукцессий (табл. 47).

Таблица 47

Классификация сукцессий растительных сообществ (по: Миркин, 1985)

Вариант	Типы и подтипы сукцессий			
	автогенные		аллогенные	
	сингенез	эндоэкогенез	гейтогенез	гологенез
По масштабу времени				
Быстрые (десятилетия)	+		+	+
Средние (столетия)		+	+	+
Медленные (тысячелетия)		+		+
Очень медленные (десятки тысяч лет)		+		+
По обратимости				
Обратимые			+	+
Необратимые	+	+	+	+
По степени постоянства процесса				
Постоянные	+	+	+	+
Непостоянные			+	+
По истории				
Первичные	+	+		
Вторичные	+	+		
По характеру изменения структуры и функции				
Прогрессивные	+	+	+	+
Регрессивные	+	+	+	+
По антропогенности				
Природные	+	+	+	+
Антропогенные	+	+	+	+

Эволюция РС. Претерпели коренные изменения представления об эволюции растительности, которая в духе представлений Клементса–Сукачева трактовалась как процесс сопряженного изменения видов и их коадаптации в определенные ансамбли. Континуалисты отказались от этой модели эволюции и заменили ее новой, названной сеткообразной эволюцией (Уиттекер, 1980). Суть модели сеткообразной эволюции заключается в следующем: все виды РС эволюируют более или менее независимо: каждый приходит в РС своим путем и по-своему уходит из него. Коадаптируют только виды, связанные тесными трофическими связями (например, хозяин и его паразит). В соответствии с моделью сеткообразной эволюции РС должно восприниматься как сечение через пучок сближенных эволюционных трендов видов. Впрочем, как отмечалось, возможно формирование факультативных коадаптаций между растениями-«нянями» и их подопечными.

Получил развитие и антропогенный аспект эволюции (синантропизация) РС. Если человек создает новые фитоценоотические или биоценоотические структуры за счет интродукции или выведения новых сортов, он осуществляет эволюцию, которая идет

несоизмеримо быстрее, чем аналогичные процессы в естественных экосистемах. Еще большую роль играет рассматриваемый далее стихийный антропогенный вариант эволюции, когда в естественную растительность внедряются одичавшие интродуценты или непреднамеренно занесенные виды.

В заключение обзора основных положений теории, которые были развиты в период «динамического бума» и представляли собой «антитезис» к «тезису» Ф. Клементса, приведем табл. 47, в которой показаны различия взглядов органициста Клементса и его оппонентов-континуалистов.

Таблицу 47

Антиномии представлений о сукцессии Ф.Клементса и его оппонентов

Вопрос	Представления Ф. Клементса	Представления оппонентов
Характер сукцессии	Жестко детерминированный процесс смены стадий, которым соответствуют свои группы видов	Стохастический процесс континуальной смены видов. Если стадии различаются, то они связаны плавными переходами
Представления о климаксе	Моноклимакс	Сукцессионная система поликлимакса и климакс-континуума
Изменение условий среды в ходе автогенной сукцессии	Условия улучшаются	Условия могут улучшаться, ухудшаться, сохраняться более или менее постоянными
Закономерности изменения ВБРС	Самое высокое ВБРС – в климаксовых РС	Самое высокое ВБРС чаще отмечается у серийных РС предклимаксовых стадий
Закономерности изменения продуктивности и запаса биомассы	Климакс – самое продуктивное РС с максимальным запасом биомассы в данном климате	Возможны исключения, и более продуктивными могут быть серийные РС
Модель эволюции РС	Коадаптационная	Сеткообразной эволюции

18.3. Теория сукцессий после «динамического бума»

В период 1990-2000-х годов количество публикаций о динамике растительности заметно снизилось. Все более очевидно просматривались попытки синтеза представлений органицистов и континуалистов (Смелянский, 1993; Кучеров, 1995). Наиболее важными результатами такого синтеза стала концепция смены моделей в ходе сукцессии РС.

Разделение автогенных сукцессий на четыре основных типа, описываемых феноменологическими моделями, при приложении к анализу конкретных сукцессионных рядов оказалась чрезмерно механистическим. В большинстве случаев сукцессии на разных стадиях протекают в соответствии с разными моделями. Как правило, они начинаются с модели благоприятствования (за счет улучшения условий среды при слабой конкуренции), в дальнейшем процесс идет в соответствии с моделью толерантности. Даже при продолжающейся биотической трансформации местообитания в направлении улучшения условий уровень конкуренции возрастает, и соответственно ухудшается обеспечение ресурсами.

Яркий пример сукцессии со сменой модели описан в работе о постгляциальных сукцессиях на форландах в арктическом фиорде Глейцер-Бей Аляски (Chapin et al., 1994). Эта работа американских экологов уникальна по полноте описания и глубине анализа процесса сукцессии, и потому мы рассмотрим ее более подробно. При освобождении побережья фиорда ото льда наблюдаются четыре стадии сукцессии РС:

- пионерная (до 20 лет). Поверхность субстрата покрывается «черной коркой» из азотфиксирующих цианобактерий, гаметофитов *Equisetum variegatum*, лишайников и печеночников, на фоне которых рассеяно встречаются сосудистые растения – *Dryas drummondii*, отдельные экземпляры ивы (*Salix* sp.), тополя (*Populus trichocarpa*), ели (*Picea sitchensis*) и ольхи (*Alnus sinuata*). Таким образом, инициальная стадия содержит практически все виды, которые станут основными ценозообразователями на последующих стадиях сукцессии, что соответствует «модели инициального флористического состава» (Egler, 1954);

- стадия дриаса. Сменяет пионерную стадию в период между 20 и 30 годами. Вся поверхность покрыта ковром кустарничка, в котором рассеяны экземпляры ив, тополей, елей и ольхи;

- стадия ольхи. Наступает после 50 лет и продолжается до 100 лет;

- стадия ели. Начинается после 100 лет (изучалась до 230 лет).

Результаты этих исследований документированы многочисленными таблицами и рисунками. На их основе мы составили табл. 48, в которой показаны изменение почв в ходе сукцессии, биологические особенности доминантов разных стадий и ранговые оценки вклада разных факторов в управление сукцессией с подразделением их на благоприятствующие и ингибирующие.

В ходе сукцессии происходит процесс формирования почвы и ее обогащение органическим веществом и азотом, а смена видов идет в направлении повышения их высоты, интенсивности семеношения, увеличения веса семян и длительности их жизни. Интенсивность семенного дождя на стадиях доминирования ольхи и ели составляла соответственно 5000 и 80 000 семян на 1 м². Таким образом, механизмы смены видов в ходе сукцессии имеют сложный характер и не могут быть сведены ни к модели благоприятствования, ни к модели толерантности.

Такая же смена моделей («благоприятствование/толерантность») наблюдается при зарастании лавовых потоков, которые будут рассмотрены далее.

Широко распространены, кроме того, сложные сукцессии, под влиянием внутренних и внешних факторов. Их пример – сукцессии растительности речных пойм

**Некоторые характеристики стадий первичной сукцессии
в фиорде Глейцер-Бей (по: Chapin et al., 1994)**

Параметр, фактор	Стадии сукцессии			
	I	II	III	IV
Почвы				
Мощность горизонтов A ² + B (см)	5,2	7,0	8,8	15,1
Содержание азота (г/м ²)	3,8	5,3	21,8	53,3
Плотность корней в слое 0-10 см (на 1 дм ²)	0	+	9,6	11,5
Количество опада (г/м ² , год)	1,8	3,0	307	
Доминанты сообществ				
Максимальная высота (м)	0,3	1	4	40
Возраст при первом семеношении (годы)	1-2	6-8	8-10	30-50
Продолжительность жизни (годы)	20	50	100	700
Средний вес семени (мг)	72	97	494	2694
Факторы благоприятствования				
Обогащение почвы азотом	+	++	+++	-
Микоризообразование	+	++	+++	++
Улучшение условий прорастания семян	-	-	-	+
Улучшение условий приживания всходов	+	-	-	-
Факторы ингибирования				
Ухудшение условий прорастания семян	+	++	++	-
Ухудшение условий приживаемости всходов	-	+	++	+++
Гибель семян	-	+	++	+++
Конкуренция за свет	-	+	++	+++
Конкуренция за почвенные ресурсы	-	-	+	++

(Миркин, 1974). На первых стадиях сукцессии состав видов определяется преимущественно аллогенными причинами интразонального характера (поемностью и аллювиальностью). В дальнейшем по мере выхода участков поймы из сферы заливания сукцессия приобретает черты автогенной, которая приводит РС поймы в равновесие с климатом. Таким образом, сукцессия, соответствующая модели толерантности, как бы высвобождается из-под влияния аллогенного пресса паводков. Уникальные данные для сукцессий этого типа привел К. Прач (Prach, 1994), который составил схему дивергенции сукцессий в разных условиях пойм Северо-Западных Гималаев.

Биотическая трансформация местообитания может протекать на фоне экзогенных процессов физического выветривания породы, вымывания подвижных форм токсичных солей и т.д. Пример такой «мнимой» модели благоприятствования приведен в работе о сукцессиях грязевых вулканов (Иванов и др., 1989). В этом случае биотическая трансформация местообитания идет на фоне активно развивающегося процесса промывания брекчий, выброшенных на дневную поверхность из недр грязевого вулкана. Различные варианты взаимодействия автогенных и аллогенных сукцессий описаны при изучении динамики растительности дюн (Cole, Taylor, 1995).

В последние два десятилетия при некотором снижении интереса к теории сукцессий накоплен новый материал о сукцессиях различного типа (первичных автогенных, вторичных восстановительных, аллогенных).

18.4. Первичные автогенные сукцессии

В широком экологическом контексте первичные автогенные сукцессии отражают один из законов В.И. Вернадского – о растекании «живого вещества»: любые новые субстраты, пригодные для жизни растений, будут ими заселены. Первичными субстратами, на которых протекают эти сукцессии, являются застывшие лавовые потоки, отложения вулканического пепла, освободившиеся при таянии льдов форланды, песчаные дюны, осыпи, образующиеся при добыче полезных ископаемых отвалы пустой породы, и др.

Сукцессии на застывших лавовых потоках. Лавовые потоки удобны как объекты для изучения сукцессий, так как извержения вулканов датированы. По этой причине можно проводить не только прямое наблюдение за зарастанием субстрата, но и экстраполировать во временные ряды данные наблюдений на лавовых потоках разного возраста (Tsuyuzaki, 2009; del Moral, 2007, 2009; Cutler et al., 2008). Как отмечалось, на ранних стадиях сукцессия протекает быстро и в соответствии с моделью благоприятствования. В теплом климате основными преобразователями среды являются бобовые, в первую очередь из рода *Lupinus*. На поздних стадиях сукцессия замедляется, и вследствие возрастания конкуренции и затенения напочвенного покрова деревьями и соответствует модели толерантности. В холодном климате (на лавовых потоках Исландии; Cutler et al., 2008) процесс протекает крайне медленно при участии цианобактерий и мхов, в стратегии которых сочетаются свойства эксплерентности и патиентности (см. раздел 4.2.5).

Сукцессии на отложениях вулканического пепла. Эти сукцессии можно рассматривать как первичные только условно: под отложениями пепла могут сохраняться растения погребенного РС. Процесс идет тем быстрее, чем тоньше слой пепла (Gómez-Romero et al., 2006; Zobel, Antos, 2009).

Сукцессии на форландах (субстратах, образующихся при таянии ледников). Как уже отмечалось, в XIX в. эти сукцессии изучал К. Бэр. В предыдущем разделе были описаны такие сукцессии в фиорде Глейцер-Бей. В последние годы получены новые данные об этих сукцессиях в Норвегии (Robbins, Matthews, 2009) и Исландии (Marteinsdóttir et al., 2010). В связи с потеплением климата процесс формирования РС на форландах происходит в горных системах Европы, в том числе в Альпах (Erschbamer et al., 2008). Однако в этих условиях сукцессии протекают быстро за счет подъема вверх видов из РС ниже расположенных высотных поясов. За первые 30 лет ВБРС удвоилось, хотя, как полагают авторы, после этого скорость сукцессии замедлилась.

Сукцессии на дюнах. На приморских или приречных отложениях песка происходит сукцессия, снижающая уровень подвижности субстрата (Cole, Taylor,

1995), и РС вегетативно-подвижных злаков и осок сменяются кустарниками и деревьями. Эта закономерность была подтверждена при синтаксономическом сравнении серийных РС дюн морских побережий в умеренных широтах США и Японии (Fujiwara et al., 2010), а также при изучении сукцессий РС в приморской полосе штата Массачусетс США (Smith et al., 2008) и Нидерландах (Kuiters et al., 2009).

Сукцессии на обнаженных техногенных субстратах. В связи с интенсификацией горнодобывающей промышленности площадь техногенных субстратов возрастает. К их числу относятся и карьеры по добыче песка и гравия (Rehounková, Prach, 2006). В благоприятных климатических условиях и на субстратах, содержащих достаточное количество элементов минерального питания, сукцессии протекают быстро. Так, на Южном Урале в течение 5 лет техногенные субстраты зарастают сплошным покровом трав, а к двадцати годам появляется массовый подрост березы (*Betula pendula*). В Якутии в неблагоприятных климатических условиях на бедных субстратах для формирования сомкнутого растительного покрова требуется не менее 100 лет (Миронова, 1999).

Разнообразие сукцессий на техногенных субстратах в тундре и лесотундре Евразии было предметом тщательных исследований О.А. Суминой (Сумина, Копцева, 2004; Сумина, 2011). Для характеристики серийных сообществ северных территорий она использовала порядок *Chamerio–Betuletatia nanae*.

Для ускорения сукцессий на техногенных субстратах Севера могут использоваться минеральные удобрения (Тетерюк, 1996; Хусаинов, 1996).

Мы не рассматриваем некоторые другие варианты первичных сукцессий, поскольку они хорошо известны (процессы зарастания скал и водоемов).

18.5. Вторичные автогенные сукцессии

Возможны вторичные восстановительные сукцессии после естественных нарушений РС. Описаны восстановительные сукцессии в Альпах после снежных лавин (Rixen et al., 2007). Как оказалось, такие нарушения являются фактором поддержания высокого ВБРС. Противолавинные мероприятия приводили к снижению ВБРС. Однако большинство восстановительных сукцессий связано с влиянием человека.

Влияние человека на экосистемы возрастает практически во всех регионах мира, по этой причине восстановительные сукцессии, отражающие регенерационный потенциал экосистем, разнообразны и широко представлены. Рассмотрим основные варианты этих сукцессий: восстановление леса после рубки или пожара, восстановление растительности на заброшенной пашне, демутиационный процесс на пастбище при снижении интенсивности пастбищной нагрузки (или при полном прекращении выпаса), сукцессии в травосмесях. В заключение будут кратко охарактеризованы результаты восстановительной экологии, разрабатывающей методы восстановления ВБРС.

18.5.1. Восстановительные сукцессии после сплошных рубок или пожаров в лесах

Эти сукцессии были описаны А.П. Шенниковым (1964), который выделил четыре стадии процесса:

- формирование травяных РС с доминированием *Chamerion angustifolium*, корневищного нитрофила с высокой семенной продуктивностью и анемохорным способом расселения. Вместе с кипреем могут встречаться виды рода *Calamagrostis*, роль которых повышается в ходе сукцессии, особенно на бедных почвах. На этой стадии просходит вынос элементов минерального питания из почвы и ее уплотнение;

- формирование РС вторичных древесных пород – березы (*Betula pendula*, *B. pubescens*), осины (*Populus tremula*), иногда ольхи серой (*Alnus incana*) и сосны (*Pinus sylvestris*);

- формирование смешанного леса, в котором к вторичным породам примешивается ель (*Picea*). Широкое распространение таких смешанных лесов в европейской части России Шенников объяснял именно следствием рубок и пожаров;

- восстановление елового леса.

О.В. Смирнова (Методические..., 2010), рассматривая сукцессию с популяционных позиций, предлагает выделять пять стадий:

- формирование первого поколения раннесукцессионных видов деревьев (Шенников указал их в качестве постоянных компонентов второй стадии);

- ранняя стадия. Распад древостоя раннесукцессионных видов;

- средняя стадия. Формирование первого поколения позднесукцессионных видов (дуба, ясеня, вяза, клена, ели, пихты);

- поздняя стадия. Распад первого поколения позднесукцессионных видов, начало усложнения эколого-ценотической структуры напочвенного покрова;

- квазиклимакс. Формирование разновозрастного древостоя из позднесукцессионных видов и сложной эколого-ценотической структуры напочвенного покрова.

Вопросы динамики ВБРС напочвенного покрова в ходе этой сукцессии обсуждает Н.Г. Уланова (2006). Она пишет о всплеске ВБРС, который характерен для первых стадий сукцессии, особенно на богатых почвах. В этом случае видовое богатство серийных РС может в 4 раза превышать ВБРС типичных лесов с сомкнутым древостоем.

Результаты изучения восстановительных сукцессий в бореальных лесах Южного Урала (Кунафин и др., 2011; Широких, Кунафин, 2011) показали, что восстановительные сукцессии напочвенного покрова протекают много быстрее, чем древостоя. К пятидесяти годам формируется напочвенный покров, характерный для первичных лесов, но в древостое преобладают вторичные породы (*Betula pendula*, *Populus tremula*). На этой стадии появляется обильное возобновление ели.

Характер восстановительной послепожарной сукцессии зависит от типа пожара (низовой, верховой) и типа лесного РС. Разные группы растений восстанавливаются с разной скоростью. Было показано (Тарасова и др., 2011), что в сухих борах крайне медленно восстанавливаются лишайники как эпигейные, так и эпифитные.

В целом сукцессии на вырубках и гарях должны рассматриваться как циклические с длительностью цикла не менее 100 лет. Впрочем, если вырубки, и особенно пожары, охватывают большие площади (что наблюдается сегодня в России, а также в ряде других стран), то естественное восстановление древостоя из первичных пород оказывается невозможным ввиду отсутствия источников семян. Если не проводятся лесопосадки, то вторичные леса с древостоем из анемохорных видов сохраняются столетиями.

18.5.2. Восстановительные сукцессии на залежах

Заращение заброшенных участков пашни (вторичные автогенные сукцессии) – достаточно традиционный объект исследований в НОР. Особенно активно эти исследования проводились в период «динамического бума», поскольку такие сукцессии протекают достаточно быстро и потому являются идеальным объектом для выявления закономерностей динамики РС. Кроме прямых наблюдений, для изучения залежей используются косвенный метод экстраполяции пространственных рядов во временные (Александрова, 1964). Если в районе есть залежи разного возраста, то на основе их описания можно составить картину залежной сукцессии без долгосрочных прямых наблюдений.

В значительной мере литература о залежных сукцессиях была обобщена в монографии чешских исследователей (Succesion..., 1990). Общее число известных им работ по проблеме за период 1910-1988 годы составило 518, причем к концу проанализированного периода количество работ резко возросло. На основе анализа данных о 110 залежах Чехии возрастом от 1 до 57 лет в разных условиях увлажнения и обширной литературы по описанию аналогичных процессов в растительности других регионах, в монографии формулируются основные закономерности сукцессии зацеplинения:

- сукцессия носит нелинейный характер;
- скорость сукцессии убывает;
- флористический состав (общий список видов) меняется более интенсивно, чем состав доминантов;
- влияние инициальных стадий на более поздние стадии достаточно слабое. На первых стадиях преобладают эвритопные эксплеренты, а на поздних – выходца из естественной растительности;
- в ходе сукцессии снижается роль мелкомасштабной вариации условий среды и возрастает роль заноса зачатков.

В ходе сукцессии от инициальных стадий к более поздним соответственно падает роль R-стратегов, имеющих банки семян в почве, и возрастает роль видов со свойствами C и S, которые попадают в РС залежи из окружающих его пространств. Сукцессии носят дивергентный характер, так как РС R-модели обладают более широкой амплитудой по отношению к факторам экотопической среды, чем РС C-S- и C-R-S-моделей, которыми завершаются залежные сукцессии. Эти закономерности были подтверждены в ряде других работ (Luzuriaga, Escudero, 2008; Santana et al., 2010; Sonnier et al., 2010).

Особенности залежных сукцессий, описанные чешскими фитоценологами, подтвердились при изучении Г.Р. Хасановой РС залежей возрастом от 1 до 15 лет в степной зоне Зауралья Башкортостана (Синанатропная..., 2008). В ходе сукцессии в состав РС вначале внедрялись рудеральные виды класса *Artemisietea vulgaris*, к которым затем добавлялись виды класса *Festuco-Brometea*. Происходила смена базальных сообществ *Arctium timentosum* [*Artemisietea vulgaris*/*Chenopodietea*] сообществами *Festuca valesiaca* [*Festuco-Brometea*/*Polygono-Artemisietea austriacae*/*Artemisietea vulgaris*]. Появление в составе РС видов пастбищного класса *Polygono-Artemisietea austriacae* связано с тем, что залежи используются как пастбища.

В лесной зоне в ходе восстановительной сукцессии через стадию луга в течение 10-20 лет начинается процесс лесовосстановления (Евстигнеев, Воеводин, 2011).

18.5.3. Постпастбищная демутация

Восстановительные сукцессии при заповедании участка пастбища рассматриваются в ряде работ (Meers, 2008; Amiaud et al., 2008; и др.). Подчеркивается, что характер сукцессии зависит от типа РС и степени нарушения выпасом. Эти выводы подтверждены и У.Б. Юнасбаевым при изучении процесса восстановления степных пастбищ в Зауралье Башкортостана (Синанатропная..., 2008). Были использованы прямые четырехлетние наблюдения на участках пастбищ, защищенных оградой от пасущихся животных, и косвенный метод экстраполяции пространственных закономерностей во временные на основе сравнения степных РС, где выпас был прекращен в разные годы (1-15 лет). Стационарные наблюдения проводились на двух вариантах степных РС – типичном и петрофитном. Каждый вариант был представлен двумя стартовыми состояниями: «полный сбой» и «сильно сбитое пастбище». Основные выводы из исследования свелись к следующему:

- первичный доминант *Stipa zalesskii*, а также *S. capillata* (вид пастбищ при умеренном выпасе), начинают вытеснять вторичные доминанты – *Festuca valesiaca*, *F. pseudovina* и *Artemisia austriaca*, начиная с четвертого года заповедания, хотя стадия доминирования *Stipa zalesskii* наступает после 15 лет;

- относительная скорость сукцессии зависит от степени сбитости пастбища, чем оно более сбито, тем интенсивнее идет процесс увеличения количества видов. В типичном варианте на участке «полный сбой» за четыре года оно возросло более чем в 2 раза – с 13 до 29, а на участке «сильно сбитое пастбище» – менее чем на 30% (с 33 до 40). Запас фитомассы в первом случае увеличился с 17,5 до 35 ц/га сырой массы, а во втором – с 32 до 45 ц/га;

- интенсивность демутации зависела от степени благоприятности условий: была выше в типичном варианте и ниже в петрофитном, на котором запас фитомассы в стартовом состоянии «полный сбой» возрастал с 8 до 13 ц/га, а в состоянии «сбитое пастбище» – с 24 до 35 ц/га.

Изменение фитосоциологического спектра РС в процессе постпастбищной демутации зеркально отражало изменения в процессе пастбищной дигрессии: резко снижалась доля видов-эксплерентов из класса *Chenopodietea*, а также «пастбищ-

ных» классов *Plantaginetea majoris* и *Polygono–Artemisietea austriacae*, и возрас- тала роль степных видов класса *Festuco-Brometea* и луговых видов класса *Molinio-Arrhenatheretea*.

До начала реформ 1990-х гг. в степной и особенно луговой растительности на тер- ритории Башкортостана преобладали процессы пастбищной дигрессии ввиду чрез- мерно высокого поголовья скота. После начала реформ, когда поголовье скота сокра- тилось, получили развитие процессы постпастбищной демутации. При этом на участ- ках, удаленных от населенных пунктов, выпас был прекращен, что привело к деграда- ции степей и зарастанию их кустарниками. Еще более активно этот процесс протекал на луговых пастбищах, которые быстро зарастали вторичными лесными породами.

18.5.4. Сукцессии в травосмесях

Поликультуры многолетних трав (травосмеси) используются для улучшения кор- мовых угодий, создания газонов, задернения промышленных отвалов. Поскольку не- возможно создать искусственные РС равновесные с окружающей средой, в травос- месьях с момента их создания протекают восстановительные сукцессии. Изучение этих сукцессий и поиск подходов к продлению продуктивного долголетия травосмеси (удлинению срока жизни высеянных доминантов) является задачей эксперименталь- ной фитоценологии.

Г.И. Дохман (1973, 1979) подчеркивает, что фитоценологические идеи научной орга- низации травосеяния были уже в работах русских агрономов- натуралистов конца XVIII – начала XIX в. (Т. Клингштедт, А.Т. Болотов, В.А. Левшин, А.В. Советов, Д.М. Полторацкий и др.). Основной идеей травосеяния всегда был поиск возможностей приближения состава и структуры посевов трав к естественным РС.

Задолго до появления современного научного языка с такими ключевыми поняти- ями, как адаптивный подход, сукцессия, дифференциация экологических ниш, популя- ция и др., российские агрономы интуитивно улавливали их содержание и искали воз- можность приблизить «плодосмен» сеяного луга к естественному. Они пытались со- вмещать в одном посеве виды с разным типом распределения надземной и подзем- ной массы, разной феноритмикой, разными ритмом развития и длительностью жиз- ненного цикла.

Более того, А.М. Бажанов подходил к узловому вопросу экологии травосмесей – управлению сукцессией, когда писал о том, что человек может ускорить развитие одних трав, ослабить рост других и, таким образом, до некоторой степени изменить ход плодосменности на лугах. Все дальнейшие исследования луговых травосмесей также были подчинены идее их оптимизации на основе управления сукцессией (Мир- кин, Горская, 1989).

Модели сукцессий. Механизмы сукцессий травосмесей не могут быть сведе- ны к одной модели. Состав этих РС меняется на разных стадиях сукцессии в соот- ветствии с разными моделями:

– модель нейтральности. Под влиянием различий жизненных циклов высеянных трав сукцессия протекает как популяционный процесс;

– модель толерантности. Условия для внедрения новых видов ухудшаются вследствие повышения уровня фитоценотической замкнутости РС и ограничения потребления ресурсов. Каждый новый вид, чтобы войти в сукцессию, должен обладать более высокой толерантностью к этому режиму, которая проявляется в способности к дифференциации экологических ниш;

– модель ингибирования. Доминант с высокой виолентностью может как бы «остановить» сукцессию.

Стадии сукцессии. Сукцессия травосмеси – непрерывный процесс, который может быть разделен на несколько стадий. Разные авторы предлагают выделять неодинаковое число стадий (Минина, 1971; Динамика ценопопуляций..., 1985). Однако вполне достаточно различать три стадии сукцессии (Миркин, Горская, 1989):

Инициальная стадия господства эксплерентов (R-стратегов). Под влиянием обработки почвы из почвенного банка семян и вегетативных зачатков развиваются сегетальные и рудеральные виды. Продолжительность стадии – один-два года. При очень высоких нормах высева культурных трав (например, в практике газонного хозяйства) стадия может быть купирована.

Стадия доминирования высеванных трав (период продуктивного долголетия травосмеси). Длительность стадии может составлять от одного-двух до десяти и более лет. Продление этой стадии является конечной целью работ луговодов по оптимизации состава травосмесей. Во многовидовой травосмеси состав доминантов на этой стадии последовательно меняется.

На рис. 33 показана сукцессия в травосмеси, где на этой стадии последовательно сменяли друг друга клевер, рыхлокустовые злаки и корневищный злак кострец безос-

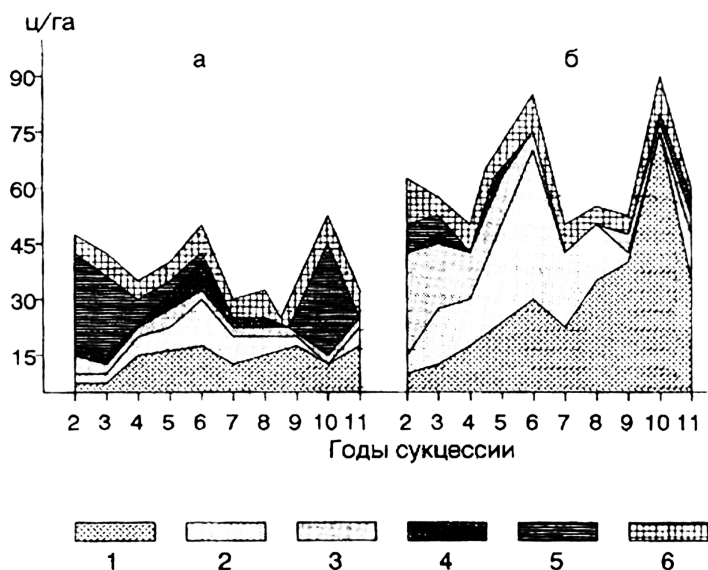


Рис. 33. Пример сукцессии в травосмеси (по: Миркин, Горская, 1989): 1 – *Bromopsis inermis*, 2 – *Dactylis glomerata*, 3 – *Festuca pratensis*, 4 – *Medicago falcata*, 5 – *Trifolium pretense*, 6 – *Phleum pratense*; а – контроль, б – удобрение ($N_{60}P_{60}K_{60}$)

тый. В зависимости от степени соответствия высеянных видов условиям почв, климата и режиму удобрений можно различать три основных уровня потенциального продуктивного долголетия, определяемого по продолжительности второй стадии:

- высокий. Уровень адаптации культурных доминантов к почвенно-климатическим условиям выше, чем у спонтанно внедряющихся видов. Такая ситуация складывается при создании травосмесей в условиях тундр, когда окультуренная тундровая почва дает значительные конкурентные преимущества именно культурным травам, а виды местной флоры, имеющие олиготрофную ориентацию, не представляют серьезной угрозы для них. Выссеянные доминанты удерживаются в травостое более 20 лет (Биогеоценологические..., 1979);

- средний. Это травосмеси, создаваемые в лесной и лесостепной, а также степной (при поливе или высеве сухостойких культурных трав) зон. В этом случае для поддержания продуктивного долголетия нужны большие затраты энергии, тем не менее, длительность этой стадии при наличии в травостое корневищного вида (например, костреца безостого) может составлять десять и более лет;

- низкий. Выссеваемые травосмеси недостаточно адаптированы к почвенно-климатическим условиям. Продлить продуктивное долголетие этой стадии на срок более чем три-пять лет трудно. Если почвы сильно засолены, то эта стадия может вообще выклиниваться за один-два года. Даже такие устойчивые к засолению виды, как *Elymus fibrosus*, *E. junceus*, *Elytrigia intermedia*, в чистых посевах или травосмесях оказываются не в состоянии конкурировать с местными видами смешанного эксплерентно-пациентного (RS) типа стратегии (*Saussurea amara*, *Suaeda prostrata*, *Puccinellia* и др.; Опыт анализа фиторекультивационной..., 1994). В опытах Г.В. Денисова (1984) на засоленных лугах Якутии смена выссеянных культурных доминантов спонтанными видами (*Hordeum brevisubulatum*, *Puccinellia tenuiflora*, *Elytrigia repens*) также наступала на третий год.

Стадия внедрения спонтанных видов (луговых и степных). Напоминает сукцессию на залежи, протекающую «под покровом многолетних трав». Эти сукцессии изучались в разных природных зонах Башкортостана маршрутным методом (Хасанова, 2001; Миркин и др., 2002). Было установлено, что после того, как сукцессия минует стадию однолетних сегетальных и рудеральных видов, имеющих обширные экологические ареалы, происходит дивергенция видового состава за счет внедряющихся видов из естественных РС разных природных зон.

Управление сукцессией. Удлинение стадии доминирования выссеянных трав возможно двумя способами:

- программированием сукцессии, т.е. составления выссеваемой смеси семян из таких видов и в таком соотношении, которое обеспечит наиболее благоприятный ход сукцессии. Этот процесс К.А. Куркин (1983) назвал «монтажом» травосмеси;

- оптимизацией условий среды (использование удобрений и полива). Причем, если о «монтаже» (подборе состава травосмеси для разных условий) литература достаточно многочисленна (хотя чаще рекомендации носят общий характер и вытекают из эмпирического опыта), то работ по оптимизации условий среды сравнительно мало.

На рис. 34 показаны сукцессии в чистых посевах канареечника (Турубанова, Миркин, 1988). В естественных условиях этот вид связан с самыми богатыми почвами прирусловой поймы. На бедных подзолистых почвах в посевах канареечника быстро наступает третья стадия сукцессии за счет внедрения местных видов-олиготрофов. При внесении азотных удобрений сукцессия шла в направлении формирования практически чистых и высокоурожайных травостоев канареечника.

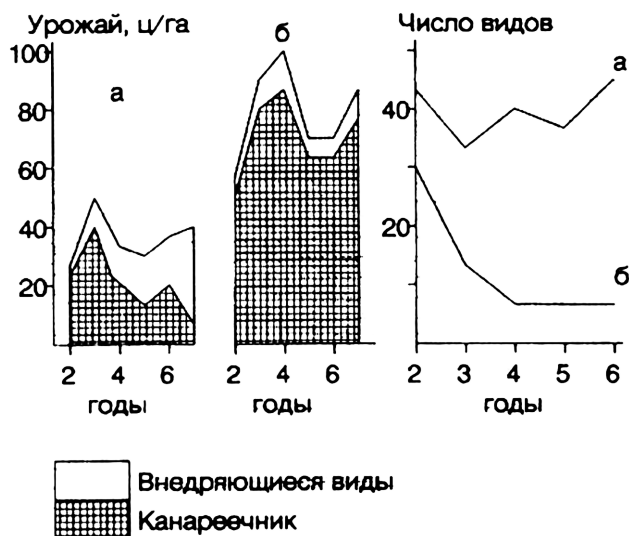


Рис. 34. Опыт управления сукцессией в посевах *Phalaroides arundinacea* с использованием удобрений (доза $N_{100}P_{60}K_{60}$; а – контроль, б – удобрение; по: Турубанова, Миркин, 1988)

18.5.5. Стимулирование восстановительных сукцессий

Восстановительная экология (restoration ecology) – это достаточно новое направление в экологии, сформировавшееся в последнее десятилетие XX века как реакция на усиливающийся процесс снижения ВБРС. Впрочем, ее истоки лежат в работах Дж. Кертиса по восстановлению прерий штата Висконсин, которые проводились в начале XX в. (Howell, Stearn, 1993).

Один из основных подходов восстановительной экологии – это содействие вторичным восстановительным сукцессиям. Так, для восстановления пойменных лесов долины Миссисипи под охрану взяты все фрагменты лесных РС с площадью более 4 тыс. га и обеспечены условия для расширения площади этих массивов за счет естественного самовосстановления (Shaffer et al., 2005).

В последние годы отмечается повышенный интерес к методам активного восстановления ВБРС. Эти методы берут начало непосредственно от исследований Дж. Кертиса, который высевал смесь семян, собранных на сохранившихся участках прерий. Сегодня в основе этих методов лежит рассев сено-семенной смеси, заготовленной на эталонных участках. Это позволяет воссоздать РС, видовой состав которых близок к составу эталонного участка. Накоплен опыт восстановления РС разных злаковников в Германии (Kiehl et al., 2008; Kiehl, 2010) и Италии (Scotton et al., 2009).

Начиная с 1980-х годов работы по восстановлению степных РС проводятся Д.С. Дзыбовым, разработавшим метод создания агростепей (Дзыбов, 1983, 2010). Достоинством работ Дзыбова является внедрение промышленной технологии вос-

производства агростепей на больших площадях. К четвертому году в агростепях отмечается наличие 80% видов эталонного участка. В дальнейшем агростепи используются как источники семенного материала восстановления степей на других нарушенных участках.

Метод Дзыбова использовался в разных районах (Теоретические и прикладные..., 2010): Тульской области (В.И. Данилов), Сумской области Украины (А.А. Тишков), Карачаево-Черкесии (Л.Р. Ашибокова), Луганском природном заповеднике (Л.П. Боровик), лесостепи бассейна Верхнего Дона (О.В. Бурова, Е.М. Волкова), Центрально-Черноземном заповеднике (Т.Д. Филатова и др.), Западной Сибири (Г.К. Зверева), Центральной Якутии (О.В. Нездийминога).

Опыт создания агростепей имеется в РБ (Абдуллин, Миркин, 1995). На рис. 35 и 36 показаны динамика продуктивности, ВБРС и фитосоциологического спектра за первые 5 лет сукцессии, когда наиболее активно шел процесс формирования агростепи. Сукцессия протекает по той же схеме, что и залежная, но более интенсивно, причем модель нейтральности проявляется только на самых первых стадиях сукцессии, а далее процесс продолжается в соответствии с моделью толерантности.

Оригинальный метод ускорения восстановительных сукцессий предложен в Китае (Li et al., 2007). В травостой залежи подсевалась смесь из трех видов бобовых – *Medicago sativa*, *Melilotus suaveolens*, *Astragalus adsurgens*. Бобовые купировали первую стадию однолетних сорняков и способствовали массовому внедрению многолетних.

Принципы восстановительной экологии используются и при посадке лесов, хотя ВБРС таких искусственных лесов, как правило, ниже, чем естественных лесных РС.

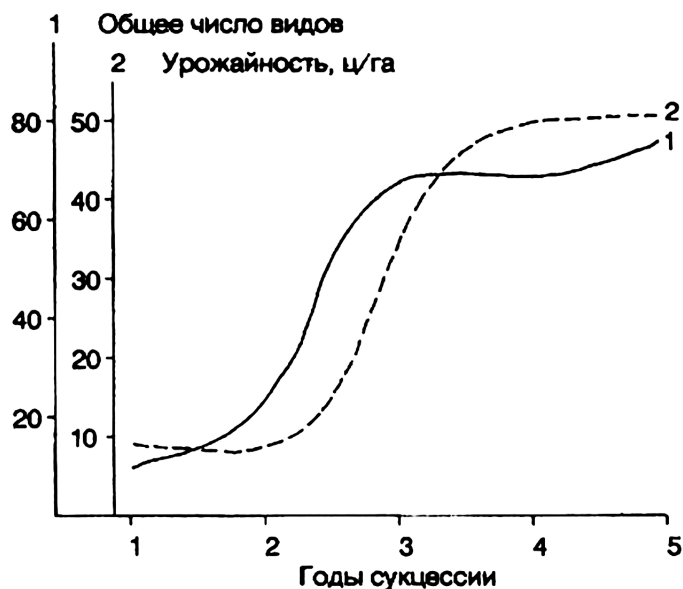


Рис. 35. Изменения в ходе сукцессии видового богатства и урожайности агростепи (по: Абдуллин, Миркин, 1995)

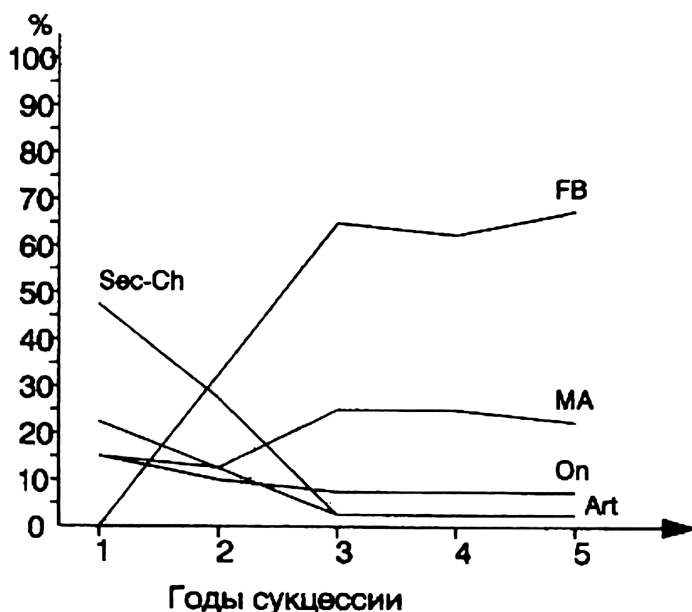


Рис. 36. Изменение в ходе сукцессии фитосоциологического спектра агростепи (по: Абдуллин, Миркин, 1995): Sec-Ch – *Secalietea* + *Chenopodietea*, FB – *Festuco-Brometea*, MA – *Molinio-Arrhenatheretea*, On – *Onopordetalia acantii*, Art – *Artemisietalia vulgaris*

18.6. Аллогенные сукцессии

К аллогенным (гейтогенетическим) сукцессиям относятся изменения РС, которые происходят под влиянием постоянно действующего (в режиме «press») внешнего фактора. В ходе этих сукцессий РС отдаляются от своего естественного состояния. При прекращении действия внешнего фактора начинается восстановительная сукцессия. Основным фактором, который вызывает аллогенные сукцессии, является хозяйственная деятельность человека. Рассмотрим три основных варианта аллогенных сукцессий: пастбищную дигрессию, изменения под влиянием рекреации и сукцессии в сегетальных сообществах.

18.6.1. Пастбищная дигрессия

Влияние выпаса на РС является одним из самых важных факторов нарушения биосферы, вызывающих не только снижение ВБРС и их продуктивности, но и ряд изменений экосистемного характера – эрозию почв, пыльные бури.

Литература о пастбищной дигрессии исчисляется тысячами публикаций. Закономерности влияния этого фактора соответствуют «гипотезе умеренных нарушений»

(см. раздел 13.5): при слабом влиянии фактора ВБРС увеличивается, при сильном – снижается. Этот тривиальный вывод подтверждается в работах, выполненных в самых разных типах растительности: на альпийских лугах (Niedrist et al., 2009), в полупустынных сообществах низкогорий Кавказа (Perer et al., 2011), на прериях Великих Равнин США (Beever et al., 2008), в злаковниках Чили (del Pozo et al., 2006). Влияние выпаса зависит от климатических условий, в первую очередь, от влажности почвы (чем влажность выше, тем влияние выпаса сильнее; de Bello et al., 2007; Ямалов, 2011).

В России сукцессии пастбищной дигрессии изучались с начала XX века (Пачоский, 1915; Высоцкий, 1915; цит. по: Дохман, 1973). Были установлены четыре стадии деградации РС под влиянием выпаса: первичных (естественных) доминантов, вторичных (пастбищных) доминантов, типичных видов (пациентов) пастбищ, эфемеров (на сбитых пастбищах).

В Башкортостане был выполнен цикл работ по изучению влияния выпаса на ВБРС степей Зауралья («Синантропная...», 2008; Муллагулов, 2010; Ямалов, 2011). У.Б. Юнусбаев изучал пастбищную дигрессию степных РС на трансектах протяженностью 1,4 км, ориентированных в направлении от населенного пункта. На каждой трансекте было заложено по 5 пробных площадок, представляющих степные РС разных стадий пастбищной дигрессии. Выявлялось влияние выпаса разных видов скота – коров, лошадей и овец. Пастбища были подобраны так, чтобы общая нагрузка в условных головах КРС была сходной. Была подтверждена известная из литературы (Работнов, 1984, 1992) закономерность повышения влияния животных по ряду: лошади – коровы – овцы.

Р.Т. Муллагулов и С.М. Ямалов изучали влияние выпаса с использованием синтаксономического анализа. В трех широтных поясах степи – луговых, ковыльно-разнотравных и сухих ковыльных (Учалинский, Баймакский, Хайбуллинский р-ны, среднегодовое количество осадков составляет соответственно 450, 300 и 250 мм) по результатам классификации дедуктивно были построены три ряда пастбищной дигрессии. Ординация синтаксонов от хорошо сохранившихся РС со слабым выпасом (стадия I) до РС «сбоев» (стадия V) не представляла сложности. Терминальные РС выявлялись однозначно, а РС трех промежуточных стадий устанавливались по изменениям флористического состава путем сравнения их с терминальными РС.

В результате этих исследований был получен интересный вывод: наибольшей устойчивостью к выпасу отличаются ковыльно-разнотравные степи, у которых высокая плотность дерна злаков сочетается с достаточно большой биологической продукцией. Луговые степи имеют более низкую устойчивость вследствие слабого развития дерна злаков и преобладания разнотравья и бобовых, а сухие – вследствие низкой биологической продукции и соответственно отавности. Интенсивность изменения видового состава в ходе сукцессии от стадии I к стадии V, измеренная как 1–К (К – коэффициент сходства по Чекановскому), менялась с севера на юг по ряду 0,91 – 0,77 – 0,86.

Пример синтаксономического анализа сукцессии приведен в табл. 49.

Пример синтаксономического анализа пастбищной дигрессии
(список видов сокращен; по: Ямалов, 2011)

Стадия дигрессии	Фитосоцио- логический статус	I	II	III	IV	V
Синтаксон		1	2	3	4	5
Среднее проективное покрытие		85	71	53	54	26
Среднее число видов		60	45	29	22	7
Число описаний		15	14	9	12	5
<i>Festuca pseudovina</i>	F-B	V	V	V ¹⁻⁴	V	V
<i>Artemisia austriaca</i>	F-B	IV	III	IV	V ¹⁻⁴	III
<i>Berteroa incana</i>	Ch	III	II	III	V	IV
<i>Potentilla argentea</i>	F-B	III	V	II	II	III
<i>Elytrigia repens</i>	P-A	V	IV	V	V	IV
<i>Stipa capillata</i>	F-B	V	V ²⁻⁴	IV	III	I
<i>Festuca valesiaca</i>	F-B	III	IV	V ¹⁻⁴	II	I
<i>Poa transbaicalica</i>	F-B	V	IV	IV	II	I
<i>Carex supina</i>	F-B	V	V	IV	II	I
<i>Thymus bashkiriensis</i>	F-B	III	IV	IV	I	I
<i>Potentilla humifusa</i>	F-B	V	III	III	II	-
<i>Amoria montana</i>	F-B	V	IV	III	II	-
<i>Veronica spicata</i>	F-B	IV	III	III	III	-
<i>Medicago romanica</i>	F-B	IV	III	II	II	-
<i>Thymus marschallianus</i>	F-B	IV	III	II	I	-
<i>Salvia stepposa</i>	F-B	IV	III	II	+	-
<i>Fragaria viridis</i>	F-B	V	IV	II	+	-
<i>Stipa zalesskii</i>	F-B	V ¹⁻⁴	III	I	-	-
<i>Trommsdorffia maculata</i>	F-B	IV	II	I	-	-
<i>Galium tinctorium</i>	F-B	IV	II	-	-	-
<i>Helictotrichon desertorum</i>	F-B	III	-	-	-	-
<i>Taraxacum officinale</i>	Pl.m	I	II	II	III	IV
<i>Lappula squarrosa</i>	Ch	-	I	I	II	V
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	P-A	-	-	I	+	V ¹⁻⁴
<i>Lepidium ruderae</i>	Pl.m	+	-	II	III	IV
<i>Polygonum aviculare</i>	Pl.m	-	-	II	III	III
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Pl.m	-	-	I	III	III

Примечание. Синтаксоны: 1 – асс. *Amorio montanae-Stipetum zalesskii*, 2 – базальное сообщество *Stipa capillata* [*Helictotricho-Stipetalia*] вариант *Carex pediformis*, 3 – базальное сообщество *Festuca pseudovina* [*Helictotricho-Stipetalia*], 4 – асс. *Polygono avicularis-Artemisietum austriacae*; 5 – базальное сообщество *Ceratocarpus arenarius* [*Polygono-Artemisietea austriacae*].

В ходе сукцессии пяти стадиям соответствуют пять синтаксонов ранга ассоциации или базального сообщества. При этом происходит снижение ВБРС с 60 до 7, а проективного покрытия – с 85 до 26. Фитосоциологический спектр меняется от преобладания видов класса естественных степей *Festuco-Brometea* к преобладанию видов рудеральных классов *Polygono-Artemisietea*, *Plantago majoris* и *Chenopodietea*. Происходит смена доминантов – от *Stipa zalesskii* к *Stipa capillata*, а далее – к типчаку (*Festuca pseudovina*, *F. valesiaca*). Сукцессия завершается формированием дисклимакса с доминированием *Ceratocarpus arenarius*.

18.6.2. Рекреационные сукцессии

Влияние отдыхающих на РС наиболее заметно проявляется в лесах зеленых зон городов и особенно в лесопарках. Изучение изменений растительности в пригородных лесах освещается в большом количестве публикаций. Наибольший вклад в характеристику этих изменений внесли Л.П. Рысин и его сотрудники (Мониторинг..., 2003; Влияние..., 2004; Динамика..., 2006). В табл. 50 обобщены данные о влиянии рекреации на лесные РС.

Таблица 50

Изменение лесного сообщества в ходе рекреационной сукцессии

Признак	Стадии сукцессии		
	I	II	III
Влияние рекреации	Слабое	Среднее	Сильное
Подстилка	Сохраняется хорошо	Частично нарушена	Исчезла
Древостой	В хорошем состоянии	Снижаются приросты	Начинает усыхать
Возобновление	Представлено	Отсутствует	Отсутствует
Подлесок	Хорошо развит	Изрежен	Отсутствует
Напочвенный покров	Типичный для леса	Исчезают теневыносливые виды, появляются луговые травы	Представлен луговыми травами, приспособленными к интенсивному вытаптыванию, и рудеральными видами

Влияние отдыхающих на лес разнообразно: они вытаптывают растения напочвенного покрова, уплотняют почву и, кроме того, уничтожают красивоцветущие растения (особенно страдают от сбора весенние эфемероиды – *Anemonoides*, *Scilla*, *Corydalis* и др.). При этом разрушается лесная подстилка, наличие которой является важным условием жизни лесного РС: в подстилке и непосредственно под ней расположены корни большинства травяных растений.

При рекреационном воздействии меняется в первую очередь напочвенный покров леса. Так, в широколиственных лесах на смену типичным лесным травам, таким как *Asarum europaeum*, *Polygonatum officinalis*, *Paris quadrifolia* и др., приходят луговые – *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Geranium pratense* и др. (*Aegopodium podagraria* выдерживает вытаптывание и сохраняется.) При сильном рекреационном влиянии напочвенный покров начинает напоминать луговое пастбище с преобладанием низкотравья, в первую очередь *Plantago media*, *Taraxacum officinalis*, *Poa annua*.

Данных о влиянии рекреационного фактора на травяные РС значительно меньше. Представляют интерес результаты изучения рекреационных сукцессий на территории НП «Башкирия», которые были получены С.М. Ямаловым и Л.А. Султангареевой (Флора и растительность..., 2010) с использованием синтаксономического анализа (табл. 51).

Синтаксономический анализ рекреационной сукцессии
(список видов сокращен; по: Ямалов, Султангареева, 2010)

Стадия сукцессии	Фитосоциологический статус	I	II	III	IV	V
Порядковый номер синтаксона		1	2	3	4	5
Общее проективное покрытие		95	83	62	54	47
Среднее число видов		65	39	21	11	10
Число описаний		21	14	6	5	9
<i>Poa pratensis</i>	M-A	IV	V	V ¹⁻³	V ²⁻³	V
<i>Veronica chamaedrys</i>	T-G	V	IV	V	IV	IV
<i>Achillea millefolium</i>	M-A	V	V	IV	IV	IV
<i>Dactylis glomerata</i>	M-A	V	III	III	III	III
<i>Elytrigia repens</i>	M-A	V	V	IV	I	I
<i>Alchemilla</i> sp.	M-A	IV	III	III	I	I
<i>Trifolium medium</i>	T-G	V	III	I	I	I
<i>Stellaria graminea</i>	M-A	IV	V	II	–	–
<i>Fragaria viridis</i>	F-B	V	V	I	–	–
<i>Vicia sepium</i>	M-A	III	II	I	–	–
<i>Hypericum perforatum</i>	T-G	V	IV	–	–	–
<i>Thalictrum simplex</i>	M-A	V	III	–	–	–
<i>Filipendula vulgaris</i>	F-B	IV	III	–	–	–
<i>Phleum phleoides</i>	F-B	IV	+	–	–	–
<i>Origanum vulgare</i>	T-G	V	+	–	–	–
<i>Viola collina</i>	T-G	V	+	–	–	–
<i>Bistorta major</i>	M-A	V	–	–	–	–
<i>Geranium pseudosibiricum</i>	M-A	V	–	–	–	–
<i>Dracocephalus ruyschiana</i>	M-A	V	–	–	–	–
<i>Nepeta pannonica</i>	M-A	IV	–	–	–	–
<i>Potentilla argentea</i>	F-B	r	V	III	III	III
<i>Taraxacum officinale</i>	Pl.m	III	V	V	IV	IV
<i>Amoria repens</i>	Pl.m	r	III	V	V	V ¹⁻³
<i>Plantago major</i>	Pl.m	–	IV	V	V ²⁻³	V ²⁻⁴
<i>Polygonum aviculare</i>	Pl.m	–	+	II	IV	V ²⁻⁴

Примечание. Синтаксоны: 1 – сообщ. *Nepeta pannonica*–*Lathyrus litvinovii*, 2 – асс. *Agrostio tenuis*–*Festucetum pratensis*, 3 – базальное сообщ. *Poa pratensis* [Cynosurion], 4 – асс. *Poa pratensis*–*Plantaginietum majoris*, 5 – *Plantagini*–*Polygonetum avicularis*.

В ходе рекреационной сукцессии снижаются проективное покрытие РС и ВБРС, при этом появляются доминанты из числа видов, устойчивых к вытаптыванию: вначале *Poa pratensis*, а затем *Amoria repens*, *Plantago major* и *Polygonum aviculare*. На рис. 37 показано изменение фитоценологического спектра РС: на смену видам классов *Molinio-Arrhenatheretea* и *Trifolio-Geranietea* приходят виды классов *Plantaginetea majoris* и *Artemisietea vulgaris*.

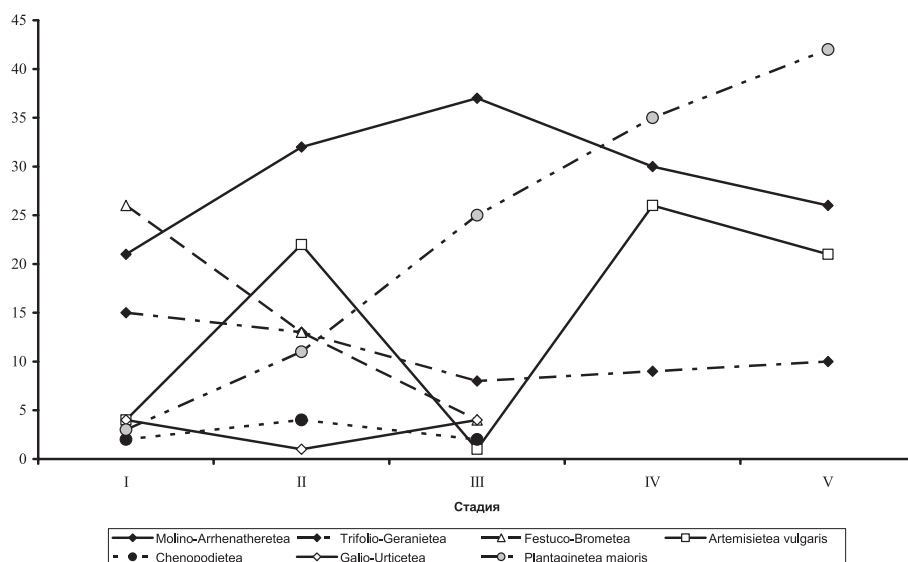


Рис. 37. Динамика фитосоциологического спектра при процессе рекреационной сукцессии

В целом рекреационные сукцессии по своему характеру близки к сукцессиям пастбищной дигрессии, так как в обоих случаях большую роль играет фактор вытаптывания.

18.6.3. Сукцессии сегетальных растительных сообществ

К аллогенным сукцессиям можно отнести изменения состава сегетальных РС под влиянием смены возделываемых культур, типов севооборотов и режима контроля ПР сегетальных сорных видов. В целом, благодаря высокой адаптированности сегетальных сорных растений к режиму нарушений, который формируется при пахотном использовании земли, их флора сохраняется стабильной на протяжении многих веков (Туганаев, 1984; Туганаев, Туганаев, 2007). Однако под влиянием интенсивного химического контроля состав видов сегетальных РС обедняется за счет выпадения видов, не устойчивых к действию гербицидов (в основном из числа двудольных растений). В 1950-е гг. этот процесс привел в фитосоциологии к возникновению «проблемы кризиса характерных видов», которые были установлены еще до начала периода химизации сельского хозяйства в 1920-1930-е гг. Отбор сегетальных видов на устойчивость к гербицидам продолжается и в наши дни, хотя его интенсивность уже снизилась (Fried et al., 2009; Gunton et al., 2011).

При снижении уровня агротехники происходит обратный процесс обогащения видового богатства сегетальных РС. Это можно было наблюдать в период экономических реформ 1990-х гг., когда снизились дозы удобрений и пестицидные нагрузки, а на смену отвальной обработке почвы повсеместно пришла более экономичная «безотвалка». Нормой стало нарушение севооборотов и повышение в них доли прибыльных культур – пшеницы, сахарной свеклы, подсолнечника и др.

Изменение видового богатства сегетальных РС в Зауралье РБ

(1985 г. – числитель, 2002 г. – знаменатель)

Культура	Ассоциация	
	<i>Lactucetum tataricae</i>	<i>Cannabio-Sinapetum</i>
Яровые, пропашные, пары	12,6 / 8,1	19,8 / 14,5
Озимые и многолетние травы	20,6 / 10,8	22,2 / 22,1

Результатом таких изменений системы земледелия стало повышение ВБРС (Миркин и др., 2004, 2007; Шайхисламова, 2005). В табл. 52 показано изменение числа сегетальных видов на полях в Южной части Зауралья РБ, где представлена ассоциация *Lactucetum tataricae*, и в северной части, где представлена ассоциация *Cannabio-Sinapetum* (Синантропная..., 2008).

По существу, под влиянием снижения уровня агротехники в сегетальных РС происходит восстановительная сукцессия. Установлено две причины этого явления:

– статистически достоверно расширились распределения большинства сегетальных видов по эдафо-климатическому (с севера на юг) и агроценотическому градиентам (с грациями: пары и пропашные культуры, яровые, озимые, многолетние травы). Различия ВБРС на разных стадиях севооборота стали менее существенными. Это расширило спектр РС, в которых встречаются эти сегетальные виды;

– снижение уровня контроля состава сегетальных РС привело к внедрению в них видов-апофитов рудеральной ориентации и даже выходцев из луговых и степных РС (табл. 53).

Аналогичные данные по динамике сегетальной растительности Крыма за период 1971-1975 и 1990-2005 приводит Н.А. Багрикова (2011). За 30 лет, разделяющих два цикла геоботанических исследований сегетальных РС, в их составе произошли существенные изменения: возросло синтаксономическое разнообразие и видовое богатство многих РС. Это связано, в первую очередь, с расширением площади поливной пашни.

Сравнительный анализ спектров ценофлор ассоциаций сегетальной растительности Зауралья РБ (1985 г. – числитель, 2002 г. – знаменатель)

Показатель	Ассоциация	
	<i>Lactucetum tataricae</i>	<i>Cannabio-Sinapetum</i>
Число описаний	38 / 59	31 / 68
Число видов	60 / 98	32 / 73
Представленность видов разных классов		
<i>Secalietea + Chenopodietea</i>	63,8 / 49	75,1 / 54,8
<i>Artemisietea vulgaris</i>	15,9 / 17,3	15,6 / 17,8
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	0 / 6,1	3,1 / 2,7
<i>Festuco-Brometea</i>	1,4 / 1,02	3,1 / 4,1
<i>Plantaginetea majoris</i>	8,7 / 10,2	0 / 8,2
Прочие	10,2 / 16,38	3,1 / 12,4

Свой вклад в синтаксономическое разнообразие внесло массовое распространение опасного инвазивного северо-американского вида *Ambrosia artemisiifolia*. Выявлено две ассоциации с доминированием этого вида, которые ранее были описаны в степной части Украины: *Ambrosio artemisiifoliae–Chenopodietum albi* Marjuschkina et V. Solomakha 1985 и *Ambrosio artemisiifoliae–Cirsietum setosi* Marjuschkina et V. Solomakha 1985.

Кроме трех рассмотренных типов аллогенных сукцессий, происходят и другие изменения РС, вызванные влиянием внешнего фактора, связанного с хозяйственной деятельностью человека. Примеры: влияние на РС удобрений (см. раздел 14.1.3), эмиссия загрязняющих веществ (Trubina, 2009). К этому же классу динамики РС относятся сукцессии под влиянием высоких доз радиации (Уиттекер, 1980). Эти сукцессии искусственно вызывали исследователи из Национальной Брукхавеновской лаборатории на острове Лонг, но, к сожалению, затем были «реализованы» при аварии на Чернобыльской АЭС. При повышении дозы радиации сукцессия является как бы зеркальным отражением прогрессивной сукцессии по модели благоприятствования при зарастании скал: последовательно выпадают деревья, кустарники, травы, мхи и лишайники. В районе Чернобыльской АЭС сукцессия прошла первую стадию усыхания деревьев («бурого леса»). При сильной радиации ее влияние убывает по мере удаления от него, и потому вокруг источника радиации формируются концентрические фигуры с фиксированными в пространстве стадиями сукцессии.

18.7. Адвентизация растительности

Расселение адвентивных видов (антропогенная гомогенизация биосферы; Lodge, 1993; Миркин, Наумова, 2002) является одним из самых важных вкладчиков в процесс антропогенной эволюции растительности. Особенно активно вопросы расселения адвентивных видов обсуждались в 1980–1990-е гг. SCOPE (Scientific Committee on Problems of the Environment) организовал целую серию симпозиумов для характеристики прошлого и настоящего биологических инвазий в условиях Европы и Средиземноморья (Biological invasions..., 1990), Северной Америки и Гавайских островов (Ecology..., 1986 a), Южной Африки («The ecology...», 1986), Австралии (Ecology..., 1986 b) и более общим аспектам проблемы (Biological invasions..., 1989; Plant invasions..., 1995). Сотни «инвазионных» статей были напечатаны в журналах. В настоящее время к проблеме расселения инвазивных видов сохраняется все тот же устойчивый интерес. Исследуются биология, экология и популяционная динамика конкретных видов.

Можно выделить следующие наиболее важные аспекты развития представлений об инвазивных видах (к ним относятся наиболее агрессивные адвентивные виды) и их роли в антропогенной эволюции растительности:

- поливариантность синдрома инвазивного вида;
- разнообразие инвазибельных потенциалов РС;
- макроэкологический (глобальный) взгляд на прошлое и современное состояние «антропогенной гомогенизации биосферы»;
- роль инвазивных видов в растительности РБ.

18.7.1. Синдром инвазивного вида

Попытки выявить синдром (набор признаков) вида, который наиболее успешно внедряется в состав РС нового района, достаточно многочисленны (di Castri, 1990; Roy, 1990; Pyšek et al., 1995; Thompson et al., 1995; Rejmanek, 1996; Rejmanek, Richardson, 1996; Williamson, Fitter, 1996; Виноградова и др., 2010; и мн. др.). В этих работах показано, что признаки, помогающие виду внедриться в новое для него РС, выявляются достаточно легко, но они весьма разнообразны и структура синдрома у разных видов различается. При этом в разных условиях конкретные преимущества видам дают совершенно разные признаки. Иногда вид успешно расселяется благодаря только одному признаку, а виды, которые обладают почти всем набором признаков, оказываются неспособными к инвазии и не приживаются в новых условиях. В итоге адвентивная флора любого района очень разнообразна,

Рассмотрим основные составляющие синдрома инвазивного вида, уделив (как, впрочем, и все цитированные авторы) особое внимание признакам репродуктивной сферы. Количество диаспор вида, которые попадают в новый район, как правило, невелико, и потому закрепиться там могут только виды с эффективной системой размножения.

Тип опыления. Это ключевой признак, так как при отсутствии агента-опылителя вид не приживается. Наиболее надежным опылителем, безусловно, является ветер, который дует на любом материке, чем объясняется засилье среди инвазивных видов ветроопыляемых растений и в первую очередь злаков. Именно злаки «африканизировали» южно-американские саванны (White, 1977) и «европеизировали» калифорнийские злаковники (Robinson et al., 1995; Harrison, 1999). М. Рейманек (Rejmanek, 1996; Rejmanek, Richardson, 1996) подчеркивает, что успех инвазии многих видов рода *Pinus* также связан с ветроопылением. Значительное число адвентивных видов – ветроопыляемые сложноцветные и маревые.

Насекомоопыляемым растениям достигнуть успеха в новом районе сложнее. В этом случае возможно два варианта: опыление широким спектром опылителей (как у большинства насекомоопыляемых сложноцветных) или опыление специализированным опылителем, но при условии победы в конкурентной борьбе над видами местной флоры. Примером такой «трудной победы» является итог конкуренции гималайского вида *Impatiens glandulifera* (первоначально интродуцированного в Европу как декоративное растение, но затем натурализовавшегося) с видами местной флоры – *Stachys palustris*, *Lythrum salicaria*, *Epilobium palustre*. Победа была достигнута значительно более высокой (примерно в 10 раз) по сравнению с местными видами продукцией нектара *Impatiens*, которая оказалась более привлекательной для шмелей (Chittka, Schurkens, 2001). Этот бурно размножающийся вид сегодня оккупировал большую часть побережий рек и озер Чехии и ряда других стран Центральной Европы, он стал серьезной угрозой биоразнообразию высокотравных РС влажных местообитаний.

Понятен успех инвазивных видов самоопылителей и апомиктов.

Семенная продуктивность. Большое количество семян повышает вероятность расселения вида (Виноградова и др., 2010). М. Рейманек (Rejmanek, 1996), анализи-

руя инвазионный успех разных видов рода *Pinus*, подчеркнул, что преимущества имеют виды с более коротким периодом между обильными семяношениями. Эксперименты Д. Тилмана (Tilman, 1997) показали, что шанс войти в сообщество выше у инвазивных видов с интенсивным «семенным дождем». Огромное количество семян, причем с «программой» для прорастания в разное время (в первую очередь за счет разной толщины семенной кожуры), характерно для большинства сеgetальных сорных растений, наиболее злостные из которых – адвентивные. Агрономы давно перестали удивляться величине почвенных банков семян сорных растений, которая колеблется от 500 млн до 1 млрд шт. и более на 1 га. (Для сравнения: норма высева пшеницы составляет 5-7 млн зерновок на 1 га.) Семенная продуктивность *Cyclachaena xanthiifolia*, которая в настоящее время оккупирует рудеральные местообитания степной зоны Восточной Европы, составляет 15-18 тыс. семян на одно растение, что в пересчете на гектар составляет 30-40 млрд семян.

О более высокой семенной продуктивности инвазивных видов и их способности формировать семенные банки пишет Дж. Рой (Roy, 1990), по его данным в среднем они в 50 раз больше, чем у аборигенных растений.

Размер семян. Один из самых неустойчивых признаков в синдроме, во многом зависящий от того, какие семена считать крупными, а какие – мелкими. М. Рейманек в уже цитированной работе пишет о том, что успех инвазии видов *Pinus* возрастает при уменьшении размера семян. Но, разумеется, самые маленькие семена *Pinus* будут большими по сравнению с семенами *Amaranthus* или *Cyclachaena*. Размер семян по разному «срабатывает» при разном способе их распространения. Очевидно, что для анемохорных видов наиболее выгодны мелкие семена с летательными аппаратами, а для энтозоохорных – размер семян не играет роли, и успех расселения зависит от привлекательности плодов для агентов расселения. Птицы и млекопитающие эффективнее распространяют семена, заключенные в сочные плоды. Для распространения семян насекомыми (в первую очередь муравьями) необходимы специальные придатки, способные заинтересовать распространителя семян как пищевой ресурс.

Крупные семена предпочтительнее в тех случаях, когда виду необходимо внедриться в достаточно сомкнутое PC (Burke, Grime, 1996). В то же время в экспериментах Д. Тилмана (Tilman, 1997) связь между величиной семян и успехом инвазии выявить не удалось.

Вегетативное размножение. Этот вариант размножения играет роль не столько в расселении заносных видов, сколько в их закреплении в новых сообществах, так как клонирование резко повышает конкурентную мощность видов. Анализ серийных сообществ восстановительных сукцессий в Чехии (Prach, Pyšek, 1999) показал, что на средних стадиях доминируют заносные виды корневищных растений (в первую очередь злаков).

Пластичность видов. От пластичности вида зависит ширина его фундаментальной ниши, т.е. потенциальная способность заселять различные местообитания, и географический ареал на «новой родине». При этом очевидно, что генотипическое и фенотипическое разнообразие дополняют друг друга, и потому вклад этих составляю-

щих в пластичность вида бывает трудно разделить. На севере Японии инвазивные виды *Xanthium occidentale* и *X. italicum* показали более высокую устойчивость к засолению, чем местные виды этого рода (Takakura, Fujii, 2010). Изучение экологии адвентивного вида *Ruellia nudiflora* (Юкатан, Мексика) показало, что диапазон условий для прорастания его семян значительно шире, чем у местного вида *R. pereducta* (Cervera, Parra-Tabla, 2009).

Экологический диапазон распространения пришельцев на «новой родине» может стать как более широким (Rejmanek, 1996; Rejmanek, Richardson, 1996), так и более узким (Kitayama, Mueller-Dombois, 1995). Это зависит от пластичности видов и, видимо, их генотипической гетерогенности. Разумеется, роль пластичности зависит от характера заселяемых местообитаний: для водных макрофитов она не играет особой роли, но возрастает при заселении наземных местообитаний, в особенности с переменным водным режимом.

Попытка обосновать преобладание среди адвентивных видов полиплоидов и связать успех инвазии с количеством ДНК в клетках не дала результатов: среди адвентивных видов есть и полиплоиды, и виды с диплоидным набором хромосом, а количество ДНК у разных видов было и выше, и ниже, чем у аборигенов.

Функциональные параметры. Как правило, адвентивные виды более эффективно используют условия среды, чем аборигены. Дж. Рой (Roy, 1990) приводит данные о том, что отношение фотосинтез/дыхание у адвентивных видов в 2-7 раз выше, чем у местных, и они эффективнее усваивают элементы минерального питания. Функциональные преимущества усиливают конкурентные способности адвентивных видов и позволяют им вытеснять местные виды (D'Antonio, Vitousek, 1992; D'Antonio et al., 1998). У занесенного в Северную Америку вида *Rubus armeniacus* эффективность использования воды и элементов минерального питания значительно выше, чем у местных видов *R. spectabilis* и *R. parviflora* (Caplan, Yeakley, 2010).

Отношение к фитофагам и патогенам. Роль этого фактора для победы инвазивного вида подчеркивал «отец инвазивной биологии» Ч. Элтон (1960). Именно отсутствие контролирующих видов было причиной «экологических взрывов» при расселении американской *Opuntia* в Австралии, европейского *Hypericum perforatum* в Северной Америке и амазонского *Eichornia crassipes* по всему поясу тропиков и субтропиков. Для объяснения этого феномена предложена «гипотеза ухода от врагов» («Enemy release hypothesis, ERH»). В современной литературе (Blumenthal et al., 2009; Rout, Callaway, 2009) обсуждается «парадокс» инвазивных видов, связанный с отношениями трейд-оффа между расходами на защиту и рост растений. Уход от врагов позволяет увеличить затраты на рост, что проявляется особенно при наличии свободных ресурсов влаги и элементов минерального питания (в первую очередь азота). Таким образом, отсутствие врагов и изобилие ресурсов создают синергический эффект, позволяющий адвентивным видам побеждать в конкуренции с местными видами. Анализ 293 видов-европейцев, занесенных в Северную Америку, показал, что они в меньшей мере контролируются патогенами и фитофагами, чем в местах первичного произрастания. Сравнение устойчивости к ржавчинным грибам и фитофагам 12 местных и 12 адвентивных видов высокотравной прерии показало, что в составе ме-

стных видов на 56,4% больше видов, страдающих от грибов, и на 83,6% больше видов, повреждаемых фитофагами (Han et al., 2008).

Впрочем, далеко не всегда адвентивным видам удастся «уходить от врагов». Для многих пришельцев находятся патогены и фитофаги, которые ставят их популяции под контроль. К примеру, *Cirsium arvense*, занесенный из Европы в Северную Америку и Новую Зеландию контролируется местными фитофагами и патогенами (Alba-Lynn, Henk, 2010; Cripps et al., 2010). Можно полагать, что под контролем находится и большинство видов-археофитов, которые несколько столетий назад внедрились в естественные РС.

Эффективный способ контроля популяций адвентивных видов – интродукция его фитофага. Лавинообразный рост популяции *Opuntia* был остановлен бабочкой *Cactoblastis cactorum*. Подавить экологический взрыв, связанный с расселением *Hypericum perforatum*, удалось с помощью жука-фитофага *Chrysolina*, причем зверобой практически исчез через 10 лет (Риклефс, 1979). Как декоративное растение *Tamarix* был интродуцирован в США. Он быстро натурализовался и, обладая более мощной корневой системой и устойчивостью к засолению почв, начал вытеснять местные виды ив по берегам водоемов и сухих водотоков в южных штатах страны. Несколько лет назад для контроля *Tamarix* завезен жук *Diorhabda elongata* из Китая. Жук успешно справляется с возложенной на него задачей (Knight, 2001).

Жизненная форма. Ф. ди Кастри (di Castri, 1990) считает, что для инвазивных видов наиболее выгоден небольшой размер растений, что сомнительно. Уже упоминавшиеся *Cyclachaena xanthiifolia* и *Impatiens glandulifera* – крупные растения высотой до 2 м. Оптимальной для адвентивного вида является ЖФ доминирующих видов сообщества, в которое он внедряется (Baker, 1986). Так, европеизация калифорнийских злаковников прошла за счет однолетних злаков – той ЖФ, которую имели аборигенные виды. Лиана *Echinocystis lobata* замещает в пойменных лесах Европы лиану *Humulus lupulus*; *Impatiens glandulifera* замещает местное высокотравье во влажных местообитаниях; натурализовавшийся *Acer negundo* внедряется в сообщества лесов; и т.д.

Эколого-фитоценотическая стратегия. Тип стратегии, как уже отмечалось (см. главу 4), является наиболее важной интегральной характеристикой, которая включает и экологию, и биологию вида. Большинство адвентивных видов представляют переходные, т.е. вторичные стратегии с обязательным включением компонента R-эксплерентности: CR, CRS (Burton, Samuelson, 2008; Magee et al., 2008; Almeida-Neto et al., 2010). Тип RS достаточно редок, его пример – суккулент *Caprobrotus edulis* (D’Antonio, 1993).

В травостоях *Cyclachaena xanthiifolia* практически нет других видов, что показывает высокую виолентность этого вида, хотя для него характерна и эксплерентность: он не может внедряться в естественные травостои, даже сильно нарушенные (например, в сообщества сбитых пастбищ). *Impatiens glandulifera* вытесняет из естественных РС виды-аборигены не только потому, что переманивает у них опылителей, но и за счет высоких и густо облиственных побегов и хорошо развитой корневой системы.

18.7.2. Инвазительность растительных сообществ

Инвазительность РС определяется их потенциальной возможностью принять в свой состав новые виды (Johnstone, 1986), зависящей от наличия «свободных мест» (Harper, 1977), и жесткости абиотических и биотических барьеров (Ruesink et al., 1995): степени благоприятности экотопа, интенсивности конкуренции, влияния фитофагов, а также (для насекомоопыляемых растений) способности выиграть конкуренцию за опылителей.

В разных условиях роль абиотических и биотических барьеров различается: в благоприятных – выше роль биотических факторов, в неблагоприятных – абиотических. Так, в условиях тундр, высокогорий, солончаков, пустынь и т.д. инвазительность РС зависит в первую очередь от абиотических барьеров. По этой причине в таких РС видов-пришельцев бывает мало, так как они оказываются неспособными адаптироваться к переживанию сурового стресса. В благоприятных условиях, напротив, главным становится биотический барьер, и потому возрастает роль нарушений, которые способны снизить уровень конкуренции в РС (di Castri, 1990).

Основным фактором нарушений является хозяйственная деятельность человека. Нарушения РС вызываются, к примеру, высокими пастбищными нагрузками, особенно иноземного скота, к влиянию которого местные виды растений не адаптированы. Интродукция европейского крупного рогатого скота стала причиной африканизации южно-американских саванн и европеизации калифорнийских злаковников. В то же время есть данные о том, что при усилении выпаса и формировании «сбоев» адвентивные виды выпадают, что отмечалось в Чили (del Pozo et al., 2006).

В литературе широко обсуждается «гипотеза невостребованных ресурсов» (Davis et al., 2000). Потенциал инвазительности РС объясняется наличием свободных ресурсов, что может быть связано как с их недоиспользованием (при уничтожении всего РС или его части), так и с внезапным пополнением в количестве, которое не может быть освоено сообществом (например, поступление азота при его эмиссии с кислотными дождями).

Выявлению факторов, определяющих потенциал инвазительности РС, было посвящено много экспериментов. Д. Тильман (Tilman, Pacala, 1993; Tilman, 1997) экспериментально доказал, что между успехом инвазии и ВБРС имеется отрицательная зависимость (об этом в общем плане писал и Ч. Элтон, 1960). При этом он рассматривал фрагменты РС как «острова», видовой состав которых пополняется инвазивными видами и обедняется за счет вытеснения ими местных видов. Аналогичные данные получил в эксперименте Я. Лепш (Lepš, 2008). Соответственно при высоком ВБРС усиливается биотический барьер, и снижается количество «невостребованных ресурсов». В другом эксперименте (Burke, Grime, 1996) интенсивность инвазии возросла при усилении нарушений и внесении удобрений, т.е. при одновременном снижении биотического барьера и поступлении дополнительных «невостребованных ресурсов». Эти выводы были подтверждены в экспериментах с внесением удобрений на богатовидовые редколесья (Price, Morgan, 2007).

Остроумный эксперимент был выполнен Л.Ф. Хеннеке и др. (Huenneke et al., 1990), которые исследовали процесс европеизации калифорнийских злаковников за счет внедрения *Bromus mollis*, *Lolium multiflorum*, *Vulpia microstachys* и др. Было установлено, что «европейцы» не внедрялись в злаковники на бедных серпентинитовых почвах, где успеху их инвазии препятствовал жесткий абиотический барьер. Внесение удобрения разрушило его и создало необходимый запас «невостребованных ресурсов». В итоге «европейцы» легко оккупировали прежде недоступные им местообитания.

Поскольку в ходе восстановительных сукцессий (залежных, в старовозрастных посевах многолетних трав, при постпастбищной демутации и т.д.) уровень замкнутости РС повышается, и происходит усиление биотических барьеров, потенциал инвазивности РС снижается (Prach, Pyšek, 1999).

В целом сопротивление среды (и биотической, и абиотической) внедрению адвентивных видов достаточно сильное. По этой причине идет жесточайший естественный отбор видов, способных пополнить флору нового района. Ф. ди Кастри (di Castri, 1990) приводит схему «главных ступеней биологической инвазии», которая показывает гипотетическую интенсивность отбора адвентивных видов в новом районе. Так, если принять общее число доставленных в район видов за 100%, то колонизироваться (т.е. пройти жизненный цикл и оставить потомство хотя бы в некоторых РС) смогут не более 10%, натурализоваться (т.е. устойчиво сохраняться в нарушенных сообществах) – 5%, более или менее широко расселиться с внедрением в естественные РС – не более 2-3%. В работе Д.М. Ладжа (Lodge, 1993) также указывается, что в новых районах приживается не более 10% общего числа занесенных видов. Впрочем, есть мнение, что этот показатель слишком усредненный и может меняться в широких пределах (Williamson, Fitter, 1996).

Интересные данные об уровне инвазивности разных РС приводят М. Вайла и др. (Vilá et al., 2007). Анализ базы данных Европейской информационной системы состояния природы (15655 геоботанических описаний) показал, что адвентивные виды были представлены в 18% описаний и составляли 2% от всех видов, указанных в описаниях. Максимальная концентрация адвентивных видов отмечена в условиях наиболее нарушенных местообитаний. Они были в наибольшем числе представлены при средних грациях богатства почв, так как на бедных почвах внедрению адвентивных видов препятствовал абиотический барьер, а на богатых – биотический барьер, формируемый в сомкнутых высокопродуктивных РС.

18.7.3. История и география адвентизации растительности

Вопросы истории адвентизации растительности рассматриваются Ф. ди Кастри (di Castri, 1990), Дж. Корнасем (Kornás, 1978) и К.В. Сикорой (Sykora, 1990). Эти авторы считают, что интенсивность процесса переселения видов из района в район под влиянием человека возрастала по мере увеличения численности населения планеты и повышения уровня его технической вооруженности, в первую очередь развития транспортных средств. Важным рубежом этого процесса был XVI в. Как отмечалось, виды, занесенные до этого времени, называются археофитами, а после него – неофитами.

Ф. Ди Кастри дал детальную датировку новейшего периода истории адвентизации, он считает, что в 1950 г. процесс усилился благодаря быстрому развитию транспортных средств, в 1970 – благодаря развитию процессов глобализации рынка и экономики, в 1990 г. – вследствие появления трансгенных организмов. Прогнозируется активизация процесса адвентизации после 2030 г. вследствие потепления климата.

Усиление процесса адвентизации флоры в южной части Восточной Европы в XX в. рассматривают Р.И. Бурда (1991, 1994) и М.А. Березуцкий (1999). Бурда, в частности, пишет о том, что в этот период во флоре Донецкой области появилось 44 вида, в том числе и наиболее агрессивные *Ambrosia artemisiifolia*, *Cyclachaena xanthiifolia*, виды родов *Amaranthus*, *Xanthium* и др. Ю.К. Виноградова и др. (2010) в «Черную книгу флоры Средней России» включили 100 наиболее распространенных адвентивных видов, в том числе 50 особо опасных.

Сценарии изменения характера растительности вследствие потепления климата обсуждаются в ряде других работ (D'Antonio, Vitousek, 1992; Johnson et al., 1993; Patterson, 1995; Burke, Grime, 1996). Возможно усиление последствий потепления климата в результате формирования обратной связи «климат – растительность» (Dukes, Mooney, 1999). При обезлесивании, опустынивании или учащении пожаров в результате аридизации климата резко снижается первичная биологическая продукция и соответственно «сток» углерода. Все эти процессы антропогенных изменений экосистем связаны с замещением видов местной флоры адвентивными видами. Влияют антропогенные изменения растительности и на усвоение азота, выпадающего с кислотными дождями.

Однако потепление климата может неодинаково сказаться в разных биомах. Экосистемы тундр, к примеру, обладают высокой буферностью, и потому при потеплении климата их инвазивный потенциал может сохраниться прежним за счет того, что изменится соотношение между видами в РС: роль сосудистых растений увеличится, а споровых – уменьшится.

Наиболее полной сводкой об итогах «антропогенной гомогенизации» биосферы является работа В.М. Лансдейла (Lonsdale, 1999). Средняя доля адвентивных видов во флорах разных районов мира составляет 16%, причем на материках она равна 11%, а на островах – 31%. Об уязвимости экосистем островов к нашествию адвентивных видов писал и Ч. Элтон (1960). Со ссылкой на первоисточники интересную подборку данных привел Г. Вальтер (1982): доля адвентивных видов в Новой Зеландии составляет 25%, на Крите – 33%, на острове Гран-Канария – 40%, на Азорских островах – 60%, на островах Тристан-да-Кунья – 73%!

В.М. Лансдейл отмечает, что в глобальном масштабе количество адвентивных видов коррелирует с богатством флоры территории, которое индицирует общую благоприятность условий среды. Поток видов из стран Старого света в страны Нового света оказался более интенсивным, чем в обратном направлении.

На сегодняшний день картина адвентизации флор разных материков выглядит следующим образом: Северная Америка – 19%, Австралия – 17%, Южная Америка – 13%, Европа – 9%, Африка – 7%, Азия – 7%. Максимальная доля адвентивных видов выявлена в сельскохозяйственных и городских экосистемах – 31%, далее сле-

дуют леса умеренной полосы, во флоре которых доля заносных видов достигает 22%. В биоме средиземноморских склерофитных кустарников также много заносных видов – 17%. Этот показатель резко снижается при усилении сопротивления абиотической среды: для альпийской растительности он составляет 11%, для саванн – 8%, пустынь – 6%. Разумеется, следует учитывать, что приведенные Лансдейлом данные характеризуют участие адвентивных видов во флорах, величина которых различается на разных континентах. Тем не менее данные по Южной Америке, Африке и Азии вполне сопоставимы, так как на этих материках представлены сходные наборы биомов и соответствующих им ценофлор (есть тропические леса, злаковники, пустыни).

Рассматривая адвентизацию флоры особо охраняемых природных территорий, В.М. Лансдейл указывает, что количество внедрившихся видов связано с интенсивностью рекреационной нагрузки. Этому вопросу был посвящен специальный выпуск журнала «Biological conservation» (Special..., 1988).

18.7.4. Адвентизация растительности Башкортостана (Л.М. Абрамова)

Общий уровень адвентизации флоры РБ достиг 17%. В течение последних 100 лет число адвентивных видов прирастало со скоростью около 2 видов в год, в результате чего на территории РБ появилось свыше 180 эуконофитов, что составляет 62% всей адвентивной флоры этой территории. Наиболее распространенными эуконофитами являются *Ambrosia trifida*, *A. psyllostachya*, *Artiplex nitens*, *A. tatarica*, *Carduus acanthoides*, *Conyza canadensis*, *Collomia linearis*, *Cyclachaena xanthifolia*, *Hordeum jubatum*, *Amarathus albus*, *A. blitioides*, *Lactuca tatarica* и мн. др.

Доля археофитов составляет 27%. К их числу относятся *Centaurea cyanus*, *Capsella bursa-pastoris*, *Galeopsis bifida*, *Leonurus quinquelobatus*, *Spergula arvensis*, *Sinapis arvensis*, *Solanum nigrum*, *Stachys annua*, *Sonchus arvensis*, *Thlaspi arvense*, *Viola arvensis* и др.

Доля кенофитов невысокая и составляет всего 11%. К их числу относятся *Artemisia absinthium*, *Bunias orientalis*, *Chenopodium glaucum*, *Ch. urbicum*, *Cichorium intybus*, *Descurainia sophia*, *Berteroa incana*, *Melilotus albus*, *Cynoglossum officinale*, *Lactuca serriola* и др.

В результате исследований, проводимых с 1995 года, выявлено 28 инвазивных (наиболее агрессивных чужеземных растений) неофитов, образующих многочисленное потомство и распространяющихся на значительное расстояние от родительских особей, а, следовательно, обладающих потенциальной способностью расселения на больших территориях. Приведем список этих видов:

1. <i>Acer negundo</i>	8. <i>Bidens frondosa</i>
2. <i>Amaranthus albus</i>	9. <i>Bryonia alba</i>
3. <i>Amaranthus blitoides</i>	10. <i>Cardaria draba</i>
4. <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	11. <i>Collomia linearis</i>
5. <i>Ambrosia trifida</i>	12. <i>Conyza canadensis</i>
6. <i>Ambrosia psyllostachya</i>	13. <i>Cyclachaena xanthifolia</i>
7. <i>Artemisia sieversiana</i>	14. <i>Echinocystis lobata</i>

15. <i>Elsholtzia ciliate</i>	22. <i>Hordeum jubatum</i>
16. <i>Elodea canadensis</i>	23. <i>Impatiens parviflora</i>
17. <i>Fraxinus pennsylvanica</i>	24. <i>Impatiens glandulifera</i>
18. <i>Galinsoga ciliata</i>	25. <i>Oenothera biennis</i>
19. <i>Galinsoga parviflora</i>	26. <i>Portulaca oleracea</i>
20. <i>Helianthus tuberosus</i>	27. <i>Urtica cannabina</i>
21. <i>Helianthus lenticularis</i>	28. <i>Xanthium albinum</i>

Инвазивные неофиты представляют опасность для экосистем РБ, некоторые из них (*Acer negundo*, *Elodea canadensis*, *Conyza canadensis*, *Xanthium albinum* и др.) уже широко расселились, другие имеют выраженную тенденцию к расселению на Южном Урале. Подавляющее большинство из них – выходцы из Северной Америки, реже – восточноазиатские или средиземноморские виды. Почти половина видов – представители семейства *Asteraceae*. Спектр ЖФ инвазивных неофитов включает 2 древесных вида, 19 однолетников, 1 двулетник, 1 многолетний гидрофит и 5 многолетних травянистых видов, большинство из которых являются вегетативно-подвижными.

Кроме того, для Башкортостана известны единичные находки еще около 40 адвентивных видов, проявивших себя как инвазивные в других регионах страны и мира: *Reynoutria sachalinensis*, *Heracleum sosnowskyi*, *Solidago canadensis*, *Cynodon dactylon*, *Sisymbrium wolgensense* и др. Их расселение на территории РБ может произойти в ближайшем будущем. Это виды, потенциально опасные для экосистем РБ.

Таким образом, к группе инвазивных и потенциально инвазивных относятся более 60 видов. В последние десятилетия в РБ наблюдается активизация инвазий агрессивных неофитов североамериканского происхождения из родов *Ambrosia*, *Xanthium*, *Galinsoga*, *Cyclachaena*, *Bidens*, *Oenothera* и др. (Абрамова, 1997, 2003 и др.). Эти виды представляют угрозу для экосистем РБ, так как не только быстро расселяются в антропогенно нарушенных РС, но и становятся доминантами, вытесняя другие виды, а также натурализуются в естественных экотопах.

В 2004-2010 гг. были предприняты специальные исследования некоторых наиболее агрессивных чужеродных видов в РБ, которые прогрессируют и натурализуются в последние годы. Было обследовано свыше 200 очагов инвазии 7 инвазивных неофитов – *Ambrosia trifida*, *A. psyllostachya*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Hordeum jubatum*, *Oenothera biennis*, *Bidens frondosa*, *Xanthium albinum*. В табл. 54 приведены основные результаты этих исследований.

Можно видеть, что все исследуемые инвазивные виды являются мощными, высоко конкурентными эксплерентами (тип стратегии CR). При внедрении в РС они быстро захватывают лидирующие позиции и доминируют с долей участия зачастую от 50% до 99%. Плотность травостоя инвазивных видов часто очень высока – в большинстве случаев более 100 побегов, а в отдельных ПР – свыше 1000 и до 2000 побегов на 1 м². Многие инвазивные виды образуют большую биомассу – от 1 до 6 кг/м². Наибольшую опасность представляют виды рода *Ambrosia*: они являются трудноискоренимыми сорными растениями, наносят значительный ущерб сельскому хозяйству,

Характеристика ПР некоторых инвазивных неофитов

Вид	Число ПР	Высота, см	Число побегов на 1 м ² , шт.	Надземная биомасса	
				кг/м ² (сырой вес)	доля в РС, %
<i>Ambrosia trifida</i>	52	120-190	30-950	1,3-5,3	49-99
<i>Ambrosia psyllostachya</i>	11	20-50	180-620	0,1-0,9	31-93
<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>	57	140-220	40-1400	1,8-6,5	46-98
<i>Xanthium albinum</i>	6	30-60	60-220	1,8-4,3	41-91
<i>Hordeum jubatum</i>	5	15-40	350-2000	0,2-0,7	50-70
<i>Oenothera biennis</i>	4	30-120	5-60	0,3-1,5	10-30
<i>Bidens frondosa</i>	2	60-130	40-200	0,2-1,5	20-90

а также относятся к аллегрофитам, и потому включены в перечни карантинных сорняков во многих странах мира, в том числе и в России.

Виды рода амброзия. В РБ встречается 3 вида амброзии: *Ambrosia trifida*, *A. psyllostachya* и *A. artemisiifolia*. Массовый занос их произошел во время сильной засухи 1975 года с кормами из южных регионов России и Украины (Абрамова, 1997, 2011). Эти виды обладают широким экологическим диапазоном и внедряются в самые разные РС – от однолетних пионерных сообществ до пойменных пастбищ и нарушенных степей, образуя целую серию производных сообществ.

Наибольшее распространение в РБ получила *A. trifida*, по данным карантинной инспекции, занятая этим видом площадь превышает 15 тыс. га. Амброзия трехраздельная растет преимущественно по нарушенным местообитаниям: обочинам дорог, на мусорных местах вблизи жилья, на пустырях, стройплощадках, в окрестностях ферм, по краям полей, изредка в посевах пропашных и зерновых культур. Нередко встречается около канав, ручьев и рек, на сырых местах, так как предпочитает достаточно влажные и плодородные почвы. Установлено, что *A. trifida* широко натурализовалась в поймах южных рек РБ и Оренбургской области – в среднем течении р. Белой, по рр. Нугуш, Б. Ик, Б. Сурень, Касмарка, Сакмара и др., где она захватывает затененные прирусловые местообитания, замещая сообщества классов *Galio-Urticetea* и *Bidentetea tripartitae*. Нередко встречается в нарушенных или ненарушенных луговых сообществах класса *Molinio-Arrhenatheretea*. На поля *A. trifida* заходит редко, но потенциально вполне может стать засорителем посевов, так как является злостным сорняком в других регионах России.

A. psyllostachya встречается пока реже, чем *A. trifida*, но занятые ею площади в регионе исследований самые большие в России – свыше 10 тыс. га. Натурализовалась она по нарушенным пойменным местообитаниям в окрестностях деревень, песчаным и илистым отмелям, обочинам дорог, реже в нарушенных выпасом степях в юго-западных и центральных районах Предуралья РБ. Этот вид с разветвленной си-

стемой корневых отпрысков встречается в широком диапазоне эдафо-климатических условий: как на засушливых экотопах степного класса *Festuco-Brometea*, так и на влажных местообитаниях классов *Bidentetia tripartitae*, *Plantaginetea majoris* и *Molinio-Arrhenatheretea*. В отличие от однолетних инвазивных видов *A. psyllostachya* успешно конкурирует и с многолетниками.

A. artemisiifolia находится в республике на северной границе своего распространения, которое ограничено 50-53° с. ш. В условиях РБ вид цветет в конце лета, а плодоносит поздней осенью, поэтому часто побивается осенними заморозками до созревания семян. Несмотря на то, что этот вид периодически обнаруживается в РБ с 1930-х годов, он так и не сумел прочно «обосноваться» в наших экосистемах и является эфемерофитом. В условиях наблюдаемого потепления климата, когда безморозный период удлиняется, граница распространения *A. artemisiifolia* может сдвинуться дальше на север.

Циклахена дурнишниковлистная. *Cyclachaena xanthiifolia* – один из самых агрессивных инвазивных видов на Южном Урале, хотя первая находка этого неофита в республике датируется 1999 годом. В настоящее время вид чрезвычайно быстро распространяется вдоль транспортных путей – по железным и автомобильным дорогам, и за 10 лет наблюдений уже продвинулся на север примерно на 300 км (вплоть до г. Уфы). Известно уже свыше 60 очагов инвазии, а площадь, занятая циклахеной, примерно такая же, как площадь зарослей амброзии трехраздельной. На территории РБ циклахена заселяет нарушенные экотопы, особенно образовавшиеся после строительства. В населенных пунктах встречается на пустырях и мусорных местах, у заборов и вблизи жилья, по дорогам, канавам, на огородах. Нередко образует мощные группировки на унавоженном субстрате возле ферм. Циклахена зарегистрирована и на полях пропашных культур, куда попадает с навозом, вывозимым с ферм. Вид более засухоустойчив, чем *Ambrosia trifida*, поэтому расселяется даже в засушливом Предуралье. Отмечены первые случаи натурализации вида в естественных местообитаниях – в поймах степных рек в РС класса *Molinio-Arrhenatheretea*.

Ячмень гривастый. *Hordeum jubatum* относится к плохо поедаемым скотом растениям, засоряющим луга и пастбища. Расселение ячменя гривастого по территории РБ началось лишь в последние годы, и полной картины его распространения пока нет. Этот вид, обладающий широким экологическим диапазоном, можно считать придорожным растением – спутником асфальтовых покрытий и железных дорог. Он быстро распространяется в самых разных природно-климатических зонах – от сухих степей до горно-лесной зоны. Процесс натурализации вида далек от завершения, ареал не стабилизирован и имеет явную тенденцию к расширению. Этот вид особенно массово расселяется по нарушенным выпасом степным пастбищам класса *Polygono-Artemisietea* на юге Зауралья РБ, где уже занимает площади в десятки и сотни гектаров. Неплохо растет ячмень и по берегам озер и рек на легких песчаных почвах, к примеру, он расселился по берегу озера Асылкуль в Предуралье РБ. Высокая устойчивость к засолению почвы позволяет ему занимать естественные галофитные местообитания с разреженным травяным покровом. В перспективе он способен занять все засоленные местообитания и вытеснить другие солончаковатые виды, среди которых немало редких растений.

Ослинник двулетний. *Oenothera biennis* расселяется, по преимуществу, вдоль дорог и по поймам степных речек в Зауралье РБ и прилегающих районах Челябинской области (в окрестностях г. Магнитогорска). Ослинник, как правило, не образует монодоминантных зарослей, а входит в состав уже существующих РС. Это растение также можно назвать придорожным. Вызывает опасение натурализация ослинника в естественных экотопах – в поймах степных рек и в нарушенных степных РС класса *Polygono-Artemisietea*. За последние годы выявлено не менее 10 новых локалитетов вида площадью десятки гектаров.

Дурнишник белый. *Xanthium albinum* довольно широко натурализовался как в населенных пунктах, так и в естественных и нарушенных поймах рек, в основном на влажных прирусловых местообитаниях и прибрежных песках. В Предуралье дурнишник встречается практически повсеместно, несколько реже в Зауралье и горно-лесной зоне РБ. Дурнишник довольно обычен вокруг ферм, на сырых нитрофильных субстратах, по канавам вдоль дорог, где образует монодоминантные заросли. Он обладает крупными колючими семенами с прицепками, с помощью которых разносится, прикрепляясь к шерсти домашних животных. Семена плавучие, могут распространяться тальными водами вниз по течению рек.

Черда олиственная. *Bidens frondosa* – растение избыточно увлажненных местообитаний, его появление на Южном Урале вызывает опасения. Черда олиственная растет на сырых местах, в канавах, низинах, по берегам водоемов, по дворам и улицам, обочинам дорог, в карьерах. Отмечена ее высокая конкурентная способность: доминирование в РС класса *Bidentetea tripartitae* и вытеснение аборигенных видов *B. tripartita* и *B. cernua*, которые не могут составить конкуренцию более высокой, крупной и образующей потомство в большем количестве черде олиственной. Она пока мало распространена, но можно прогнозировать, что ее ареал будет расширяться.

На территории РБ отмечены случаи натурализации декоративных растений, «убежавших» из культуры – *Solidago canadensis*, *Lupinus polyphyllus*, *Impatiens glandulifera*, *Bryonia alba*, *Echinicystis lobata* и др. Последний вид широко расселился по всему Предуралью в зарослях ивняков прирусловой поймы.

В расселении инвазивных видов важную роль играет биология репродуктивного цикла, особенно семенная продуктивность. Она была изучена в нескольких ПР пяти однолетних инвазивных видов в 2004-2010 гг. (табл. 55).

Семенная продуктивность большинства однолетних инвазивных видов очень высока и нередко составляет десятки тысяч семян на одно растение. В пересчете на гектар она исчисляется уже миллиардами штук, что способствует формированию гигантского банка семян в почве и объясняет доминирование видов в РС. Виды с невысокой семенной продуктивностью реализуют другие стратегии размножения – семена их крупные, с хорошей всхожестью, часто переносятся человеком и животными или тальными водами. Пример – *Xanthium albinum*, который к тому же поселяется на песках и в прирусловых несомкнутых РС, где другие виды растений плохо произрастают. Многолетние инвазивные виды для расселения используют как семенное (*Hordeum jubatum*), так и вегетативное (*Ambrosia psyllostachya*) размножение. Все изученные виды «ушли от врагов» – не контролируются ни фитофагами, ни патогенами.

Семенная продуктивность пяти однолетних инвазивных видов

Вид	Число ПР	Семенная продуктивность		
		на 1 растение, тыс. шт.		в пересчете на 1 га, млрд шт.
		среднее	диапазон	
<i>Oenothera biennis</i>	4	18,1	8,0-28,1	0,5-1,0
<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>	57	7,5	2,9-25,5	5-15,0
<i>Ambrosia trifida</i>	52	0,7	0,6-0,9	0,5-1,5
<i>Hordeum jubatum</i>	5	0,4	0,2-0,6	2,0-6,0
<i>Xanthium albinum</i>	6	0,03	0,01-0,1	0,03-0,05

Активизация процессов инвазии делает необходимым мониторинг ПР инвазивных видов и поиск путей локализации или ликвидации возникших очагов. Выполнены опыты по контролю численности некоторых инвазивных видов агротехническими и химическими методами, давшие обнадеживающие результаты (Абрамова и др., 2008). В отношении агрессивных инвазивных видов дозированное использование гербицидов применяется во всем мире и полностью оправдано, так как экологический и экономический вред от их расселения несоизмеримо больше, чем от разового локального применения химических препаратов в невысоких дозах. В РБ назрела насущная необходимость создания специальной службы при карантинной инспекции, которая могла бы не только выявлять очаги инвазии, но и уничтожать опасные заносные виды всеми возможными методами.

В заключение обсуждения вопроса об адвентизации растительности необходимо дать общую оценку опасности этого явления для сохранения естественных РС. В современной литературе нет данных о новых экологических «взрывах», подобных расселению опунции или зверобоя. Однако описываются драматические последствия расселения *Centaurea stoebe* в прериях Канады (Fraser, Carlyle, 2011). Этот инвазивный вид не поедается скотом, и занял площадь более 3 млн га пастбищ. Серьезную угрозу для растительности РБ представляют адвентивные виды, охарактеризованные выше (особенно *Cyclachaena xanthiifolia*). В то же время накоплено немало данных о том, что адвентивные виды внедряются в естественные РС, которые не насыщены, и занимают там свободные ниши, не нанося ущерба ВБРС. Как отмечалось, во многих случаях адвентивным видам не удается «уйти от врагов», и они контролируются местными фитофагами и патогенами. Так, большинство археофитов прижилось в составе естественных РС. Более того, адвентивные виды могут оказывать на ВБРС положительное влияние (Huebner, Tobin, 2006; Wolkovich et al., 2009). Наконец, адвентивные виды часто оказываются полезными, так как открывают восстановительные сукцессии. Пример – «всюдный» *Acer negundo*, который заселяет овраги и останавливает процесс их дальнейшего роста.

Таким образом, адвентивные виды представляют собой гетерогенную группу, в составе которой есть опасные инвазивные, сравнительно безвредные и даже полезные виды. По этой причине при их изучении необходим «индивидуальный» подход.

Глава 19. ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ОБЗОР КONTИНУУМОВ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ

Идеи континуума в растительности, составляющие основу методологии современной НОР, зародились при изучении пространственных закономерностей распределения растительности. Принцип непрерывности как альтернатива «единицам растительности» был сформулирован Л.Г. Раменским и Г. Глисоном. Со временем как континуум стали рассматривать экологические сукцессии. Стохастический процесс изменения состава РС стал антитезой по отношению к сформулированной Ф. Клементсом схеме смены дискретных стадий сукцессии. Стала очевидной необходимость прагматической редукции пространственных и временных континуумов растительности в условные дискретные типы РС.

В дальнейшем идеи непрерывности охватили и сферу классификации растительности: были сформулированы представления о синтаксономическом континууме для объяснения нечеткости границ между разными синтаксонами. Кроме того, появилась необходимость признания иерархического континуума, позволяющего осуществлять процедуру «синтаксономического скольжения» с повышением или понижением ранга синтаксона.

Идеи континуума распространились и на разнообразие моделей организации РС. Они составляют непрерывный ряд от абиотической R-модели (аридные и арктические пустыни, РС водных макрофитов) до организованной системой взаимных отношений CS-модели (лесные РС). Вполне логичным было установление континуумов по времени жизни РС (от РС однолетников до климаксовых лесов), по устойчивости к нарушениям (от неустойчивых РС пустынь и тундр до устойчивых РС степей), по ВБРС (от маловидовых РС водных макрофитов до РС влажных тропических лесов). Континуальными оказались закономерности обратимых изменений РС (в ходе сезонной и разногодичной изменчивости) и формы пространственной (вертикальной и горизонтальной) структуры РС.

Основные типы континуумов фитоценотического уровня показаны в табл. 56.

Таблица 56

Континуумы фитоценотического уровня и результаты их редукции

Тип континуума	Характеристика континуума	Направление редукции
1	2	3
а. Топографический	Непрерывность изменения растительности в пространстве	РС
б. Временной — сукцессионный	Непрерывность изменения состава видов в ходе сукцессии	Стадии сукцессии

1	2	3
– фенологический – флуктуационный	Непрерывность фенологического развития РС Индивидуальный характер флуктуационных состояний РС	Аспекты Типы флуктуационных состояний
В. Видового богатства	Изменение видового богатства РС от маловидовых до многовидовых	Типы РС по видовому богатству
г. Интенсивности фитоценотических отношений	Изменение уровня организации РС от аутоэкологического (пустыня) до синэкологического (тайга)	Модели организации РС
д. По продолжительности жизни	Изменение длительности жизни РС от нескольких недель (рудеральные РС) до столетий (климаксовые леса)	Типы РС длительности жизни
е. По устойчивости	Наличие РС разной степени устойчивости к воздействию экзогенных факторов (рекреация, выпас, пожары и др.)	Типы РС по устойчивости к нарушениям
ж. Градиентный	Изменение РС вдоль комплексных градиентов среды	Фитоценоны
з. Синтаксономический	Изменение растительности в синтаксономическом пространстве (наличие переходных «интерпретируемых» сообществ)	Синтаксоны
и. Синфлористический	Индивидуальный характер ценофлор синтаксонов разного таксономического уровня	Типы ценофлор
к. Синхорологический	Индивидуальный характер распределения синтаксонов в пространстве	Типы ареалов синтаксонов
л. Иерархический	Отсутствие качественных различий между диагностическими характеристиками синтаксонов разного ранга	Иерархия синтаксонов
м. Мероценотические – вертикальный – горизонтальный	Распределение надземной и подземной фитомассы РС по вертикали Изменение горизонтальной структуры РС под влиянием случайных и фитоценотических факторов	Ярусы при преобладании дискретности и фитоценогоризонты при преобладании непрерывности Микрогруппировки

ЧАСТЬ 5. ИССЛЕДОВАНИЯ ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ

Эта часть монографии включает обзор основных подходов к изучению пространственных единиц растительности (фитохорий) инфраценотического (ранга выше РС) уровня, которые разделены на три группы:

- изучение флор;
- изучение пространственных (топографических) континуумов;
- изучение территориальных единиц растительности ранга выше, чем РС.

Глава 20. ИЗУЧЕНИЕ ФЛОР

При изучении флор выявляются списки видов растений, их разнокачественность (по систематическому составу, спектру ЖФ, типам ареалов и др.). Кроме того, специальной задачей флористики является изучение факторов, определяющих флористическое богатство.

20.1. Типы флор

В современной флористике различаются три основных типа флор:

- региональная флора (совокупность видов растений на определенной территории любого масштаба);
- конкретная флора (совокупность видов растений на экологически однородной территории);
- парциальная флора (совокупность видов растений определенного класса местобитаний или РС одного синтаксона).

Региональные флоры. Выявление полного списка видов для административно-го района, города, территории области, республики или всей страны. При этом величину территории, где изучается флора, исследователь определяет сам. Это наиболее традиционный вид флористических исследований. Знание региональной флоры позволяет осуществлять биомониторинг – наблюдение за состоянием видов региона и составлять Красные книги, т.е. списки видов, которым угрожает уничтожение. В РБ опубликовано четыре издания Красной книги (1984, 1987, 2001-2002, 2012). В задачи мониторинга флоры, кроме того, входит анализ процесса адвентизации, т.е. увеличения во флоре доли заносных видов.

Работы флористов по изучению флор регионов преобладают. Ценность этого подхода подчеркивал известный флорист В.Н. Тихомиров (Определитель..., 1987; Флора..., 1996), писавший, что само по себе полное выявление флоры – это уже важное достижение науки.

Конкретные флоры. В начале 1930-х годов благодаря А.И. Толмачеву (1986) появилось экологическое направление флористики – анализ состава флоры как отражения экологических условий. Это дало возможность сравнивать флоры различных регионов и выявлять влияние на характеристики флор климата и рельефа, истории, режима современного использования ее человеком и трансформации флоры в результате этого использования. Краеугольное понятие сравнительной флористики – «конкретная флора» (КФ). А.И. Толмачев определил ее следующим образом: «...совокупности видов, представляющие конкретные, действительно существующие комплексы их, а не умозрительные объединения, мы обозначаем, в противовес сводным (региональным, Б.М. и Л.Г.) флорам, как конкретные или элементарные флоры» (с. 8).

А.И. Толмачев считал, что величина, соответствующая КФ, может меняться от 100 км² в Арктике до 1000 км² в тропиках. Вклад в развитие метода КФ внес Б.А. Юрцев (1987), который предложил понятия «флористическое зондирование» территории (выявление ее флоры) и «проба флоры» (такая полнота ее учета и охвата территории, когда выявлено большинство видов). Полное выявление флоры из-за участия в ее составе множества редких видов, поиск которых требует часто нескольких полевых сезонов, по мнению Б.А. Юрцева, практически нереально, и потому для характеристики одной КФ он предложил использовать несколько «проб флоры». Л.И. Малышев (1975, 1994) считает возможным ограничить размер территории, достаточный для получения репрезентативных данных, площадью, удвоение которой добавляет к списку флоры не более 20% видов (или, напротив, уменьшение которой в два раза ведет к потере не более 20% видов).

Картирование флоры на сетчатой основе. Кроме метода КФ в экологической флористике (особенно в ФРГ и других странах со сравнительно небольшой территорией и высоким уровнем изученности флоры) используют картирование на сетчатой основе. Территория делится на квадраты одинакового размера, и для каждого квадрата составляется полный список флоры, и соответственно оценивается ее общее видовое богатство. Для получения аналога КФ вместе объединяются квадраты со сходными значениями числа видов и расположенные в условиях одних и тех же ландшафтов. Л.И. Малышев (Malyshev, 1991) считает метод сетчатого картирования флоры достаточно эффективным, поскольку некоторые издержки, связанные с экотонными квадратами, и возрастающие трудозатраты окупаются большей объективностью получаемой карты, которая не зависит от субъективных особенностей исследователей.

Парциальные флоры. Понятие было предложено также Б.А. Юрцевым. Под парциальной флорой понимается флора экотопов определенного ранга экологической однородности (например, флора болот, флора меловых обнажений, флора пастбищ и др.). «Фитотопологический» (по характеру местообитаний) подход к выделению парциальных флор особенно оправдан при изучении флор населенных пунктов, в которых представлены разные контрастные типы местообитаний с различающейся по флоре растительностью (например, стадионы, парки, газоны, пустыри, сады и огороды, при вокзальные территории, железнодорожные насыпи, ветланды, территории животноводческих ферм, отвалы пустой породы или шлаков. Опыт анализа парциальных флор, выделенных по фитотопологическому принципу обсуждается в разделе 20.2.

Фитоценоотическим эквивалентом парциальной флоры является ценофлора, т.е. флора сообществ, которые занимают эти экотопы. Наиболее эффективно выделение ценофлор проводится на основе результатов флористической классификации. В этом случае возможно выделение ценофлор разного уровня – от класса до ассоциации (ценофлора включает список видов, встречающихся во всех геоботанических описаниях одного синтаксона).

20.2. Анализ состава флор

Любая флора состоит из видов, которые различаются по значительному числу параметров (систематической принадлежности, ЖФ, географической характеристике, биологическим особенностям и др.), раскрывающих ее особенности.

Систематический состав. Чаще всего анализируется распределение видов по семействам, причем особое внимание А.И. Толмачев предлагал уделять 10 ведущим (представленным наибольшим числом видов) семействам, участие которых уже отражает и комплекс почвенно-климатических факторов, и историю, и современное состояние флоры, испытывающей влияние человека. Используются и такие показатели, как среднее число видов в роде, среднее число родов в семействе, среднее число видов в семействе, которые могут получить эволюционную интерпретацию (чем больше родов в семействах, тем они древнее; чем больше видов в родах, тем, напротив, они отражают более поздние этапы эволюции).

Спектр жизненных форм. Такие спектры также отражают разнообразие экологических условий, в которых сформировались флоры и преобладающие типы РС. Спектры ЖФ наиболее информативны при сравнении флор крупных территорий. Примеры таких спектров приведены в табл. 57.

Таблица 57

Сравнение спектров ЖФ флор некоторых биомов (по: Уиттекер, 1980)

Биом	Жизненная форма, в % от общего числа видов				
	фанеро-фиты	хамефиты	гемикриптофиты	геофиты	терофиты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	27
Пустыня	0	4	17	6	73
Глобальный спектр	46	9	26	6	13

Типы ареалов и географические элементы (широтные и долготные, см. раздел 3.2). Эти характеристики могут дать дополнительную информацию о географии

ческом положении, экологии и истории флоры. Пример географического анализа флоры приведен в табл. 58.

Таблица 58

**Спектр географических групп (элементов) природной флоры Окско-Клязьминско
го междуречья (по: Определитель..., 1987)**

Долготные группы и подгруппы	Широтная группа				Общее число видов
	боре- альная	немо- раль- ная	лесо- степная	плюри- зо- нальна	
Плюрирегиональная	-	-	-	26	26
Голарктическая	125	4	9	82	220
Евразийская	95	9	52	68	224
Евросибирская:	101	15	55	24	195
восточноевропейско-сибирская	78	7	19	10	114
европейско-западносибирская	23	8	24	14	69
восточноевропейско- западносибирская	-	-	12	-	12
Евросибирско- древнесредиземноморская	4	6	23	7	40
Европейская:					
Паневропейская	93	37	27	20	17
Среднеевропейская	13	20	4	5	4
восточноевропейская	17	6	29	2	5
Европейско-древнесредиземноморская	3	6	15	7	31
Европейско-североамериканская	6	-	-	2	8
Общее число видов	457	103	214	243	1017

Фитосоциологический спектр. Все виды флоры в той или иной мере привязаны к синтаксонам разного ранга. Причем, если их «верность» единицам уровней субассоциация – союз сравнительно невелика и зависит от региона, то списки видов порядков и классов (включая виды синтаксонов, входящих в их состав) достаточно стабильны. Сопоставив долевое участие видов разных порядков или классов во флоре, мы получим информацию о географии, экологии и антропогенной нарушенности этой флоры. Если, к примеру, в составе флоры преобладают виды классов *Vaccinio-Piceetea*, *Quercus-Fagetea* или *Festuco-Brometea*, то это свидетельствует о зональной приуроченности флоры соответственно к таежной зоне, зоне широколиственных лесов и зоне степи. Участие видов синантропных классов *Molinio-Arrhenatheretea*, *Artemisietea vulgaris*, *Plantaginetea majoris*, *Chenopodietea*, *Secalietea* отражает степень нарушенности флоры при хозяйственном использовании; участие видов классов *Potametea*, *Lemnetea*, *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Charetea* – наличие водоемов; участие видов синтаксонов солончаковой растительности (*Asteretea tripolium*) свидетельствует о развитии процесса засоления почв.

Подобно тому, как при анализе таксономического спектра ранжируются семейства по представленности их видов во флоре, и особое предпочтение отдается десяти

ведущим семействам, можно ранжировать классы системы Браун-Бланке по участию их видов во флоре, выделив 10 ведущих классов, которые и составляют эколого-фитоценоотическое ядро флоры.

В табл. 59 показаны фитосоциологические спектры двух городских флор – Уфы и Бирска. Города различаются по площади (соответственно 500 и 50 км²), но имеют один возраст (примерно 400 лет) и общее географическое положение – расположены в лесостепи. Из таблицы очевидно, что различия их флор несущественны, в обеих флорах ведущими являются ценофлоры естественной и полустепной растительности. Уфа богаче Бирска лесопарками, этим объясняется более полная представленность в ее флоре видов лесов класса *Quercus-Fagetum*.

Таблица 59

Фитосоциологический спектр двух городских флор
(по: Рябова, Ишбирдина, 1996)

Класс	Город	
	Уфа	Бирск
<i>Quercus-Fagetum</i>	17,7	15,2
<i>Molinio-Arrhenatheretum</i>	16,8	21,9
<i>Chenopodietum</i>	16,2	14,5
<i>Phragmiti-Magnocaricetum</i>	8,8	9,5
<i>Trifolium-Geranium sanguineum</i>	7,6	6,3
<i>Festuco-Brometum</i>	7,1	3,6
<i>Artemisietum vulgaris</i>	6,4	8,6
<i>Salicetum purpureum</i>	3,0	3,2
<i>Potametum</i>	4,0	2,5
<i>Plantaginietum majoris</i>	2,8	3,6
<i>Galio-Urticetum</i>	2,1	2,3
<i>Bidentetum tripartiti</i>	1,9	2,7
<i>Alnetum glutinosae</i>	1,6	0,9
<i>Agropyretum repentis</i>	1,3	1,4
<i>Isoetes-Nanojuncetum</i>	1,0	0,7
Виды прочих классов	2,7	3,1
Всего видов	673	442

Приведем пример анализа фитосоциологических спектров парциальных флор г. Сибая (население – около 50 тыс. человек, расположен в степной зоне Зауралья Башкортостана; табл. 60). Бросается в глаза разная степень участия видов синантропных классов: она минимальна в парциальных флорах карьеров, отвалов и шламохранилищ (38,8%) и выгонов (31%), а также во флоре влажных местообитаний (26,3%). Сравнительно низкая степень синантропизации двух первых флор связана с тем, что в составе РС карьеров в ходе восстановительной сукцессии уже повысилась доля видов из естественных степных РС, а на выгонах, напротив, еще сохранилась значительная часть видов естественных РС. Во флоре влажных местообитаний массовому внедрению синантропных видов препятствует высокая влажность и сомкнутость покрова естественных РС. Во флорах спортивных площадок и залежей преобладают

**Сравнение фитосоциологических спектров некоторых парциальных флор
г. Сибай (число видов/%; по: Наумова, Хусаинов, 2010)**

Класс	Парциальные флоры				
	спортив- ные пло- щадки и стадионы	залежи и забро- шенные огороды	карьер- ные отва- лы, шла- мохрани- лища	выгоны	водоемы и их бере- га, каналы
Виды естественных классов					
<i>Festuco-Brometea</i>	12/11,8	4/2,4	54/21,6	73/24,3	3/1,5
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	11/10,9	9/5,5	20/8	49/16,3	35/18,4
<i>Phragmito-Magnocaricetea</i>	—	1/0,6	4/1,6	1/0,3	27/14,2
<i>Salicetea purpureae</i>	1/0,9	1/0,6	4/1,6	2/0,6	8/4,2
<i>Festuco-Puccinellietea</i>	2/1,9	1/0,6	6/2,4	14/4,5	4/2,1
<i>Scorzonero-Juncetea gerardii</i>	2/1,9	—	4/1,6	7/2,3	14/7,3
<i>Quercu-Fagetea</i>	—	7/4,2	12/4,8	7/2,3	7/3,6
<i>Trifolio-Geranietea sanguinei</i>	—	1/0,6	4/1,6	8/2,6	1/0,5
<i>Thero-Salicornietea strictae</i>	—	—	2/0,8	2/0,6	—
<i>Potametea</i>	—	—	—	—	9/4,7
<i>Lemnetea</i>	—	—	—	—	2/1
Всего	28/27,7	24/14,5	110/44	163/54,2	110/57,3
Виды синантропных классов					
<i>Chenopodietea + Secalietea</i>	33/32,6	63/38,4	40/16	35/11,6	16/8,4
<i>Artemisietea vulgaris</i>	19/18,8	21/12,8	29/11,6	31/10,3	7/3,6
<i>Plantaginetea majoris</i>	8/7,9	7/4,2	9/3,6	7/2,3	9/4,7
<i>Agropyretea repentis</i>	3/2,9	5/3	4/1,6	8/2,6	3/1,5
<i>Bidentetea tripartiti</i>	1/0,9	3/1,8	2/0,8	2/0,6	7/3,6
<i>Galio-Urticetea</i>	—	7/4,2	9/3,6	4/1,3	7/3,6
<i>Robinietea</i>	—	3/1,8	4/1,6	2/0,6	1/0,5
<i>Polygono-Artemisietea</i>	4/3,9	1/0,6	—	4/1,3	—
Всего	68/67,3	110/67	93/38,8	93/31	50/26,3
Прочие виды	5/4,9	30/18,3	41/17,2	45/14,9	30/15,8
Всего видов	101/100	164/100	250/100	301/100	190/100

синантропные виды (67,3% и 67% соответственно). Из числа синантропных видов наиболее представлены однолетники из классов *Chenopodietea* и *Secalietea*, что свидетельствует о высокой нарушенности всех городских местообитаний.

В парциальной флоре влажных местообитаний представлены виды прибрежно-водных РС класса *Phragmito-Magnocaricetea*, а также пойменных лесов класса *Salicetea purpureae*. В этих условиях представлены и солончаковатые почвы, чем объясняется участие во флорах видов класса *Scorzonero-Juncetea gerardii*. С открытыми водными поверхностями связаны виды классов *Potametea* и *Lemnetea*.

Анализ адвентивного компонента флоры. Этот вариант анализа включает составление спектров по долевному участию разных групп синантропных видов (археофитов, неофитов, эргазифитов, эфемерофитов и др., см. раздел 3.2.3). Пример тщательно

выполненного анализа состава синантропного компонента флоры (табл. 61) мы находим во «Флоре Липецкой области» (1996). Эта флора типичная для южной лесостепи Европейской части России (общее число видов – 1437), сильно синантропизирована: число адвентивных видов составляет 306 видов (более 20% флоры). Основную роль в адвентивной флоре играют виды, занесенные случайно и сравнительно недавно. Основными поставщиками ксенофитов-кенофитов являются Северная Америка и Средиземноморье.

Таблица 61

Структура адвентивного компонента во флоре Липецкой области
(абсолютное число видов / % к общему числу; по: Флора..., 1996)

Группы видов по происхождению и времени заноса		Группы видов по степени натурализации				
		эфемеро-фиты	колоно-фиты	эпекофиты	агриофиты	всего
Ксенофиты	Археофиты	5/1,6	2/0,7	28/9,2	2/0,7	37/12,1
	Кенофиты	78/25,5	12/3,9	62/20,3	9/2,9	161/52,6
	Всего	83/27,1	14/4,6	90/29,4	11/3,6	198/64,7
Ксеноэргазифиты	Археофиты	-	-	1/0,3	1/0,3	2/0,7
	Кенофиты	3/1,0	4/1,3	2/0,7	5/1,6	14/4,6
	Всего	3/1,0	4/1,3	3/1,0	6/2,0	16/5,2
Эргазифиты	Археофиты	5/1,6	-	-	-	5/1,6
	Кенофиты	23/7,5	29/9,5	29/9,5	6/2,0	87/28,4
	Всего	28/9,2	29/9,5	29/9,5	6/2,0	92/30,1
Всего		114/37,3	47/15,4	122/39,9	23/7,6	306/100

При накоплении данных о разных флорах естественно возникает стремление сравнить их друг с другом. Возможно сравнение флор по видовому богатству (что будет показано в следующем разделе) или по их составу. Для сравнения флор могут использоваться показатели сходства, которые имеют хождение в фитоценологии (коэффициенты Жаккара и Сьёренсена, коэффициент ранговой корреляции Спирмена). Результаты сравнения традиционно показываются в форме графов сходства.

20.3. Анализ факторов, определяющих флору

Синонимом флоры является гамма-разнообразие, т.е. общее разнообразие видов в ландшафте, которое формируется в результате сложного и неаддитивного взаимодействия альфа-разнообразия и бета-разнообразия (разнообразия РС). Л.И. Малышев (Malyshev et al., 1994) называет этот вариант видового разнообразия фитогеографическим. Исследование изменения видового богатства флор в связи с различными факторами их формирования (благоприятностью и разнообразием условий среды, историей, современным влиянием человека) является одной из центральных задач флористики.

Первым, как показал А.И. Шмидт (1980), попытки выявления экологической природы богатства флоры предпринял русский ученый, немец по национальности, А. Клаус в 1851 г., что на несколько лет опередило аналогичные идеи А. Декандоля, с именем

которого обычно связывают рождение количественных методов во флористике. Определяющую роль в развитии количественной флористики сыграл Е.В. Вульф. Впрочем, А.И. Толмачев, достаточно подробно рассмотревший его небольшую монографию «Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов» (1934, цит. по: Толмачев, 1986), подверг выводы Вульфа резкой критике. Размеры разных районов, для которых рассчитано богатство флоры, несопоставимы (уязвимость этого элемента своего обобщения признавал и сам Вульф). Сходные по экологическим условиям большая Бразилия и маленький Парагвай получили оценки богатства флоры в 40 тыс. видов и в 4222 вида.

А.И. Толмачев считал, что приблизительное равенство территорий является первым условием для сравнения флористического богатства: «Итак, мы останавливаемся на том, что для получения надежных цифровых данных о составе флор, пригодных для целей сравнительного изучения: 1) необходимо избирать флоры, занимающие территории, приблизительно одинаковые (равноценные) по площади; 2) эти территории должны быть по возможности невелики; 3) флоры их должны быть изучены с одинаковой, притом весьма значительной полнотой» (с. 18).

В дальнейшем методические аспекты изучения гамма-разнообразия растительности разрабатывались Л.И. Малышевым (1975, 1994, Malyshev et al., 1994), В.И. Шмидтом (1980 и др.). Причем все современные исследователи в области количественной флористики опирались на две работы – О. Аррениуса и Г. Глисона (Arrenius, 1921; Gleason, 1922; цит. по: Малышев, 1991), в которых были предложены формулы выявления зависимости площади учетов и числа видов.

Весьма интересно, что в обеих использованных формулах в качестве компонентов формирования гамма-разнообразия заложены альфа-разнообразие (среднее богатство РС видами, отражающее, в первую очередь, климат) и бета-разнообразие (гетерогенность территории), хотя никто из цитированных авторов этих мер оценки биоразнообразия не использовал. Экологическая гетерогенность территории (в первую очередь рельеф и протяженность основных градиентов пространства факторов среды) определяет разнообразие РС.

Формула Аррениуса:

$$\text{Log } S = \text{Log } A + Z \text{ Log } X,$$

где S – число видов; A – богатство РС видами (т.е. их число на единицу площади, что можно рассматривать как среднее альфа-разнообразие); Z – гетерогенность флоры, которая отражает бета-разнообразие. Показатель Z меняется от 0.084 (Арктика) до 0.2-0.23 (горные районы субтропиков и тропиков); X – площадь.

Формула Глисона:

$$S = A + b \text{ Log } X,$$

где S – число таксонов; X – площадь; A – число таксонов на единицу площади (альфа-разнообразие); b – величина регрессии (наклон прямой, который отражает гетерогенность флоры, связанную с бета-разнообразием).

В качестве информативного показателя выравниваемости флоры, от которого зависит величина минимального ареала, Л.И. Малышев использует отношение A/b , которое меняется от 10 до нуля. Соответственно при значении 10, когда на фоне высокого

альфа-разнообразия наблюдается низкое бета-разнообразие, репрезентативные учеты флоры возможны на площади 1-10 км², а при приближении этого отношения к нулю репрезентативные данные нельзя получить даже при площади учета 1000 км².

В количественной флористике используются и некоторые другие формулы, но в любом случае для прогноза видового богатства флоры на определенной территории нужно эмпирически получить те же две константы:

- число видов на площади, достаточной для выявления флоры (т.е. минимальном ареале флоры, когда кривая роста числа видов постепенно приближается к прямой);
- величину, которая характеризует крутизну подъема этой кривой, связанную с включением в учеты флоры новых типов местообитаний и соответствующих им новых РС с видами, которые ранее не были зарегистрированы.

Обе константы, таким образом, имеют выборочный характер и несут соответствующие ошибки выборочности. Однако при условии, что учеты охватили «минимальный ареал» (который, как уже отмечалось, включает 80% флоры), значения ошибок невелики, хотя, разумеется, некоторое расхождение между прогнозными и эмпирическими данными о богатстве флоры неизбежны. И тем не менее возможность нормировать разные площади выявления флоры к стандартным (100, 1 000, 10 000, 100 000 км²) позволило Л.И. Малышеву сформулировать общие закономерности гамма-разнообразия растительности обширных регионов, таких как территория СССР, и даже всей территории планеты.

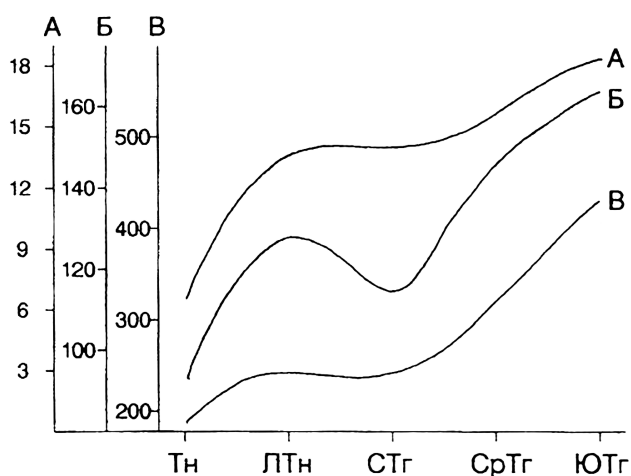


Рис. 38. Изменение гамма-разнообразия растительности (числа видов в конкретной флоре) и некоторых климатических показателей на градиенте С–Ю, проведенном через Средне-Сибирское плато (108° в.д.; по: Malyshev, 1993): А – средняя температура июля (°C), Б – число дней с температурой выше 0°, В – число видов, Тн – тундра, ЛТн – лесотундра, СТг – северная тайга, СрТг – средняя тайга, ЮТг – южная тайга

На рис. 38 представлено пять оценок гамма-разнообразия в ландшафтах, расположенных в условиях разного климата (от тундры до южной тайги), при постоянной площади флористического учета (около 100 км²). Можно видеть, что при переходе от тундры к более южным районам с изменением климатических показателей (увеличение числа безморозных дней и средней температуры июля) число видов возросло более чем в два раза.

На рис. 39 показаны закономерности изменения гамма-разнообразия растительности на территории СССР (Малышев, 1975). Л.И. Малышев специально останавливается на роли факторов, которые могут вносить искажения в прогнозные оценки. К ним он относит:

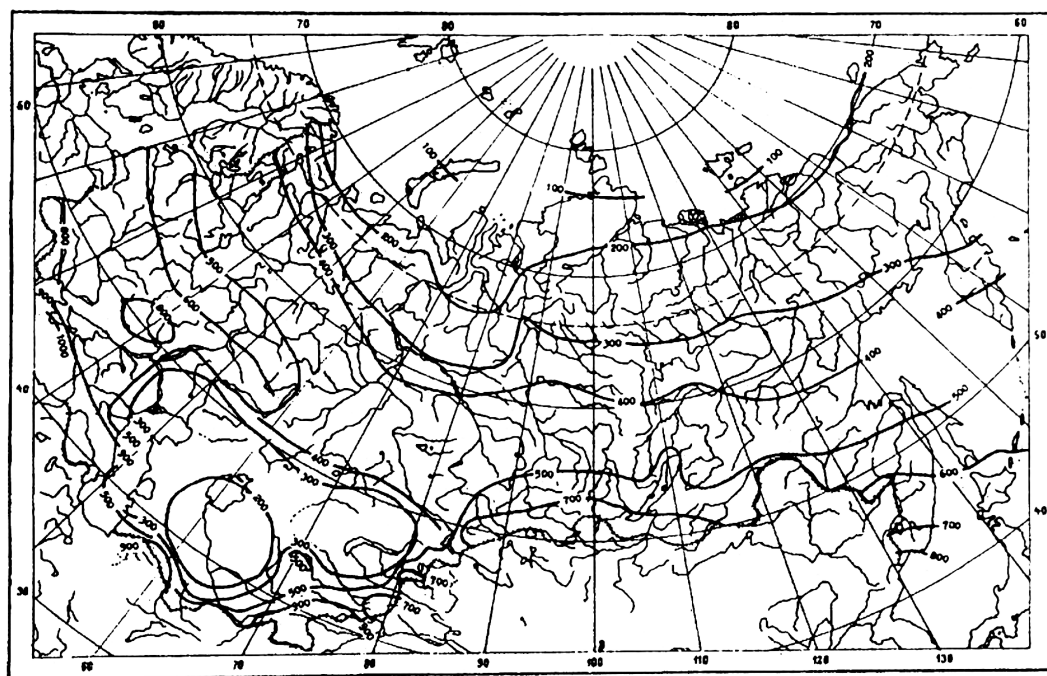


Рис. 39. Картограмма уровней гамма-разнообразия растительности территории СССР в пересчете на 100 км² (по: Малышев, 1992)

- уровень синантропизации флоры;
- наличие во флоре микровидов;
- островной эффект, который для удаленных друг от друга островов или материков может привести к заниженной оценке гамма-разнообразия.

Работы Л.И. Малышева дают возможность обосновывать размеры особо охраняемых территорий в условиях разной растительности, хотя при проектировании заповедников, национальных парков и др. следовать чисто теоретическим установкам, обеспечивающим эффективную охрану флоры, удастся крайне редко. Удачно найденный подход для измерения гамма-разнообразия позволяет выявлять связь этого параметра растительности не только с климатическими факторами, но и с функциональными оценками экосистем – продуктивностью и запасом биомассы. Это повышает значение выполненных исследований и делает мониторинг флористического богатства территорий одним из возможных вариантов оценки общего состояния экосистем. Результаты исследований фитогеографического разнообразия растительности, выполненных Л.И. Малышевым, являются одной из наиболее ярких страниц НОР конца XX в.

На рис. 40 показано изменение числа видов в растительности пойм двух рек Монголии – Онгин-Гол и Дзабхан (Растительность..., 1980). Обе реки начинаются у верхней границы лесного пояса и спускаются до пояса пустынных степей. От верховьев к низовьям рек не только изменяется климат, но и расширяются поймы – от несколь-

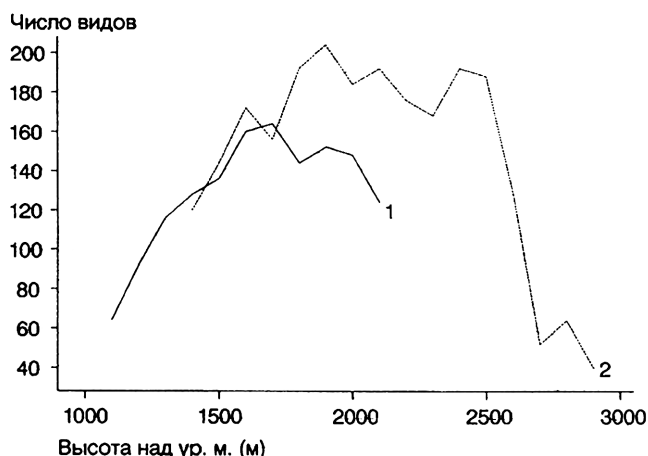


Рис. 40. Изменение гамма-разнообразия растительности вдоль продольного профиля пойм рек Онгин-гол (1) и Дзабхан (2), Монголия

Рактер. В высокогорьях, где ограничено разнообразие местообитаний, и сами местообитания имеют невысокую экологическую емкость в силу сурового климата и мерзлотности почв, гамма-разнообразие низкое. В среднем течении рек, соответствующем лесостепному поясу, разнообразие местообитаний достигает максимума. В этих условиях РС наиболее разнообразны: могут сочетаться степи, засоленные и гликофитные луга, травяные болота на мерзлотных почвах, ивняки и тополевая урема. В степном и тем более пустынно-степном поясе поймы этих рек испытывают влияние сухого климата, гиперобъем местообитаний вновь сжимается, и потому флора здесь менее разнообразна, хотя ширина пойм может быть даже больше, чем в лесостепной зоне. Поэтому гамма-разнообразие вновь убывает.

ких десятков метров до 1-1,5 км. Для изучения флоры и растительности этих пойм через каждые 100 м падения высоты вдоль реки закладывались ключевые участки длиной 2-3 км. Таким образом, площадь ключевого участка менялась от 0,3 до 6 км², и приведенные на рисунке кривые показывают не только изменение числа видов по градиенту высотной поясности, но и увеличение площади учета. Обе кривые имеют параболический ха-

Глава 21. ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Изучение растительности на инфраценотическом уровне проводится в двух вариантах:

- оценка ординационными методами континуальных изменений растительности на пространственных градиентах;
- анализ сочетаний РС в ландшафте с использованием результатов синтаксономии.

21.1. Анализ топографических континуумов

Ординационный анализ топографических континуумов уходит корнями в «метод секущихся трансект» Р. Уиттекера (1980). Метод состоял в разбиении пространства

местообитаний горных систем на классы по высоте над уровнем моря и по градиенту «топографического увлажнения» – от прогреваемых южных склонов до темных ущелий. Он был реализован как интуитивно-статистический: опирался на массовые наблюдения в природе, но не включал каких-либо специальных статистических тестов для оценки силы влияния фактора ординации. Однако выявленные им закономерности были вполне достоверными, так как оба фактора ординации отражали существенные изменения растительности. Градиент высоты над уровнем моря составлял 2500 м (с грациями 400 м), а зональная растительность района расположения гор Санта-Каталина, где Уиттекер апробировал свой подход, – пустыня с жарким климатом. По этой причине и экспозиционные различия растительности оказались также весьма значительными. Индивидуальность экологии видов и РС в таком обширном экологическом пространстве могла проявиться достаточно четко (рис. 41).

С приходом в НОР многомерных методов ординации, ориентированных на выявление ведущих комплексных градиентов среды, «метод секущихся трансект» утратил популярность, хотя появлялись единичные исследования по изучению закономерностей изменения состава растительности вдоль градиентов высоты над уровнем моря и экспозиции. Более того, в ходе этих исследований выявлены интересные закономерности: различалась континуальность растительности на склонах гор Тенерифа, обдуваемых морским ветром и защищенных от него (Fernandez-Palacios, de Nicolas, 1995).

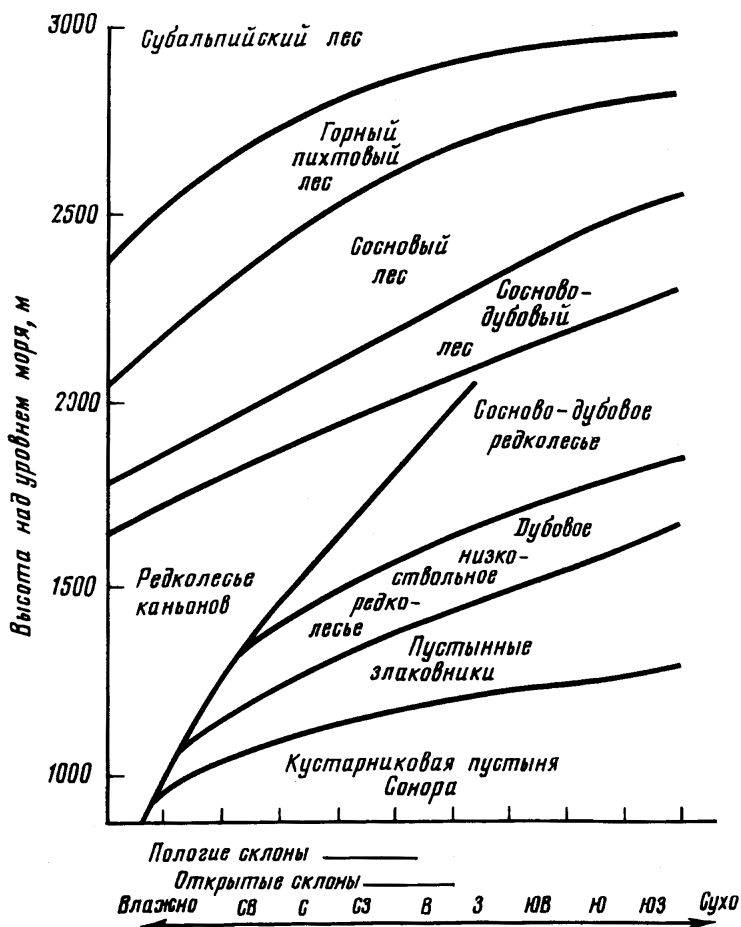


Рис. 41. Распределение основных типов РС в зависимости от высоты над уровнем моря и экспозиции в горах Санта-Каталина (по: Уиттекер, 1980)

Цикл работ по анализу пространственных континуумов, результаты которого получили название топоклинов (с подразделением на высотные и широтные), выполнен уфимскими фитоценологами совместно с монгольскими коллегами в Монголии в 1970-х годах (кроме авторов, в этих исследованиях принимали участие Ц. Даважамц, Р.Ш. Кашапов, Н. Манибазар и др.). Территория Монголии представляет идеальный объект для изучения топоклинов: на территории страны сконцентрированы разнообразные типы растительности с диапазоном от горных тундр до пустынь, причем хорошо выражены явления вертикальной поясности и широтной зональности.

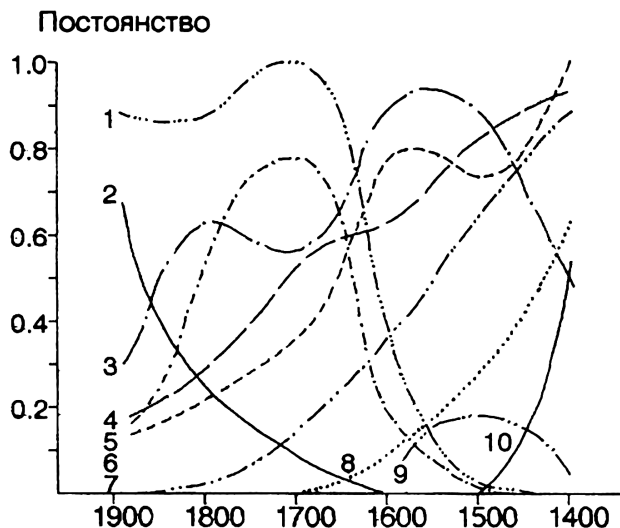


Рис. 42. Фрагмент высотного топкина растительности степей Северо-Восточного Хангая (Монголия), склон северной экспозиции: 1 — *Sanguisorba officinalis*, 2 — *Anemone crinita*, 3 — *Galium verum*, 4 — *Poa attenuata*, 5 — *Dasiphora fruticosa*, 6 — *Helictotrichon schellianum*, 7 — *Koeleria cristata*, 8 — *Stipa krylovii*, 9 — *Cleistogenes squarrosa*, 10 — *Caragana microphylla*

диенту высоты над уровнем моря для склона северной экспозиции, где происходит интенсивная смена видового состава от луговых РС через луговые степи к сухим степям.

Опыт построения широтных топоклинов, видимо, уникален и не имеет аналогов в мировой литературе. В Центральной Монголии было заложено два широтных профиля (т.е. ориентации Ю-С) протяженностью 375 и 235 км от предгорий Хэнтея до пустынь, что позволило анализировать изменения растительности в широком диапазоне. Для описания столь протяженных профилей была разработана специальная схема двухступенчатого «пунктирного» отбора мест описаний. Через каждые 20 км профиля закладывался ключ протяженностью 5 км, на котором через 40 м (профиль 1) и через 90 м (профиль 2) закладывались пробные площадки размером 10х10м². На профилях было соответственно 15 и 10 ключей и 1500 и 500 полных геоботанических описаний. Они отражали два варианта зональных изменений растительности с коли-

Фрагмент высотного топкина растительности приведен на рис. 42. Для получения исходных данных был проложен профиль через северный и южный склоны одной из гор Северо-Восточного Хангая с диапазонами высот 1400–2000 м над ур. м. Площадки закладывались через каждые 50 м профиля (высота над уровнем моря определялась по высотомеру). Число описаний составило 210.

Методика обработки данных включала дисперсионный анализ (факторы: высота над уровнем моря и экспозиция, соответственно с грациями по 200 м и разделением склонов на южные–западные и северные–восточные). Приведено 10 кривых распределения видов по гра-

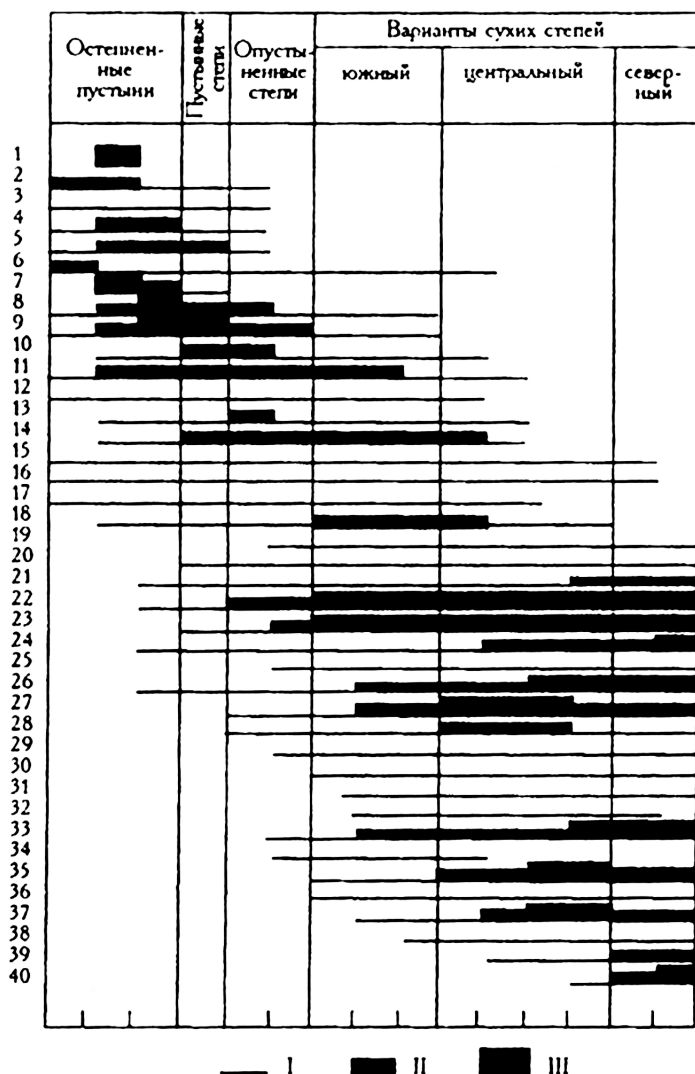


Рис. 43. Широтный топоклин диапазона пустыня – степь в Центральной Монголии: I – постоянство видов от 5 до 49%, II – от 50 до 79%, III – от 80 до 100%; каждое деление оси топоклина соответствует 25 км; 1 – *Brachanthemum gobicum*, 2 – *Salsola passerina*, 3 – *Zygophyllum xanthoxylon*, 4 – *Z. rosovii*, 5 – *Anabasis brevifolia*, 6 – *Reaumuria soongorica*, 7 – *Potania mongolica*, 8 – *Cleistogenes songorica*, 9 – *Stipa gobica*, 10 – *Iris bungei*, 11 – *Allium mongolicum*, 12 – *Bassia dasyphylla*, 13 – *Lagochilus ilicifolius*, 14 – *Allium polyrrhizum*, 15 – *Ptilotrichum canescens*, 16 – *Krascheninnikovia ceratoides*, 17 – *Peganum nigellastrum*, 18 – *Convolvulus ammannii*, 19 – *Achnatherum splendens*, 20 – *Haplophyllum dauricum*, 21 – *Caragana leucophloea*, 22 – *Cleistogenes squarrosa*, 23 – *Stipa krylovii*, 24 – *Artemisia frigida*, 25 – *Dontostemon integrifolius*, 26 – *Heteropappus hispidus*, 27 – *Carex duriuscula*, 28 – *Caragana pygmaea*, 29 – *Chamaerhodos erecta*, 30 – *Serratula centauroides*, 31 – *Sibbaldianthe adpressa*, 32 – *Potentilla bifurca*, 33 – *Agropyron cristatum*, 34 – *Artemisia sieversiana*, 35 – *Elymus chinensis*, 36 – *Bupleurum bicaule*, 37 – *Koeleria cristata*, 38 – *Cymbaria dahurica*, 39 – *Poa attenuata*, 40 – *Caragana microphylla*

чеством осадков у крайних точек соответственно 100 и 300 мм и 200 и 400 мм, что связано с разным расстоянием профилей от Тихого океана (расстояние между профилями составляет 400 км).

Профили отражали влияние на растительность не только широтного градиента, но и высоты над уровнем моря. Зональные изменения растительности сложно взаимодействуют с высотно-поясными – с севера на юг уровень поверхности в обоих профилях понижался от 1600 до 1000 м. Таким образом, в охарактеризованной смене растительности «пустыня – степь» широтные изменения были усилены явлениями высотной поясности.

Для обработки данных использовался однофакторный дисперсионный анализ с аппроксимацией эмпирических распределений к теоретическим одновершинным с целью снятия с исследуемого градиента влияния выпаса различной интенсивности. На рис. 43 показана схема широтных изменений состава растительности на профиле 1. На ось ординации нанесены градации зонального подразделения растительности, которое принято в Монголии в результате работ А.А. Юнатова, Е.М. Лавренко, З.В. Карамышевой, Е.И. Рачковской и др. На рисунке показано 40 видов. Нетрудно увидеть, сколь условны выделяемые зональные подразделения и континуален переход одного варианта ксеротермной растительности в другой.

Таким образом, анализ топоклинов позволяет достаточно полно и объективно описать как высотно-поясные, так и широтно-зональные изменения растительности как континуум. Такие клинальные схемы несложно редуцировать до систем высотных поясов, широтных зон и полос разных порядков.

21.2. Оценка бета-разнообразия

В современной литературе понятие «бета-разнообразие» как разнообразие РС определенного региона используется достаточно часто (Jurasinski, Kreyling, 2007; Reddy et al., 2009; de Bello et al., 2010; Holmes, Webster, 2011; и др.). Бета-разнообразие отражает экологическое разнообразие растительности конкретной территории. Оно может быть измерено ординационными методами (через интенсивность изменений растительности на комплексных градиентах) или на основе синтаксономии.

21.2.1. Использование ординационных методов

При использовании этого подхода исключается субъективизм исследователя, неизбежный при классификации РС. Любым из ординационных подходов выявляются оси максимального варьирования (ведущие комплексные градиенты), а далее бета-разнообразие оценивается числом полусмен (НС, Half Change; Whittaker, Woodwell, 1973) – отрезков градиента, на которых произошла смена половины видов.

На рис. 43, где показана смена растительности Монголии в створе от остепненных пустынь до северного варианта сухих степей, нанесены 6 зональных градаций, принятых в ботанической географии. Эти градации соответствуют интуитивно уловленным НС растительности, хотя авторы этого деления не имели представления ни о

показателе «бета-разнообразие», ни о НС. НС интуитивно учитывается при широтно-поясном и вертикально-поясном расчленении растительности и в других случаях. НС лежит в основе триплетов «степь – лесостепь – широколиственный лес», «широколиственный лес – смешанный лес – тайга» и др.

На рис. 44 показано изменение состава растительности в характерном для Центральной Якутии ландшафте – аласе вдоль градиента увлажнения (от сухого, прогреваемого в верхней части склона до берега озера). Хотя на рисунке приведена лишь часть видов (их общее число примерно в 4 раза больше), он хорошо показывает, как выделяются НС. Видно, что от верхней части аласа к озеру РС сменяются почти 4 раза. В начале градиента расположены сухие степи из *Psathyrostachys juncea* и *Stipa krylovii*. Далее повышается постоянство *Festuca lenensis* и *Pulsatilla flavescens* – это пояс луговых степей. Ниже этого пояса располагаются засоленные луга с *Puccinellia tenuiflora* и *Hordeum brevisubulatum*, которые также постепенно переходят во влажные луга с *Alopecurus arundinaceus*, *Beckmannia syzigachne* и *Caltha palustris*. По берегу озера расположен пояс прибрежно-водных растений – *Typha latifolia* и *Phragmites australis*. Поскольку эта растительность представляет континуум и невозможно установить, где начинается и заканчивается каждое РС, то на рисунке вертикальными линиями континуум разбит на отрезки, соответствующие НС, с некоторой долей условности. При учете всего видового состава и количественной оценке сходства РС, границы НС можно проводить достаточно формализованно. Для приведенного континуума РС бета-разнообразие составляет 7-8 НС.

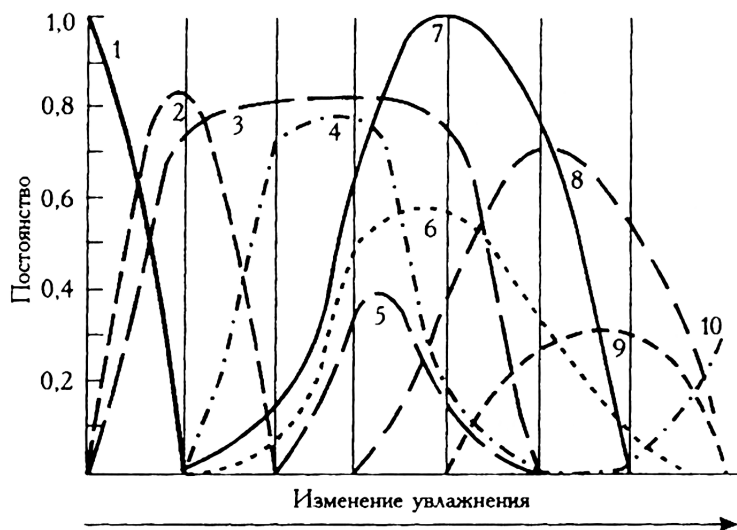


Рис. 44. Распределение некоторых видов аласов Центральной Якутии вдоль градиента увлажнения (по: Гоголева и др., 1987): 1 – *Psathyrostachys juncea*, 2 – *Stipa krylovii*, 3 – *Artemisia commutata*, 4 – *Galium verum*, 5 – *Dianthus versicolor*, 6 – *Hordeum brevisubulatum*, 7 – *Puccinellia tenuiflora*, 8 – *Alopecurus arundinaceus*, 9 – *Beckmannia syzigachne*, 10 – *Phragmites australis*. Вертикальными линиями разделены НС растительности

Неудобство такого подхода к измерению бета-разнообразия заключается в том, что оно оценивается только на одном градиенте. Подход оправдан только в том случае, если в растительности четко проявляется влияние одного главного комплексного градиента. В Центральной Якутии такой градиент есть – это увлажнение, с которым связано и засоление, и устойчивость к выпасу и соответственно степень пастбищной дигрессии.

21.2.2. Использование синтаксономии

Метод оценки бета-разнообразия через синтаксономическое разнообразие более универсален. В зависимости от размера территории и ее экологической контрастности возможна оценка на любом синтаксономическом уровне – от высших единиц (классов) до низших (вариантов ассоциаций или фаций). Недостатком этого подхода является уже отмеченная неизбежность субъективизма, без которого немыслима классификация (особенно при установлении синтаксонов низшего ранга).

Мы рассмотрим два основных показателя, которыми может быть измерено бета-разнообразие на основе синтаксономии:

- общее синтаксономическое бета-разнообразие, отражающее число синтаксонов разного ранга;
- синтаксономический спектр растительности.

В качестве примера использованы результаты синтаксономического изучения четырех особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Республики Башкортостан: Башкирского государственного природного заповедника (БГПЗ; Мартыненко и др., 2003), Государственного природного заповедника «Шульган-Таш» (Ш-Т; Мартыненко и др., 2005), Южно-Уральского государственного природного заповедника (ЮУГПЗ; Флора..., 2008) и Национального парка «Башкирия» (НП; Флора..., 2010). Отметим, что синтаксономическое разнообразие ЮУГПЗ пока выявлено не полностью, не изучены в синтаксономическом отношении высокогорные тундровидные сообщества, а также верховые и переходные болота.

Рассматриваемые ООПТ различаются по площади (в тыс. га): БГПЗ – 49,5; Ш-Т – 22,5; ЮУГПЗ – 252,5; НП – 82,3. Они расположены в горно-лесной зоне (в пределах 52°53'-54°36' с.ш. и 56°23'-58°38' в.д.), причем все ООПТ, кроме ЮУГПЗ, представляют среднегорную часть Южного Урала с перепадом высот 600-700 м. Поэтому на их территории не выражена вертикальная поясность, и бета-разнообразие растительности порождается в основном различиями экспозиций склонов и характером подстилающих геологических пород. Перепад высот в ЮУГПЗ превышает 1100 м, по этой причине в нем выражена вертикальная поясность со сменяющимися друг друга поясами (неморальные хвойно-широколиственные леса, бореальная тайга, комплекс высокогорной растительности, включающий высокогорные луга, болота и тундроподобные сообщества). На характер растительности оказывает влияние барьерная роль Южного Урала. Ш-Т и НП находятся на западном макросклоне, где климат более влажный и теплый. БГПЗ связан преимущественно с восточным макросклоном в условиях более континентального климата. ЮУГПЗ охватывает централь-

но-возвышенную часть Южного Урала, где климат наиболее холодный, но более влажный по сравнению с восточным макросклоном. Результаты анализа бета-разнообразия растительности четырех ООПТ показаны в табл. 62-64.

В табл. 62 приведена общая структура синтаксономии ООПТ. При составлении таблицы «сообщества» были приравнены к ассоциациям и использована дополнительная информация о растительности ООПТ (Жирнова и др., 2007), которая отсутствовала в перечисленных монографиях.

Таблица 62

**Структура синтаксономического разнообразия растительности
четырех ООПТ РБ**

Синтаксономический ранг	Число синтаксонов в ООПТ			
	БГПЗ	Ш-Т	ЮУГПЗ	НП
Класс	6	4	6	7
Порядок	7	8	8	12
Союз	9	10	10	13
Ассоциация	15	18	20	27

Как видно из таблицы, «валовая» оценка синтаксономического разнообразия мало информативна, поскольку не отражает экологии синтаксонов. Тем не менее очевидно, что самое высокое бета-разнообразие на уровне ассоциаций выявлено в НП. Это связано с увеличением разнообразия РС – полустественных (луговых) и синантропных – под влиянием антропогенных факторов. В отличие от заповедников природные парки создаются не только для сохранения биоразнообразия, но и для активной рекреации.

Меньшее число классов в Ш-Т связано с отсутствием бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea* и черноольховых уремников *Alnetea glutinosae*.

В табл. 63 показано процентное соотношение ассоциаций разных союзов на территории ООПТ. В БГПЗ почти полностью отсутствуют РС союзов класса *Quercus-Fagetea* (представлен лишь один интразональный союз сероольшатников на влажных почвах – *Alnion incanae*). Класс *Brachypodio-Betuletea* наиболее разнообразен в БГПЗ, что связано с уже отмеченным влиянием более континентального климата. РС класса *Vaccinio-Piceetea* характерны для растительности ЮУГПЗ вследствие наличия вертикальной поясности. В НП представлены не только неморальные леса, но и полустественные луга класса *Molinio-Arrhenatheretea* и синантропные сообщества классов *Plantaginetea majoris* и *Galio-Urticetea*. Степи класса *Festuco-Brometea* в горно-лесной зоне имеют островной характер и локализованы по южным склонам в БГПЗ, Ш-Т и НП. При полном изучении растительности ЮУГПЗ число синтаксонов возрастает за счет тундроподобных сообществ высокогорий и болот.

В табл. 64 приведены синтаксономические спектры растительности рассматриваемых ООПТ на уровне классов (при желании аналогичные спектры могут быть построены на уровне порядков и союзов). Однако ранг класса вполне достаточен для отражения своеобразия растительности рассматриваемых ООПТ.

Таблица 63

**Представленность ассоциаций разных союзов
в растительности четырех ООПТ РБ**

Союз	ООПТ			
	БЗ	Ш-Т	ЮУЗ	НП
Класс <i>Quercio-Fagetea</i> (неморальные леса)				
<i>Lathyro-Quercion roboris</i> (остепненные дубняки)	–	1	1	2
<i>Aconito septentrionalis-Tilion cordatae</i> (типичные неморальные липово-дубовые леса)	–	1	3	6
<i>Alnion incanae</i> (сырые сероольховые леса)	1	–	–	1
<i>Aconito septentrionalis-Piceion obovatae</i> (неморально-травные ельники)	–	1	2	1
Класс <i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i> (гемибореальные леса)				
<i>Caragano fruticis-Pinion sylvestris</i> (остепненные)	1	2	1	1
<i>Veronico teucrii-Pinion sylvestris</i> (на почвах нормального увлажнения)	–	1	–	–
<i>Trollio europaea-Pinion sylvestris</i> (на свежих почвах)	3	1	2	–
Класс <i>Vaccinio-Piceetea</i> (бореальные леса)				
<i>Dicrano-Pinion</i> (сухие сосновые леса)	3	–	3	–
<i>Piceion excelsae</i> (ельники на хорошо увлажненных почвах)	–	–	1	1
Класс <i>Vaccinietea uliginosi</i> (заболоченные леса со сфагновыми мхами)				
<i>Betulion pubescentis</i> (заболоченные березняки)	–	–	1	–
Класс <i>Alnetea glutinosae</i> (заболоченные ольховые урезы)				
<i>Alnion glutinosae</i>	1	–	–	1
Класс <i>Festuco-Brometea</i> (степи)				
<i>Festucion valesiacaе</i> (луговые степи)	–	1	–	2
<i>Aconopogodion alpini</i> (островные степи в горно-лесной зоне)	3	–	–	–
<i>Amygdalion nanae</i> (кустарниковые степи)	–	–	–	3
Класс <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> (вторичные послелесные луга)				
<i>Polygonion krascheninnikovii</i> (среднегорные разнотравные луга)	2	2	1	2
<i>Festucion pratensis</i> (настоящие злаковые луга)	–	1	–	–
<i>Trifolion montani</i> (остепненные луга)	–	1	–	–
<i>Calthion</i> (влажные луга)	1	3	–	1
<i>Cynosurion</i> (настоящие луга пастбищного использования)	–	–	–	2
Класс <i>Mulgedio-Aconietea</i> (высокогорные луга)				
Союз ??	–	–	1	–
Класс <i>Plantaginetea majoris</i> (луговые пастбища)				
<i>Polygonion avicularis</i> (сильно сбитые пастбища)	–	–	–	1
Класс <i>Galio-Utricetea</i> (нитрофильные опушки на влажных почвах)				
<i>Aegopodion podagrariae</i>	–	–	–	1

В БГПЗ, как уже отмечалось, в силу большей континентальности климата наиболее полно представлены сообщества класса *Brachypodio-Betuletea*, самые сухие хвойные леса союза *Dicrano-Pinion* (класс *Vaccinio-Piceetea*) и степи эндемичного

Синтаксономические спектры четырех ООПТ
(доля ассоциаций разных классов в составе растительности, %)

Класс	ООПТ			
	БГПЗ	Ш-Т	ЮУГПЗ	НП
<i>Quercus-Fagetea</i>	7	22	37	37
<i>Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae</i>	27	21	19	7
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	20	—	26	4
<i>Vaccinietea uliginosi</i>	—	—	6	—
<i>Alnetea glutinosae</i>	6	—	—	4
<i>Festuco-Brometea</i>	20	7	—	18
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	20	50	6	19
<i>Mulgedio-Aconietea</i>	—	—	6	—
<i>Plantaginetea majoris</i>	—	—	—	4
<i>Galio-Utricetea</i>	—	—	—	7

союза *Aconopogonion alpine*. Растительность ЮУГПЗ отличается значительной представленностью РС бореальных лесов «бореализацией», хотя в нижнем поясе распространены РС неморальных лесов. В высокогорной части выявлены РС классов *Mulgedio-Aconietea* и *Vaccinietea uliginosi*. Для Ш-Т и НП характерны РС класса *Quercus-Fagetea*. Кроме того, отмечается достаточно высокое разнообразие лугов и степей, и вследствие хозяйственной деятельности появились синантропные РС.

Методы оценки бета-разнообразия растительности на основе использования синтаксономии хорошо раскрывают специфику растительности конкретных районов. Они могут быть полезными для решения задач геоботанического районирования, так как синтаксономический спектр является некой обобщенной формулой, описывающей природу растительности.

21.3. Территориальные единицы растительности

При составлении карт растительности даже самого крупного масштаба использование синтаксономии часто оказывается нецелесообразным, так как РС разных синтаксонов могут чередоваться в пространстве более интенсивно, чем это можно отразить на топографической основе. Возможны два выхода из этой ситуации – выделение контуров по преобладающему синтаксону и выделение территориальных единиц (ценохор) растительности.

Первый подход проще и оправдан в тех случаях, когда действительно имеются преобладающие синтаксоны, а синтаксоны-спутники вкраплены в рисунок растительности сравнительно небольшими пятнами. Однако в тех случаях, когда благодаря рельефу или изменению других местных условий в растительности чередуются несколько синтаксонов, такой подход чрезмерно упростит содержание карты растительности. В этом случае высокую информативность карт могут обеспечить только ле-

генды, в основу которых положен принцип территориальных единиц растительности, т.е. «вторичная классификация».

В такой классификации признаками становятся синтаксоны, а объектами – территориальные единицы, т.е. сочетания РС, организованные закономерностями строения ландшафтов. Этот вариант отражения растительности на картах тесно смыкается с ландшафтоведением и физической географией в широком смысле, а контуры карты становятся индикаторами ландшафтных единиц.

При выделении территориальных единиц ставится задача отразить природу сочетаний РС и их масштаб. Подход получил наибольшее развитие в отечественной НОР, имеющей богатый опыт составления карт растительности разного масштаба. Апогей развития подхода пришелся на 1960-е годы (работы В.Б. Сочавы, Е.М. Лавренко, З.В. Карамышевой, С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.И. Рачковской). Эти исследования были обобщены в превосходной работе С.А. Грибовой и Т.И. Исаченко (1972) о геоботаническом картировании в съемочных масштабах. Суть системы, изложенной в этой работе, сводится к созданию двух независимых и пересекающихся классификаций ценохор – по природе объединения в ценохору РС разных синтаксонов и по масштабу ценохор.

Типы ценохор по природе организующих факторов. Предлагается различать три типа сочетаний РС:

- экологические ряды, т.е. сочетания РС, которые упорядочены вдоль комплексного градиента, опосредованного в пространстве. Например, явления вертикальной зональности в горах, пояса растительности на аласах в Якутии или аналогичных ландшафтах – ильменях в дельте р. Волги. В этих ландшафтах в депрессии расположено озеро, от которого по направлению к возвышенным частям ландшафта изменяются увлажнение и засоление почвы, и соответственно состав РС;

- серии, т.е. сочетания РС, также упорядоченных вдоль пространственных градиентов, но при условии, что эти ряды являются стадиями сукцессии, фиксированными в пространстве. Например, поясность вдоль берега зарастающего озера, где растительность постепенно захватывает все большую часть водной поверхности, и на смену РС классов *Lemnetea* и *Potametea* приходят РС амфибий порядка *Phragmitetalia*, а затем и крупноосоковых РС порядка *Magnocaricetalia*. Серией является и растительность речной поймы, где разные РС представляют разные стадии процесса развития речной долины. Таким образом, любая серия – это экологический ряд, но не любой экологический ряд – это серия. Пояса растительности в горах, в котловинах аласов или ильменей не переходят друг в друга;

- комплексы, т.е. сочетания растительности, в которой разные РС хаотически чередуются в пространстве. Например, пятнистость растительности на степных участках, где чередуются пятна солонцовых почв с разной мощностью надсолонцового горизонта. Классический комплекс – чередование белополынников (*Artemisia lerchiana*) и чернополынников (*Artemisia pauciflora*) в Прикаспийской низменности, связанное с микрорельефом и пятнистым распределением солей в почве. Комплексы формируются на склонах гор из-за чередования почв с разной мощностью. И т.д.

Типы ценохор по масштабу (протяженности в пространстве). Различают-ся ценохоры четырех уровней:

– микрокомбинации (от нескольких метров до десятков метров). Примеры: растительность небольшой карстовой воронки, изменение растительности от вершины гривы к ложу в речной пойме);

– мезокомбинации (от сотен метров до нескольких тысяч метров). Примеры: растительность небольшой поймы, экологический ряд РС по побережью);

– макрокомбинации (от нескольких километров до десятков километров). Примеры: растительность крупной поймы шириной больше 3 км, растительность одной горы;

– мегакомбинации (от десятков до сотен километров и более). Примеры: растительность горной системы, растительность ландшафтов климатически однородной территории. Эти единицы уникальны и потому используются не при картировании, а при районировании растительности.

Сочетания растительности масштаба микрокомбинаций могут входить в состав мезокомбинаций, масштаба мезокомбинации – в состав макрокомбинаций и т.д.

Таким образом, система территориальных единиц, разработанная российскими картографами, хорошо отражает идею шкалирования, так как микрокомбинации соответствуют ценоотическому, мезокомбинации – ландшафтному, мегакомбинации – региональному уровням в понимании В.В. Мазинга (1988).

Однако развитая теория выделения ценохор в российской НОР не была подкреплена строгой методикой. Ценохоры выделялись интуитивно и без использования системы ценомеров. Платой за синтез ценохор без предварительного анализа ценомеров стала неоправданная детализация и сложность легенд ко многим геоботаническим картам: перегрузка топографической основы, трудная читаемость, произвольность формулировок пунктов легенды.

В последние годы отмечаются попытки формализованного выделения ценохор на основе синтаксономии и ГИС-технологий. Так, А.Ю. Королук (2008) создал «модель сопки», которая позволяет с использованием результатов синтаксономии характеризовать структуру ценохор растительности разных сопкок с учетом экспозиции и крутизны склонов (три градации).

В целом при решении задач картографирования и районирования результаты синтаксономии пока используются крайне редко. Так, в сборнике материалов Всероссийской научной конференции по проблемам геоботаники (Отечественная..., 2011) в разделе «География и картография растительности» опубликована только одна статья, в которой описано использование синтаксономии для разделения зонально-поясных типов растительности в Западной и Средней Сибири (Макунина, 2011).

21.4. Симфитосоциология

В центральноевропейской фитоценологии в 1970-е гг., благодаря Р. Тюксену, появилось научное направление, получившее название симфитосоциологии, которое дает достаточно строгую методику для преобразования системы ценомеров (синтаксонов) в систему ценохор (Наумова и др., 1987).

В 1977 г. в Риентальне симфитосоциологии был посвящен специальный симпозиум, организованный Р. Тюксеном. В трудах симпозиума были помещены две его статьи (Tüxen, 1978 a,b). Кроме того, в этом же году Тюксен он опубликовал «Bibliographia Simphytosociologica» (Tüxen, 1978 c), в которой привел полный список работ по проблеме территориальных единиц в растительности.

Первая статья носит общетеоретический характер и называется «Заметки об истории, современном состоянии и методах симфитосоциологии». Основной объект симфитосоциологии – сигма-синтаксон – был определен следующим образом: «сигма-синтаксон¹ (сигметум, сигмион, субсигмион и т.д.) – это сумма всех встречающихся на достаточно гомогенной и достаточно большой площади растительных сообществ (синтаксонов), которые имеют определенное количественное соотношение и форму» (с. 8). Таким образом, сигма-синтаксон (сигмета) Р. Тюксена является типологическим выражением территориальной единицы, т.е. типом ценохоры. Однако ни Тюксен, ни другие участники симпозиума не ставили вопроса о пространственной выраженности сигмет, а основным фактором формирования этого сопряженного сочетания РС считали рельеф.

Значительно большее внимание было уделено разработке методов установления и типизации сигма-синтаксонов. Симфитосоциологи использовали опыт, накопленный фитосоциологией, но заменили описание пробной площади на характеристику профиля, проведенного через характерные урочища контура – ценохоры. В основе выделения ценохор, как при выделения РС на аналитическом этапе и при их группировании на синтетическом этапе, лежит интуиция. Однако интуиция контролируется симфитосоциологической таблицей, где вместо геоботанических описаний помещаются описания профилей, а вместо видов – синтаксоны, количественное участие которых в сложении ценохоры оценивается по пятибалльной шкале на основе глазомерной линейной таксации.

В ходе обработки таблицы выделяются сигметы – группы сходных профилей (некое подобие фитоценонов). Далее выполняется процедура, аналогичная синтаксономическому анализу, в ходе которой устанавливаются ранги сигмет: сигма-ассоциация (sigmetum), сигма-субассоциация (subsigmetum), сигма-союз (sigmion), сигма-порядок (sigmetalia), сигма-класс (sigmetea). Название единицам дается по одному-двум синтаксонам, наиболее выражающим особенности сигмет (обычно доминирующим).

Во второй работе «Опыт построения сигма-синтаксономии средневропейских пойм» Р. Тюксен приводит пример (причем, видимо, единственный за уже более чем сорокалетнюю историю этого направления) полной сигмасинтаксономии. Все поймы представляют один сигма-класс, который разбит на два сигма-порядка, сигма-союзы, сигма-ассоциации и сигма-субассоциации. Эта иерархия выглядит следующим образом:

¹ Включение слова “сигма” в качестве составляющего названия типа комплекса связано с тем, что сигма (Σ) – это математический знак суммы. Никакого отношения к SIGMA как аббревиатуре названия института, где работал Ж. Браун-Бланке, эта составляющая названия типа комплекса растительности не имеет.

Сигма-класс *Phalarideto arundinaceae-sigmateta*

Сигма-порядок *Saliceto fragilis-sigmatelia*

Сигма-союз *Petasiteto-Saliceto fragilis-sigmion*

Сигма-ассоциация *Alneto incanae-sigmatum*

Сигма-ассоциация *Stellario-Alneto-sigmatum*

Сигма-ассоциация *Filipendulo-Geranieto palustris-sigmatum*

Сигма-союз *Saliceto triandro-viminalis-sigmion*

Сигма-ассоциация *Saliceto triandro-viminalis-sigmatum*

Сигма-субассоциация *Polygoneto hydropiperis-subsigmetum*

Сигма-субассоциация *Typisches-subsigmetum*

Сигма-субассоциация *Ranunculo-Agropyreto repentis-subsigmetum*

Сигма-порядок *Saliceto albae-sigmatelia*

Сигма-союз *Saliceto albae-sigmion*

Сигма-ассоциация *Saliceto albae-sigmatum*

В этой работе наибольший интерес представляет симфитосоциологическая таблица, в которой четко видны диагностические синтаксоны, которые дифференцируют типы территориальных единиц и отражают их структуру, причем для каждого сочетания можно видеть и преобладающие РС, и РС, лишь вкрапленные в состав ценохоры.

После того, как Р. Тюксен предложил развитую логику выделения территориальных единиц и их номенклатуру, этот раздел НОР практически не развивался. Никто не пошел далее создания системы сигмет даже небольшого региона, и исследователи чаще ограничивались установлением только сигма-ассоциаций, не привлекая всей иерархии.

Причина этого неприятия сигма-синтаксономии в полном варианте очевидна и отражает прагматический подход и уже цитированный принцип «Бритвы Оккамы». Сигма-синтаксономия, если полностью реализовать подход Р. Тюксена в приложении к достаточно обширному региону, будет столь сложна, что в ней не сможет ориентироваться даже сам автор. Видимо, в дальнейшем симфитосоциология будет уделом региональных обзоров растительности и крупномасштабных карт. Логика установления сочетаний разного ранга с выявлением синтаксонов-доминантов и синтаксонов типа характерных и дифференциальных видов полезна для исключения субъективизма и выравнивания объема выделов легенды геоботанических карт. Как сигма-ассоциации, к примеру, можно рассматривать типы комплексов сопок, которые выделяет А.Ю. Королук.

В России достаточно последовательно принципы сигма-синтаксономии были использованы для типизации сложных пространственных структур типа экологических рядов в масштабе мезокомбинаций для аласов Центральной Якутии (Гоголева и др., 1987) и аналогичных ландшафтов ильменей в дельте р. Волги (Голуб, Чорбадзе, 1981).

Приведем пример из работы о сигма-синтаксономии ильменей. У ильменей различаются пояса РС, линейно вытянутые вдоль склонов. РС разнообразны вследствие удлиненности градиента засоления почв и различий переменности увлажнения экотопов разных РС. В табл. 65 приведена синтетическая характеристика пяти сигма-ас-

Характеристика сигмет урочищ западных подstepных ильменей
(по: Голуб, Чорбадзе, 1981)

Диагностические синтаксоны	Порядковый номер сигмет				
	1	2	3	4	5
	Число обследованных урочищ				
	10	20	10	16	14
<i>Д.с. Kochieto prostratae-sigmion</i>					
<i>Kochietum prostratae</i>	IV ¹⁻³	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻²
<i>Anabasetum aphyllae</i>	I	II	II		II
<i>Д.с. Suaedo salsae-Halocnemetosigmatum</i>					
<i>Suaedo salsae-Halocnemetum</i>	V				
<i>Limonietum suffruticosi</i>	V				
<i>Suaedo-Frankenietum</i>	V				
<i>Д.с. Suaedo-Phragmiteto-sigmatum</i>					
<i>Suaedo-Phragmitetum</i>		V ¹⁻²			
<i>Alchagio-Artemisietum sentonicae</i>		IV			
<i>Д.с. Alismato-Salicornieto-sigmatum</i>					
<i>Alismato-Salicornietum</i>			V ¹⁻²		II
<i>Д.с. Phragmiteto communissigmatum</i>					
<i>Phragmitetum communis</i>				V ²⁻²	I
<i>Typhaetum angustifoliae</i>				IV	
<i>Pnragmito-Typhaetum laxmannii</i>		I		III	I
<i>Д.с. Phalaroido-Scirpetosigmatum</i>					
<i>Phalaroido-Scirpetum</i>					V
<i>Lepidio-Cynodontetum</i>					V
<i>Cynancho-Artemisietum santonicae</i>					IV
<i>Bolboschoeno-Inuletum britannicae</i>					III
<i>Bolboschoeno-Glycyrrhizetum echinatae</i>					III
<i>Polygono-Aeluropetum pungentis</i>					III
<i>Salicetum albae</i>					III
Прочие синтаксоны					
<i>Suaedo-Petrosimonietum</i>	V ¹⁻²	II	V ¹⁻²		II
<i>Kalidietum foliati</i>					II
<i>Plantagini-Puccinellietum giganteae</i>		II		IV	II
<i>Suaedo salsae-Salicornietum prostratae</i>	II	IV ²	IV ²		
<i>Elytri gio-Cynodontetum</i>		II	III	V	
<i>Salsoletum dendroidis</i>	I	I	II		IV
<i>Elaeagnetum angustifoliae</i>					III
<i>Salicetum triandrae</i>					II
<i>Salsoletum australis</i>	I	I	I		I
<i>Tamaricetum ramosissimae</i>	I	I		I	I
<i>Suaedetum salsae</i>			I		I

Примечание. Порядковые номера сигмет: 1 – *Suaedo salsae-Halocnemeto-sigmatum*, 2 – *Suaedo-Phragmiteto-sigmatum*, 3 – *Alismato-Salicornieto-sigmatum*, 4 – *Phragmiteto communis-sigmatum*, 5 – *Phalaroido- Scirpeto-sigmatum*.

социаций, которые объединены в один сигма-союз *Kochieto prostratae-sigmion* и рассмотрены как стадии развития растительности ильменей при их отшнуровывании от дельты Волги и уменьшении промывающего действия паводков. Этот процесс ведет к замещению высокопродуктивных зарослей тростника по бережьям озер низкопродуктивными РС солянок на месте высохшего озера.

На рис. 45-47 проиллюстрирован принцип выделения сигма-ассоциаций, отражающих территориальные единицы растительности, соответствующие по масштабу мезокомбинациям, а по природе – экологическим рядам.

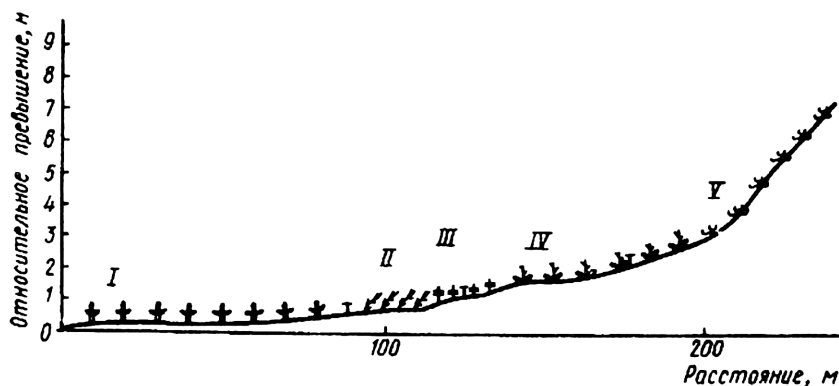


Рис. 45. Профиль через урочище со *Suaedo-Phragmiteto-sigmatum* (по: Голуб, Чорбадзе, 1991).

Ассоциации: I – *Suaedo salsae-Salicornietum prostratae*, II – *Suaedo-Phragmitetum*, III – *Suaedo-Petrosimonetum*, IV – *Alchagio-Artemisietum santonicae*, V – *Kochietum prostratae*

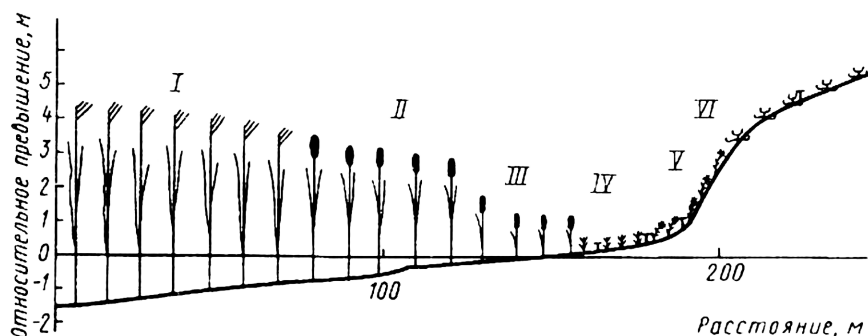


Рис. 46. Профиль через урочище с *Phragmiteto communis-sigmatum* (по: Голуб, Чорбадзе, 1991).

Ассоциации: I – *Phragmitetum communis*, II – *Typhetum angustifoliae*, III – *Phragmito-Typhetum laxmannii*, IV – *Plantagini-Puccinellietum giganteae*, V – *Elytrigio repentis-Cynodontetum*, VI – *Kochietum prostratae*

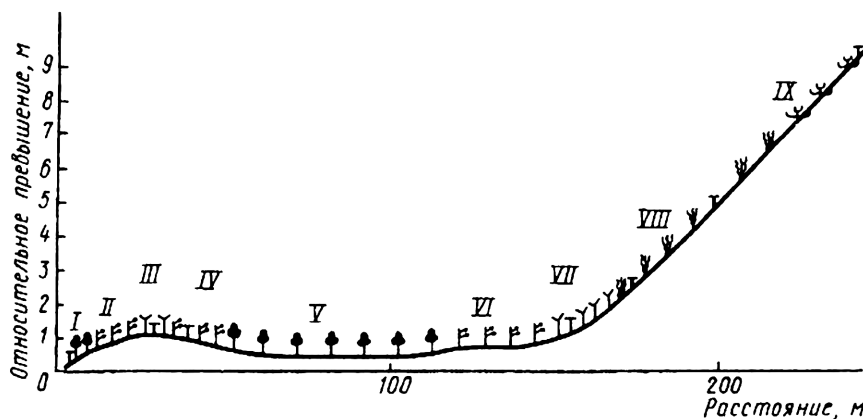


Рис. 47. Профиль через урочище с *Phalaroido-Scirpeto-sigmatum* (по: Голуб, Чорбадзе, 1991): I, V – субассоциация *Phalaroido-Scirpetum bolboschoenetosum*; ассоциации: II, IV, VI – *Bolboschoeno-Glycyrrhizetum echinatae*, III, VII – *Lepidio-Cynodontetum*, VIII – *Salsoletum dendroidis*, IX – *Kochietum prostratae*

Сигма-синтаксономия отражает разнообразие растительности более информативно, чем усредненные оценки показателями бета-разнообразия.

Глава 22. ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ОБЗОР КОНТИНУУМОВ НАДФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ

Инфраценотический уровень изучения растительности включает анализ флор и характеристику бета-разнообразия (синтаксономического разнообразия РС). Впрочем, бета-разнообразие может быть охарактеризовано и ординационными методами по интенсивности изменения флористического состава вдоль главных комплексных градиентов.

В последние десятилетия наряду с традиционным методом региональных флор, благодаря А.И. Толмачеву и Б.А. Юрцеву в практику флористических исследований вошел метод конкретных флор, который позволяет выявить сходство и различие флор разных природных регионов. Однако результаты изучения конкретных флор более трудоемки и потому реже используются в практике флористических исследований в целях организации системы рационального природопользования и охраны флоры.

Для изучения растительности на инфраценотическом уровне перспективен анализ топографических континуумов, который позволяет описать естественную вариацию растительности в осях топографического пространства: высоты над уровнем моря, экспозиции, географической широты. Этот анализ дает возможность с большим основанием проводить редукцию топографических континуумов для целей синтаксономии, картирования и районирования растительности.

Классификация территориальных единиц растительности является методом, который повышает информативность содержания легенд к картам растительности. При

установлении территориальных единиц опасны две крайности: чрезмерный формализм с попыткой представить растительность как многоуровневую систему сигма-синтаксонов обширных территорий и стремление упростить ситуацию субъективным группированием РС в сочетания без оценки качества результата симфитосоциологическими таблицами. Будущее, по-видимому, за региональными системами территориальных единиц – сигмет одного или двух уровней, которые устанавливаются с использованием метода симфитосоциологических таблиц. Многоуровневые сигма-синтаксономические схемы, предложенные Р. Туксенем, в принципе возможны, но они столь сложны, что неприемлемы для практики геоботанического картографирования.

На инфраценотическом уровне проявляется континуальный характер растительности (табл. 66).

Таблица 66

Континуумы инфраценотического уровня и результаты их редукции

Тип континуума	Характеристика континуума	Направление редукции
Флористические континуумы		
а) иерархический	Постепенное изменение флоры при увеличении площади учета	Территориальные ранги флор
б) гамма-разнообразие	Непрерывность изменения общего видового богатства флор разных районов	Типы флор по видовому богатству
в) систематический состав	Непрерывность изменения систематического состава разных флор одного региона	Типы флор по систематическому составу
г) фитосоциологический состав	Непрерывность изменения фитосоциологических спектров разных флор одного региона	Типы флор по фитосоциологическому спектру
д) спектр географических элементов	Непрерывность изменения спектров географических элементов разных флор одного региона	Типы флор по географическому спектру
Континуумы растительности		
а) топографический	Непрерывность изменения растительности под влиянием местных условий вдоль пространственных градиентов масштаба до нескольких километров	Сигметы
б) региональный	Непрерывность изменения растительности под влиянием местных условий (высота над ур.м.), а также климата на пространственных градиентах масштаба десятков и сотен километров	Геосигметы, биомы
в) глобальный	Непрерывность изменения растительности вдоль пространственных градиентов широтной зональности и континентальности масштаба сотен и тысяч километров	Широтные области, широтные зоны, территориальные комплексы масштаба геоботанических провинций
г) бета-разнообразие (а-в)	Непрерывность изменения величины экологического пространства территориальных единиц	Типы ценохор по бета-разнообразию РС

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Итак, обзор основных концепций НОР завершен. Мы стремились объединить все разнообразие явлений, которые изучают разные науки МДК НОР, и подходов, возникших в процессе этого изучения, вокруг трех идей методологического характера.

Первая идея – универсальность континуума разноуровневых объектов НОР и как следствие – параллельное развитие методов ординации и классификации для свертки разнообразия в ограниченное число типов, удобных для практического использования.

Вторая идея – полимодельная концепция понимания РС как условно однородных частей топографического континуума, в пределах которого совмещение видов растений в ансамбли определяется разными причинами (*assembly rules*). Эта концепция упрощает формулирование гипотез о факторах сосуществования видов и формирования альфа-разнообразия, а также позволяет аргументировано выбирать критерии классификации.

Третья идея – прагматический подход к выявлению закономерностей растительности на любом уровне (от особи до фитоценозов ранга выше РС). Исходя из соображений удобства, выбирается масштаб расчленения непрерывности на классы особей по виталитету, популяций по продуктивности, групп видов по экологическому сходству. На прагматической основе выделяются РС, синтаксоны разных рангов, территориальные единицы растительности и т.д. В любом случае при определении масштаба деления континуумов на дискретные единицы руководящим принципом для исследователя является афоризм философа Оккамы «Не сотвори сложность без надобности».

Основные выводы из выполненного анализа истории и современного состояния концепций НОР можно сформулировать в виде следующих тезисов.

1. Принцип непрерывности растительного покрова, сформулированный в начале столетия независимо в России (Л.Г. Раменский), США (Г. Глизон), Франции (Ф. Ленобл) и Италии (Г. Негри), не был понят современниками, но во второй половине XX в. стал господствующей методологией НОР. От признания непрерывного характера изменения растительности вдоль топографических, экологических и сукцессионных градиентов исследователи пришли к континуальному видению объектов НОР других уровней – ниже РС (организменного, популяционного, видового, мероценотического) и выше РС (флористического, территориальных единиц растительности разного масштаба). Во всех случаях выявление непрерывной природы объектов приводило к разработке методов редукции континуума до дискретных единиц. Масштаб (или масштабы) редукции избирается из прагматических соображений удобства использования полученного результата для практики. Редукция – основной подход для свертки информации о бесконечном разнообразии явлений в ограниченное число типологических единиц особей, популяций и РС.

2. Первой экологически ориентированной классификацией видов растений была система ЖФ. Она зародилась одновременно с появлением научного знания о растениях в античный период и независимо (и зависимо) многократно описывалась в разных странах на протяжении XIX в. В конце XX в. от учения о ЖФ отпочковалось два варианта прагматических физиономических систем – детальная морфологическая система форм роста и интегрированная система ФТР. У авторов большинства физиономических систем проявилась общая тенденция – освободить физиогномику от идеи построения филогенетических систем. Редукционистский характер имеют и все другие экологические и географические классификации видов. В этих системах особенно наглядно проявляется прагматическая природа классификаций: любая классификация экологических групп видов или типов ареала «подгоняется» под определенную территорию.

3. Кульминацией развития экологической классификации видов и изучения их биологии стали системы типов стратегий: одномерных (по доле затрат энергии на репродуктивное усилие – система Маклиода–Пианки) и двумерных (по способу адаптации к стрессу и нарушениям – системы Раменского–Грайма и Хански). Континуальность стратегий растений определяется не только наличием переходов между базовыми (первичными) типами стратегий, но и пластичностью поведения видов. На основе универсальных систем типов стратегий созданы частные классификации функциональных типов видов, т.е. способов реагирования на различные стрессоры (засуха, засоление, холод, затенение и др.) и нарушения (пожары, перевыпас, механическое нарушение поверхности почвы, и др.).

4. Важную роль в современной НОР играет концепция экологической ниши, под которой понимается физическое пространство, занимаемое видом в РС, потребляемые видом ресурсы и ритмы их потребления. Уровень дифференциации ниш у растений по сравнению с животными более низкий, что снижает вероятность проявления принципа конкурентного исключения Ф. Гаузе. Более того, в многовидовых РС вследствие реализации модели нейтральности в одной экологической нише возможно сосуществование нескольких видов растений со сходными эколого-биологическими особенностями и сходной конкурентной способностью. Вкладом в развитие теории НОР является представление о разделении ниш на фундаментальные и реализованные. Соотношение объемов этих ниш различается у разных видов: у виолентов и патиентов они совпадают (у первых вследствие высокой конкурентной способности вида, у вторых вследствие отсутствия конкуренции между видами в экстремальных экотопах), у эксплерентов объем реализованной ниши приближается к нулю. У видов с вторичными стратегиями соотношение фундаментальной и реализованной ниш находится в пределах от нуля до единицы.

5. В российской НОР наиболее развиты онтогенетический и виталитетный методы оценки состояния ПР. Первый метод более трудоемкий и грешит избыточностью числа устанавливаемых онтогенетических состояний, второй – более оптимален, так как требует меньших затрат времени. Зарубежные авторы чаще используют генетические методы оценки состояния ПР, что позволяет выявить динамику ПР и более обоснованно отбирать объекты для охраны и интродукции в культуру в целях сохра-

нения и селекции. Кроме того, развитие получил анализ жизнеспособности ПР на основе стационарного изучения их динамики. Механизмы регулирования конкуренции в ПР образуют континуум между полярными типами – самоизреживанием (зависимостью от смертности) и пластичностью (миниатюризацией особей). Особое место в современной НОР занимает изучение клоновых ПР и резервных фондов ПР (банков семян, вегетативных зачатков, спор, проростков).

6. Большинство исследователей придерживается прагматического понимания РС как условно однородной (в пространстве и во времени) части континуума вне зависимости от того, насколько контрастен переход одного РС в другое, какие факторы определяют сосуществование видов, способен ли этот ансамбль видов к самовосстановлению после нарушения. РС – «родовое» понятие, которое подразделяется на «виды» с разными моделями организации. РС разных моделей различаются по вкладу разных факторов организации: экотопа, взаимоотношений между растениями (конкуренции, неконкурентному средообразованию, отношений благоприятствования), отношений с гетеротрофами (в первую очередь с фитофагами), нарушений. РС рассматривается как условная часть экосистемы, в его свойствах отражается роль гетеротрофной биоты (животных, грибов, бактерий).

7. Интегральным признаком, отражающим природу РС, является его видовое богатство (ВБРС). ВБРС меняется в широких пределах в зависимости от площади учета и модели организации РС. Возможно выявление градиентов ВБРС, но невозможно создание универсального алгоритма для его прогнозирования. Главными факторами формирования ВБРС являются экотоп (инвайронментальное сито) и доминанты. Влияние доминантов регулируется биотическими факторами конкуренцией (фитофагами, патогенами) или нарушениями. Морфологическая (вертикальная, горизонтальная) структура РС может быть континуальной и дискретной, причем континуальные варианты преобладают. Любой непрерывно меняющийся синморфологический параметр РС может быть редуцирован до дискретного ряда. В устойчивом, то есть не находящемся в состоянии сукцессии, РС инвариантен только флористический состав, а синморфологические параметры и продуктивность меняются в циклах сезонной и разногодичной изменчивости.

8. Главным вариантом редукции континуума до иерархии дискретных единиц является классификация растительности. В любой классификации отражается влияние на состав РС синэкологии и синдинамики. Возможны классификации растительности на основе физиономических и флористических критериев. Подход Браун-Бланке с использованием флористических критериев появился во Франции в начале XX столетия и постепенно стал международным. В настоящее время он стал основным методом классификации растительности для геоботаников России. Этот подход наиболее универсален и информативен, имеет развитую методологию и методы реализации (включая использование компьютерных баз данных и «Международный кодекс фито-социологической номенклатуры»).

9. Векторизованные изменения РС (экологические сукцессии и эволюция растительности) многообразны. Они могут вызываться внутренними и внешними причинами, сопровождаться повышением продуктивности и ВБРС или снижением значений

этих показателей. В любом географически однородном районе все сукцессии объединяются в одну сукцессионную систему, которая имеет несколько связанных переходами терминальных состояний, равновесных с климатом. Механизмы сукцессий не сводятся к моделям однонаправленных изменений (улучшения или ухудшения условий среды). В большинстве случаев в ходе сукцессии эти механизмы (модели) меняются. Сукцессии – это стохастические процессы, которые лишь условно могут быть редуцированы до нескольких стадий. Значительную роль в определении современного облика растительности имеют разные варианты антропогенных сукцессий, в том числе управляемые восстановительные сукцессии. В настоящее время усиливаются процессы антропогенной эволюции растительности, в первую очередь за счет обеднения РС видами местной флоры и расселения адвентивных видов.

10. На инфраценотическом уровне изучаются флоры и сочетания РС. Для организации системы мониторинга биологического разнообразия изучение региональных флор (в границах административных единиц) имеет большее значение, чем выявление конкретных (экологически однородных) флор. Знание закономерностей формирования гамма-разнообразия растительности (вклада альфа-разнообразия РС и бета-разнообразия РС) облегчает обоснование размеров особо охраняемых природных территорий. На инфраценотическом уровне растительность может исследоваться как ординационными методами с построением клинальных схем вдоль широтных и высотных градиентов, так и на основе классификации РС, позволяющей оценить их экологическое разнообразие (бета-разнообразие). Для целей картографирования растительности перспективна система территориальных единиц – ценохор (сигмет).

- Абдуллин М.Р., Миркин Б.М. Опыт создания «агростепей» в Башкирском Степном Зауралье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. № 5. С. 77-90.
- Абдуллин Ш.Р. Цианобактериально-водорослевые ценозы пещеры Шульган-Таш (Южный Урал) // Экология. 2009. № 4. С. 318-320.
- Абрамова Л.М. *Ambrosia artemisiifolia* и *Ambrosia trifida* (Asteraceae) на юго-западе Республики Башкортостан // Ботан. журн. 1997. Т.82. № 1. С. 66-74.
- Абрамова Л.М. *Cyclachaena xanthiifolia* в южных районах Предуралья (Башкортостан) // Ботан. журн. 2003. Т.88. № 4. С. 67-76.
- Абрамова Л.М. Сообщества с участием инвазивных видов из рода *Ambrosia* L. на Южном Урале // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.) Т.1. СПб., 2011. С. 5-7.
- Абрамова Л.М., Ануфриев О.Н., Крутьков В.М., Хасанова Г.Р. Опыт контроля численности амброзии трехраздельной и циклахены дурнишниковидной в Республике Башкортостан // Агрохимия. 2008. № 3. С. 1-5.
- Аверинова Е.А. Травяная растительность бассейна реки Сейм (в пределах Курской области). Брянск: РИО БГУ, 2010. 351 с.
- Акатов В.В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп, 1999. 114 с.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 2. С. 112-121.
- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 300-447.
- Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Алехин В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. М.: Изд-во МГУ, 1986. 213 с.
- Анищенко Л.Н. Фитоценотическое разнообразие и продуктивность сообществ макрофитной растительности водных объектов Брянской области (Южное Нечерноземье России) // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.) Т.1. СПб., 2011. С. 14-18.
- Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: Принципы и методы изучения. (Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова. Вып. 15). СПб., 1995. 185 с.
- Арепьева Л.А. О сообществах с участием неофитов в городах Курской области // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.) Т.1. СПб., 2011. С. 18-20.
- Ахтямов М.Х. Синтаксономия луговой растительности бассейна реки Амур. Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 1995. 200 с.
- Багрикова Н.А. Динамика растительных сообществ в зерновых и пропашных культурах Крыма за последние 25-35 лет // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.) Т.1. СПб., 2011. С. 20-23.

Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.

Башиева Э.З. Разнообразие мохообразных естественных экосистем: подходы к изучению и особенности охраны // Усп. совр. биол. 2007. Т. 127. № 3. С. 316-333.

Башиева Э.З. Эколого-фитоценотическая структура бриокомпонента лесной растительности Республики Башкортостан: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Уфа, 2010. 32 с.

Баркман Я. Современные представления о непрерывности и дискретности растительного покрова и природе растительных сообществ в фитоценологической школе Браун-Бланке // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1545-1551.

Бельтюкова Н.Н. Оценка состояния ценопопуляций некоторых редких видов растений Пермского края с использованием молекулярно-генетических методов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Пермь, 2010. 19 с.

Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация флоры // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8-19.

Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в Восточно-Европейской тундре. Л.: Наука, 1979. 192 с.

Бобров А.А., Киприянова Л.М., Чемерис Е.В. Сообщества макроскопических зеленых нитчатых и желтозеленых сифоновых водорослей (Cladophoretea) некоторых регионов России // Растительность России. 2005. № 7. С. 50-58.

Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Т-во научн.изд. КМК, 2010. 359 с.

Бойко М.Ф. Типы жизненных стратегий мохообразных степной зоны // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1681-1689.

Боч М.С., Смагин В.А. Флора и растительность болот Северо-Западной России и принципы их охраны. СПб.: Наука, 1993. 223 с.

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

Булохов А.Д. Флористическое районирование и синтаксономия // Растительность России. 2003. № 5. С. 19-27.

Булохов А.Д. Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск: Изд-во БГУ, 2004. 245 с.

Булохов А.Д., Соломещ А.И. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск: Изд-во БГУ, 2003. 359 с.

Булохов А.Д., Харин А.В. Растительный покров города Брянска и его пригородной зоны. Брянск: РИО БГУ, 2008. 310 с.

Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры. Киев: Наук. думка, 1991. 168 с.

Бурда Р.И. Опыт изучения флор-изолятов при сравнении антропогенно трансформированных региональных флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Мат-лы III рабочего совещания по сравнительной флористике. Кунгур, 1988. СПб.: Наука, 1994. С. 252-261.

Вайнер (Уинер) Д. Экология в советской России. Архипелаг свободы: заповедники и охрана природы / пер. с англ.; послесл. и ред. Ф.Р. Штильмарка. М.: Прогресс, 1991. 400 с.

Вальтер Г. Общая геоботаника. Пер. с нем. М.: Мир, 1982. 261 с.

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

Василевич В.И. Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 341-350.

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

Вебер Х.Э., Моравец Я., Тертий Ж.-П. Международный кодекс фитоценологической номенклатуры. 3-е изд. / пер. И.Б. Кучерова; редактор пер. А.И. Соломещ // Растительность России. 2005. № 7. С. 3-38.

Верещак Е.В. *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. на Южном Урале: экология, популяционные характеристики, стратегии жизни, мониторинг и вопросы охраны: Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Уфа, 2011. 19 с.

Видякин А.И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2-3. С. 159-166.

Викторов С.В., Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д. Введение в индикационную геоботанику. М.: Изд-во МГУ, 1962. 227 с.

Викторов С.В., Ремезова Т.Л. Индикационная геоботаника. М.: Изд-во МГУ, 1988. 168 с.

Виноградов Б.В. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М.: Высшая школа, 1964. 327 с.

Виноградов Б.В. Основы ландшафтной экологии. М.: ГЕОС, 1998. 418 с.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 494 с.

Влияние рекреации на лесные экосистемы и их компоненты. М.: ОНТО ПНЦ РАН, 2004. 302 с.

Водоохранно-защитные леса Уфимского плато: экология, синтаксономия и природоохранная значимость / под ред. А.Ю. Кулагина. Уфа: Гилем, 2007. 448 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. / Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов / отв. ред. Смирнова О.В. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.

Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 362 с.

Гаджиев Л.М., Королюк А.Ю., Титлянова А.А. и др. Степи Центральной Азии. Новосибирск: СО РАН, 2002. 299 с.

Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Усп. совр. биол. 1978. Т. 85. № 3. С. 431-446.

Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.

Гиляров А.М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Усп. совр. биол. 1996. Т. 116. № 4. С. 493-506.

Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 5. С. 386-401.

Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Кн. 1. Йошкар-Ола, 1998. С. 146-149.

Гоголева П.А., Кононов К.Е., Миркин Б.М., Миронова С.И. Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Якутии. Иркутск, 1987. 176 с.

Годин В.Н. Половая структура ценопопуляций *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) в Алтае-Саянской горной области // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 9. С. 1423-1444.

Голованов Я.М., Петров С.С., Абрамова Л.М. Растительность города Салавата (Республика Башкортостан). I. Высшая водная растительность (классы Lemnetae и Potametea) // Растительность России. 2011. № 19. С. 55-71.

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

Голуб В.Б. Использование геоботанических описаний в качестве коллекции образцов для классификации растительности // Растительность России. 2011. № 17-18. С. 70-83.

Голуб В.Б., Чорбадзе Н.Б. Сигма-синтаксоны урочищ западных подstepных ильменей дельты Волги // Биол. науки. 1981. № 1. С. 124-133.

Голуб В.Б., Лысенко Т.М., Рухленко И.А., Карпов Д.Н. Внутриконтинентальные галофитные сообщества с преобладанием гемикриптофитов в СНГ и Монголии // Бюлл. МОИП. 2001 а. Отд. биол. Т. 106. Вып. 1. С. 69-75.

Голуб В.Б., Рухленко И.А., Соколов Д.Д. Обзор сообществ класса Salicornietea fruticosae // Растительность России. СПб. 2001 б. № 2. С. 87-98.

Голуб В.Б., Соколов Д.Д., Бондарева В.В. Растительные сообщества супралиторали и эпилиторали Кандакашского залива (Белое море) // Изв. Самарск. науч. центра РАН. 2003. № 1. С. 126-136.

Голуб В.Б., Бондарева В.В., Сорокин А.Н. Нитрофильные растительные сообщества побережья Балтийского моря в Ленинградской области // Изв. Самарск. науч. центра РАН. 2005а. № 4. С. 205-214.

Голуб В.Б., Бондарева В.В., Сорокин А.Н. Растительные сообщества класса Nonckenyo-Elymetea arenarii R. Тх. 1966 на российском побережье Балтийского моря // Вестн. Волжск. ун-та им. В.Н. Татищева. 2005 б. Вып. 5. С. 100-118.

Голуб В.Б., Карпов Д.Н., Сорокин А.Н., Николайчук Л.Ф. Сообщества класса Festuco-Puccinellietea Soo ex Vicherek 1973 на территории Евразии // Растительность России. 2005 в. № 7. С. 59-75.

Голуб В.Б., Гречушкина Н.А., Сорокин А.Н., Николайчук Л.Ф. Растительные сообщества класса Onosmato polyphyllae-Ptilostemonetea Korzhenevsky 1990 на территории Черноморского побережья Кавказа и Крымского полуострова // Растительность России. СПб. 2011. № 17-18. С. 3-16.

Голубев В.Н. Эколого-географические закономерности ритмики цветения растительных сообществ и ее индикационное значение // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука, 1971. С. 132-137.

Голубев В.Н. К методике количественного изучения редких и исчезающих растений флоры Крыма // Бюл. ГНБС. 1977. Вып. 1/32. С. 11-15.

Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. К антропоэкологии анемофильных растений можжевельново-дубовых лесов Южного берега Крыма // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1393-1399.

Голубева И.В. Возрастная структура популяций земляничника мелкоплодного в заповеднике «Мыс Мартыан» // Структура растительности и биоэкология растений Крыма. Ялта: Никитск. бот. сад, 1982. С. 64-71.

Голубовский М.Д. История науки и некоторые парадигмы молекулярной биологии и генетики // Биополимеры и клетка. 1996. Т. 12. № 1. С. 29-41.

Горшкова А.А., Зверева Т.К. Экология степных растений Тувы. Новосибирск: Наука СО, 1988. 117 с.

Горышина Т.К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав (исследования по экологии, физиологии и фитоценологии). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. 232 с.

Горышина Т.К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 127 с.

Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 364 с.

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.

Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 137-330.

Григорьев И.Н., Соломещ А.И., Алимбекова Л.М., Онищенко Л.И. Влажные луга Республики Башкортостан: синтаксономия и вопросы охраны. Уфа: Гилем, 2002. 157 с.

Гродзинский А.М., Головкин Э.А., Горобец С.А. и др. Экспериментальная аллелопатия. Киев: Наук. думка, 1987. 233 с.

Гуи Ф., Ван Ф., Гуо Я. Определение генетической структуры популяций инвазионного сорного растения *Ageratina adenophora* с помощью ISSR-PCR-маркеров // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 3. С. 453-454.

Гусев П. Фитоиндикаторы инженерно-геологических процессов на территории города // Природные ресурсы (Межведомственный бюллетень). Национальная Академия Наук Белоруссии. 2006. № 3. С. 33 – 40.

Дементьева Е.И. Половая структура популяций гинодиэцидных и двудомных растений // Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987. С. 6-10.

Демина О.Н. Закономерности распределения и развития растительного покрова степей бассейна Дона (в границах Ростовской области): Автореф. д-ра биол. наук. М., 2011. 50 с.

Демьянова Е.И. К изучению половой структуры популяций гинодиэцичных и двудомных растений // Экология популяций. М.: АН СССР, 1988. С. 17-19.

Денисов Г.В. Агрофитоценоотические аспекты травосеяния в зоне вечной мерзлоты. Новосибирск: Наука, 1984. 216 с.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

Дзыбов Д.С. Основы создания поликомпонентных сенокосно-пастбищных фитоценозов агростепей // Мат-лы III Всесоюзн. совещ. по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск, 1983. С. 53-59.

Дзыбов Д.С. Агростепи – agrostepi. Ставрополь: АГРУС, 2010. 256 с.

Дигрессия биогеоценоотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / под общ. ред. К.А.Малиновского. Киев: Наук. думка, 1984. 208 с.

Димеева Л.А. Динамика растительности пустынь Приаралья и Прикаспия: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. СПб., 2011. 48 с.

Динамика и устойчивость рекреационных лесов. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2006. 165 с.

Динамика популяций травянистых растений. Киев: Наук. думка, 1987. 134 с.

Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 207 с.

Дискуссия «Что такое фитоценоз» // Советск. ботаника. 1935. Т. 5. С. 3-50.

Дмитрах Р.І. Популяційна різноманітність, особливості поширення та охорона монтанних представників роду *Valeriana* L. // Наук. вісн. Укр. ДЛТУ. Львів, 2004. Вип.14.8. С. 328-334.

Дохман Г.И. История геоботаники в России. М.: Наука, 1973. 286 с.

Дохман Г.И. Экспериментально-фитоценологические основы исследования злаково-бобовых сообществ. М.: Наука, 1979. 200 с.

Дымина Г.Д. Классификация, динамика и онтогенез фитоценозов (на примере регионов Сибири). Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2010. 213 с.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.

Евстигнеев О.И. Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования. Брянск, 2009. 139 с.

Евстигнеев О.И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 48 с.

Евстигнеев О.И., Воеводин П.В. Особенности формирования леса на залежи морено-зандровой местности (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). Т. 2. СПб., 2011. С. 68-70.

Егоров М.Н. Фенотипическая структура сосны обыкновенной и центрального Черноземья (Усманский бор) // Лесное хозяйство. 2006. № 4. С. 30-36.

Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.

Ермаков Н.Б. Ординация бореальной растительности Алтае-Саянской горной области // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). Т. 2. СПб., 2011. С. 336-338.

Ермаков Н.Б., Крестов П.В. Ревизия высших единиц луговой растительности юга Дальнего Востока // Растительность России. 2009. № 14. С. 15-36.

Ермаков Н.Б., Полякова М.А., Смогнов А.Е. Ассоциации петрофитных степных сообществ системы Алтае-Саянских гор. I. Сообщества *Selaginella sanguinolenta* из Восточных Саян и Тувы // Вестн. Новосибирск. гос. ун-та. Сер. биология, химическая медицина. 2009. 7 (4). С. 35-42.

Жерихин В.В. Генезис травяных биомов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. 1994. № 1. С. 132-137.

Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3-7.

Жиляев Г.Г. Жизнеспособность популяций. Львов, 2005. 304 с.

Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2007. Т. 112. Вып. 5. С. 36-45.

Жирнова Т.В., Мартыненко В.Б., Гайсина Р.К. Экологические особенности *Goodyera repens* (Orchidaceae) в Башкирском заповеднике // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Уфа: Информреклама, 2008. С. 57-66.

Жукова Л.А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1987. Т. 44. № 3. С. 361-374.

Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1988. 767 с.

Заварзин Г.А. Смена парадигм в биологии // Вестн. РАН. 1995. Т. 65. № 1. С. 8-23.

Заварзин Г.А. Бытие и развитие: эволюция, сукцессии, хаэссентас // Вестн. РАН..2007. Т. 77. № 4. С. 334-340.

Заноха Л.Л. Классификация зоогенной и антропогенной растительности центральносибирского сектора Арктики (полуостров Таймыр, архипелаг Северная Земля) // Растительность России. 2001. № 1. С. 6-16.

Заноха Л.Л. Заболоченные сообщества с *Salix reptans* Rupr. и *S. lanata* L. на западе тундровой зоны полуострова Таймыр // Растительность России. 2003. № 5. С. 28-40.

Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю. Анализ ассоциаций мезофитных широколиственных лесов в центре Европейской России // Растительность России. СПб. 2003. № 4. С. 3-28.

Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Распространение и классификация неморально-бореальных лесов // Восточноевропейские леса: История в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 2. С. 13-61.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю., Дегтева С.В. Высокотравные таежные леса на востоке европейской части России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3-26.

Зибзеев Е.Г. Альпийские луга с *Ranunculus altaicus* Laxm. гумидного климатического сектора Алтайско-Саянской горной системы // Вестн. Новосибирск. гос. ун-та. Сер. биология и клиническая медицина. 2009. Вып. 7. № 4. С. 57-61.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1989. 146 с.

Злобин Ю.А. Структура фитопопуляций // Усп. совр. биол. 1996. Т. 116. №2. С. 133-146.

Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.

Зыбалов В.С., Миркин Б.М. Управление функцией агроценозов. Роль промежуточных посевов и поликультур // Сельскохозяйственная биология. 2002. № 1. С. 3-10.

Иванов В.Ф., Молчанов Е.Ф., Корженевский В.В. Растительность и почвообразование на извержениях грязевых вулканов в Крыму // Почвоведение. 1989. № 2. С. 5-12.

Ишибирдин А.Р., Миркин Б.М., Соломец А.И., Саханов М.Т. Синтаксономия рудеральной растительности Башкирии / БНЦ УрО АН СССР. Уфа, 1988. 162 с.

Ишибирдин А.Р., Муллагулов Р.Ю., Янтурин С.И. Растительность горного массива Ирмель. Синтаксономия и вопросы охраны. Уфа, 1996. 112 с.

Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Морфологическая интеграция как показатель условий роста растений // Популяции в пространстве и времени: Сб. Мат-лы VIII Всерос. попул. сем. (11-15 апреля 2005 г.). Нижний Новгород, 2005. С. 135-136.

Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р. Об онтогенетических аспектах эколого-ценотических стратегий травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сб. матер. VII Всерос. попул. сем. (16-21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004 а. Ч. I. С. 98-99.

Ишмуратова М.М., Ишибирдин А.Р. К оценке состояния и природоохранной значимости ценопопуляций редких видов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сб. матер. Всерос. науч. конф. (18-24 сентября 2004 г.). Йошкар-Ола, 2004 б. С. 150-151.

Ишмуратова М.М., Набиуллин М.И., Суюндуков И.В., Ишибирдин А.Р. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа: Гилем, 2010. 176 с.

Казанцева Т.И. Продуктивность зональных растительных сообществ степей и пустынь Гобийской части Монголии. М.: Наука, 2009. 336 с.

Камышев Н.С., Хмелев К.Ф. Растительный покров Воронежской области. Воронеж, 1976. 184 с.

Карамышева З.В. Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке // Ботан. журн. 1967. Т. 52. № 8. С. 1132-1135.

Карамышева З.В., Рачковская З.И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1973. 321 с.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 176 с.

Карпов Д.Н., Юрицина Н.А. Растительность засоленных почв Южного Урала и сопредельных территорий. Тольятти, 2006. 124 с.

Классификация растительности СССР. Ред. Б.М.Миркин. М.: Изд-во МГУ, 1986. 206 с.

Кононов К.Е., Наумова Л.Г. Сравнение результатов оценки отношения видов к фактору увлажнения физиологическими и фитоценотическими методами // Сравнительный анализ и математическое моделирование фитоценотических систем / БФАН СССР. Уфа, 1982. С. 69-73.

Корженевский В.В. Современное состояние и уровни фитоиндикации // Журн. общ. биол. 1992. Т. 53. № 5. С. 704-714.

Королева Н.Е. Синтаксономический обзор болот тундрового пояса Хибинских гор (Мурманская область) // Растительность России. 2001. № 2. С. 49-57.

Королева Н.Е. Безлесные растительные сообщества побережья Восточного Мурмана (Кольский полуостров, Россия) // Растительность России. 2006. № 9. С. 20-42.

Королюк А.Ю. Растительность // Степи Центральной Азии. Новосибирск: Наука, 2002. С. 45-94.

Королюк А.Ю. Степная растительность (Festuca-Brometea) предгорий Западного Алтая // Растительность России. 2007. № 10. С. 38-60.

Королюк А.Ю. Модель сопки – метод анализа структуры растительного покрова // Растительность России. 2008. № 13. С. 117-122.

- Коротков К.О. Леса Валдая. М.: Наука, 1991. 160 с.
- Косицын В.Н. Изменение соотношения полов в популяции *Rubus chamaemorus* L. при возрастных сменах соснового древостоя // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. Й-Ола: Перидика, 1998. С. 83-85.
- Крестов П.В. Растительный покров и фитогеографические линии северной Пацифики: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2006. 42 с.
- Кузяхметов Г. Г., Дубовик И. Е. Методы изучения почвенных водорослей. Уфа, 2001. 56 с.
- Кун Т. Структура научных революций. М.: Прогресс, 1975. 300 с.
- Кунафин А.М., Широких П.С., Мартыненко В.Б. Оценка эффективности восстановительной сукцессии после рубок с использованием фитосоциологических спектров // Изв. Самарск. научн. центра РАН. 2011. Т. 13. № 5 (2). С. 80-89.
- Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
- Куркин К.А. Системное конструирование луговых травосмесей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. № 4. С. 3-14.
- Куркин К.А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // Ботан. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 437-447.
- Куркин К.А. Фитоценотическая конкуренция. Системная взаимосвязь между парциальными давлениями за различные ресурсы // Ботан. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 723-732.
- Кучеров И.Б. О принципе дополнительности в геоботанике: методологические предпосылки возникновения комплементарных подходов к изучению растительности // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56. № 4. С. 486-505.
- Кунафин А.М., Широких П.С., Мартыненко В.Б. Оценка эффективности восстановительной сукцессии после рубок с использованием фитосоциологических спектров // Изв. Самарск. научн. центра РАН. 2011. Т. 13. № 5 (2). С. 86-89.
- Лабинская А. С. Практикум по микробиологическим методам исследования. М.: Медгиз, 1963. 464 с.
- Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 13- 75.
- Лавренко Е.М., Юнатов А.А. Залежный режим в степях как результат воздействия полевки Брандта на степной травостой и почву // Ботан. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 128-139.
- Лапишина Е.Д. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск, 2010. 186 с.
- Лащинский Н.Н. Растительность Салаирского края. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2009. 263 с.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с.
- Посев Г.А., Чорбадзе Н.Б., Голуб В.Б. Влияние минерализации воды на продуктивность и морфологические показатели тростника в западных подстепных ильменях дельты Волги // Тез. докл. Всесоюзн. научн. совещ. «Ландшафтная индикация для рационального использования природных ресурсов». М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 118-119.
- Лысенко Т.М., Карпов Д.Н., Голуб В.Б. Галофитные растительные сообщества Ставропольской депрессии (Самарская область) // Растительность России. 2003. № 4. С. 42-50.
- Мазинг В.В. Структурные уровни растительного покрова // Уч. зап. Тартус. ун-та. Тарту, 1988. Вып. 812. С. 122-141.
- Макунина Н.И. Зонально-поясные типы растительных сообществ лесостепи Западной и Средней Сибири // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). Т.1. СПб., 2011. С. 370-373.

Макунина Н.И., Мальцева Т.В. Лесостепной комплекс Алтае-Саянской горной области // Сиб. экол. журн. 2002. Т. 9. № 5. С. 611-616.

Макунина Н.И., Мальцева Т.В. Луга лесного пояса восточного макросклона Кузнецкого Алатау // Растительность России. 2003. № 4. С. 51-61.

Макунина Н.И., Мальцева Т.В., Паришутина Л.П. Горная лесостепь Тувы // Растительность России. 2007. № 10. С. 61-88.

Малиновский К.А. Задачи и методы изучения динамики популяций растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наук. думка, 1987. С. 3-9.

Мальшиев Л.И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Ботан. журн. 1975. Т. 60. № 11. С. 1537-1550.

Мальшиев Л.И. Площадь выявления флоры // Экология. 1991. № 2. С. 3-14.

Мальшиев Л.И. Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Мат-лы III рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Кунгур, 1988. СПб.: Наука, 1994. С. 34-87.

Мальцева Т.В., Макунина Н.И. Луга Северо-Восточного Алтая // Растительность России, 2002. № 3. С. 22-31.

Мальцева Т.В., Макунина Н.И. Луга северо-западной части Кузнецкого Алатау // Растительность России. 2005. № 7. С. 76-81.

Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.

Марков М.В. Жизненный цикл двулетних растений с общебиологических позиций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. № 4. С. 51-67.

Мартыненко В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны. Автореф. дисс. ...д-ра биол. наук. Уфа, 2009. 32 с.

Мартыненко В.Б., Соломещ А.И., Журнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа: Гилем, 2003. 203 с.

Мартыненко В.Б., Ямалов С.М., Жигунов О.Ю., Филинов А.А. Растительность государственного природного заповедника «Шульган-Таш». Уфа: Гилем, 2005. 272 с.

Мартыненко В.Б., Жигунова С.Н., Соломещ А.И. Синтаксономия водоохранно-защитных лесов Уфимского плато // Водоохранно-защитные леса Уфимского плато: экология, синтаксономия и природоохранная значимость / под ред. А.Ю.Кулагина. Уфа: Гилем, 2007. С. 166-229.

Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / под ред. Б.М.Миркина. Уфа: Гилем, 2008. С. 124-240.

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

Матвеева Н.В. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Растительность России. 2006. № 8. С. 3-87.

Матвеева Н.В., Лавриненко О.В. Растительность маршей северо-востока Малоземельской тундры // Растительность России. 2011. № 17-18. С. 45-69.

Мейен С.В. Принцип сочувствия // Пути в незнаемое. Сб. 13. М.: Советск. писатель, 1977. С. 401-430.

Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Л. Б. Заугольнова, Т. Ю. Браславская (отв. ред.). М.: Т-во научн. изд. КМК, 2010. 383 с.

Минина И.П. Травосмеси // Травы и травосмеси для улучшения сенокосов и пастбищ. М.: Колос, 1971. С. 5-56.

Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с.

- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 9. М.: ВИНТИ, 1989. 126 с.
- Миркин Б.М., Горская Т.Г. Теоретические аспекты анализа сукцессий в травосмесях // Биол. науки. 1989. № 1. С. 7-17.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние, тенденции развития науки о растительности и новое в понимании природы фитоценоза // Усп. совр. биол. 1994. Т. 114. Вып. 1. С. 5-21.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призмах идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 489-497.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Основы общей экологии. М.: Университетская книга, 2005. 240 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Миркин Б.М., Абрамова Л.М., Ишбирдин А.Р. и др. Сегетальные сообщества Башкирии / Башк. фил. АН СССР. Уфа, 1985. 155 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 222 с.
- Миркин Б.М., Хазиев Ф.Х., Хазиахметов Р.М., Бахтизин Н.Р. Экологический императив сельского хозяйства Республики Башкортостан. Уфа: Гилем, 1999. 165 с.
- Миркин Б.М., Хасанова Г.Р., Абрамова Л.М., Суюндуков Я.Т. Сукцессии в посевах многолетних трав: закономерности, вклад в биоразнообразие и устойчивость агроэкосистем // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 4. С. 39-45.
- Миркин Б.М., Шайхисламова Э.Ф., Хасанова Г.Р., Суюндуков Я.Т. Изменение состава сегетальных сообществ Башкирского Зауралья за последние 20 лет (1982-2002 гг.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 2. С. 66-71.
- Миркин Б.М., Шайхисламова Э.Ф., Ямалов С.М., Суюндуков Я.Т. Анализ динамики сегетальной растительности Башкирского Зауралья за 20 лет (1982-2002 гг.) с использованием метода Браун-Бланке // Экология. 2007. № 2. С. 158-160.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Мартыненко В.Б. Синтаксономия растительности Башкортостана: 25 лет развития (1979-2004) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 1. С. 72-77.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Баянов А.В., Наумова Л.Г. Вклад метода Браун-Бланке в объяснение причин видového богатства растительных сообществ // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 4. С. 285-295.
- Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Наумова Л.Г. Анализ факторов, определяющих видовое богатство сообществ лесов Южного Урала // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 2. С. 131-143.
- Миронова С.И. Развитие техногенных сукцессионных систем растительности в условиях криолитозоны: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1999. 32 с.
- Мониторинг рекреационных лесов. М.: ОНТИ ПНЦ РАН, 2003. 168 с.
- Мордкович В.Г. Основы биогеографии. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2005. 236 с.
- Морозов Г.Ф. Избранные труды (Классики отечественного лесоводства). М.: ВНИИЛМ, 2004. 416 с.
- Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.Г., Костина В.А. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса // Растительность России. 2008. № 13. С. 61-81.
- Мулдашев А.А. Флористические находки в Башкортостане (Россия) // Ботан. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 120-129.

Муллагулов Р.Т. Сукцессии растительных сообществ и изменение признаков почв под влиянием выпаса в зональных вариантах степных экосистем Башкирского Зауралья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Уфа, 2010. 16 с.

Найданов Б.Б. Флора и растительность засоленных местообитаний Юго-Западного Забайкалья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Томск, 2011. 18 с.

Наумова Л.Г. Флористическая классификация пойменных лугов зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 9. Вып. 3. С. 75-83.

Наумова Л.Г., Злобин Ю.А. Основы популяционной экологии растений. Уфа: Изд-во БГПУ, 2009. 88 с.

Наумова Л.Г., Хусаинов А.Ф. Научно-исследовательская деятельность студентов: изучение флоры населенных пунктов: учебно-методическое пособие для бакалавров и магистров. Уфа: Изд-во БГПУ, 2010. 116 с.

Наумова Л.Г., Гоголева П.А., Миркин Б.М. О симфитосоциологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 6. С. 60-72.

Науялис И.И. Значение работ А.С. Уотта по изучению *Pteridium aquilinum* для разработки проблем структуры и динамики фитоценозов // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 10. С. 1494-1501.

Нечаева Н. Т., Мухаммедов Г.М. Мониторинг природной и улучшенной растительности центральных Каракумов. Ашхабад, 1991. 164 с.

Ниценко А.А. Франко-швейцарская геоботаническая школа на современном этапе // Ботан. журн. 1956. Т. 41. № 6. С. 890-897.

Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 183 с.

Номоконов Л.И. Пойменные луга Енисея. Л.: Наука, 1959. 455 с.

Норин Б.Н. Растительный покров: Ценотическая организация и объекты классификации // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № II. С. 1449-1455.

Норин Б.Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система. Ценотические отношения. Фитогенное поле // Ботан. журн. 1987 б. Т. 72. № 9. С. 1161-1174.

Норин Б.Н. Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество - проблемные вопросы теории фитоценологии // Ботан. журн. 1987 б. Т. 72. № 10. С. 1297-1309.

Норин Б.Н. Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность и растительный покров – дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Ботан. журн. 1987 в. Т. 72. № 11. С. 1427-1435.

Одум Ю. Экология. Т. 1-2. М.: Мир, 1986. 328 с., 376 с.

Онипченко В.Г. Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2011. С. 86-155.

Определитель растений Мещеры. Ч. 2 / под ред. В.Н.Тихомирова. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1987. 212 с.

Особь и популяция – стратегия жизни: Сб. матер. IX Всерос. попул. сем. (Уфа, 2-6 октября 2006 г.). Уфа: Издательский дом ООО «Вили Окслер», 2006. Ч. 1. 540 с. Ч 2. 316 с.

Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). Т.1. Разнообразие типов растительных сообществ и вопросы их охраны. География и картография растительности. История и перспективы геоботанических исследований. СПб., 2011. 452 с.

Парфенов В.И., Ким Г.А. Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием осушения. Минск: Наука и техника, 1976. 191 с.

- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Пономарев А.Н., Дементьева Е.И. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и некоторых двудомных видов // Структура и динамика растит. покрова. М.: Наука, 1976. С. 156-157.
- Поппер К. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс, 1983. 606 с.
- Прохоров В.Н., Ламан Н.А., Шапко К.Г., Кравченко В.М. Физиолого-экологические основы оптимизации продукционного процесса агрофитоценозов (поликультура в растениеводстве). Минск: Право и экономика, 2005. 370 с.
- Путенихин В.П. Популяционная структура, сохранение генофонда и селекционное улучшение хвойных видов на Южном Урале // Биоразнообразии растений на Южном Урале в природе и при интродукции: Тр. Ботан. сада-института УНЦ РАН к 75-летию образования. Уфа: Гилем, 2009. С. 229-274.
- Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г., Шигапов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале: Изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. 276 с.
- Путенихин В.П., Шигапов З.Х., Фарукишина Г.Г. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). М.: Наука, 2005. 180 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7-204.
- Работнов Т.А. Луговедение. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1984. 319 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1992. 350 с.
- Работнов Т.А. Об экологической нише растений // Экология. 1995. № 3. С. 246-247.
- Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1998. 240 с.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Разумовский С.М. Избранные труды: Сб. науч. ст. М.: КМК Scientific Press, 1999. 560 с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 615 с.
- Раменский Л.Г. Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики / Б.М.Миркин, Н. Манибазар, Л.М. Гареева и др. Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. XIII. Л.: Наука, 1980. 284 с.
- Редькина Н.Н., Муллагулов Р.Ю., Ямбаев Ю.А. и др. Пион гибридный (*Paeonia hybrida* Pall.) – редкое, исчезающее растение Башкирского Зауралья: автокорреляционный анализ пространственной структуры генотипов в разных экологических условиях // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15. № 6. С. 937–942.
- Рейер Ю.Л. Соотношение полов в популяциях морозники // Экология популяций. М.: АН СССР, 1988. С. 277-279.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 256 с.
- Романовский Ю.Э. Конкуренция за флуктуирующие ресурсы: эволюционные и экологические следствия // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 3. С. 304-315.
- Рысин Л.П., Коваленко З.М. О возможностях использования методики школы Браун-Бланке в наших геоботанических исследованиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 1. С. 83-114.

Рябина З.Н., Князев М.С. Флора сосудистых растений Оренбургской области. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2009. С. 304-305.

Рябина З.Н., Янтурин С.И., Рябцов С.Н. и др. Роль степных пожаров в формировании растительного покрова Южного Урала. Уфа: АН РБ, Гилем, 2010. 220 с.

Рябова Т.Г., Ишибирдина Л.М. О некоторых синтаксономических закономерностях растительности городов Республики Башкортостан // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып 1. С. 70-75.

Сабуров Д.Н. Опыт классификации луговой растительности Центральной России по экологическим группам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 1. С. 72-81.

Садыков Б.Ф. Биологическая азотофиксация в агроценозах / БНЦ УрО АН СССР. Уфа, 1989. 109 с.

Сайфуллина Н.М., Ямалов С.М., Шайхисламов Э.Ф., Миркин Б.М. Статистический анализ восстановительных сукцессий зарастания заброшенных населенных пунктов в горно-лесной зоне Республики Башкортостан // Экология. 2008. № 5. С. 385-389.

Секретарева Н.А. Сообщества кустарниковых ив в верховьях реки Длинной (Северная Корея, Северо-Восточная Азия) // Растительность России. 2001. № 1. С. 36-42.

Секретарева Н.А. Евтрофные сообщества кустарниковых ив в среднем течении реки Паляваам (западная часть Чукотского нагорья, Северо-Восточная Азия) // Растительность России. 2003. № 5. С. 41-49.

Семенщицков Ю.А. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского муждуречья. Брянск: РИО БГУ, 2009. 400 с.

Семенщицков Ю.А., Кузьменко А.А. Лесная растительность моренных и вводно-ледниковых равнин северо-запада Брянской области. Брянск: ГУП «Брянск. обл. полигр. объединение», 2011. 112 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146-208.

Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. С. 75-86.

Середа М.М. Синтаксономия петрофитных степей бассейна реки Дон: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2003. 19 с.

Сидоренко В.Г., Бердюкова В.А., Сурова Н.Г. Конструирование мозаичных агроценозов. I. Анализ соотношения горизонтальной структуры и запаса надземной и подземной фитомассы // Биол. науки. 1992 а. № 6. С. 106-112.

Сидоренко В.Г., Бердюкова В.А., Сурова Н.Г. Конструирование мозаичных агроценозов. IV. Общий анализ сукцессий // Биол. науки. 1992 б. № 6. С. 127-133.

Синантропная растительность Зауралья и горно-лесной зоны Республики Башкортостан: фиторекультивационный эффект, синтаксономия, динамика. Уфа: Гилем, 2008. 512 с.

Синельникова Н.В. Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верховий Колымы. ИБПС ДВО РАН. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 214 с.

Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.

Скрипчинский В.В. К постановке вопроса об интродукции растительных сообществ // Интродукция, акклиматизация и введение в культуру ценных растений (Тр. СНИИСХ. 43). Ставрополь, 1977. С. 70-77.

Смагин В.А. Растительность болот в бассейне реки Муроягун (Сургутское Полесье, Западная Сибирь) // Растительность России. 2003. № 4. С. 62-77.

Смагин В.А., Напреенко М.Г. Сообщества с участием *Sphagnum rubellum* Wils. на болотах юго-восточной части Балтийского региона // Растительность России. 2003. № 5. С. 50-61.

Смелянский Н.Э. Механизмы сукцессий // Усп. совр. биол. 1993. Т. ИЗ. Вып. 1. С. 36-45.

Смирнова О.В. Реконструкция формирования и развития лесного пояса Восточной Европы в голоцене // Динамика современных экосистем в голоцене. М., 2006. С. 217-223.

Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 177-181.

Сорокин А.Н. Экология и синтаксономия приморских сообществ классов *Sakiletea maritimae* и *Nonkenyo-Elymetea agerarii* Европейской части России: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2007. 18 с.

Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. Общая биогеосистемная экология. Новосибирск: СО Наука, 1993. 384 с.

Структура горных фитоценологических систем Субарктики / под ред. Б.Н.Норина. СПб.: Наука, 1995. 195 с.

Сукачев В.Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. М.; Л., 1954. Т. 1. С. 449-463.

Сумина О.И. Формирование растительности на техногенных местообитаниях Крайнего Севера России: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. СПб., 2011. 32 с.

Сумина О.И., Копцева Е.М. Разнообразие и динамика растительности карьеров в лесотундре Западной Сибири (окрестности г. Лабитнанги, Ямало-Ненецкий АО) // Растительность России. 2004. № 6. С. 83-103.

Суюндуков И.В. Численность популяций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на градиенте ухудшения условий роста // Особь и популяция – стратегия жизни: Сб. матер. IX Всерос. попул. сем. (Уфа, 2-6 октября 2006 г.). Уфа: Издательский дом ООО «Вили Окслер», 2006. Ч. 1. С. 230-233.

Суюндуков И.В. Охраняемые орхидные памятники природы «Гора Куркак» // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территории Республики Башкортостан. Уфа: Информреклама, 2008. С. 99-105.

Таран Г.С., Седельникова Н.В., Писаренко О.Ю., Голомолзин В.В. Флора и растительности Елизаровского государственного заказника (Нижняя Обь). Новосибирск: Наука, 2004. 212 с.

Тарасова В.Н., Горшков В.В., Жулай И.А. Динамика восстановления видового разнообразия лишайников в сосняке зеленомошном после низового пожара 1994 г. в заповеднике «Кивач» (Южная Карелия) // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат.-лы. Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). Т. 2. СПб., 2011. С. 237-240.

Таргульян В.О., Соколов И.А. Структурный и функциональный подход к почве: почва-память и почва-момент // Математическое моделирование в экологии. М., 1978. С. 17-33.

Телятников М.Ю. Синтаксономическая характеристика травяно-кустарничково-моховых тундр северо-восточной части плато Путорана // Вест. Новосибирск. гос. ун-та. 2009. Сер. биология и клиническая медицина. Вып. 7. № 4. С. 35-42.

Телятников М.Ю. Классификация и пространственная структура высокогорной растительности северо-западной части плато Путорана // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат.-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). Т.1. СПб., 2011. С. 268-271.

Теоретические и прикладные проблемы использования, сохранения и восстановления биологического разнообразия травяных экосистем: материалы Международной научной конфе-

ренции (г. Михайловск, 16-17 июня 2010 г.) / ГНУ Ставропольский НИИСХ Россельхозакадемии. Ставрополь: АГРУС, 2010. 448 с.

Тетерюк Б.Ю. Основы управления рекультивационной сукцессией в техногенных ландшафтах тундровой зоны: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Уфа, 1996. 18 с.

Тетерюк Б.Ю., Соломещ А.И. Синтаксономия водной и прибрежно-водной растительности озера Синдор (Республика Коми) // Растительность России. 2003. № 4. С. 78-89.

Тихомиров В.Н. О системе цветковых растений // Биол. науки. 1985. № 1. С. 16-25.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. гос. унта, 1974. 244 с.

Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука СО, 1986. 196 с.

Трасс Х.Х. Геоботаника: история и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 257 с.

Троценко В.И., Жатова Г.А. Половая структура ценопопуляций *Origanum vulgare* L. // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола: Периодика, 1998. С. 236-237.

Туганаев В.В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М.: Наука, 1984. 87 с.

Туганаев В.В., Пузырев А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Уральск. ун-та, 1988. 124 с.

Туганаев А.В., Туганаев В.В. Состав, структура и эволюция агроэкосистем в Европейской России (лесная и лесостепная зоны) в Средневековье (VI-XVI вв. н.э.). Ижевск: Издательский дом «Удмуртский университет», 2007. 198 с.

Турубанова Л.П., Миркин Б.М. О сукцессиях в посевах канареечника в условиях средней тайги // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1583-1590.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

Уланова Н.Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России): Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 46 с.

Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 1. С. 251-254.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-33.

Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119-134.

Усманов И.Ю., Рахманкулова Э.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений: Учебник. М.: Логос, 2001. 224 с.

Утехин В.Д. Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. Л.: Наука, 1977. 148 с.

Федоров В.Д. Заметки о парадигме вообще и об экологической парадигме в частности // Вестн. МГУ. Биология. 1977. № 3. С. 8-22.

Федоров Н.И. Род *Delphinium* L. на Южном Урале: экология, популяционная структура и биохимические особенности. Уфа: Гилем, 2003. 149 с.

Флора Липецкой области / Под ред. В.Н.Тихомирова. М.: Аргус, 1996. 374 с.

Флора и растительность Южно-Уральского государственного заповедника / отв. ред. Б.М. Миркин. Уфа: Гилем, 2008. 528 с.

Флора и растительность Национального парка «Башкирия» (синтаксономия, антропогенная динамика, экологическое зонирование) / под ред. Б.М. Миркина. Уфа: Гилем, 2010. 512 с.

Хайбуллина Л.С., Суханова Н.В., Кабиров Р.Р., Соломеш А.И. Синтаксономия сообществ почвенных водорослей Южного Урала. 2. Класс *Bracteacocco minoris-Hantzschietea amphioxys class nova* // Альгология. 2006. Т. 16, № 2. С. 194-215.

Хасанова Г.Р. Роль старовозрастных посевов многолетних трав в восстановлении степных экосистем Зауралья Республики Башкортостан: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Уфа, 2001. 16 с.

Холод С.С. Классификация растительности острова Врангеля // Растительность России. 2007. № 11. С. 3-135.

Хусаинов А.Ф. Синтаксономия и антропогенная динамика растительности месторождения «Медвежье» (Север Западной Сибири): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Уфа, 1996. 16 с.

Цвелев Н.Н. Василисник – *Thalictrum* L. / Флора Восточной Европы. Т. X. СПб.: Мир и семья, 2001. С. 186-195.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 134 с.

Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 134 с.

Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 183 с.

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

Чемерис Е.В., Бобров А.А. Сообщества *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert верховий и долин малых рек Верхнего Поволжья // Растительность России. 2002. № 3. С. 77-82.

Чернов И.Ю., Бобров А.А. Общие вопросы биоразнообразия почв // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия. М.: Т-во научн. изд. КМК. 2011. С. 16-21.

Черосов М.М. Синантропная растительность Якутии: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2006. 32 с.

Черосов М.М., Слетцова Н.П., Миронова С.И. и др. Синтаксономия синантропной растительности Якутии. Якутск, 2005. 575 с.

Чукаева Н.В. Белый клевер в оценке состояния окружающей среды // Естествознание и гуманизм. 2010. Т. 6. № 1. С. 54-55.

Шайхисламова Э.Ф. Анализ динамики сегетальной растительности Зауралья Республики Башкортостан за 20 лет (1982-2002 гг.): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Уфа, 2005. 16 с.

Шенников А.П. Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 510 с.

Шенников А.П. Заметки о методе классификации по Браун-Бланке // Академику В.Н.Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 581-590.

Шенников А.П. К созданию единой естественной классификации растительности // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 124-132.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1964. 447 с.

Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 561-571.

Широких П.С., Кунафин А.М. Синтаксономический анализ вторичных лесов центрально-возвышенной части Южного Урала // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). Т.1. СПб., 2011. С. 313-316.

Шмидт В.М. Статистические методы сравнительной флористики. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1980. 176 с.

Шушпанникова Г.С., Попова А.М. Ценоотическое разнообразие луговой растительности пойм рек Вычегды и Печоры // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). Т. 1. СПб., 2011. С. 319-322.

Элтон Ч. Экология нашествия животных и растений. М.: Изд. Иностран. лит., 1960. 229 с.

- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 236 с.
- Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теор. и метод. пробл. в сравнительной флористике: Мат-лы II рабочего совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л.: Наука, 1987. С. 13-18.
- Ямалов С.М. Синтаксономия и динамика травяной растительности Южно-Уральского региона: Автореф. дисс. ...докт. биол. наук. Уфа, 2011. 32 с.
- Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Голуб В.Б., Баишева Э.З. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан (препринт). Уфа, 2004. 62 с.
- Янбаев Ю.А., Косарев М.Н., Бахтиярова Р.М. и др. Генетические аспекты сохранения биологического разнообразия. Уфа: БГУ, 2000. 108 с.
- Янтурин С.И. Влияние экологических факторов на горизонтальную структуру лугового сообщества: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1981. 19 с.
- Aarssen L.W. Causes and consequences of variation in competitive ability in plant communities // J. Veget. Sci. 1992. V. 3. № 2. P. 165-174.
- Agarwal M., Shrivastava N., Padh H. Advances in molecular marker techniques and their application in plant sciences // Plant Cell. Rep. 2008. V. 27. P. 617-631.
- Agnew A.D.Q., Wilson J.B., Sykes M.T. A vegetation switch as the cause of forest/mire ecotone in New Zealand // J. Veget. Sci. 1993. V. 4. № 2. P. 273-278.
- Aguilar Silva F.J., Diaz Barradas M.C., Zunzunegui M. Growth of *Halimium halimifolium* under simulated and natural browsing in the Donana National Park (SW Spain) // J. Veget. Sci. 1996. V. 7. № 5. P. 609-614.
- Alba-Lynn C., Henk S. Potential for ants and vertebrate predators to shape seed-dispersal dynamics of the invasive thistles *Cirsium arvense* and *Carduus nutans* in their introduced range (North America) // Plant Ecol. 2010. V. 210. № 2. P. 291-301.
- Alberti J., Canepuccia A., Pascual J., Pérez C., Iribarne O. Joint control by rodent herbivory and nutrient availability of plant diversity in a salt marsh-salty steppe transition zone // J. Veget. Sci. 2011. V. 22. № 2. P. 216-224.
- Allen M.S., Palmer M.W. Fire history of a prairie/forest boundary: more than 250 years of frequent fire in a North American tallgrass prairie // J. Veget. Sci. 2011. V. 22. № 3. P. 436-444.
- Allendorf F.V., Hohenlohe P.A., Likart G. et al. Genomics and future of conservation genetics // Nature Rev. 2010. V. 11. P. 697-710.
- Almeida-Neto M., Prado P.I., Kubota U., Bariani J.M., Aguirre G.H., et al. Invasive grasses and native Asteraceae in the Brazilian Cerrado // Plant Ecol. 2010. V. 209. № 1. P. 109-122.
- Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Ed. V.G. Onipchenko. Geobotany 29. Dodrecht/Boston/London: Kluwer Acad. Publ. 2004. 409 p.
- Amiaud B., Touzard B., Bonis A., Bouzillé J.-B. After grazing exclusion, is there any modification of strategy for two guerrilla species: *Elymus repens* (L.) Gould and *Agrostis stolonifera* (L.)? // Plant Ecol. 2008. V. 197. № 1. P. 107-117.
- Antropogenous changes in plant cover of Estonia. Ed. L. Laasimer. Tartu: Acad. sci. of the ESSR, 1981. 163 pp.
- Arévalo J.R., Afonso L., Naranjo A., Salas M. Invasion of the Gran Canaria ravines ecosystems (Canary Islands) by the exotic species *Acacia farnesiana* // Plant Ecol. 2010. V. 206. № 2. P. 185-193.
- Arnan X., Rodrigo A., Retana J. Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness // J. Veget. Sci. 2007. Vol. 18. P. 111-122.
- Ashton D.H., Kelliher K.J. Effects of forest soil dessiccation on the growth of *Eucalyptus regnans* F.Muell. seedling // J. Veget. Sci. 1996. V. 7. № 4. P. 487-496.

Austin M.P., Gaywood M.J. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 4. P. 473-482.

Austin M.P., Smith T.M. A new model for continuum concept // *Vegetatio*. 1989. V. 83. P. 35-47.

Baar J. The ectomycorrhizal flora of primary and secondary stands of *Pinus sylvestris* in relation to soil conditions and ectomycorrhizal succession // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 4. P. 497-504.

Baeza M.J., Raventys, J. Escarré A., Vallejo V.R. Fire Risk and Vegetation Structural Dynamics in Mediterranean Shrubland // *Plant Ecol.* 2006. V. 187. № 2. P. 189-201.

Baeza M.J., Santana V.M., Pausas J.G., Vallejo V.R. Successional trends in standing dead biomass in Mediterranean basin species // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 3. P. 467-474.

Bai W., Sun X., Wang Z., Li L. Nitrogen addition and rhizome severing modify clonal growth and reproductive modes of *Leymus chinensis* population // *Plant Ecol.* 2009. V. 205. № 1. P. 13-21.

Baisheva E.Z. Bryophyte vegetation of Bashkiria, South Urals. II. Communities of north-eastern Bashkiria // *Arctoa*. 1995. № 4. P. 55-63.

Baker H.G. Patterns of plant invasion in North America // *The Ecology and biological invasions of North America and Hawaii*. Eds. H.A. Mooney, J.A. Drake. New York: Springer, 1986. P. 44-57.

Bakker J.P., Olff H., Willems J.H., Zobel M. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 2. P. 147-156.

Bardgett R.D., Smith R.S., Shiel R.S. et al. Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems // *Nature*. 2006. V. 439. P. 969-972.

Barkman J.J. New systems of plant growth forms and phenological plant types // *Plant form and vegetation structure*. Ed. by M.J.A. Werger. The Hague: SPB Acad. Publ. 1988. P. 9-44.

Baskauf C.J., Burke J.M. Population genetics of *Astragalus bibullatus* (Fabaceae) using AFLPs // *J. Heredity*. 2009. V. 100. № 4. P. 424-431.

Bazzaz F.A. Plant-plant interactions in successional environments // *Perspectives on plant competition*. San-Diego: Acad. press, 1990. P. 239-264.

Beever E.A., Tausch R.J., Thogmartin W.E. Multi-scale responses of vegetation to removal of horse grazing from Great Basin (USA) mountain ranges // *Plant Ecol.* 2008. V. 196. № 2. P. 163-184.

Bell T., Freckleton R.P., Lewis O.T. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree // *Ecol. Letters*. 2006. V. 9. P. 569-574.

Bender E.A., Case T.J., Gilpin M.E. Perturbation experiments in community ecology. Theory and practice // *Ecology*. 1984. V. 65. № 1. P. 1-13.

Bengtsson J., Fagerstrom T., Rydin H. Competition and coexistence in plant communities // *Tr. Ecol. Evol.* 1994. V. 9. P. 246-250.

Benson E.J., Hartnett D.C. The Role of Seed and Vegetative Reproduction in Plant Recruitment and Demography in Tallgrass Prairie // *Plant Ecol.* 2006. V. 187. № 2. P. 163-178.

Biewer H., Poschlod P. Diaspore and gap availability limiting species richness in wet meadows // *Folia Geobot.* 2005. V. 40. № 1. P. 13-34.

Biological invasions. A global perspective. SCOPE 37. Eds. Drake J.A., Mooney H.A., di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmanek M., Williamson M. Chichester: John Wiley & Sons, 1989. 525 p.

Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Eds. F. di Castri, A.J. Hansen, M. Debussche. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1990. 428 p.

Biondi T., Casavecchia S. The halophilous retro-dune grasslands of the Italian Adriatic coastline // *Braun-Blanquetia. Recueil de travaux de geobotanique / review of geobotanical monographs*. 2010. V. 46. P. 111-128.

Bishop C.L., Wardell-Johnson G.W., Williams M.R. Community-level changes in *Banksia* woodland following plant pathogen invasion in the Southwest Australian Floristic Region // *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21. № 5. P. 888–898.

Blumenthal D., Mitchell C.E., Pyšek P., Jarošík V. Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion // *PNAS*. 2009. V. 106. № 19. P. 7899–7904.

Bornette G., Amoros C. Disturbance regimes and vegetation dynamics: role of floods in riverine wetlands // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 5. P. 615–622.

Bossdorf O., Auge H., Lafuma L. et al. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant population // *Oecologia*. 2005. V. 144. № 1. P. 1–15.

Botkin D.B. Causality and succession // *Forest succession: Concepts and application*. N.Y. etc.: Springer-Verlag, 1981. P. 36–55.

Bountin C., Keddy P.A. A functional classification of wetland plants // *J. Veget. Sci.* 1993. V. 4. № 5. P. 591–600.

Box E.O. Plant functional types and climate at the global scale // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 3. P. 309–320.

Box E.O., Fujiwara K. What else can be done with relevé data: Eastern North America // *Braun-Blanquetia. Recueil de travaux de geobotanique / review of geobotanical monographs*. 2010. V. 46. P. 145–148.

Brancaleoni L., Gualmini M., Tomaselli M., Gerdo R. Responses of subalpine dwarf-shrub heath to irrigation and fertilization // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. P. 337–344.

Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie*. 3 Aufl. Wien, 1964. 865 s.

Braun-Blanquetia. Recueil de travaux de geobotanique / review of geobotanical monographs. V. 46. Centenaire de la phytosociologie. Rédacteur Franco Pedrotti. Camerino, 2010. 423 p.

Briones O., Montaca C., Ezcurra E. Competition between three Chihuahuan species: evidence from plant size-distance relations and root distribution // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 3. P. 453–460.

Brodshaw R.H. W. Tree species dynamics and disturbance in three swedish boreal forest stands during last two thousand years // *J. Veget. Sci.* 1993. V. 4. № 6. P. 759–764.

Bruelheide H. 2000. A new measure of fidelity and its application to defining species groups // *J. Veget. Sci.* Vol. 11. P. 167–178.

Bruun H.H., Moen J., Virtanen R., Grytnes J.-A., Oksanen L., Angerbjörn A. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities // *J. Veget. Sci.* 2006. V. 17. P. 37–46.

Bugmann H. Functional types of trees in temperate and boreal forests: classification and testing // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 3. P. 359–370.

Burke M.J.W., Grime J.P. An experimental study of plant community invasibility // *Ecology*. 1996. V. 77. P. 776–790.

Burkle L.A., Irwin R.E. The effects of nutrient addition on floral characters and pollination in two subalpine plants, *Ipomopsis aggregata* and *Linum lewisii* // *Plant Ecol.* 2009. V. 203. № 1. P. 83–98.

Burton M.L., Samuelson L.J. Influence of urbanization on riparian forest diversity and structure in the Georgia Piedmont, US // *Plant Ecol.* 2008. V. 195. № 1. P. 99–115.

Caldwell M.M., Dawson T.E., Richards J.H. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants // *Oecologia*. 1998. V. 113. № 2. P. 151–161.

Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P. et al. Positive interaction among alpine plants increase with stress // *Nature*. 2002. V. 417. P. 844–848.

Calvico A., Galetto L. Variation in sexual expression in relation to plant height and local density in the andromonoecious shrub *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae) // *Plant Ecol.* 2010. V. 209. № 1. P. 37–45.

Caplan J.S., Yeakley J.A. Water relations advantages for invasive *Rubus armeniacus* over two native ruderal congeners // *Plant Ecol.* 2010. V. 210. № 1. P. 169-179.

Carmona-Díaz G., García-Franco J.G. Reproductive success in the Mexican rewardless *Oncidium cosymbephorum* (Orchidaceae) facilitated by the oil-rewarding *Malpighia glabra* (Malpighiaceae) // *Plant Ecol.* 2009. V. 203. № 2. P. 253-261.

Castellanos E.M., Figueroa M.E., Davy A.J. Nucleation and facilitation in saltmarsh succession: interactions between *Spartina maritima* and *Arthrocnemum perenne* // *J. of Ecology.* 1994. V. 82. P. 238-248.

Catorci A., Vitanzi A., Tardella F.M. Plant species diversity and distribution along environmental gradients in a submediterranean forest landscape (central Italy) // *Braun-Blanquetia. Recueil de travaux de geobotanique / review of geobotanical monographs.* 2010. V. 46. P. 171-179.

Cervera J.C., Parra-Tabla V. Seed germination and seedling survival traits of invasive and non-invasive congeneric *Ruelliaspecies* (Acanthaceae) in Yucatan, Mexico // *Plant Ecol.* 2009. V.205. № 2. P. 285-293.

Chapin F.S., Walker L.R., Fastie Ch.L., Sharman L.C. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska // *Ecol. Monogr.* 1994. 64 (2). P. 149-175.

Chapin F.S., Bret-Harte M.S., Hobbie S.E., Zhong H. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 3. P. 347-358.

Chave J., Muller-Landau H.C., Levin S.A. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity // *Am. Nat.* 2002. V. 159. P. 1-23.

Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity // *Ann. Rev. of Ecology and Systematics.* 2000. Vol. 31. P. 343-366.

Chesson P.L., Warner R.R. Environmental variability promotes coexistens in lottery competitive models // *Am. Nat.* 1981. V. 117. P. 923-943.

Chittka L., Schurkens S. Successful invasion of a floral market. An exotic Asian plant has moved in on Europe's river-banks by bribing pollinators // *Nature.* 2001. V. 411. P. 653.

Christensen D.L., Gorchoy D.L. Population dynamics of goldenseal (*Hydrastis canadensis*) in the core of its historical range // *Plant Ecol.* 2010. V. 210. № 2. P.195-211.

Chytrý M., Pesout P., Anenchonov O.A. Syntaxonomy of vegetation of Svjatoj Nos Peninsula, Lake Baikal. 1. Non forest communities // *Folia Geobot. Phytotax.* 1993. V. 28. P. 337-383.

Chytrý M., Anenchonov O.A., Danihelka J. Plant communities of the Bolshoj Chivyrkuy River Valley, Barguzinskij Range, East Siberia // *Phytocoenologia.* 1995. V. 25. P. 399-434.

Chytrý M. (Ed.). Vegetace České republiky. 1. Travinná a keříčová vegetace. Praga? 2007. 528 p.

Chytrý M., Danihelka J., Axmanová I., et al. Floristic diversity of an eastern Mediterranean dwarf shrubland: the importance of soil pH // *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21, № 6. P. 1125–1137.

Clark J.S. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees // *Science.* 2010. V.327. P. 1129-1132.

Clements F.E. Plant succession and indicators. N.Y.: Hafner press, 1973. 453 pp.

Cody M.L. Structural niches in plant communities // *Community ecology.* N.Y. a. others: Harper a. Row publ., 1986. P. 381-424.

Cole K.L., Taylor R.S. Past and current trend of change in a dune prairie/oak savanna reconstructed through a multiple-scale history // *J. Veget. Sci.* 1995. V. 6. № 3. P. 399- 410.

Collins S.L., Glenn S.M., Roberts D.W. The hierarchical continuum concept // *J.Veget. Sci.* 1993. V.4. № 2. P. 149-156.

Community ecology. Ed. J. Diamond a. T.J.Case. N.Y. a. others: Harper a. Row publ., 1986. 667 p.

Condit R., Hubbell S.P., Foster R.B. Assessing the response of plant functional types to climatic changes in tropical forests // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 3. P. 405-416.

- Connell J.H.* Diversity in tropical rain forests and coral reefs // *Science*. 1978. V. 199. P. 1302-1309.
- Connell J.H.* Apparent versus "Real" Competition in Plants // *Perspectives on plant competition*. San-Diego: Acad. press, 1990. P. 8-25.
- Connell J.H., Orias E.* The ecological regulation of species diversity // *Amer. Natur.* 1964. V. 98. P. 399-414.
- Connell J.H., Slatyer R.O.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *Amer. Natur.* 1977. V. 3. № 982. P. 1119- 1144.
- Coop J.D., Massatti R.T., Schoettle A.W.* Subalpine vegetation pattern three decades after stand-replacing fire: effects of landscape context and topography on plant community composition, tree regeneration, and diversity // *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21. № 3. P. 472– 487.
- Cripps M.G., Edwards G.R., Bourdett G.W. et al.* Enemy release does not increase performance of *Cirsium arvense* in New Zealand // *Plant Ecol.* 2010. V. 209. № 1. P. 123-134.
- Cui B., Yang Q., Zhang K., Zhao X., You Z.* Responses of saltcedar (*Tamarix chinensis*) to water table depth and soil salinity in the Yellow River Delta, China // *Plant Ecol.* 2010. V. 209. № 2. P. 279-290.
- Cutler N.A., Belyea L.R., Dugmore A.J.* Spatial patterns of microsite colonisation on two young lava flows on Mount Hekla, Iceland // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 2. P. 277–286.
- Dale M.B.* Do ecological communities exist? // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 2. P. 285- 286.
- Dale M.B.* Evaluating classification strategies // *J. Veget. Sci.* 1995. V. 6. № 3. P. 437- 440.
- D'Antonio C.M., Vitousek P.M.* Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1992. V. 23. P. 63-87.
- D'Antonio C.M., Hughes R.F., Mack M., Hitchcock D., Vitousek P.M.* The response of native species to removal of invasive exotic grasses in a seasonally dry Hawaiian woodland // *J. Veget. Sci.* 1998. V. 9. № 5. P. 699-712.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K.* Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility // *J. Ecol.* 2000. V. 88. P. 528-534.
- de Bello F., Lepš J., Sebastià M.-T.* Grazing effects on the species-area relationship: Variation along a climatic gradient in NE Spain // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. № 1. P. 25–34.
- de Bello F., Lavergne S., Meynard Ch.N., Lepš J., Thuiller W.* The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth / *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21. № 5. P. 992–1000.
- De Cáceres M., Font X., Oliva F.* 2010. The management of vegetation classifications with fuzzy clustering // *J. Veget. Sci.* Vol. 21. P. 1138-1151.
- de Römer A.H., Kneeshaw D.D., Bergeron Y.* Small gap dynamics in the southern boreal forest of eastern Canada: Do canopy gaps influence stand development? // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. P. 815-826.
- del Moral R.* Limits to convergence of vegetation during early primary succession // *J. Veget. Sci.*, 2007. V. 18. P. 479-488
- del Moral R.* Increasing deterministic control of primary succession on Mount St. Helens, Washington // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 6. P. 1145-1154.
- del Moral R., Saura J.M., Emenegger J.N.* Primary succession trajectories on a barren plain, Mount St. Helens, Washington // *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21. № 5. P. 857-867.
- del Pozo A., Ovalle C., Casado M.A. et al.* Effects of grazing intensity in grasslands of the Espinal of central Chile // *J. Veget. Sci.* 2006. V. 17. P. 791-798.
- de la Riva E.G., Casado M.A., Jiménez M.D. et al.* Rates of local colonization and extinction reveal different plant community assembly mechanisms on road verges in central Spain // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 2. P. 292-302.
- Dellafiore C.M., Gallego Fernández J.B., Muñoz Vallés S.* The rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) as a seed disperser in a coastal dune system // *Plant Ecol.* 2010. V. 206. № 2. P. 251-261.

Dell'Uomo A. Associazioni algali dei corsi d'acqua Dell'Appennino Centrale // Braun-Blanquetia. 2010. Vol. 46. P. 235-239.

Dengler J., Jansen F., Glöckler F. et al. The Global Index of Vegetation-Plot Databases (GIVD): a new resource for vegetation science // J. Veget. Sci. 2011. V. 22. P. 582-597.

Denoth M., Myers J.H. Competition between *Lythrum salicaria* and a rare species: combining evidence from experiments and long-term monitoring // Plant Ecol. 2007. V. 191. №1. P. 153-161.

Desalegn W., Beierkuhnlein C. Plant species and growth form richness along altitudinal gradients in the southwest Ethiopian highlands // J. Veget. Sci. 2010. V. 21. № 4. P. 617-626.

di Castri F. On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity // Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Eds. F. di Castri, A.J.Hansen, M.Debussche. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1990. P. 3-16.

Dierschke H. Pflanzensociologie. Stuttgart: Ulmer, 1994. 683 s.

Donfack P., Floret Ch., Pontanier R. Secondary succession in abandoned fields on dry tropical Northern Cameroon // J. Veget. Sci. 1995. V. 6. № 4. P. 499-508.

Drever C. R., Drever M.C., Christian M. et al. Fire and the relative roles of weather, climate and landscape characteristics in the Great Lakes-St. Lawrence forest of Canada // J. Veget. Sci. 2008. V. 19. № 1. P. 57-66

Drury W.H., Nisbet I.C. T. Succession // J. Arnold Arboretum. 1973. V. 54. № 3. P. 331-368.

Ducarme V., Wesselingh R.A. Performance of two *Rhinanthus* species under different hydric conditions // Plant Ecol. 2010. V. 206. № 2. P. 263-277.

Dukes J.S., Mooney H.A. Does global change increase the success of biological invaders? // Trends in Ecol. Evol. 1999. V. 14. № 4. P. 135-139.

During H.J. Life strategies of bryophytes: a preliminary review // Lindbergia. 1979. V. 5 (1). P. 2-18.

During H.J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // Bryophytes and lichens in a changing environment / J.W. Bates, A.M. Farmer (eds.). Oxford: Clarendon Press, 1992. P.1-31.

Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Ecological Studies. V. 58. Eds. H.A.Mooney, J.A.Drake. New York: Springer, 1986 a. 321 p.

Ecology of biological invasions: an Australian perspective. Eds. R.H.Groves, J.J.Burdon. Canberra and Cambridge Univ. Press. Cambridge, 1986 b. 166 p.

Egler F.E. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development // Vegetatio. 1954. V. 4. P. 412-417.

Ejrnæss R., Bruun H. H., Aude E., Buchwald E. 2004. Developing a classifier for the Habitats Directive grassland types in Denmark using species lists for prediction // Appl. Veget. Sci. Vol. 7. P. 71-80.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. 2 Aufl. // Scriptor geobot. 1979. V. 9. S. 1-106.

Elliott, K.J. Swank W.T. Long-term changes in forest composition and diversity following early logging (1919-1923) and the decline of American chestnut (*Castanea dentata*) // Plant Ecol. 2008. V. 197. № 2. P. 155-172.

Ermakov N.B. Corresponding geographical types of hemiboreal forests in North Asia: peculiarities of ecology and genesis // Phytocoenologia. 2010. 40 (1). P. 29-40.

Ermakov N.B., Cherosov M.M., Gogoleva P.A. Classification of ultracontinental boreal forests in Central Yakutia // Folia Geobot. Phytotax. 2002. 37. P. 419-440.

Ermakov N., Chytrý M., Valachnovic M. Vegetation of the rock outcrops and screes in the foreststeppe and steppe belts of the Altai and Western Sayan Mts., southern Siberia // Phytocoenologia. 2006. V. 36. № 4. P. 509-545.

- Erschbamer B., Schlag R.N., Winkler E.* Colonization processes on a central Alpine glacier foreland // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 6. P. 855–862.
- Erschbamer B., Kiebachner T., Mallaun M., Unterluggauer P.* Short-term signals of climate change along an altitudinal gradient in the South Alps // *Plant Ecol.* 2009. V. 202. № 1. P. 79–89.
- Eskelinen A., Oksanen J.* Changes in the abundance, composition and species richness of mountain vegetation in relation to summer grazing by reindeer // *J. Veget. Sci.* 2006. Vol. 17. P. 245–254
- Ewald J.* The calcareous riddle: why are there so many calciphilous species in the Central European flora // *Folia Geobot. Phytotax.* 2003. V. 38. № 4. P. 357–366.
- Fagan K.C., Pywell R.F., Bullock J.M., Marrs R.H.* The seed banks of English lowland calcareous grasslands along a restoration chronosequence // *Plant Ecol.* 2010. V. 208. № 2. P. 199–211.
- Fajardo A., Quiroz C.L., Cavieres L.A.* Spatial patterns in cushion-dominated plant communities of the high Andes of central Chile: How frequent are positive associations? // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 1. P. 87–96.
- Falinski J.B.* Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer deciduous woody plants // *Vegetatio.* 1980. V. 43. № 1/2. P. 23–38.
- Fallon S.M.* Genetic data and the listing of species under the U.S. endangered species act // *Conserv. Biol.* 2007. V. 21 (5). P. 1186–1195.
- Feoli E., Pignatti E., Pignatti S.* Successione indotta dal fuoco nel Genisto-Callunetum del Carso Triestino // *Studi trent. sci. natur. A.* 1981. № 58. P. 231–240.
- Fernandez-Palacios J.M., de Nicolas J.P.* Altitudinal pattern of vegetation variation on Tenerife // *J. Veget. Sci.* 1995. V. 6. № 2. P. 183–190.
- Ferreira de Lima R.A., Cunha de Moura L.* Gap disturbance regime and composition in the Atlantic Montane Rain Forest: the influence of topography // *Plant Ecol.* 2008. V. 197. № 2. P. 239–253.
- Final Draft Standardized National Vegetation Classification System. New York: Environmental Systems Research Inst., 1994. 70 p.
- Flahault C., Schröter C. (Hrsg.)* Phytogeographische Nomenklatur. Berichte und Vorschläge. 3. Congrè Int. Bot. Bruxelles 14–22 Mai 1910. Zürich, 1910. 40 s.
- Forest succession: Concepts and application. Ed. D.C. West et al. N.Y. etc.: Springer, 1981. 517 p.
- Franeis R., Read D.J.* The contribution of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure // *Plant and soil.* 1994. V. 159. № 1. P. 11–25.
- Fraser L.H., Carlyle C.N.* Is spotted knapweed (*Centaurea stoebe* L.) patch size related to the effect on soil and vegetation properties? // *Plant Ecol.* 2011. V. 212. № 6. P. 975–983.
- Freitag H., Golub V.B., Yuritsyna N.A.* Halophytic plant communities in the northern Caspian lowlands: 1, annual halophytic communities // *Phytocoenologia.* 2001. V. 31. № 1. P. 63–108.
- Fried G., Chauvel B., Reboud X.* A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 1. P. 49–58.
- Fujihara M.* Development of secondary pine forests after pine wild disease in western Japan // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 5. P. 729–738.
- Fujiwara K., Box E.O., Harada A.* The warm-temperate richness zone in coastal dune vegetation of continental East sides (Northern Hemisphere) // *Braun-Blanquetia.* 2010. V. 46. P. 261–269.
- Gálhidy L., Mihók B., Hagyó A. et al.* Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest // *Plant Ecol.* 2006. V. 183. № 1. P. 133–145.

*Garadnai J., Gimona A., Angelini E. et al.*¹ Scales and diversity responses to management in beech coppices of central Apennines (Marches, Italy): from floristic relevés to functional groups // *Braun-Blanquetia*. 2010. V. 46. P. 271-278.

Garsia L.V., Maranon T., Moreno A., Clemente L. Above-ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh // *J. Veget. Sci.* 1993. V. 4. № 3. P. 414- 424.

Gauthier S., Gagnon J., Bergeron Y. Population age structure of *Pinus banksiana* at the southern edge of the Canadian boreal forest // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 4. № 6. P. 783- 790.

Gerard M., el Kahloun M., Mertens W. et al. Impact of flooding on potential and realised grassland species richness // *Plant Ecol.* 2008. V. 194. № 1. P. 85-98

Gibson D.J., Menges E.S. Population structure and spatial pattern in the deciduous shrub *Ceratiola ericoides* // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 3. P. 337-346.

Gigon A. A hierarchic approach in causal ecosystem analyses the calcifugo-calcicole problem in alpine grasslands // *Potentials and limitat. ecosist. anali. (Ecol. stud., 67)*. Berlin: Springer, 1987. S. 228-244.

Gigon A., Leutert A. The dynamic key-hole model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 1. P. 29-40.

Gillet F., Gallandat J.-D. Integrated synusial phytosociology: some notes on a new multiscalar approach to vegetation analysis // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 1. P. 13-18.

Gillet F., Murisier B., Buttler A. et al. Influence of tree cover on the diversity of herbaceous communities in subalpine wooded pastures // *App. Veget. Sci.* 1999. V. 2. № 1. P. 47-54.

Golub V.B. Class *Asteretea tripolium* on the territory of former USSR and Mongolia // *Folia Geobot. Phytotax., Praha*. 1994 a. V. 29. № 1. P. 15-54

Golub V.B. The desert vegetation communities of the Lower Volga valley // *Feddes rept.* , 1994 b. V. 104. № 7-8. P. 499-515.

Golub V.B., Mirkin B.M. Grasslands of the Lower Volga valley // *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, 1986, V. 21. № 3. P. 225-336.

Golub V.B., Tchobadze N.V. The communities of the *Holostachyetalia Topa* 1939 in the area of western substeppe ilmens of the Volga delta // *Folia Geobot. Phytotax., Praha*. 1989. V. 24. №2. P. 113-130.

Golub V.B., Tchobadze N.V. Vegetation communities of western substeppe ilmens of the Volga delta // *Phytocoenologia*. 1995. V. 25. № 4. P. 449-466.

Golub V.B., Losev G.A., Mirkin B.M. Aquatic and hydrophytic vegetation of the Lower Volga valley // *Phytocoenologia*. 1991. V. 20. № 1. P. 1-63.

Gómez-Romero M., Lindig-Cisneros R., Galindo-Vallejo S. Effect of tephra depth on vegetation development in areas affected by volcanism // *Plant Ecol.* 2006. V. 183. № 2. P. 207-213.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: J. Wiley publ. 1979. 222 p.

Grime J.P. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? // *J. Veget. Sci.* 2002. V. 13. № 4. C. 457-460.

Grime J.P. Trait convergence and trite divaergence in herbaceous plant communitues: Mechanisms and consequence // *J. Veget. Sci.* 2006. V. 17. № 3. P. 255-260.

Grime J.P., Rincon E.R., Wickerson B.E. Bryophytes and plant strategy theory // *Bot. J. of the Linnean Society*. 1990. V. 104. P. 175-186.

Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to communities of British species. London: Unwin Hyman publ, 1988. 892 p.

¹ Здесь и далее в случае, если число авторов в статье превышает 4, указываются только три первых автора.

Grootjans A.P., Fresco L.F.M., de Leeuw C.C., Schipper P.C. Degeneration of species-rich *Calthion palustris* hay meadows: some considerations on the community concept // J. Veget. Sci. 1996. V. 7. № 2. P. 185-194.

Grubb P.J. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities // Community ecology. New York: Harper & Row, 1985. P. 207-225.

Gunton R.M., Petit S., Gaba S. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics // J. Veget. Sci. 2011. V. 22. № 3. P. 541-550.

Güsewell S., Edwards P. Shading by *Phragmites australis*: a threat for species-rich fen meadows? // App. Veget. Sci. 1999. V. 2. № 1. P. 61-70.

Hakes W. On the predictive power of numerical and Braun-Blanquet classification: an example from beechwoods // J. Veget. Sci. 1994. V. 5. № 2. P. 153-160.

Hájková P., Hájek M., Apostolova I. Diversity of wetland vegetation in the Bulgarian high mountains, main gradients and context-dependence of the pH role // Plant Ecol. 2006. V. 184. № 1. P. 111-130.

Hallingbäck T., Hodgetts N.G., Urmi E. How to use the new IUCN Red List categories on bryophytes. Guidelines proposed by the IUCN SSC bryophyte specialist group // Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autyn. México, Ser. Bot. 1996. V. 67. № 1. P. 147-157.

Han X., Dendy S.P., Garrett K.A., Fang L., Smith M.D. Comparison of damage to native and exotic tallgrass prairie plants by natural enemies // Plant Ecol. 2008. V. 198. № 2. P. 197-210.

Handlová V., Münzbergová Z. Seed banks of managed and degraded grasslands in the Krkonoše Mts., Czech Republic // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 2006. V. 41. № 3. P. 275-288.

Hanski I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. // Oikos. 1982. V. 38. P. 210-221.

Hara T., Nishimura N., Yamamoto S. Tree competition and species coexistens in cool- temperate old-growth forest in Southwestern Japan // J. Veget. Sci. 1995. V. 6. № 4. P. 565-574.

Harper J.L. Population biology of plants. L.: Acad. Press, 1977. 892 p.

Harrison S. Native and alien species diversity at the local and regional scales in a grazed California grassland // Oecologia. 1999. V. 121. P. 99-106.

Hart J.L., Grissino-Mayer H.D. Gap-scale disturbance processes in secondary hardwood stands on the Cumberland Plateau, Tennessee, USA // Plant Ecol. 2009. V. 201. № 1. P. 131-146.

Heerde A., Müller F., Gnüchtel A. Verbreitung, Sociologie und Ökologie von *Carex buekii* Wimm. in Sachsen // Tüexenia. 2006. V. 26. P. 339-352.

Herben T., Hara T., Marshall C., Soukupova L. Plant clonality: Biology and diversity // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 1994. V. 29. № 2. P. 113-122.

Herben T., Krahulec F., Hadinkova V., Pechackova S. Is a grassland community composed of coexisting species with low and high spatial mobility // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 1994. V. 29. № 4. P. 459-468.

Hermý M., Stieperaere H. Capitalists and proletarians (McLeod, 1884): an early theory of plant strategies // Oikos. 1985. V. 44. № 2. P. 364-366.

Hernández Á. Birds and guelder rose *Viburnum opulus*: selective consumption and dispersal via regurgitation of small-sized fruits and seeds // Plant Ecol. 2009. V. 203. № 1. P. 111-122.

Hewitt R.E., Menges E.S. Allelopathic effects of *Ceratiola ericoides* (Empetraceae) on germination and survival of six Florida scrub species // Plant Ecol. 2008. V. 198. № 1. P. 47-59.

Hill M.O. TWINSpan – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of the individuals and the attributes. Ithaca, NY: Cornell University. 1979. 90 p.

Hill M.O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique // *Vegetatio*. 1980. V. 42. P. 47-58.

Holmes S.A., Webster C.R. Herbivore-induced expansion of generalist species as a driver of homogenization in post-disturbance plant communities // *Plant Ecol.* 2011. V. 212. № 5. P. 753-768.

Holzinger B., Hülber K., Camenisch M., Grabherr G. Changes in plant species richness over the last century in the eastern Swiss Alps: elevational gradient, bedrock effects and migration rates // *Plant Ecol.* 2008. V. 195. № 2. P. 179-196.

Howell E., Stearn F. The preservation, management and restoration of Wisconsin plant communities // John T. Curtis. Fifty years of Wisconsin plant ecology. Madison: Publ. of Wisconsin Acad. Sci., Arts and Letters. 1993. P. 57-66.

Hubbel S.P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton and Oxford: Princeton Univ. Press., 2001. 375 s.

Hubbel S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional ecol.* 2005. V. 19. P. 166-172.

Huber R. Changes in plant species richness in a calcareous grassland following changes in environmental conditions // *Folia Geobot. Phytotax., Praha*. 1994. V. 29. № 4. P. 469-482.

Huebner C.D., Tobin P.C. Invasibility of mature and 15-year-old deciduous forests by exotic plants // *Plant Ecol.*, 2006. V. 186. № 1. P. 57-68

Huennike L.F., Hamburg S.P., Koide R. et al. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in californian serpentine grassland // *Ecology*. 1990. V. 71. P. 478-491.

Hughes A., Inouye B.D., Johnson M. et al. Ecological consequences of genetic diversity // *Ecol. Letters*. 2008. V. 11. № 6. P. 609-623.

Hutchinson G.E. Homage to Santa Rosalia, or, why are there so many kinds of animals? // *Amer. Natur.* 1959. V. 93. P. 145-159.

Hutchinson G.E. An introduction to population ecology. N.Y.: Yall. Univ. Press. 1978. 260 p.

Jarchow M.E., Cook B.J. Allelopathy as a mechanism for the invasion of *Typha angustifolia* // *Plant Ecol.* 2009. V. 204. № 1. P. 113-124.

John T.Curtis. Fifty years of Wisconsin plant ecology. Ed. by J.S.Fralish, R.P.Mcintosh a. O.L.Loucks. The Wisconsin Acad. of Sci., Arts and Letters. Madison, 1993. 340 p.

Johnstone I.M. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential // *Biol. Rev.* 1986. V. 61. P. 369-394.

Jonsdottir G.A. Tiller demography in seashore population of *Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra* and *Poa irrigata* // *J. Veget. Sci.* 1991. V. 2. № 1. P. 89-94.

Jurasinski G., Kreyling J. Upward shift of alpine plants increases floristic similarity of mountain summits // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. № 5. P. 711-718.

Jurko A. Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // *Preslia*. 1973. № 45. S. 41-69.

Kambatuku J.R., Cramer M.D., Ward D. Savanna tree-grass competition is modified by substrate type and herbivory // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 2. P. 225-237.

Kazanis D., Arianoutsou M. Vegetational composition in post-fire successional gradient of *Pinus halepensis* forests in Attica, Greece // *Internat. J. Wildland Fire*. 1996. V. 6. № 2. P. 83-91.

Keddy P.A. Beyond reductionism and scholasticism in plant communities ecology // *Vegetatio*. 1987. V. 69. P. 209-211.

Keddy P.A. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities // *Perspectives on plant competition*. San-Diego: Acad. press, 1990. P. 265-289.

- Keddy P.A.* Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology // J. Veget. Sci. 1992. V. 3. № 2. P. 157-164.
- Keddy P.A.* Do ecological communities exist? // J. Veget. Sci. 1993. V. 4. № 1. P. 135-136.
- Keddy P., Shipley B.* Competitive hierarchies in herbaceous plant communities // Oikos. 1989. V. 54. № 2. P. 234-241.
- Keith D.A., Bradstock R.A.* Fire and competition in Australian heath: a conceptual model and field investigation // J. Veget. Sci. 1994. V. 5. № 3. P. 347-356.
- Kershaw K.A.* Quantitative and dynamic plant ecology. 2nd ed. L.: Elsevier, 1974. 321 p.
- Kiehl K.* Plant species introduction in ecological restoration: possibilities and limitations // Basic and appl. ecol. 2010. 11. P. 281-284.
- Kiehl K., Kirmer A., Donath T.W. et al.* Species introduction in restoration projects – Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe // Basic and appl. ecol. 2008. 11. P. 285-299.
- Kikvidze Z., Khetsuriani L., Kikodze D., Callaway R.M.* Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus // J. Veget. Sci. 2006. V. 17. P. 77-82.
- Kirchner K., Kathke S., Bruelheide H.* The interaction of gap age and microsite for herb layer species in a near-natural spruce forest // J. Veget. Sci. 2011. V. 22. № 1. P. 85-95.
- Kitayama K., Mueller-Dombois D.* Biological invasion on an oceanic island mountain: Do alien plant species have wider ecological ranges than native species? // J. Veget. Sci. 1995. V. 6. № 5. P. 667-674.
- Knight J.* Alien versus predator // Nature. 2001. V. 412. P. 115-116.
- Kopečky K.* Use of the so-called deductive method of syntaxonomic classification in phytocoenological literature // Preslia. 1988. V. 60. P. 177-184.
- Kopečky K.* Syntaxonomische Klassifizierung von Pflanzengesellschaften unter Anwendung der deduktiven Methode // Tüxenia. 1992. Vol. 12. P. 13-24.
- Kopečky K., Hejny S.* A new approach to the classification of antropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. V. 29. P. 17-20.
- Kornás J.* Remarks in the analysis of a synanthropic flora // Acta bot. Slov. Ser. A. 1978. № 3. S. 385-394.
- Krahulec F.* Clonal behavior in closely related plants // Folia Geobot., Phytotax., Praha. 1994. V. 29. № 2. P. 277-290.
- Krahulec F.* Species coexistence in temperate grasslands // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 1995. V. 30. № 2. P. 113-116.
- Krahulec F., Lepš J.* Establishment success of plant immigrants in a new water reservoir // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 1994. V. 29. № 1. P. 3-14.
- Krestov P.V., Nakamura Y.* Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 2002. V. 37. P. 441-473.
- Krestov P.V., Ermakov N.B., Osipov S.V., Nakamura Y.* Classification and Phytogeography of Larch Forests of Northeast Asia // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 2009. V. 44. P. 323-363.
- Kuiters A.T., Kramer K., van der Hagen H.G.J.M., Schaminée J.H.J.* Plant diversity, species turnover and shifts in functional traits in coastal dune vegetation: Results from permanent plots over a 52-year period // J. Veget. Sci. 2009. V. 20. № 6. P. 1053-1063.
- Kulmatiski A.* Exotic plants establish persistent communities // Plant Ecol. 2006. V. 187. № 2. P. 261-275.
- Kunstler G., Curt T., Bouchaud M., Lepart J.* Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands // J. Veget. Sci. 2006. Vol. 17. P. 379-388.
- Landolt E.* Okologische zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiff. Rübel. 64. Zurich, 1979. P. 1-208.

Lawesson J.E. Some comments on classification of African vegetation // J. Veget. Sci. 1994. V. 5. № 3. P. 441-444.

Leng X., Musters C.J.M., de Snoo G.R. Spatial variation in ditch bank plant species composition at the regional level: the role of environment and dispersal // J. Veget. Sci. 2010. V. 21. № 5. P. 868-875.

Lengyel A., Chytrý M. & Tichý L. 2011. Heterogeneity-constrained random resampling of phytosociological databases // J. Veget. Sci. V. 22. P. 175-183.

Lepš J. Mathematical modelling of ecological succession - a review // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 1988. V. 23. № 1. P. 79-94.

Lepš J. Effect of plant species richness on invasibility of experimental plant communities // Plant Ecol. 2008. V. 198. № 2. P. 253-263.

Li J.-H., Fang X.-W., Jiam J.-J., Wang G. Effect of legume species introduction to early abandoned field on vegetation development // Plant Ecol. 2007. V. 191. № 1. P. 1-9.

Liira J., Schmidt T., Aavik T. et al. Plant functional group composition and large-scale species richness in European agricultural landscapes // J. Veget. Sci. 2008. V. 19. № 1. P. 3-14.

Lingua E., Cherubini P., Motta R., Nola P. Spatial structure along an altitudinal gradient in the Italian central Alps suggests competition and facilitation among coniferous species // J. Veget. Sci. 2008. V. 19. № 3. P. 425-436.

Löbel S., Dengler J., Hobohm C. Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in dry grasslands: The effects of environment, landscape structure and competition // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 2006. Vol. 41. № 4. P. 377-393.

Lodge D.M. Biological invasions: lessons for ecology // Trends in Ecol. Evol. 1993. V. 8. P. 133-137.

Lonsdale W.M. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility // Ecology. 1999. V. 80. № 5. P. 1522-1536.

Lopez R.P., Valdivia S. The importance of shrub cover for four cactus species differing in growth form in an Andean semi-desert // J. Veget. Sci. 2007. V. 18. P. 263-270

Lorenzo P., Palomera-Pérez A., Reigosa M.J., González L. Allelopathic interference of invasive *Acacia dealbata* Link on the physiological parameters of native understory species // Plant Ecol. 2011. V. 212. № 3. P. 403-412.

Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P. et al. Rethinking plant community theory // Oikos. 2004. V. 107. № 2. P. 433-438.

Lososová Z., Láníková D. Differences in trait compositions between rocky natural and artificial habitats // J. Veget. Sci. 2010. V. 21. № 3. P. 520-530.

Lu Z.-J., Li L.-F., Jiang M.-X. et al. Can the soil seed bank contribute to revegetation of the drawdown zone in the Three Gorges Reservoir Region? // Plant Ecol. 2010. V. 209. № 1. P. 153-165.

Lusk C.H. Seed size, establishment sites and species coexistens in a Chilean rain forest // J. Veget. Sci. 1995. V. 6. № 2. P. 249-256.

Luzuriaga A.L., Escudero A. What determines emergence and net recruitment in an early succession plant community? Disentangling biotic and abiotic effects // J. Veget. Sci. 2008. V. 19. № 4. P. 445-456.

MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory on island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

Magee T.K., Ringold P.L., Bollman M.A. Alien species importance in native vegetation along wadeable streams, John Day River basin, Oregon, USA // Plant Ecol. 2008. V. 195. № 2. P. 287-307

Maimier N., Svensson B.M., Wallen B. Interactions between *Sphagnum*-mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems // Folia Geobot. Phytotax., Praha. 1994. V. 29. № 4. P. 483-496.

- Makita A.* Density regulation during the regeneration of two monocarpic bamboos: self-thinning or intracolonial regulation? // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 2. P. 281-288.
- Malcolm D., Coupe J.N.S., Cahill J.F.Jr.* Limited effects of above- and belowground insects on community structure and function in a species-rich grassland // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 1. P. 121-129.
- Malyshev L.I.* Some quantitative approaches to problems of comparative floristics // *Quantitative approaches to phytogeography*. Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1991. P. 15-33.
- Malyshev L., Nimis P.L., Bolognini G.* Essays on the modelling of spatial floristic diversity in Europe: British isles, West Germany and East Europe // *Flora*. 1994. V. 189. P. 79-88.
- Mangan S.A., Schnitzer S.A., Herre E.A. et al.* Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest // *Nature*. 2010. V. 466. № 5. P. 752-755.
- Måren I.E., Vandvik V.* Fire and regeneration: the role of seed banks in the dynamics of northern heathlands // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 5. P. 871-888.
- Margalef R.* Las asociaciones de algas en las aguas dulces de pequeno volumen del Noreste de Espaca // *Vegetatio*. 1949. № 1. P. 258-284.
- Margalef R.* Dynamic aspects of diversity // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 4. P. 451-456.
- Marteinsdóttir B., Svavarsdóttir K., Thórhallsdóttir T.E.* Development of vegetation patterns in early primary succession // *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21, № 3. P. 531-540.
- Martinell M.C., Dötterl S., Blanché C., Rovira A., Massó S., et al.* Nocturnal pollination of the endemic *Silene sennenii* (Caryophyllaceae): an endangered mutualism? // *Plant Ecol.* 2010. V. 211. № 1. P. 203-218.
- Martinkova Z., Honek A., Pekar S., Strobach J.* Survival of *Rumex obtusifolius* L. in an unmanaged grassland // *Plant Ecol.* 2009. V. 205. № 1. P. 105-111.
- McIntosh R.* The continuum concept of vegetation // *Bot. Rev.* 1967. V. 130. P. 130-187.
- McIntosh R.* Plant ecology (1947-1972) // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1974. V. 61. № 1. P. 132-165.
- McIntosh R.* H.A. Gleason "individualistic ecologist" 1882-1975. His contribution to ecological theory // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1975. V. 102. P. 263-273.
- McIntosh R.P.* Succession and ecological theory // *Forest succession: Concepts and application*. N.Y. etc., 1981. P. 10-23.
- McIntosh R.P.* Exerpts from the works of L.G. Ramensky // *Bul., of the Ecol. Society of America*. 1983. V. 64. P. 7-12.
- McIntosh R.P.* The background of ecology. Concept and theory. Cambridge: Cambridge univ. press, 1985. 383 p.
- McIntosh R.P.* Pluralism in ecology // *Ann. Rev. of Ecol. and Systematics*. 1987. V. 18. P. 321-341.
- McIntosh R.P.* The continuum continued: John T. Curtis' influence on ecology // *John T. Curtis. Fifty years of Wisconsin plant ecology*. Madison: Publ. of Wisconsin Acad. of Sci., Arts and Letters. 1993. P. 95-122.
- McIntosh R.P.* H.A. Gleason's individualistic concept and theory of animal communities: a continuing controversy // *Biol. Rev.* 1995. V. 70. P. 317-357.
- McLaren J.R., Turkington R.* Biomass compensation and plant responses to 7 years of plant functional group removals // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 3. P. 503-515.
- McNaughton S.J.* The propagation of disturbance in savannas through food webs // *J. Veget. Sci.* 1992. V. 3. № 3. P. 301-314.
- Meers T.L., Bell T.L., Enright N.J., Kasel S.* Role of plant functional traits in determining vegetation composition of abandoned grazing land in north-eastern Victoria, Australia // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 4. P. 515-524.

Mesipuu M., Shefferson R.P., Kull T. Weather and herbivores influence fertility in the endangered fern *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr // *Plant Ecol.* 2009. V. 203. № 1. P. 23-31.

Meusel H., Jager E.J. Vergleichende chorologic der zentraleuropaischen Flora. Bd. III. Jena etc.: Fischer, 1992. 333 und 265 s.

Meusel H., Jager E.J., Weinert E. Vergleichende chorologic der zentraleuropaischen Flora. 1 Teil. Jena etc.: Fischer, 1965. 583 und 258 s.

Meusel H., Jager E.J., Weinert E., Rauschert S. Vergleichende chorologic der zentraleuropaischen Flora. Bd. III. Jena etc.: Fischer, 1978. 418 und 163 s.

Meyen S.V. On the structural of theoretical biology // *Lectures in theoretical biology.* Tallin: Valgus, 1988. P. 21-25.

Miles J. Problems in heathland and grassland dynamics // *Vegetatio.* 1981. V. 46/47. P. 61-74.

Minchin P.R. Montane vegetation of the Mt. Field massif, Tasmania: a test of some hypotheses about properties of communities patterns // *Vegetatio.* 1989. V. 83. P. 97-110.

Mirkin B.M. Paradigm change and vegetation classification in Soviet phytocoenology // *Vegetatio.* 1987. V. 68. P. 131-138.

Mirkin B.M. Which plant communities do exist? // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 2. P. 283-284.

Mirkin B.M., Ermakov N.B. The history of Braun-Blanquet approach application and the modern state of syntaxonomy in Russia // *Braun-Blanquetia. Recueil de travaux de geobotanique / review of geobotanical monographs.* 2010. V. 46. P. 47-54.

Mirkin B.M., Kononov K.E., Gogoleva P.A., Burtseva E.I., Naumova L.G. The flood plain grasslands of the Middle Lena-River. I. General characteristic and ordination // *Folia Geobot. Phytotax., Praha.* 1992. V. 27. № 2. P. 225-245.

Mladenoff D.J., Burgess P.L. The pedagogical legacy of John T. Curtis and Wisconsin plant ecology: 1947-1992 // *John T. Curtis. Fifty years of Wisconsin plant ecology. The Wisconsin Acad. Sci, Arts and Letters, Madison.* 1993. P. 145-196.

Montesinos D., Verdú M., García-Fayos P. Moms are better nurses than dads: gender biased self-facilitation in a dioecious *Juniperus* tree // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. P. 271-280.

Moravec J. Syntaxa subordinated to association - their system and nomenclatura // *Annali di botanica.* 1994. V. LII. P. 167-173.

Mori A.S., Lertzman K.P. Historic variability in fire-generated landscape heterogeneity of subalpine forests in the Canadian Rockies // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 1. P. 45-58.

Motiekaityte V., Meškauskaitė E., Vainoriene R. Phytosociological analysis of vegetation of Faukliai and Kulaliai (Skuodas district) boulder accumulations // *Bot. Lithuan.* 2004. V. 10. № 4. P. 261-269.

Mucina L. Classification of vegetation: past, present and future // *J. Veget. Sci.* 1997. V. 8. № 5. P. 751-760.

Mucina L., Rodwell J.S., Schaminee J.H.J., Dierschke H. European Vegetation Survey: current state of some national programmes // *J. Veget. Sci.* 1993. V. 4. № 3. P. 429-438.

Mueller-Dombois D. Vegetation dynamic in a coastal grassland of Hawaii // *Vegetatio.* 1981. V. 46/47. P. 131-140.

Mueller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods of vegetation ecology. New York etc.: Wiley & Sons, 1974. 547 p.

Müller S.C., Overbeck G.E., Pfadenhauer J., Pillar V.D. Plant Functional Types of Woody Species Related to Fire Disturbance in Forest-Grassland Ecotones // *Plant Ecol.* 2007. V. 189. № 1. P. 1-14.

Munson S.M., Lauenroth W.K. Plant population and community responses to removal of dominant species in the shortgrass steppe // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 2. P. 224-232.

Namikawa K., Matsui T., Kobayashi M., Goto R., Kuramoto S. Initial establishment and regeneration processes of an outlying isolated *Fagus crenata* Blume forest stand in the northernmost boundary of its range in Hokkaido, northern Japan // *Plant Ecol.* 2010. V. 207. № 1. P. 161-174.

Naujalis J. Sporiniai induociai kaip augalu bendriju komponentai. Vilnius: Baltic ECO leidybos centras, 1995. 295 p.

Nemany R., Running S.W. Implementation of a hierarchical global vegetation classification in ecosystem function models // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 3. P. 337-346.

Nicolson M. National styles divergent classifications: a comparative case study from the history of French and American plant ecology // *Knowledge and society. Studies in the sociology of science. Past and Present.* 1989. V. 8. P. 139-186.

Nicolson M. Henry Allan Gleason and the individualistic hypothesis: the structure of a botanist career // *Bot. Rev.* 1990. V. 56. № 2. P. 139-161.

Niedrist G., Tasser E., Lüth C. et al. Plant diversity declines with recent land use changes in European Alps // *Plant Ecol.* 2009. V. 202. № 2. P. 195-210.

Nimis P.L., Malyshev L.I., Bolongini G. A phytogeographic analyses of birch woodlands in the southern part of West Siberia // *Vegetatio.* 1994. V. 113. P. 25-39.

Noy-Meir I. Structure and function of desert ecosystems // *Isr. J. Bot.* 1980. V. 28. P. 1-19.

Ogawa K., Adu-Bredu S., Yokota T., Hagihara A. Leaf biomass changes with stand development in hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa* [Sieb. et Zucc.] Endl.) // *Plant Ecol.* 2010. V. 211. № 1. P. 79-88.

Økland R.H. Studies in SE Fennoscandinavian mires: relevance to ecological theory // *J. Veget. Sci.* 1992. V. 3. № 2. P. 279-284.

Økland R.H. Pattern of bryophyte association at different scales in a Norwegian boreal spruce forest // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 1. P. 127-138.

Økland R.H., Rydgren K., Økland T. Species richness in boreal swamp forests of SE Norway: The role of surface microtopography // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 1. P. 67-74.

Okutomi K., Shinoda S., Fukuda H. Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 5. P. 723-728.

Omacini M., Chaneton E.J., Leon R.J.C., Batista W.B. Old-field successional dynamics on the Inland Pampa, Argentina // *J. Veget. Sci.* 1995. V. 6. № 3. P. 309-316.

Onipchenko V.G. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. English edition by K. Thompson // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rubel, in Zurich*, 2002. Heft 130. 168 s.

Onipchenko V.G., Pokarzhevskaya G.A. "Mass-effect" in alpine communities of the Northwestern Caucasus // *Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zürich*. H. 115. 1994. P. 61-68.

Orloci L. Probing time series vegetation data for evidence of succession // *Vegetatio.* 1981. V. 46/47. P. 31-35.

Ortiz-Pulido R., Pavyn N.P. Influence of slope orientation on sex ratio and size distribution in a dioecious plant *Bursera fagaroides* var. *purpusii* (Brandeg.) McVaugh and Rzed. (Burseraceae) // *Plant Ecol.* 2010. V. 208. № 2. P. 271-277.

Ouahmane L., Duponnois R., M. Hafidi et al. Some Mediterranean plant species (*Lavandula* spp. and *Thymus satureioides*) act as potential 'plant nurses' for the early growth of *Cupressus atlantica* // *Plant Ecol.* 2006. V. 185. № 1. P. 123-134.

Ozinga W.A., Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. et al. Local above-ground persistence of vascular plants: Life-history trade-offs and environmental constraints // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. № 4. P. 489-497.

Palmer M.W. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. 1994. V. 29. № 4. P. 511-530.

Palmer M.W., White R.S. On the existence of ecological communities // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 2. P. 279-282.

Park Y.J., Lee J.K., Kim N. Simple sequence repeat polymorphism for evaluation of molecular diversity and germplasm classification of minor crops // *Molecules*. 2009. V. 14. P. 4546-4569.

Parrish J.A., Bazzaz F.A. Underground niche separation in successional plants // *Ecology*. 1976. V. 57. № 6. P. 1281-1288.

Parrish J.A., Bazzaz F.A. Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities // *Ecology*. 1979. V. 60. № 3. P. 597-610.

Parrish J.A., Bazzaz F.A. Competitive interactions in plant communities of different successional ages // *Ecology*. 1982. V. 63. № 2. P. 314-320.

Partel M. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale // *Ecology*. 2002. V. 83. № 9. P. 2361-2366.

Partsch M., Bachmann U. Is *Campanula glomerata* threatened by competition from expanding grasses? Results from a 5-year pot-experiment // *Plant Ecol.* 2011. V. 212. № 2. P. 251-261.

Pausas J.G., Austin M.P. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal // *J. Veget. Sci.* 2001. V. 12. № 2. P. 153-166.

Peper J., Jansen F., Pietzsch D., Manthey M. Patterns of plant species turnover along grazing gradients // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 3. P. 457-466.

Perroni-Ventura Y., Montaña C., García-Oliva F. Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-arid environment // *J. Veget. Sci.* 2006. Vol. 17. P. 719-728.

Peterson D.W., Reich P.B. Fire frequency and tree canopy structure influence plant species diversity in a forest-grassland ecotone // *Plant Ecology*. 2007. V. 193. № 2. P. 265-277.

Peterson D. W., Reich P.B., Wragge K.J. Plant functional group responses to fire frequency and tree canopy cover gradients in oak savannas and woodlands // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. № 1. P. 3-12.

Pettit N.E., Naiman R.J. Flood-deposited wood creates regeneration niches for riparian vegetation on a semi-arid South African river // *J. Veget. Sci.* 2006. V. 17. № 5. P. 615-624.

Perevolotsky A., Schwartz-Tzachor R., Yonathan R., Ne'eman G. Geophytes-herbivore interactions: reproduction and population dynamics of *Anemone coronaria* L. // *Plant Ecol.* 2011. V. 212. № 4. P. 563-571.

Perroni-Ventura Y., Montaña C., Garcia-Oliva F. Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-arid environment // *J. Veget. Sci.* 2006. Vol. 17. P. 719-728.

Pezzani F., Montana C., Guevara R. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two-phase mosaic in the Chihuahuan Desert // *Mycorrhiza*. 2006. V. 16. № 4. P. 285-295.

Pignatti E., Pignatti S. Centrolepidi-Hydrocotyletea alatae a new class of ephemeral communities in Western Australia // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 1. P. 55-62.

Pignatti E., Pignatti S., Lucchese F. Plant communities of the Stirling Range, Western Australia // *J. Veget. Sci.* 1993. V. 4. № 4. P. 477-488.

Pignatti S. Towards a prodromus of plant communities // *J. Veget. Sci.* 1990. V. 1. № 3. P. 425-426.

Pignatti S. A complex approach to phytosociology // *Annali di botanica*. 1994. V. LII. P. 65-80.

Pignatti S. Some notes on complexity in vegetation // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 1. P. 7-12.

Pignatti S. Cento anni di Fitosociologia (con un contributo di Vittorio Ingegnoli // *Braun-Blanquetia*. 2010. V. 46. P. 9-26.

Pignatti S., Oberdorfer E., Schaminee J.H.J., Westhoff V. On the concept of vegetation class in phytosociology // *J. Veget. Sci.* 1995. V. 6. № 1. P. 143-152.

Plant invasions: General Aspects and Special Problems (Eds Pyšek P. et al.). The Hague: SPB Academic Publishing, 1995.

Plant clonality biology and diversity. Proceeding of the 3-d workshop on clonal growth in plants, Dvorská Bouda, the Krkonose Mountains, Czech Republic, 14-19 September of 1992 // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. 1994. V. 29. № 2. P. 113-320.

Pokarzhevskaya G. Morphological analysis of alpine communities of the northwestern Caucasus // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. 1995. V. 30. № 2. P. 197-210.

Population viability analysis. Eds. Beissinger S.R., McCullough D.R. Chicago: Univ. Chicago Press, 2002. 593 p.

Population viability in plants conservation, management and modeling of rare plants. N.Y.: Springer Verlag., 2003. 362 p.

Porter J.L., Kingsford R.T., Brock M.A. Seed Banks in Arid Wetlands with Contrasting Flooding, Salinity and Turbidity Regimes // *Plant Ecol.* 2007. V. 188. № 2. P. 215-234.

Prach K. Vegetation succession on River Gravel Bars across the Northwestern Himalayas, India // *Arctic and Alpine Research.* 1994. V. 26. № 4. P. 349-353.

Prach K., Pyšek P. Clonal plants - what is their role in succession? // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. 1994. V. 29. № 2. P. 307-320.

Prach K., Pyšek P. How do species dominating in succession differ from others? // *J. Veget. Sci.* 1999. V. 10. № 3. P. 383-392.

Prentis P.J., Wilson L.R., Dormontt E.E. et al. Adaptive evolution in invasive species // *Trend in Plant Sci.* 2008. V. 13. № 6. P. 288-294.

Price J.N., Morgan J.W. Vegetation dynamics following resource manipulations in herb-rich woodland // *Plant Ecol.* 2007. V. 188. № 1. P. 29-37.

Püschel D., Rydlova J., Vosatka M. Mycorrhiza influences plant communities structure in succession on spoil banks // *Basic Appl. Ecol.* 2007. V. 8. № 6. P. 510-520.

Pyšek P., Prach K., Smilauer P. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora // *Plant invasions: General Aspects and Special Problems* (Eds Pyšek P. et al.). The Hague: SPB Academic Publ., 1995. P. 237-247.

Raffaele E., Veblen Th.T., Blackhall M., Tercero-Bucardo N. et al. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 1. P. 59-71.

Ramenski L.G. Die Grundgesetzmäßigkeiten in Aufbau der Vegetationsdecke // *Bot. Zbl.* 1926. 7. S. 453-455.

Rebertus A. J., Burns B.R., Veblen T.T. Stand dynamics of *Pinus flexilis* dominated subalpine forests in the Colorado Front Range // *J. Veget. Sci.* 1991. V. 2. № 4. P. 445-458.

Reddy R.A., Balkwill K., McLellan T. Plant species richness and diversity of the serpentine areas on the Witwatersrand // *Plant Ecol.* 2009. V. 201. № 2. P. 365-381.

Rehounková K., Prach K. Spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: Role of local site and landscape factors // *J. Veget. Sci.* 2006. V. 17. № 5. P. 583-590.

Reiné R., Chocarro C., Fillat F. Spatial patterns in seed bank and vegetation of semi-natural mountain meadows // *Plant Ecol.* 2006. V. 186. № 1. P. 151-160.

Rejmanek M. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch // *Biol. Conserv.* 1996. V. 78. P. 171-181.

- Rejmanek M., Richardson D.M.* What attributes make some plant species more invasive? // *Ecology*. 1996. V. 77. P. 1655-1661.
- Reyes O., Casal M.* Regeneration models and plant regenerative types related to the intensity of fire in Atlantic shrubland and woodland species // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 4. P. 575-583.
- Rixen C., Haag S., Kulakowski D., Bebi P.* Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. P. 735-742.
- Robbins J.A., Matthews J.A.* Pioneer vegetation on glacier forelands in southern Norway: emerging communities? // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 5. P. 889-902.
- Robinson G.R., Quinn J.F., Stanton M.L.* Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland // *Ecology*. 1995. V. 76. P. 786-794.
- Rout M.E., Callaway R.M.* An invasive plant paradox // *Science*. 2009. V. 324. P. 734-735.
- Roy J.* In search of the characteristics of plant invaders // *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Ed. A.J. di Castri, A.J. Hansen, M. Debushe. Dordrecht: Kluwer, 1990. P. 335-352.
- Ruesink J.L., Parker I.M., Groom M.J., Kareiva P.M.* Reducing the risk of nonindigenous species introductions // *BioScience*. 1995. V. 45. P. 465-477.
- Salter J., Morris K., Read J., Boon P.I.* Impact of long-term, saline flooding on condition and reproduction of the clonal wetland tree, *Melaleuca ericifolia* (Myrtaceae) // *Plant Ecol.* 2010. V. 206. № 1. P. 41-57.
- Santana V.M., Baeza M.J., Marrs R.H., Vallejo V.R.* Old-field secondary succession in SE Spain: can fire divert it? // *Plant Ecol.* 2010. V. 211. № 2. P. 337-349.
- Schamp B.S., Lonnie W., Aarssen L.W., Lee H.* Local plant species richness increases with regional habitat commonness across a gradient of forest productivity // *Folia Geobot. Phytotax., Praha*. 2003. V. 38. № 3. P. 273-280.
- Scotton M., Piccinin L., Dainese M., Sancin F.* Seed harvesting for ecological restoration: efficiency of haymaking and seed-stripping on different grassland types in the Eastern Italian Alps // *Ecol. Restor.* 2009. V. 27. № 1. P. 66-75.
- Senov A.V., Onipchenko V.G.* Experimental research of alpine communities with use of reciprocal transplantations // *Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus*. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel. Zürich. H. 115. 1994. P. 41-60.
- Shaffer G.P., Gosselink J.G., Hoepfner S.S.* The Mississippi river alluvial plain // *The world's largest wetlands. Ecology and conservation*. Cambridge: Univ. Press. 2005. P. 272-315.
- Shaw R.F., Elston D.A., Pakeman R.J., Young M.R., Iason G.R.* The impacts of pollination mode, plant characteristics and local density on the reproductive success of a scarce plant species *Salix arbuscula* // *Plant Ecol.* 2010. V. 211. № 2. P. 367-377.
- Shiplay B., Keddy P.* The individualistic and community-units concept as falsifiable hypothesis // *Vegetatio*. 1987. V. 69. № 1. P. 47-55.
- Shirokikh P.S., Martynenko V.B.* Comparison of different ecological scales with respect to efficiency in assessing ecological conditions in forests of the Southern Ural Region // *Rus. J. Ecol.* 2009. V. 40. № 7. P. 457-465.
- Shmida A., Ellner S.* Coexistence of plant communities with similar niches // *Vegetatio*. 1984. V. 58. P. 29-55.
- Shure D.J., Phillips D.L., Bostick P.E.* Gap size and succession in cutover southern Appalachian forests: an 18 year study of vegetation dynamics // *Plant Ecol.* 2006. V. 185. № 2. P. 299-318.
- Sileshi G.W., Arshad M.A., Konaté S., Nkunika Ph.O.Y.* Termite-induced heterogeneity in African savanna vegetation: mechanisms and patterns // *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21. № 5. P. 923-937.

- Silvertown J.W.* Introduction to plant population ecology. London, New York: Longman publ, 1982. 209 p.
- Simberloff D.* A succession of paradigms in ecology: essentialism to probabilism // Conceptual issues in ecology. Ed. E. Saarinen. Dordrecht: D. Redel, 1982. P. 63-100.
- Singh J.S., Bourgeron P., Lauenroth W.K.* Plant species richness and species-area relations in a shortgrass steppe in Colorado // J. Veget. Sci. 1996. V. 7. № 5. P. 645-650.
- Siol M., Wright S.I., Barrett S.* The population genomics of plant population // New Phytologist. 2010. V. 188. P. 313-332.
- Sjors H.* An arrangement of changes along gradients, with examples from successions in boreal peatland // Vegetatio. 1980. V. 43. № 1/2. P. 1-4.
- Skarpe C.* Spatial pattern and dynamics of woody vegetation in an arid savanna // J. Veget. Sci. 1991. V. 2. № 4. P. 565-572.
- Skarpe C.* Plant functional types and climate in a southern African savanna // J. Veget. Sci. 1996. V. 7. № 3. P. 397-404.
- Smit Ch., den Ouden J., Diaz M.* Facilitation of *Quercus ilex* recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands // J. Veget. Sci. 2008. V. 19. № 2. P. 193-200.
- Smith S.M., Hanley M., Killingbeck K.T.* Development of vegetation in dune slack wetlands of Cape Cod National Seashore (Massachusetts, USA) // Plant Ecol. 2008. V. 194. № 2. P. 243-256
- Sobolev L.N., Utekhin V.D.* Russian (Ramensky) approach to community systematization // Handbook of vegetation science. P. V. 5. Ordination and classification. Hague: Dr. Junk, 1973. P. 77-102.
- Solometch A., Saitov M., Mirkin B.* Bibliographia phytosociologica former USSR // Excerpta botanica. Sectio B. 1994 a. V. 31. № 1. P. 39-80.
- Solometch A., Saitov M., Mirkin B.* Bibliographia phytosociologica former USSR // Excerpta botanica. Sectio B. 1994 b. V. 31. № 2. P. 83-90.
- Sonnier G., Shipley B., Navas M.-L.* Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities // J. Veget. Sci. 2010. V. 21. № 6. P. 1014-1024.
- Soomers H., Sarneel J.M., Patberg W. et al.* Factors influencing the seed source and sink functions of a floodplain nature reserve in the Netherlands // J. Veget. Sci. 2011. V. 22. № 3. P. 445-456.
- Sosa B., Brazeiro A.* Positive ecosystem engineering effects of the ant *Atta vollenweideri* on the shrub *Grabowskia duplicata* // J. Veget. Sci. 2010. V. 21. № 3. P. 597-605.
- Special Issue: Biological Invasions of Nature Reserves. Ed. Duffey E. // Biol. Conserv. 1988. V. 44 (1-2). P. 1-135.
- Stan A.B., Daniels L.D.* Growth releases of three shade-tolerant species following canopy gap formation in old-growth forests // J. Veget. Sci. 2010. V. 21. № 1. P. 74-87.
- Stevens C., Dupru C., Gaudnik C. et al.* Changes in species composition of European acid grasslands observed along a gradient of nitrogen deposition // J. Veget. Sci. 2011. V. 22. № 2. P. 207-215.
- Storm C., Suss K.* Are low-productive plant communities responsive to nutrient addition? Evidence from sand pioneer grassland // J. Veget. Sci. 2008. V. 19. № 3. P. 343-354.
- Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. Dordrecht: Kluwer Publ., 1990. 160 p.
- Sykora K.V.* History of the impact of man on the distribution of plant species // Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Ed. F. di Castri, A.J. Hansen, M. Debussche. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1990. P. 37-50.

Takakura K.-I., Fujii S. Reproductive interference and salinity tolerance differentiate habitat use between two alien cockleburrs: *Xanthium occidentale* and *X. italicum* (Compositae) // *Plant Ecol.* 2010. V. 206. № 2. P. 309-319.

Tanaka H., Shibata M., Masaki T. et al. Comparative demography of three coexisting *Acer* species in gaps and under closed canopy // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 1. P. 127-138.

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

The ecology and management of biological invasions in Southern Africa. Eds. Macdonald I.A.W., Kruger F.J., Ferrar A.A. Oxford: Oxford Univ. Press, Cape Town, 1986. 324 p.

Thompson K., Hodgson J.G., Rich C.G. Native and alien invasive plants: more of the same? // *Ecography.* 1995. V. 18. P. 390-402.

Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // *J. Veget. Sci.* 2002. V. 13. P. 451-453.

Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton: Princeton Univ. Press, 1982. 296 pp.

Tilman D. Evolution and differentiation in Terrestrial plant communities: The importance of the soil resource: light gradient // *Community ecology.* Ed. Diamond a. T.J. Case. N.Y. a. others: Harper a. Row, 1986. P. 359-380.

Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton: Princeton Univ. Press. 1988. 360 pp.

Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats // *Ecology.* 1994. V. 75. P. 2-16.

Tilman D. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity // *Ecology.* 1997. V. 78 (1). P. 81-92.

Tilman D., Pacala S.W. The maintenance of species richness in plant communities // *Species diversity in ecological communities.* Eds. Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1993. P. 13-25.

Timoney K.P., La Roi G.H., Dale M.R. T. Subarctic forest-tundra vegetation gradients: the sigmoid wave hypothesis // *J. Veget. Sci.* 1993. V. 4. № 3. P. 387-394.

Toledo-Aceves T., Swaine M.D. Effect of lianas on tree regeneration in gaps and forest understorey in a tropical forest in Ghana // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 5. P. 717-728.

Trubina M.R. Species richness and resilience of forest communities: combined effects of short-term disturbance and long-term pollution // *Plant Ecol.* 2009. V. 201. № 1. P. 339-350.

Tsuyuzaki S. Causes of plant community divergence in the early stages of volcanic succession // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 5. P. 959-969.

Turkington R. Neighbour relationships in grass-legume communities. IV. Pine-scale biotic differentiation // *Can. J. Bot.* 1979. V. 57. № 23. P. 2711-2716.

Turkington R., Harper J.L. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact // *J. Ecol.* 1979. V. 67. P. 201-254.

Turkington R., Mehrhoff L.A. The role of competition in structuring pasture communities // *Perspectives on plant competition.* San-Diego: Acad. press, 1990. P. 307-339.

Turkington R., Klein E., Maze J. Conditioning effects by neighbours on the growth and form of *Trifolium repens* // *Can. J. Bot.* 1994. V. 72. № 6. P. 783-787.

Tüxen R. Bemerkungen zu historischen, bergföhlchen und methodischen Grundlagen der Synsoziologie-Assoziationskomplexe (Sigmeten) und ihre praktische Anwendung // *Berichte der Internationalen symposien der Internationalen Vereinigungen für Vegetationskunde* Herausgegeben von R. Tüxen (Rientaln 4-7.4.1977). Vaduz, 1978 a. S. 3- 16.

Tiixen R. Versuch zur Sigma-Syntaxonomie mitteleuropäischer Flusstal-Gesellschaften // Berichte der Internationalen symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde. Herausgegeben von R. Tiixen (Rientaln 4-7.4.1977). Vaduz, 1978 b. S. 17-26.

Tiixen R. Bibliographia symphytosociologica // Excerpta Bot. Sec. B. Bd. 17. 1978. S. 3-6.

Ulanova N.G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // Forest Ecol. and Management. 2000. V. 135. № 1-3. P. 155-167.

Ungerer M.C., Johnson L.C., Herman M.A. Ecological genomics: understanding gene and genome function in the natural environment // Heredity. 2008. V. 100. P. 178-183.

Valiente-Banuet A., Verdu M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities // Ecol. Letters. 2007. V. 10. № 11. P. 1029-1036.

Valiente-Banuet A., Bolongaro-Crevenna A., Briones O. et al. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in Central Mexico // J. Veget. Sci. 1991 a. V. 2. № 1. P. 15-20.

Valiente-Banuet A., Vite F., Zavala-Hurtado J.A. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana* // J. Veget. Sci. 1991 b. V. 2. № 1. P. 11-14.

van der Maarel E. What is vegetation science? // J. Veget. Sci. 1991 a. V. 2. № 2. P. 145-146.

van der Maarel E. Vegetation science after the Eger symposium // J. Veget. Sci. 1991 b. V. 2. № 4. P. 433-434.

van der Maarel E. Some remarks on disturbance and its relation to diversity and stability // J. Veget. Sci. 1993. V. 4. № 6. P. 733-736.

van der Maarel E. Vicinism and mass effect in a historical perspective // J. Veget. Sci. 1995. V. 6. № 3. P. 445-446.

van der Maarel E., Sykes M.T. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept // J. Veget. Sci. 1993. V. 4. № 2. P. 179-188.

van der Maarel E., Noest V., Palmer M.W. Variation in species richness on small grassland quadrats: niche structure or small-scale plant mobility // J. Veget. Sci. 1995. V. 6. № 5. P. 741-752.

Väre H. Relationships between spatial heterogeneity in vegetation communities and in belowground ecosystems. Acad. dissert. Oulu: Oulun Yliopisto, 1996. 37 p.

Väre H., Ohtonen R., Oksanen J. Effect of reindeer grazing on understorey vegetation in dry *Pinus sylvestris* forest // J. Veget. Sci. 1995. V. 6. № 4. P. 523-530.

Vegetatio. 1980. V. 43. № 1/2. Special volume on succession. Ed. E. van der Maarel. 151 p.

Vegetatio. 1981. V. 46/47. Theme. Vegetation dynamics in grasslands, heathlands and mediterranean ligneous formations. 285 p.

Vilá M., Terradas J. Effect of nutrient availability and neighbours on shoot growth, resprouting and flowering of *Erica multiflora* // J. Veget. Sci. 1995. V. 6. № 3. P. 411-416.

Vilá M., Weiner J., Terradas J. Effect of local competition on resprouting of *Arbutus unedo* after clipping // J. Veget. Sci. 1994. V. 5. № 2. P. 145-152.

Vila M., Pino J., Font X. Regional assessment of plant invasions across different habitat types // J. Veget. Sci. 2007. V. 18. P. 35-42.

Villarreal-Barajas T., Martorell C. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient // J. Veget. Sci. 2009. V. 20. № 6. P. 1027-1040.

Volin J.C., Kruger E.L., Volin V.C., Tobin M.F., Kitajima K. Does release from natural belowground enemies help explain the invasiveness of *Lygodium microphyllum*? A cross-continental comparison // Plant Ecol. 2010. V. 208. № 2. P. 223-234.

Vonlanthen C.M., Kammer P.M., Eugster W. et al. Alpine vascular plant species richness: the importance of daily maximum temperature and pH // Plant Ecol. 2006. V. 184. № 1. P. 13-25.

Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F. et al. The relationship between productivity and species richness // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1999. V. 30. P. 257-300

Wang J., Zhao M., Willms W.D. et al. Can plant litter affect net primary production of a typical steppe in Inner Mongolia? // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 2. P. 367-376.

Ward D., Esler K.J. What are the effects of substrate and grass removal on recruitment of *Acacia mellifera* seedlings in a semi-arid environment? // *Plant Ecol.* 2011. V. 212. № 2. P. 507-517.

Ward S.M., Jasieniuk M. Review: sampling weedy and invasive plant population for genetic diversity analysis // *Weed Sci.* 2009. V. 57. № 6. P. 593-602.

Weber H.E., Moravec J., Theourillat D.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition // *J. Veget. Sci.* 2000. V. 11. № 5. P. 739-768.

Weiher E., Howe A. Scale-dependence of environmental effects on species richness in oak savannas // *J. Veget. Sci.* 2003. V. 14. № 6. P. 917-920.

Wesche K., Nadrowski K., Retzer V. Habitat engineering under dry conditions: The impact of pikas (*Ochotona pallasii*) on vegetation and site conditions in southern Mongolian steppes // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. P. 665-674.

Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // *Classification of plant communities*. Ed. R.H. Whittaker. The Hague, 1978. P. 287-399.

White R.O. Analyses and ecological management of tropical grazing lands // *Handbook of vegetation science*. The Hague, 1977. Pt. 13. P. 3-124.

White P.S., Pickett S.T.A. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction // *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando: Acad. Press, 1985. P. 3-13.

Whittaker R.H. Classification of natural communities // *Bot. rev.* 1962. V. 28. P. 1-239.

Whittaker R.H., Woodwell G.M. Retrogression and coenocline distance // *Handbook of vegetation science*. The Hague, 1973. Pt. 5. Ordination and classification of vegetation. P. 55-80.

Williamson M.H., Fitter A. The characters of successful invaders // *Biol. Conserv.* 1996. V. 78. P. 163-170.

Willner W., Grabherr G., Pallas J., Weber H.E. Report of the Committee for Nomina Conservanda, Ambigua, Inversa and Mutata: 1 // *Phytocoenologia*. 2011. V. 41. № 1. P. 59-70.

Wilson J.B. Does vegetation science exist? // *J. Veget. Sci.* 1991. V. 2. № 3. P. 289-290.

Wilson J.B. Who makes the assembly rules? // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 2. P. 275-278.

Wilson J. B. The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored // *J. Veget. Sci.*, 2011. V. 22. № 1. P. 184-195.

Wilson J.B., Agnew A.D.Q. Positive feedback switches in plant communities // *Adv. Ecol. Res.* 1992. V. 23. P. 263-356.

Wirth L.R., Graf R., Gugerli F. et al. Between-year variation in seed weights across altitudes in the high-alpine plant *Eritrichium nanum* // *Plant Ecol.* 2010. V. 207. № 2. P. 227-231.

Wisheu I.C., Keddy P.A. Competition and centrifugal organization of plant communities: theory and tests // *J. Veget. Sci.* 1992. V. 3. № 2. P. 147-156.

Wohlgemuth T., Gigon A. Calcicole plant diversity in Switzerland may reflect a variety of habitat templates // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. 2003. V. 38. № 4. P. 443-452.

Wolkovich E.M., Bolger D.T., Cottingham K.L. Invasive grass litter facilitates native shrubs through abiotic effects // *J. Veget. Sci.*, 2009. V. 20. № 6. P. 1121-1132.

Wondzell S., Ludwig J.A. Communities dynamics of desert grasslands: influences of climate, landforms and soils // *J. Veget. Sci.* 1995. V. 6. № 3. P. 377-390.

Woods S.R., Archer S.R., Schwinning S. Early taproot development of a xeric shrub (*Larrea tridentata*) is optimized within a narrow range of soil moisture // *Plant Ecol.* 2011. V. 212. № 3. P. 507-517.

Whittaker R. A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern // *Ecol. Monogr.* 1953. V. 23. P. 41-78.

Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // *Taxon.* 1972. V. 21. № 2/3. P. 213-251.

Whittaker R.H. Climax concepts and recognition // *Handbook of vegetation science.* Pt. 8. Vegetation dynamics. The Hague, 1974. P. 139-154.

Wulf M., Naaf T. Herb layer response to broadleaf tree species with different leaf litter quality and canopy structure in temperate forests // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 3. P. 517-526

Yarranton G.H., Morison R.G. Spatial dynamic of primary succession: nucleations // *J. Ecol.* 1974. V. 62. P. 417-428.

Yu F.-H., Krüsi B., Schütz M. et al. Is vegetation inside *Carex sempervirens* tussocks highly specific or an image of the surrounding vegetation? // *J. Veget. Sci.* 2006. V. 17. № 5. P. 567-576.

Zavaleta E.S., Hulvey K.B. Realistic Variation in Species Composition Affects Grassland Production, Resource Use and Invasion Resistance // *Plant Ecol.* 2007. V. 188. № 1. P. 39-51.

Zechm A. Beiträge zur Typisierung der vertikalen Vegetationsstruktur am Beispiel von Sukzessionsserien in primär basenreichen Binnendünen // *Tüxenia.* 2006. V. 26. P. 121 – 143.

Zobel D.B., Antos J.A. Species properties and recovery from disturbance: Forest herbs buried by volcanic tephra // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 4. P. 650-662.

Zobel M., Suurkask M., Rosen E., Partel M. The dynamics of species richness in an experimentally restored calcareous grassland // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 2. P. 203-210.

Zobel M., Öpik M., Moora M., Pärtel M. Biodiversity and ecosystem functioning: It is time for dispersal experiments // *J. Veget. Sci.* 2006. V. 17. P. 543-547.

Zonneveld I.S. Vicinism and mass effect // *J. Veget. Sci.* 1995. V. 6. № 3. P. 441-444

ПРОДРОМУС
ВЫСШИХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РОССИИ

Н.Б. Ермаков*

ВОДНАЯ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

CLADOPHORETEA GLOMERATAE Bobrov, Kipriyanova et Chemeris 2005

Сообщества макроскопических зеленых нитчатых и желто-зеленых сифоновых водорослей как прикрепленных ко дну, так и свободно плавающих, образующих скопления (маты) в толще или на поверхности воды, встречающиеся в пресных или солоноватых водах.

Диагностические виды: *Cladophora fracta*, *C. glomerata*, *C. rivularis*, *Stigeoclonium tenue*, *Ulothrix zonata*, *Vaucheria dichotoma*, *V. geminata*, *V. sessilis*, *V. terrestris*

CLADOPHORETALIA GLOMERATAE Bobrov, Kipriyanova et Chemeris 2005

Синоним: *Algetalia* Sauer 1937

Д.в. порядка = Д.в. класса

Cladophorion fractae Bobrov, Kipriyanova et Chemeris 2005

Синоним: *Algion* Sauer 1937

Ценозы стоячих и слабо проточных вод, состоящие из растений, способных по мере развития отрываться от субстратов и формировать лежащие на грунте или плавающие в толще и на поверхности воды маты.

Диагностические виды: *Cladophora fracta*, *C. glomerata* f. *glomerata*, *Spirogyra crassa*, *S. maxima*, *Ulothrix zonata*, *Vaucheria dichotoma*, а также присутствие видов *Charetea fragilis* и, как правило, *Potametea pectinati* Klika in Klika et Novák 1941 (*Potamion* (Koch 1926) Libbert 1931).

Vaucherio sessilis–Cladophorion glomeratae Bobrov, Kipriyanova et Chemeris 2005

Сообщества нитчатых и сифоновых водорослей проточных вод (речные перекаты, стремнины). Нитчатые и сифоновые водоросли, образующие ценозы союза, имеют небольшие, четко оформленные слоевища, редко разрастающиеся в длинные пряди.

Диагностические виды: *Cladophora glomerata* f. *rivularis*, *C. rivularis*, *Spirogyra fluviatilis*, *Stigeoclonium tenue*, *Vaucheria geminata*, *V. sessilis* f. *clavata*, *V. terrestris*, а также участие видов *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae* Philipp 1956 и *Batrachion fluitantis* Neuhäusl 1959 класса *Potametea pectinati* Klika in Klika et Novák 1941.

* Н.Б. Ермаков выражает глубокую признательность за помощь при определении диагностических признаков и номенклатуры синтаксономических единиц В.Б. Голубу, Л.М. Киприяновой, Н.Е. Королевой, Т.М. Лысенко, С.М. Ямалову, Л.М. Абрамовой, В.А. Смагину, М.М. Черосову и П.В. Крестову.

LEMANEETEA Weber-Oldecop 1974

Сообщества пресноводных красных макроводорослей.

Диагностические виды: *Lemanea rigida*, *L. borealis*, *L. condensata*, *Audouinella hermannii*

LEMANEETALIA Weber-Oldecop 1974

Д.в. порядка = Д.в. класса

Lemaneion Weber-Oldecop 1974

Ценозы быстрых горных порожистых ручьев и рек, на каменистых субстратах в условиях хорошего освещения.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Batrachospermion Bobrov et Chemeris 2005

Ценозы равнинных проточных и стоячих вод, ключевых выходов, на разнообразных субстратах, в условиях слабого освещения.

Диагностические виды: *Batrachospermum gelatinosum*, *B. keratophytum*, *B. turfosum*

LEMNETEA Tx. 1953

Синонимы: *Lemnetea* O. Bolòs et Masclans 1955, *Lemnetea gibbae* Oberd. 1956

Сообщества свободно плавающих на поверхности и в толще стоячих водоемов неукореняющихся растений (плейстофитов).

Диагностические виды: *Lemna minor*, *L. trisulca*, *L. gibba*, *Riccia fluitans*, *Ricciocarpos natans*, *Salvinia natans*, *Spirodela polyrrhiza*, *Wolffia arrhiza*, *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, *Utricularia vulgaris*

LEMNETALIA Tx. 1955

Синонимы: *Lemnetalia minoris* O. de Bolòs et Masclans 1955, *Lemnetalia gibbae* Oberd. 1956

Сообщества мелких плейстофитов.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Lemnion minoris Tx. 1955

Синонимы: *Lemnion minoris* O. de Bolòs et Masclans 1955, *Lemnion gibbae* Oberd. 1956

Д.в. союза = Д.в. порядка

CERATOPHYLLETALIA Den Hartog et Segal 1964

Сообщества погруженных в толщу воды плейстофитов, как правило, непроточных евтрофных вод.

Диагностические виды: *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*

Ceratophyllion demersi Den Hartog et Segal 1964

Синонимы: *Ceratophyllion demersi* Soó 1927, *Ceratophyllion* Den Hartog et Segal 1964

Д.в. союза = Д.в. порядка

HYDROCHARITETALIA Rübel 1933

Сообщества столонно-розеточных плейстофитов в умеренно обогащенных питательными веществами водоемах.

Диагностические виды: *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*

Hydrocharition morsus-ranae Rübel 1933

Синонимы: *Eu-Hydrocharition* Passarge 1964, *Hydrocharition morsus-ranae* (Passarge 1964) Westhoff et Den Held 1969

Д.в. союза = Д.в. порядка

CHARETEA FRAGILIS Fukarek ex Krausch 1964

Синоним: *Charetea* Fukarek 1961

Сообщества с доминированием харовых водорослей (*Charophyta*).

Диагностические виды: *Chara contraria*, *C. delicatula*, *C. globularis*, *C. intermedia*, *C. rudis*, *C. tomentosa*, *Nitella flexilis*, *N. gracilis*, *N. hyalina*, *Nitellopsis obtusa*

NITELLETTALIA FLEXILIS Krause 1969

Ценозы харовых водорослей кислых вод.

Диагностические виды: *Nitella hyalina*, *N. flexilis*, *N. gracilis*

Nitellion flexilis Dambska 1966

Синоним: *Nitellion* Segal 1965

Д.в. союза = Д.в. порядка

CHARETALIA HISPIDAE Sauer ex Krausch 1964

Синоним: *Charetalia fragilis* Sauer 1937

Сообщества с доминированием харовых водорослей, произрастающих в щелочных водах.

Диагностические виды: *Chara contraria*, *C. delicatula*, *C. globularis*, *C. intermedia*, *C. rudis*, *C. tomentosa*

Charion fragilis Krausch 1964

Сообщества с доминированием харовых водорослей пресных вод.

Синонимы: *Characion* Rübel 1933, *Charion* Sauer 1937

Диагностические виды: *Chara contraria*, *C. rudis*, *C. tomentosa*, *C. vulgaris*

Charion canescentis Corillion 1957

Синоним: *Charion canescentis* Corillion 1957

Сообщества с доминированием харовых водорослей солоноватых и соленых вод.

Диагностические виды: *Chara canescens*, *C. altaica*, *Lamprothamnium papulosum*

Charion vulgaris (Krause ex Krause et Lang 1977) Krause 1981

Эфемерные сообщества харовых мелководий, часто антропогенного происхождения.

Диагностический вид: *Chara vulgaris* (dom.)

POTAMETEA PECTINATI Klika in Klika et Novák 1941

Синонимы: *Potametea pectinati* Tx. et Preising 1942, *Nymphaeetea* Klika in Klika et Hadač 1944

Сообщества укореняющихся плавающих или погруженных водных растений в мезотрофных и евтрофных водоемах.

Диагностические виды: *Batrachium aquatile*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Persicaria amphibia* var. *natans*, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. compressus*, *P. filiformis*, *P. friesii*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. obtusifolius*, *P. perfoliatus*, *P. pusillus*, *Trapa natans*

POTAMETALIA PECTINATI Koch 1926

Синоним: *Potametalia* Br.-Bl. 1931

Сообщества укореняющихся водных растений с погруженными или плавающими на поверхности воды листьями.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Potamion pectinati (Koch 1926) Libbert 1931

Синонимы: *Potamion eurosibiricum* Koch 1926, *Potamion lucentis* Vollmar 1947, *Potamion pectinati* Oberd. 1957

Растительные сообщества с доминированием погруженных укорененных макрофитов.

Диагностические виды: *Potamogeton compressus*, *P. crispus*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*

Nymphaeion albae Oberd. 1957

Сообщества гидрофитов с плавающими на поверхности воды листьями в пресных водах.

Диагностические виды: *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Persicaria amphibia* var. *natans*, *Potamogeton natans*, *Trapa natans*

Nelumboion nuciferae Losev et Golub in Golub et al. 1991

Сообщества макрофитов с доминированием *Nelumbo nucifera*.

Диагностические виды: *Nelumbo nucifera*

CALLITRICHIO-BATRACHIETALIA Passarge 1978

Сообщества, как правило, мелких водоемов и водотоков с переменным уровнем воды с доминированием родов *Batrachium* и *Callitriche*.

Диагностические виды: *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum*, *Callitriche cophocarpa*, *C. hermaphroditica*

Batrachion fluitantis Neuhäusl 1959

Сообщества с доминированием родов *Batrachium* и *Callitriche* водотоков.

Диагностические виды: *Batrachium fluitans*, *B. kaufmannii*, *Fontinalis antipyretica*, *Scirpus lacustris* f. *fluitans*

Batrachion aquatilis Passarge 1964

Синоним: *Callitricho-Batrachion* Den Hartog et Segal 1964

Сообщества с доминированием родов *Batrachium* и *Callitriche* стоячих вод.

Диагностические виды: *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum*, *Callitriche cophocarpa*, *C. hermaphroditica*

UTRICULARIETEA INTERMEDIO-MINORIS Pietsch 1965

Синоним: *Utricularietea intermedio-minoris* Den Hartog et Segal 1964

Сообщества погруженных в воду неукорененных хищных растений.

Диагностические виды: *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *U. vulgaris*, *Aldrovanda vesiculosa*

LEMNO-UTRICULARIETALIA VULGARIS Passarge 1978

Синоним: *Utricularietalia* Den Hartog et Segal 1964

Пузырчатковые сообщества прозрачных мезо- и эвтрофных водоемов.

Диагностические виды: *Utricularia australis*, *U. vulgaris*

Utricularion Den Hartog et Segal 1964

Синонимы: *Utricularion vulgaris* Passarge 1964

Пузырчатковые сообщества прозрачных водоемов.

Д.в. союза = Д.в. порядка

UTRICULARIETALIA INTERMEDIO-MINORIS Pietsch 1965

Пузырчатковые и сфагновые сообщества дистрофных вод мочажин верховых и переходных болот.

Диагностические виды: *Aldrovanda vesiculosa*, *Utricularia intermedia*, *U. minoris*, *Scorpidium scorpidioides*, *Pseudocalliergon trifarium*, *Sparganium minimum*

Scorpidio-Utricularion minoris Pietsch 1965

Синоним: *Sphagno-Utricularion* T. Müller et Görs 1960

Д.в. союза = Д.в. порядка

MONTIO-CARDAMINETEA Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Сообщества родников, ключей и горных ручьев, часто с доминированием мохообразных.

Диагностические виды: *Brachythecium rivulare*, *Bryum weigelii*, *B. pseudotriquetrum*, *B. schleicheri*, *Cardamine amara*, *C. pratensis*, *Cerastium cerastioides*, *Cratoneuron filicinum*, *Deschampsia cespitosa*, *Dicranella palustris*, *Epilobium hornemannii*, *Impatiens noli-tangere*, *Montia fontana*, *Palustriella commutata*, *P. decipiens*, *Philonotis fontana*, *P. seriata*, *P. tomentella*, *Pohlia ludwigii*, *P. wahlenbergii*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *R. punctatum*, *Saxifraga stellaris*, *Scapania uliginosa*, *S. undulata*, *Stellaria calycantha*, *Veronica beccabunga*

MONTIO-CARDAMINETALIA Pawłowski in Pawłowski et al. 1928

Растительность холодных олиготрофных ручьев горных систем бореальной зоны и субарктико-арктических регионов.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Mniobryo–Epilobion hornemannii Nordhagen 1943

Растительность холодных олиготрофных ручьев бореальной и арктической зон Северной Европы.

Диагностические виды: *Epilobium hornemannii*, *Pohlia wahlenbergii*, *Bryum weigelii*, *Scapania paludicola*, *Philonotis fontana*

Cardamino–Montion Br.-Bl. 1926

Растительность холодных олиготрофных ручьев в субальпийском и альпийском поясах гор Европы.

Диагностические виды: *Bryum schleicheri*, *Dicranella palustris*, *Pohlia wahlenbergii*, *Scapania uliginosa*, *S. undulata*

Cratoneurion commutati Koch 1928

Богатая мхами растительность богатых кальцием ручьев горных территорий.

Диагностические виды: *Cratoneuron filicinum*, *Palustriella commutata*, *P. decipiens*, *Pinguicula vulgaris*, *Saxifraga aizoides*, *Silene pusilla*

CARDAMINO–CHRYOSPLENIETALIA Hinterlang 1992

Растительность мягководных ручьев в местообитаниях затененных лесом.

Диагностические виды: *Cardamine amara*, *Conocephalum conicum*, *Pellia epiphylla*

Caricion remotae Kästner 1941

Д.в. союза = Д.в. порядка

LITTORELLETEA Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Синонимы: *Isoëto-Littorelletea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937, *Littorelletea* R. Tx. 1947, *Isoëtetea* Pietsch 1966

Произрастающие под водой сообщества мелководий пресноводных озер на песчаных, галечниковых или торфянистых субстратах.

Диагностические виды: *Eleocharis acicularis*, *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Pilularia globulifera*, *Ranunculus aquatilis*, *R. reptans*, *Subularia aquatica*

LITTORELLETALIA Koch ex Tx. 1937

Сообщества олиготрофных стоячих или слабо проточных водоемов.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Littorellion uniflorae Koch ex Tx. 1937

Диагностические виды: *Callitriche palustris*, *Elatine hydropiper*, *E. triandra*, *Eleocharis acicularis*, *Juncus bulbosus*, *Isoetes lacustris*, *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna*, *Peplis portula*, *Pilularia globulifera*, *Ranunculus flammula*, *R. reptans*

ISOETO–NANO–JUNCETEA Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. et al. 1952

Пионерные сообщества эфемерных растений периодически затапливаемых песчано-илистых местообитаний.

Диагностические виды: *Alisma gramineum*, *Cyperus fuscus*, *Gnaphalium uliginosum*, *Juncus bufonius*, *Limosella aquatica*, *Peplis alternifolia*, *Physcomitrella patens*, *Plantago major* ssp. *intermedia*, *Pulicaria vulgaris*, *Riccia cavernosa*, *R. huebeneriana*, *Potentilla supina*

NANOCYPERETALIA Klika 1935

Синонимы: *Nanocypero-Polygonetalia* Koch 1926, *Cyperetalia fusci* Pietsch 1963

Д.в. порядка = Д.в. класса

Elatini-Eleocharition ovatae Pietsch 1965

Синонимы: *Eleocharition soloniensis* Philippi 1968

Сообщества песчано-илистых отмелей и пересыхающих участков дна пресноводных водоемов.

Диагностические виды: *Riccia cavernosa*, *Limosella aquatica*, *Cyperus fuscus*, *Gnaphalium uliginosum*, *Alisma lanceolatum*, *Eleocharis acicularis*, *Pulicaria vulgaris*, *Psammophilliella muralis*, *Plantago major* ssp. *intermedia*, *Potentilla supina*

Nanocyperion flavescens Koch ex Malcuit 1929

Сообщества с участием *Pycnus flavescens*, предпочитающие нейтральные и слабо засоленные местообитания с наибольшим для класса участием гемикриптофитов.

Диагностические виды: *Cyperus flavescens*, *Centaureum pulchellum*, *Eleocharis carniolica*, *Carex oederi* ssp. *pulchella*, *Samolus valerandi*

Radiolion linoidis Pietsch 1973

Сообщества, затопляемые только на короткое время и хорошо развивающиеся лишь во влажные годы.

Диагностические виды: *Centunculus minimus*, *Hypericum humifusum*, *Montia minor*, *Myosurus minimus*, *Radiola linoides*, *Spergula rubra*, *Anthoceros levis*, *A. punctatus*.

Verbenion supinae Slavnić 1951

Пионерные сообщества эфемерных растений периодически затопляемых обогащенных азотом местообитаний Южной Европы.

Диагностические виды: *Cyperus glomeratus*, *Crypsis schonoides*

CRYPSIDETEA ACULEATAE Vicherek 1973

Пионерные сообщества с преобладанием однолетников в периодически затопляемых местообитаниях с очень изменчивым режимом увлажнения и засоления верхнего слоя почвы.

Диагностические виды: *Chenopodium glaucum*, *Crypsis aculeata*, *C. schoenoides*, *Spergularia maritima*

CRYPSETALIA ACULEATAE Vicherek 1973

Синоним: *Lepidietalia latifolii* Golub et Solomakha in Golub 1995

Д.в. порядка = Д.в. класса

Cypero–Spergularion salinae Slavnić 1948

Синонимы: *Lepidion latifolii* Golub et Mirkin 1986, *Polygono salsuginei-Crypsion aculeatae* Korzhenevskii et Klyukin 1990

Пионерные эфемерные растительные сообщества периодически затапливаемых засоленных местообитаний континентальной Евразии.

Диагностические виды: *Alisma lanceolatum*, *Eleocharis palustris*, *Polygonum salsugineum*

PHRAGMITO–MAGNO-CARICETEA Klika in Klika et Novák 1941

Синонимы: *Phragmitetea* Tx. et Preising 1942, *Bolboschoenetetea maritimi* Bilik 1963, *Equisetetetea arvensis* Mirkin et Naumova in Kononov et al. 1989, *Arctophiletetea fulvae* Pestryakov et Gogleva in Kononov et al. 1989

Сообщества укорененных возвышающихся над водой растений берегов и прибрежной зоны водоемов, сообщества болотистых лугов и травяных болот.

Диагностические виды: *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Calla palustris*, *Carex acuta*, *C. atherodes*, *C. pseudocyperus*, *C. rhynchophylla*, *Cicuta virosa*, *Cladium mariscus*, *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *E. austriaca*, *Galium palustre*, *Glyceria maxima*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *L. thyrsiflora*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Oenanthe aquatica*, *Persicaria amphibia*, *Peucedanum palustre*, *Phalaroides arundinacea*, *Phragmites australis*, *Rorippa amphibia*, *Rumex hydrolapathum*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus radicans*, *Scutellaria galericulata*, *Sium latifolium*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Stachys palustris*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *T. laxmanii*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*

PHRAGMITETALIA COMMUNIS Koch 1926

Сообщества возвышающихся над водой укорененных растений водотоков и водоемов с разными типами грунта.

Диагностические виды: *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*

Phragmition communis Koch 1926

Синонимы: *Nardosmion laevigatae* Klotz et Köck 1986, *Eleocharition palustris* Mirkin et Naumova 1986, *Typhion laxmannii* Losev et Golub 1988, *Typhion laxmannii* Losev et Golub in Golub et al. 1991

Д.в. союза = Д.в. порядка

Scirpion maritimae Dahl et Hadač 1941

Синонимы: *Bolboschoenion maritimi* Dahl et Hadač 1941

Растительность прибрежных увлажненных солоновато-водных местообитаний.

Диагностические виды: *Eleocharis uniglumis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Phragmites australis*, *Hippuris tetraphylla*, *Carex mackenziei*, *C. paleacea*, *C. salina*

MAGNO–CARICETALIA Pignatti 1953

Порядок объединяет сообщества с доминированием или высоким участием видов рода *Carex*. Как правило, эти сообщества располагаются полосами вдоль берегов рек и озер, занимают неглубокие понижения в поймах рек, а также придорожные канавы, достигающие уровня грунтовых вод.

Диагностические виды: *Carex acuta*, *C. atherodes*, *C. pseudocyperus*, *C. rhynchophylla*, *Calla palustris*, *Cicuta virosa*

Magno-Caricion elatae Koch 1926

Синоним: *Caricion gracilis* Neuhäusl 1959

Преимущественно крупноосоковые сообщества береговой зоны, иногда занимают неглубокие прибрежные части водоемов.

Диагностические виды: *Carex acuta*, *C. acutiformis*, *C. riparia*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*

Cicution virosae Hejný 1960

Сообщества заболоченных непроточных водоемов. Обычно это старицы и озера, имеющие илистое топкое дно с мощным слоем сапропеля. Сообщества этого союза часто образуют сплавины.

Диагностические виды: *Calla palustris*, *Carex pseudocyperus*, *Cicuta virosa*

Caricion appendiculatae Achtyamov et al. 1985

Синонимы: *Caricion juncellae* Kononov in Gogoleva et al. 1987

Сырые пойменные луга северного Восточной Сибири и Дальнего Востока.

Диагностические виды: *Alopecurus arundinaceus*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex appendiculata*, *Carex juncella*, *C. vesicata*

OENANTHETALIA AQUATICAE Hejný in Kopecký et Hejný 1965

Сообщества аллювиальных отложений (галечниковых, гравийных, песчаных, глинистых) русел рек и береговой зоны. В непроточных водоемах – сообщества, как правило, мелководных участков с топким илистым дном.

Диагностические виды: *Agrostis stolonifera*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *E. austriacae*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*

Oenanthion aquaticae Hejný ex Neuhäusl 1959

Сообщества аллювиальных отложений (галечниковых, гравийных, песчаных, глинистых, илистых) русел рек и прибрежной зоны озер.

Диагностические виды: *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*

Equisetion arvensis Mirkin et Naumova in Kononov et al. 1989

Монодоминантные сообщества хвоща на прибрежных отложениях песка в поймах рек Сибири и Дальнего Востока.

Диагностические виды: *Equisetum arvense* (dom.)

Agrostio stoloniferae–Equisetion arvensis Taran 1997

Сообщества корневищных и столонообразующих эксплерентов, распространенные по низким илистым и песчаным берегам пойм Приуралья и Сибири в пределах таежной и лесостепной зон.

Диагностические виды: *Equisetum arvense*, *Agrostis stolonifera*, *Eleocharis palustris*

NASTURTIO–GLYCERIETALIA Pignatti 1953

Гигрофильные злаково-разнотравные сообщества по берегам пресноводных рек и оросительных каналов.

Диагностические виды: *Berula erecta*, *Glyceria fluitans*, *G. notata*, *G. plicata*, *Mentha aquatica*, *Nasturtium officinale*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*

Glycerio–Sparganion Br.-Bl. et Sissingh in Boer 1942

Синонимы: *Glycerion* Br.-Bl. et Tx. 1943, *Nasturtion officinalis* Géhu et Géhu-Franck 1987

Сообщества с доминированием мелких злаков рода *Glyceria* по берегам ручьев.
Д.в. союза = Д.в. порядка

CARICETALIA DICHROAE-VESICATAE Hilbig 2000

Сообщества с доминированием гигрофильных осок континентальных районов Монголии и южной Сибири.

Диагностические виды: *Calamagrostis neglecta*, *Carex dichroa*, *C. orbicularis*, *C. vesicata*

Caricion dichroae-vesicatae Mirkin et al. ex Hilbig 2000

Д.в. союза = Д.в. порядка

ARCTOPHILETALIA FULVAE Pestryakov et Gogoleva 1989

Флористически бедные сообщества мелководий озер, стариц и мочажин в таежной, лесотундровой и тундровой зонах с доминированием *Arctophila fulva*, описанные на мерзлотных почвах в долине р. Яны на севере Якутии (Восточная Сибирь).

Диагностические виды: *Arctophila fulva* (dom.)

Arctophilion fulvae Pestryakov et Gogoleva 1989

Флористически бедные сообщества с доминированием *Arctophila fulva*.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Eriophoro–Arctophilion fulvae Mirkin in Pestryakov et al. 1988

Флористически более богатые сообщества с доминированием *Arctophila fulva* и *Eriophorum polystachion*.

Диагностические виды: *Arctophila fulva*, *Beckmannia syzigachne*, *Caltha palustris*, *Carex concolor*, *Eriophorum polystachion*

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МОРСКИХ МЕЛКОВОДИЙ, ПРИБРЕЖНЫХ МОРСКИХ ЗАИЛЕННЫХ РАВНИН, СОЛОНОВАТЫХ ВОДОЕМОВ И ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ЗАСОЛЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

ZOSTERETEA MARINAE Pignatti 1953

Травянистая растительность морских мелководий.

Диагностические виды: *Cymodocea nodosa*, *Halophila stipulacea*, *Posidonia oceanica*, *Zostera angustifolia*, *Z. marina*, *Z. noltii*

ZOSTERETALIA Béguinot ex Pignatti 1953

Поли- и эугалинная растительность морских мелководий.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Zosterion marinae Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953

Травянистая растительность морских мелководий внутропических морей Северного Полушария.

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

RUPPIETEA MARITIMAE J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964

Погруженная укорененная эугалинная растительность морских побережий и соленых озер.

Диагностические виды: *Althenia filiformis*, *Batrachium marinum*, *Eleocharis parvula*, *E. uniglumis*, *Hippuris tetraphylla*, *Najas marina*, *Ruppia cirrhosa*, *R. maritima*, *Zanichellia palustris*

RUPPIETALIA J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964

Синоним: *Zosteretalia* Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. et al. 1952

Д.в. порядка = Д.в. класса

Ruppion maritimae Br.-Bl. ex Westhoff in Bennema et al. 1943

Сообщества погруженных укорененных растений морских побережий со слабо выраженными колебаниями уровня воды во время отливов и приливов и континентальных соленых озер.

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

THERO-SALICORNIETEA Tx. in Tx. et Oberd. 1958

Синонимы: *Cakileto-Therosalicornietea* Pignatti 1953, *Coeno-Salicornietea* Tx. 1968, *Thero-Suaedetia* Rivas-Mart. 1972, *Thero-Suaedetia* Vicherek 1973, *Thero-Salicornietea* Tx. ex Géhu et Géhu-Franck 1984

Пионерные сообщества однолетних суккулентных галофитов на засоленных периодически затопляемых местообитаниях.

Диагностические виды: *Bassia hirsuta*, *Camphorosma annua*, *C. songorica*, *Halimione pedunculata*, *Halopeplis amplexicaulis*, *Microcnemum coralloides*, *Salicornia europaea* s.l. (incl. *S. brachystachya*, *S. europaea*, *S. obscura*, *S. patula*, *S. perennans*, *S. pojarkovae*, *S. pusilla*, *S. ramosissima*, *S. stricta*), *Salicornia procumbens* s.l. (incl. *S. borysthenica*, *S. dolichostachya*, *S. emerici*, *S. fragilis*, *S. lutescens*, *S. nitens*, *S. pojarkovae*, *S. veneta*), *Salsola acutifolia*, *S. soda*, *Suaeda* подрод *Brezia* (*S. albescens*, *S. corniculata*, *S. maritima*, *S. pannonica*, *S. prostrata*, *S. salsa*, *S. spicata*), *Suaeda* подрод *Schoberia* (*S. acuminata*, *S. splendens*)

THERO-SALICORNIETALIA Pignatti 1953

Синоним: *Thero-Suaedetalia* Br.-Bl. et O. Bolòs 1958

Д.в. порядка = Д.в. класса

Thero–Salicornion Br.-Bl. 1933 em. Tx. 1950

Монодоминантные сообщества из суккулентных однолетних галофитов на песчано-илистой нижней литорали на беломорском балтийском, средиземноморском и европейских атлантических побережьях.

Диагностические виды: *Salicornia europaea* s.l.

Salicornion prostratae Géhu 1992

Синонимы: *Salicornion herbaceae* Soó 1933, *Thero-Suaedion* Vicherek 1973, *Suaedion salsae* Golub et Czorbádze 1988

Постоянно и переменно влажная растительность из суккулентных однолетних-галофитов на побережьях морей и соленых озер Евразии.

Диагностические виды: *Salicornia europaea* s.l., *Salsola mutica*, *Spergularia salina*, *Suaeda maritima* s.l. (*S. salsa*, *S. prostrata*, *S. confusa*, *S. heterophylla*, *S. eltonica*)

Camphorosmo–Suaedion corniculatae Freitag et al. 2001

Евразиатские сообщества однолетних суккулентов главным образом содовых солончаков с переменным режимом увлажнения и летним иссушением почв.

Диагностические виды: *Suaeda pannonica*, *S. corniculata*, *Camphorosma annua*, *C. songorica*

SALICORNIETEA FRUTICOSAE Br.-Bl. et Tx. ex A. Bolòs y Vayreda 1950

Флористически бедные сообщества с доминированием кустарничковых и полукустарничковых (хамефитов и нано-фанерофитов) суккулентных гипергалофитов, распространенные на территории Евразии и Северной Африки.

Диагностические виды: виды трибы *Salicornieae* (*Arthrocnemum fruticosum*, *A. perenne*, *A. macrostachyum*, *Kalidium capsicum*, *K. foliatum*, *K. gracile*), *Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys belangeriana*

KALIDIENEA Golub et al. 2001

Сообщества многолетних низких кустарниковых и полукустарниковых суккулентных гипергалофитов континентальной части северной Евразии.

Диагностические виды: *Kalidium capsicum*, *K. foliatum*, *K. gracile*, *Salsola aralensis*, *S. crassa*, *S. lanata*, *S. transoxana*, *S. turcomanica*, *S. acutifolia*, *S. arbuscula*, *S. dendroides*, *S. foliosa*, *S. kali*, *S. nitraria*, *S. orientalis*, *S. passerina*, *S. paulsenii*, *S. soda*, *Petrosimonia brachiata*, *P. glauca*, *P. oppositifolia*, *P. sibirica*, *P. triandra*, *Halocnemum strobilaceum*, а также отсутствие видов рода *Arthrocnemum*

HALIMIONETALIA VERRUCIFERAE Golub et al. 2001

Синоним: *Halostachyetalia* Тора 1939

Сообщества причерноморско-каспийских суккулентных гипергалофитных кустарничков.

Диагностические виды: *Salicornia europaea* s.l., *Artemisia santonicum*, *Halimione verrucifera*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Limonium gmelinii*, *L. meyeri*, *L. bellidifolium*, *L. suffruticosum*, *L. iranicum*, *Puccinellia fominii*, *P. distans*

Artemisio santonicae–Puccinellion fominii Shelyag-Sosonko et al. 1989

Синоним: *Halocnemion* Korzhenevskii et Kliukin 1990

Сообщества причерноморских и прикаспийских многолетних суккулентных гипергалофитных кустарничков.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Artemisio santonicae–Puccinellienion fominii Golub et al. 2001

Д.в. подсоюза = Д.в. союза

Climacoptero–Suaedienion Golub et al. 2001

Синонимы *Climacoptero-Suaedion* Golub et Czorbadze 1988

Сообщества прикаспийских суккулентных гипергалофитных кустарничков.

Диагностические виды: *Salsola crassa*

KALIDIETALIA CASPICI Golub et al. 2001

Сообщества Ирано-Туранских пустынных кустарничковых гипергалофитных маревых

Диагностические виды: *Kalidium caspicum*, *Halostachys belangeriana*, виды рода *Salsola* (секция *Climacoptera*): *S. aralensis*, *S. crassa*, *S. lanata*, *S. transoxana*, *S. turcomanica*

Kalidion caspici Golub et al. 2001

Д.в. союза = Д.в. порядка

Kalidienion caspici Golub et al. 2001

Д.в. подсоюза = Д.в. союза

Halocnemo–Haloxylonion aphylli Golub et al. 2001

Сообщества, развивающиеся на слабо соленых такыро-подобных субстратах, покрытых тонким слоем песка и залеганием грунтовых вод около 4 м.

Диагностические виды: *Haloxylon aphyllum*

KALIDIETALIA GRACILIS Mirkin ex Golub et al. 2001

Сообщества полукустарниковых гипергалофитов Монголии и Южной Сибири.

Диагностические виды: *Kalidium gracile*, *K. foliatum*, *Reaumuria songarica*, *Achnatherum splendens*, *Haloxylon ammodendron*, *Nitraria sibirica*

Kalidion gracilis Mirkin ex Golub et al. 2001

Д.в. союза = Д.в. порядка

JUNCETEA MARITIMI Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952

Маршевые луга, постоянно и переменнo влажные, на глинистых или песчаных заиленных субстратах слабонаклонных морских берегов, обычно выше линии средних приливов, и заболоченные галофитно-луговые сообщества побережий внутренних соленых озер.

Диагностические виды: *Aeluropus littoralis*, *Armeria maritima*, *Artemisia maritima*, *Blysmus rufus*, *Bolboschoenus maritimus*, *Bryum calophyllum*, *B. marratii*, *B. salinum*, *B. warneum*, *Desmatodon cernuus*, *D. ucrainicus*, *Carex divisa*, *C. extensa*, *C. glareosa*, *C. marina*, *C. norvegica*, *C. paleacea*, *C. salina*, *C. subspathacea*, *C. ursina*, *Conardia compacta*, *Eleocharis uniglumis*, *Erianthus ravennae*, *Frankenia laevis*, *Gentianopsis detonsa*, *Glaux maritima*, *Imperata cylindrica*, *Juncus acutus*, *J. gerardii*, *J. heldreichianus*, *J. littoralis*, *J. maritimus*, *Limonium sinuatum*, *L. gmelinii*, *Plantago maritima*, *Primula nutans*, *Puccinellia distans* ssp. *borealis*, *P. maritima*, *P. phryganodes*, *Scirpoides holoschoenus*, *Spergularia salina*, *Stellaria humifusa*, *Triglochin maritimum*

JUNCETALIA MARITIMI Br.-Bl. ex Horvatić 1934

Средиземноморские, атлантические и черноморские маршевые галофитные луга.
Д.в. порядка = Д.в. класса

Juncion maritimi Br.-Bl. ex Horvatić 1934

Синонимы: *Puccinellion distantis* Pignatti 1953, *Limonio gmelinii-Juncion maritimi* Golub et Solomakha 1988

Маршевые галофитные луга побережья Черного и Средиземноморского морей.

Д.в. союза = Д. в. порядка

GLAUCO-PUCCINELLIETALIA Beeftink et Westhoff in Beeftink 1962

Синонимы: *Puccinellietalia phryganodis* Hadač 1946

Внешние марши на средней и верхней литорали бореальных и умеренных атлантических побережий.

Диагностические виды: *Limonium vulgare*, *Spergularia maritima*

Puccinellion maritimae Christiansen 1927

Регулярно заливаемые марши на нижней и средней литорали побережий Северной Атлантики.

Диагностические виды: *Puccinellia maritima*, *Cochlearia anglica*, *Bostrichia scorpioides*

Armerion maritimae Br.-Bl. et De Leeuw 1936

Синонимы: *Festucion arenariae* Corillion 1953, *Caricion glareosae* Nordhagen 1954

Гигро-мезофитные луга на песчаных почвах на верхней литорали побережий бореально-атлантической и умеренной зон.

Диагностические виды: *Armeria maritima*, *Juncus gerardii*, *Glaux maritima*

PUCCINELLIETALIA PHRYGANODIS Hadač 1946

Синоним: *Carici-Puccinellietalia phryganodis* (Hadač 1946) Knapp 1964

Марши арктических и субарктических побережий Европы.

Диагностические виды: *Triglochin maritimum*, *Stellaria humifusa*, *Plantago subpolaris*

Puccinellion phryganodis Hadač 1946

Синонимы: *Juncion atrofuscae* Golub et al. 2003, *Triglochino maritimi-Fucion vesiculosae* Golub et al. 2003

Регулярно затопляемые арктические и субарктические внешние марши на верхней границе нижней и на средней литорали.

Диагностические виды: *Puccinellia phryganodes*, *Carex subspathacea* и *Plantago schrenkii*

BOLBOSCHOENETEA MARITIMI Vicherek et Tüxen 1969 ex Tüxen & Hüllbusch 1971

Сообщества водоемов с солоноватой водой, по пониженным местам берегов лиманов, рек с переменным увлажнением в лесостепной и степной зонах.

Диагностические виды: *Bolboschoenus maritimus*, *Scirpus tabernaemontani*

BOLBOSCHOENETALIA Hejny on Holub et al. 1967

Сообщества водоемов с солоноватой водой, а также засоленных, периодически переувлажненных почв.

Водно-болотные сообщества.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Scirpion maritimi Dahl et Hadač 1941

Синонимы: *Bolboschoenion maritimi* Dahl et Hadač 1941, *Caricion paleaceae* Dahl et Hadač 1941

Высокотравные сообщества по берегам водоемов со слабосоленой водой Европейской части России.

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

Typhion laxmannii Losev et Golub 1988

Высокотравные сообщества по берегам водоемов со слабо соленой водой полупустынной зоны, описанные в дельте р. Волга.

Диагностические виды: *Typha laxmanni*, *Tripolium pannonicum*

Puccinellio-Phragmition Gogoleva et al. 1987

Высокотравные сообщества по берегам водоемов со слабосоленой водой, распространенные в Восточной Сибири.

Диагностические виды: *Puccinellia tenuiflora*, *Phragmites australis*

SAGINETEA MARITIMAE Westhoff et al. 1962

Эфемерная растительность приморских и континентальных нарушенных засоленных местообитаний.

Диагностические виды: *Aizoon hispanicum*, *Apium graveolens*, *Bupleurum tenuissimum*, *Carex distans*, *Centaureum littorale*, *Chenopodium chenopodioides*, *Cochlearia danica*, *Crypsis aculeata*, *Frankenia hirsuta*, *F. pulverulenta*, *Glaux maritima*, *Hordeum marinum*, *Hymenolobus procumbens*, *Juncus gerardii*, *Lotus tenuis*, *Odontites litoralis*, *Parapholis incurva*, *Plantago coronopus*, *P. maritima*, *P. weldenii*, *Sagina maritima*, *S. nodosa*, *Tortella flavovirens*, *Tripolium vulgare*, *Valantia muralis*

SAGINETALIA MARITIMAE Westhoff et al. 1962

Атлантико-Средиземноморская эфемерная растительность на песчаных почвах окраин засоленных маршей.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Saginion maritimae Westhoff et al. 1962

Атлантические и средиземноморские прибрежные сообщества короткоживущих растений на обнаженных песчаных поверхностях нарушенных засоленных маршей.

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

FESTUCO-PUCCINELLIETEA Soó ex Vicherek 1973

Синонимы: *Puccinellio-Salicornietea* Topa 1939, *Festuco-Limonietea* Karpov et Mirkin ex Golub et Solomakha 1988, *Glycyrrhizetea glabrae* Golub et Mirkin in Golub 1995

Галофитно-степные сообщества на солонцовых почвах внутренних районов Евразии.

Диагностические виды: таксоны секций *Puccinellia* (*P. distans* s. l.), *Xerotropis* (Krecz.) Bor (*P. tenuissima*, *P. festuciformis*) рода *Puccinellia*, широколистные таксоны секции *Limonium* (*L. gmelinii*, *L. meyeri*, *L. sareptanum*, *L. tomentellum*) рода *Limonium*, таксоны секции *Seriphidium* Bess. рода *Artemisia* (*A. lerchiana*, *A. nitrosa*, *A. pauciflora*, *A. santonicum*, *A. schrenkiana*, *A. taurica*), узколистные таксоны *Festuca* (*F. beckeri*, *F. pseudodalmatica*, *F. pseudovina*, *F. valesiaca*)

FESTUCO VALESIIACAE-LIMONIETALIA GMELINII Mirkin in Golub et V. Solomakha 1988

Синонимы: *Psathyrostachyo-Limonietalia* Saitov in Mirkin et al. 1991, *Diantho guttati-Milietalia vernalis* Umanets et Solomakha 1998

Галофитные степи, формирующиеся в условиях континентального и резко континентального климата Северной Евразии

Диагностические виды: *Artemisia austriaca*, *Elymus repens*, *Festuca valesiaca*, *Halimione verrucifera*, *Koeleria macrantha*, *Puccinellia tenuissima*.

Festuco valesiacaе–Limonion gmelinii Mirkin ex Golub et V. Solomakha 1988

Флористически бедные галофитно-степные сообщества Южного Урала и северного Казахстана.

Диагностические виды: *Artemisia lerchiana*, *Bassia prostrata*, *Festuca beckeri*, *F. valesiaca*, *Limonium gmelinii*

Artemision nitrosae Korolyuk in Korolyuk et Kipriyanova 1998

Флористически бедные галофитно-степные сообщества юга Западно-Сибирской равнины.

Диагностические виды: *Artemisia nitrosa*, *A. rupestris*, *Aster sedifolius* (*A. sedifolius* ssp. *dracunculoides*), *Festuca pseudovina*, *Leymus paboanus*

Limonion tomentelli Agafonov et Golub in Golub 1994

Галофитно-степные сообщества черноземных областей Европейской части России.

Диагностические виды: *Allium paniculatum*, *Limonium tomentellum*, *Peucedanum ruthenicum*, *Plantago media*, *Potentilla argentea*, *Psammophiliella muralis*, *Amoria repens*, *Veronica spicata*

Psathyrostachyo–Limonion Saitov ex Golub et al. 2001

Флористически богатые галофитно-степные сообщества лесостепной зоны Среднего Иртыша.

Диагностические виды: *Achnatherum splendens*, *Artemisia schrenkiana*, *Camphorosma monspeliaca*, *Carex stenophylla*, *Cenolophium denudatum*, *Iris spuria* (*I. spuria* ssp. *halophila*), *Leymus karelinii*, *Pedicularis dasystachys*, *Plantago maxima*, *Psathyrostachys junceus*, *Saussurea salsa*, *Seseli hippomarathrum* (*S. hippomarathrum* ssp. *hebecarpum*)

ARTEMISIETALIA PAUCIFLORAE Golub et Karpov in Golub et al. 2005

Галофитные сообщества Волго-Уральского региона в пустынной зоне.

Диагностические виды: *Artemisia pauciflora*, *Atriplex cana*, *Bassia prostrata*, *B. sedoides*, *Camphorosma monspeliaca*, *Lepidium perfoliatum*

Artemisia pauciflorae–Camphorosmion monspeliacae Karpov 2001

Синонимы: *Poo bulbosae–Artemision pauciflorae* Karpov et al. 2003

Флористически бедные галофитно-степные сообщества Оренбуржья.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Artemision pauciflorae Grebenyuk, Golub, Yuritsyna in Golub et al. 2005

Относительно флористически богатые галофитно-степные сообщества Волго-Уральского междуречья, а также правобережья р. Волги.

Диагностические виды: *Alyssum turkestanicum*, *Anabasis salsa*, *Ceratocephala testiculata*, *C. falcata*, *Eremopyrum triticeum*, *Lappula marginata*, *Limonium sareptanum*, *Salsola brachiata*, *Suaeda physophora*

GLYCYRRHIZETALIA GLABRAE Golub et Mirkin in Golub 1995

Субгалофитные аллювиальные сообщества нижнего течения рек Волга и Дон.

Диагностические виды: *Glycyrrhiza glabra*, *Acroption repens*, *Medicago sativa* ssp. *caerulea*, *Dodartia orientalis*, *Aeluropus littoralis* s.l., *Carex stenophylla*, *Artemisia austriaca*, *Potentilla bifurca*

Glycyrrhizion echinatae Golub et Savelyeva in Golub 1995

Синонимы: *Elytrigio-Aeluropodion* Ageleulov et Golub in Golub 1995

Субгалофитные луга долины Нижнего Дона.

Диагностические виды: *Glycyrrhiza echinata*, *Carex melanostachya*, *C. praecox*, *Althaea officinalis*, *Potentilla reptans*, *Asparagus officinalis*, *Lythrum virgatum*

Glycyrrhizion glabrae Golub et Mirkin in Golub 1995

Субгалофитные луга долины Нижней Волги и среднего и нижнего течения р. Урал.

Диагностические виды: *Senecio jacobaea*, *Taraxacum officinale*, *Glycyrrhiza glabra*, *Calamagrostis epigeios*, *Althaea officinalis*, *Tragopogon pratensis* ssp. *orientalis*

Glycyrrhizion korshinskyi Lysenko 2010

Субгалофитные луга и овражные понижения степной зоны долин Волги и Урала.

Диагностические виды: *Glycyrrhiza korshinskyi*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*

SCORZONERO-JUNCETEA GERARDII Golub et al. 2001

Галофитные влажные луга внутренних районов Восточной Европы и Северной Азии.

Диагностические виды: *Potentilla anserina*, *Glaux maritima*, *Hordeum brevisubulatum*, *Alopecurus arundinaceus*, *Juncus gerardii*, *J. salsuginosus*, *J. compressus*, *Agrostis stolonifera*, *A. divaricatissima*, *Cirsium acaule* ssp. *esculentum*, *Triglochin maritima*

SUAEDETALIA CORNICULATAE Golub 1994

Синоним: *Hordeetalia brevisubulati* Kononov 1986

Сообщества, формирующиеся на сильно засоленных почвах хлорид-содового и содового засоления Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Suaeda corniculata*, *Alopecurus arundinaceus*, *Knorringia sibirica*, *Poa pratensis*, *Saussurea amara*, *Taraxacum ceratophopum*

Suaedo corniculatae–Puccinellion tenuiflorae Mirkin ex Golub 1994

Синоним: *Irido-Achnatherion* Mirkin in Kashapov et al. 1987

Засоленные луга аласов Центральной Якутии, речных долин Монголии, периферийных частей озер и переувлажненных депрессий юга Западно-Сибирской равнины.

Диагностические виды: *Suaeda corniculata*, *Angelica tenuifolia*, *Artemisia jacutica*, *Achnatherum splendens*, *Elymus repens*, *Glaux maritima*, *Salicornia prostrata*

Suaedion corniculatae Golub 1993

Синоним: *Puccinellion tenuiflorae* Kononov et al. 1986

Галофитные луга с содовым типом засоления на аласах Якутии.

Диагностические виды: *Poa pratensis*, *Primula farinosa*, *Thalictrum simplex*, *Crepis tectorum*

HALERPESETALIA Mirkin et al. ex Holub 1994

Галофитно-луговые сообщества Центральной Якутии, формирующиеся на низко- и средне засоленных глинистых почвах с гидрокарбонатно-сульфатным и гидрокарбонатно-содовым типами засоления.

Диагностические виды: *Agrostis divaricatissima*, *Artemisia mongolica*, *Carex ener-vis*, *C. orbicularis*, *Equisetum arvense*, *Halerpestes salsuginosa*, *Inula britannica*, *Iris*

lactea, *Juncus salsuginosus*, *Plantago major*, *Oxytropis glabra*, *Ranunculus longicaulis*, *Triglochin palustris*

Halerpestion salsuginosae Mirkin et al. ex Holub 1994

Д.в. союза = Д.в. порядка

SCORZONERO-JUNCETALIA GERARDII Vicherek 1973

Синонимы: *Artemisio santonicae-Limonietalia gmelinii* Golub et V. Solomakha 1988, *Circietalia esculenti* Mirkin et Golub in Golub 1994

Континентальные влажные галофитные луга Восточной Европы и Западной Сибири. Диагностические виды: *Achillea millefolium*, *Elymus repens*, *Plantago cornuti*, *Poa angustifolia*, *Puccinellia distans*, *Scorzonera parviflora*, *Traxacum bessarabicum*, *T. officinale*

Cirsion esculenti Golub 1994

Синонимы: *Artemision santonicae* Shelyag-Sosonko et V. Solomakha em Golub 1993, *Geranion collini* Golub et Saveljeva in Golub 1994

Засоленные луга на солонцово-солончаковых почвах лесостепной и степной зон от центральной России до юга Западной Сибири и Восточного Казахстана. Диагностические виды: *Eleocharis palustris*, *Geranium collinum*, *Phragmites australis*, *Calamagrostis epigeios*, *Alopecurus arundinaceus*, *Plantago cornuti*, *Carex diluta*, *Poa angustifolia*

Cirsio-Hordeion Mirkin ex Golub 1994

Луговые сообщества долин малых рек Южного Урала на засоленных почвах с достаточно стабильным режимом увлажнения.

Диагностические виды: *Hordeum brevisubulatum*, *Achillea millefolium*, *Amoria repens* ssp. *orbelicum*, *Alopecurus arundinaceus*, *Bromus inermis*, *Carex diluta*, *Festuca pratensis*, *F. valesiaca*, *F. arundinacea*, *Geranium pusillum*, *Inula britannica*, *Koeleria delavignei*, *Limnium gmelinii*, *Plantago maxima*, *P. cornuti*, *Poa angustifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Taraxacum bessarabicum*, *Thalictrum minus*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca*, *Xanthoselinum alsaticum*

Juncion gerardii Wendelberger 1943

Синонимы: *Scorzonero-Juncion gerardii* (Wendelberger 1943) Vicherek 1973, *Glauco-Caricion dilutae* Golub et Solomakha 1988, *Salicornio-Puccinellion* Mirkin in Golub et Solomakha 1988, *Tripolio-Puccinellion distantis* Golub et Solomakha 1988, *Puccinellion giganteae* Golub et Solomakha 1988

Влажные луга речных пойм и берегов озер Центральной и Восточной Европы, на солончаках с переменным типом увлажнения.

Диагностические виды: *Taraxacum bessarabicum*, *Achillea millefolium*, *Amoria repens* ssp. *orbelicum*, *Plantago major*, *P. maritima*, *Scirpus maritimus* ssp. *maritimus*, *Juncus compressus*, *Leontodon autumnalis*

Agrostio stoloniferae–Beckmannion eruciformis Mirkin in Barabash et al. 1989
Субгалофитные пойменные луга и пастбища рек степной зоны юго-восточной Европы.

Диагностические виды: *Agrostis stolonifera*, *Alisma plantago-aquatica*, *Beckmannia eruciformis*, *Bidens tripartita*, *Sium latifolium*

Agrostio stoloniferae–Beckmannion eruciformis Mirkin in Barabash et al. 1989

Типичные сообщества союза.

Диагностические виды: *Agrostis stolonifera*, *Beckmannia eruciformis*

Juncenion compressii Mirkin in Barabash et al. 1989

Луга относительно более сухих почв.

Диагностические виды: *Juncus compressus*, *Carex praecox*, *Eleocharis palustris*, *Frutillaria mellagroides*, *Rumex crispus*

CAKILETEA MARITIMAE Tx. et Preising ex Br.-Bl. et Tx. 1952

Пионерная галофитно-нитрофильная растительность однолетников на рыхлых песчаных и галечниковых субстратах аккумулятивных форм Атлантического, Средиземноморского и Азово-Черноморского побережий.

Диагностические виды: *Atriplex calotheca*, *A. glabriuscula*, *A. longipes*, *A. prostrata*, *A. tatarica*, *Bassia hirsuta*, *Beta vulgaris* ssp. *maritima*, *Cakile maritima*, *Glaucium flavum*, *Lepidium latifolium*, *Polygonum maritimum*, *P. oxyspermum* ssp. *raii*, *Raphanus raphanistrum* ssp. *landra*, ssp. *maritimus*, *Salsola kali* ssp. *kali*, *S. kali* ssp. *tragium*, *S. soda*, *Tripleurospermum maritimum*, *Xanthium italicum*

ATRIPLICETALIA LITTORALIS Sissingh in Westhoff et al. 1946

Синоним: *Cakiletalia maritimae* Oberd. 1949

Сообщества первичных прибрежных дюн и побережий Атлантики и Средиземноморья.

Диагностические виды: *Atriplex glabriuscula*, *A. littoralis*, *Cakile maritima* ssp. *balatica*, *Glaucium flavum*, *Mertensia maritima*

Tanaceto–Artemision vulgaris Golub et al. 2005

Сообщества, формирующиеся в условиях воздействия слабосоленой морской воды и располагающиеся в зоне супралиторали или геолиторали побережий южной части Балтийского моря.

Диагностические виды: *Artemisia vulgaris*, *Atriplex littoralis*, *Calamagrostis epigeios*, *Epilobium angustifolium*, *Galeopsis tetrahit* s.l., *Leymus arenarius*, *Linaria vulgaris*, *Polygonum aviculare*, *Persicaria lopathifolia*, *Potentilla anserina*, *Senecio viscosus*, *Stachys palustris*, *Tanacetum vulgare*

EUPHORBIETALIA PEPLIDIS Tx. ex Rivas Goday et Rivas-Mart. 1958

Галофильно-нитрофильные сообщества береговой линии Средиземного и Черного морей.

Диагностические виды: *Cakile maritima* ssp. *maritima*, *Cakile maritima* ssp. *aegyptiaca*, *Cakile maritima* ssp. *euxina*, *Euphorbia peplis*, *Salsola kali* ssp. *kali*, *S. kali* ssp. *ruthenica*, *S. kali* ssp. *tragus*, *Xanthium strumarium* s.l.

CACKILENALIA EUXINAE Golub et al. 2006

Сообщества побережий Черного и Азовского морей.

Диагностические виды: *Cakile maritima* ssp. *euxina*

Cakilo euxinae–Crambion maritimae Golub et al. 2006

Галофитные сообщества, формирующиеся в зоне штормовых выбросов берегов Азовского моря и западной части Черного моря.

Диагностические виды: *Crambe maritima*, *Leymus racemosus*, *Lactuca tatarica*

ACHNATHERETEA SPLENDENTIS Mirkin et al. 1988

Сообщества с доминированием чия на слабо засоленных метообитаниях континентальных районов степной зоны южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Achnatherum splendens* (dom.), *Knorringia sibirica*

ACHNATHERETALIA SPLENDENTIS Mirkin et al. 1988

Д.в. порядка = Д.в. класса

Achnatherion splendidis Mirkin et al. 1988

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

HONCKENYO-ELYMETEA ARENARII Tx. 1966

Синоним: *Elymetea arenarii* Géhu 1964

Растительность песчаных, галечных и гравийных пляжей, береговых валов и дюн, обогащенных органическим детритом, распространенная преимущественно на побережьях северных морей.

Диагностические виды: *Alopecurus arundinaceus*, *Cochlearia sibirica*, *Conioselinum tataricum*, *Crambe maritima*, *Festuca richardsonii*, *Heracleum sibiricum*, *Honckenya peploides*, *Leymus arenarius*, *Mertensia maritima*, *Petasites spurius*, *Rumex pseudonatronatus*, *Silene maritima* var. *islandica*, *Tripleurospermum maritimum*

HONCKENYO-ELYMETALIA Tx. 1966

Синоним: *Honckenyo-Crambetalia maritimae* J.-M. et J. Géhu 1969

Д.в. порядка = Д.в. класса

Agropyro–Rumicion Nordhagen 1940

Синонимы: *Honckenyo-Elymion arenarii* Tx. 1966, *Atriplicion nudicaulis* Golub et al. 2003, *Conioselinion tatarici* Golub et al. 2003

Растительность песчаных, галечных и гравийных пляжей, береговых валов и дюн Северной Европы и Арктики.

Диагностические виды: *Agropyron pungens*, *A. repens*, *Agrostis stolonifera*, *A. verticillata*, *Alopecurus geniculatus*, *Amoria fragifera*, *A. hybrida* ssp. *elegans*,

Apium repens, *Barbarea vulgaris*, *Blysmus compressus*, *Carex distans*, *C. hirta*, *C. otrubae*, *C. viridula*, *Cyperus serotinus*, *Equisetum arvense*, *Festuca arundinacea*, *Holoschoenus romanus*, *Inula britannica*, *Juncus compressus*, *J. inflexus*, *J. tenuis*, *Mentha longifolia*, *M. pulegium*, *M. suaveolens*, *Odontites verna*, *Plantago intermedia*, *P. major*, *Potentilla reptans*, *Pulicaria dysenterica*, *Ranunculus repens*, *Rorippa islandica*, *R. sylvestris*, *R. x anceps*, *Rumex conglomeratus*, *R. crispus*, *R. obtusifolius*, *Teucrium scordium*, *Verbena officinalis*

Matricarion maritimi Golub et al. in Sorokin et Golub 2007

Обедненные видами сообщества пионерных псаммофитов субарктического и арктического побережья Кольского полуострова.

Диагностические виды: *Matricaria maritima*, *Atriplex praecox*

AMMOPHILETEA Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Прибрежно-дюнная растительность морских побережий Европы, Прикаспия, Северной Америки.

Диагностические виды: *Calamnophila baltica*, *Ammophila arenaria* ssp. *arenaria*, *Astrodaucus littoralis*, *Calystegia soldanella*, *Carex arenaria*, *C. ligerica*, *Centaurea arenaria*, *Cyperus capitatus*, *Elytrigia elongatiformis*, *Ephedra distachya*, *Eryngium maritimum*, *Euphorbia paralias*, *Leymus racemosus* ssp. *racemosus*, *L. racemosus* ssp. *sabulosus*, *Lobularia maritima*, *Medicago marina*, *Otanthus maritimus*, *Pancratium maritimum*, *Stachys maritima*

ELYMETALIA ARENARII Br.-Bl. et Tx. 1952

Синонимы: *Ammophiletalia* Br.-Bl. 1931, *Honckenyo-Elymetalia arenarii* Tx. 1966

Растительность подвижных дюн побережий Атлантики, Средиземноморья, Черного и Каспийского морей.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Elymion arenarii Christiansen 1927

Синонимы: *Ammophilion arundinaceae* Br.-Bl. 1921, *Ammophilion arenariae* Tx. 1955

Средиземноморско-Атлантические высоко-злаковые прибрежно-дюнные сообщества.

Диагностические виды: *Ammophila arenaria*, *Calamnophila baltica*, *Eryngium maritimum*, *Lathyrus maritimus*, *Linaria loeseli*

Elymion gigantei Morariu 1957

Растительность дюн Керченского полуострова на побережье Азовского моря.

Диагностические виды: *Astrodaucus littoralis*, *Crambe pontica*, *Cakile euxina*, *Eryngium maritimum*, *Leymus racemosus*

Agropyro-Minuartion peploidis Tx. in Br.-Bl. et Tx. 1952

Сообщества пионерных корневищных растений, формирующиеся на аван-дюнах побережий Атлантики.

Диагностические виды: *Honckenia peploides*, *Agropyron junceus*

NERIO-TAMARICETEA Br.-Bl. et O. Bolòs 1958

Галерейные леса и долинные кустарниковые сообщества аридных и субаридных районов Южной Европы и Центральной Азии, приуроченные к экотопам с близким залеганием грунтовых вод и различной степенью засоленности почвы.

Диагностические виды: *Arundo donax*, *Cryphaea heteromalla*, *Cynanchum acutum*, *C. sibiricum*, *Erianthus ravennae*, *Gomphocarpus fruticosus*, *Imperata cylindrica*, *Nerium oleander*, *Periploca graeca*, *Tamarix hyssida*, *T. laxa*, *T. florida*, *T. ramosissima*, *T. hohenackeri*, *T. tetrandia*, *Vitex agnus-castus*

TAMARICETALIA RAMOSISSIMAE Borza et Boşcaiu 1965

Синоним: *Tamaricetalia ramosissimae* Golub et Kuzmina 1996

Сообщества класса юго-восточной Европы и Средней Азии.

Диагностические виды: *Tamarix ramosissima*, *Aeluropus littoralis* s.l., *Eleagnus angustifolia*, *E. turcomanica*, *Calamagrostis dubia*, *C. epigeios*, *Glycyrrhiza glabra*, *Alhagi pseudalhagi*

Agropyro fragilis–Tamaricion ramosissimae Golub et Kuzmina 1996

Сообщества с доминированием *Tamarix ramosissima* на опустыненных экотопах в низовьях р. Волги.

Диагностические виды: *Agropyron fragile*, *Artemisia lerchiana*, *Ceratocarpus arenarius*, *Parmelia vagans*, *Poa bulbosa*

Galio humifusi–Tamaricion ramosissimae Golub et Kuzmina 1996

Ксеро-мезофитные сообщества с доминированием *Tamarix ramosissima* и *Eleagnus angustifoliae* в долине нижней Волги.

Диагностические виды: *Atriplex aucheri*, *Chenopodium album*, *Galium humifusum*, *Polygonum pulchellum*, *Solanum nigrum*, *Taraxacum officinale*

БОЛОТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

SCHEUCHZERIO-CARICETEA FUSCAE Tx. 1937

Синонимы: *Caricetea fuscae* Oberd. ex L. Kuhn 1954, *Drepanocladetea* Du Rietz 1954

Олиго-мезотрофные и мезотрофные торфяные болота с преобладанием мелких осок и мохообразных.

Диагностические виды: *Betula nana*, *Calamagrostis neglecta*, *Carex chordorrhiza*, *C. diandra*, *C. lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. livida*, *C. nigra*, *C. panicea*, *C. rostrata*, *Comarum palustre*, *Drosera anglica*, *Equisetum palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *E. gracile*, *E. latifolium*, *E. polystachyon*, *Hammarbya paludosa*, *Juncus stygius*, *Menyanthes trifoliata*, *Pedicularis palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Rhynchospora fusca*, *Salix rosmarinifolia*, *Scheuchzeria palustris*, *Schoenus ferrugineus*, *Scorpidium scorpioides*, *Sphagnum fallax*, *S. obtusum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*, *Warnstorffia exannulata*

CARICETALIA DAVALLIANAE Br.-Bl. 1949

Синоним: *Tofieldietalia* Preising in Oberd. 1949

Мелкоосоково-моховые сообщества на минералотрофных торфянистых богатых кальцием почвах.

Диагностические виды: *Blysmum compressus*, *Campylium stellatum*, *Carex capillaris*, *C. davalliana*, *C. dioica*, *C. flava*, *C. hostiana*, *C. lepidocarpa*, *Cratoneurum commutata*, *C. filicinum*, *Dactylorhiza incarnata*, *Drepanocladus revolvens* var. *intermedius*, *D. lycopodioides*, *Epipactis palustris*, *Fissidens adianthoides*, *Liparis loeselii*, *Orchis latifolia*, *O. palustris*, *Parnassia palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Preissia quadrata*, *Primula farinosa*, *Schoenus ferrugineus*, *S. nigricans*, *Tofieldia calyculata*

Caricion davallianae Klika 1934

Синонимы: *Schoenion ferruginei* Nordhagen 1936, *Eriophorion latifolii* Br.-Bl. et Tx. 1943

Типичные сообщества порядка *Caricetalia davallianae*.

Диагностические виды: *Carex hostiana*, *Carex viridula* ssp. *brachyrrhyncha*, *Dactylorhiza incarnata*, *Eriophorum latifolium*, *Schoenus ferrugineus*, *Tofieldia calyculata*

CARICETALIA FUSCAE Koch 1926

Синонимы: *Caricetalia nigrae* Koch 1926, *Scheuchzerio-Caricetalia nigrae* Nordhagen 1936

Осоково-травяно-моховые сообщества на минерализующихся торфянистых и минеральных переувлажненных почвах.

Диагностические виды: *Agrostis canina*, *Calliergon sarmentosum*, *C. stramineum*, *Carex canescens*, *C. echinata*, *C. hartmanii*, *C. nigra*, *C. flava*, *Equisetum palustre*, *Epilobium palustre*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Juncus filiformis*, *Paludella squarrosa*, *Salix rosmarinifolia*, *Sphagnum teres*, *Viola palustris*

Caricion fuscae Koch 1926 em. Klika 1934

Синонимы: *Caricion nigrae* W. Koch 1926, *Caricion canescenti-fuscae* Nordhagen 1937

Типичные сообщества порядка *Caricetalia fuscae*

Д.в. союза = Д.в. порядка

Sphagno warnstorffiani–Tomenthypnion Dahl 1957

Болотные сообщества на кислых олиго-мезотрофных торфах, развивающиеся на силикатных субстратах.

Диагностические виды: *Sphagnum warnstorffianum* (dom.) + Д.в. порядка *Caricetalia fuscae*

Caricion stantis Matveyeva 1994

Болотная растительность тундровой зоны севера Сибири.

Диагностические виды: *Carex stans*, *Dupontia fisheri*, *Campylium arcticum*, *Calliergon giganteum*, *Caltha arctica*, *Chiloscyphus* sp., *Hamatocaulis vernicosus*, *Pedicularis sudetica* ssp. *albolabiata*, *Leiocolea ruthenica*

SCHEUCHZERIETALIA PALUSTRIS Nordhagen 1936

Синонимы: *Rhynchosporotalia albae* Rübel 1933, *Sphagnetalia* Du Rietz 1954

Сообщества мочажин, ковров, открытых или в той или иной мере залесенных топей верховых и переходных болот с высоким стоянием болотных вод.

Диагностические виды: *Carex limosa*, *C. rariflora*, *Chamaedaphne calyculata*, *Cinclidium stygium*, *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum lindbergii*, *S. riparium*, *Warnstorfia fluitans*

Sphagnion baltici Kustova ex Lapshina 2010

Растительность топей и мочажин с доминированием олиготрофных видов сфагновых мхов преимущественно омбротрофных верховых, реже переходных болот континентальных районов бореальной зоны Голарктики.

Диагностические виды: *Baethryon cespitosum*, *Calypogeia sphagnicola*, *Cetrariella delisei*, *Cladopodiella fluitans*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum russeolum*, *Rhynchospora alba*, *Sphagnum balticum*, *S. papillosum*, *S. jensenii*, *S. majus*, *S. lindbergii*

Chamaedaphno–Sphagnion obtusi Lapshina 2010

Растительные сообщества мезотрофных и мезо-олиготрофных открытых осоково-сфагновых топей, ерников, а также березовых и березово-сосновых мелколесий переходных и верховых болот континентальных районов Евразии с развитым сплошным покровом из сфагновых мхов.

Диагностические виды: *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Sphagnum obtusum*, *S. fallax*, *S. centrale*, *S. flexuosum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *Calliergon stramineum*, *Schistochilopsis laxa*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Cicuta virosa*, *Epilobium palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*

Rhynchosporion albae Koch 1926

Синонимы: *Sphagnion cuspidati* Krajina 1933, *Scheuchzerion palustris* Nordhagen 1936

Мезо-олиготрофные осоково-моховые болота Европы.

Диагностические виды: *Carex limosa*, *C. livida*, *Cladopodiella fluitans*, *Drepanocladus fluitans*, *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba*, *R. fusca*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum balticum*, *S. cuspidatum*, *S. jensenii*, *S. majus*, *S. pulchrum*, *Warnstorfia fluitans*

Caricion lasiocarpae Van den Berg. in Lebrun et al. 1949

Синонимы: *Stygio-Caricion limosae* Nordhagen 1943, *Eriophorion gracilis* Preising in Oberd. 1957

Сообщества мезотрофных открытых осоковых, осоково-гипновых топей и ерников, а также обводненных топей и мочажин верховых и аапа комплексов Северной Евразии.

Диагностические виды: *Bryum neodamense*, *Carex aquatilis*, *C. lasiocarpa*, *C. heleonastes*, *C. chordorrhiza*, *C. omskiana*, *C. rostrata*, *Calliergon giganteum*, *Drosera anglica*, *Eriophorum gracile*, *Juncus stygius*, *Riccardia chamaedryfolia*,

Rhynchospora alba, *Scorpidium scorpiodes*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum obtusum*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*

***Warnstorffia exannulati–Juncenion stygii* Lapshina 2010**

Наиболее олиготрофные осоковые и осоково-моховые (гипново-сфагновые) сообщества, развивающиеся в условиях крайне бедных обменными основаниями и слабо кислой реакцией среды.

Диагностические виды: *Calliegron stramineum*, *Sphagnum platyphyllum*, *S. contortum*, *S. subsecundum*, *S. obtusum*, *Warnstorffia exannulata*, *W. fluitans*

***Meesio–Caricenion diandrae* Lapshina 2010**

Открытые осоково-гипновые топи и ерники смешанного грунтового-атмосферного питания, развивающиеся на низинных болотах водораздельных пространств в области распространения невыщелоченных, нередко слабозасоленных грунтов.

Диагностические виды: *Agrostis gigantea* ssp. *alba*, *Campylium stellatum*, *Carex diandra*, *Drepanocladus sendtneri*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Liparis loeselii*, *Pedicularis karoï*, *Triglochin maritimum*

SPHAGNO WARNSTORFII-TOMENTYPNEETALIA Lapshina 2010

Открытые осоково-гипновые и гипново-сфагновые топи, ерники и мелколесья богатого грунтового питания, распространенные по югу лесной и в лесостепной зонах континентальных районов Евразии.

Диагностические виды: *Carex diandra*, *C. dioica*, *Calamagrostis neglecta*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*, *Helodium blandowii*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Drepanocladus aduncus*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Campylium stellatum*, *Brachythecium mildeanum*

***Saxifraga–Tomentypnion* Lapshina 2010**

Открытые гипновые и вахтово-осоково-гипновые топи, ерники и болотные березовые мелколесья богатого грунтового питания.

Диагностические виды: *Betula fruticosa*, *Saxifraga hyrculus*, *Stellaria crassifolia*, *Rumex acetosa*, *Cardamine pratensis*, *Triglochin maritimum*, *Pedicularis karoï*, *Agrostis gigantea* ssp. *alba*, *Poa pratensis*, *Paludella squarrosa*, *Liparis loeselii*

***Oxycocco palustris–Sphagnion warnstorffii* Lapshina 2010**

Разнообразные растительные сообщества с хорошо выраженным сфагновым покровом из *Sphagnum warnstorffii* от крупных плоских сфагновых моховых кочек и ковров, развивающихся среди осоково-гипновых топей низинных болот богатого грунтового и смешанного питания до более или менее залесенных сообществ осоково-сфагновых ерников и мелколесий.

Диагностические виды: *Calamagrostis neglecta*, *Calliegron cordifolium*, *Campylium polygamum*, *Carex magellanica*, *Sphagnum warnstorffii*

DESCHAMPSIETALIA GLAUCAE Pestryakov et Gogoleva 1989

Олигомезотрофные болота с доминированием *Deschampsia glauca* в районах распространения вечной мерзлоты Восточной Сибири (пойма в низовьях р. Яны).
Диагностические виды: *Deschampsia glauca*, *Coehlearia groenlandica*, *Stellaria humifusa*

Deschampsion glaucae Pestryakov et Gogoleva 1989

Олигомезотрофные болота с доминированием *Deschampsia glauca*.

Д.в. союза = Д.в. порядка

CARICETALIA MEYERIANAE Akhtiamov 1987

Дальневосточные мезотрофные болота, описанные в долине р. Амур.

Диагностические виды: *Calamagrostis neglecta*, *Caltha membranacea*, *Carex meyeriana*, *Iris laevigata*, *Lathyrus pilosus*, *Pedicularis grandiflora*, *Salix myrtilloides*, *Sanguisorba parviflora*, *Stachys aspera*, *Triadenum japonicum*

Caricion meyeranae Akhtiamov 1987

Дальневосточные мезотрофные болота, описанные в долине р. Амур.

Д.в. союза = Д.в. порядка

MOLINIO-BETULETALIA PUBESCENTIS Passarge et G. Hofmann 1968

Синонимы: *Vaccinietalia uliginosi* Lohmeyer et Tx. in Tx. 1955

Ацидофильные лесные и кустарниковые сообщества мезотрофных болот.

Диагностические виды: *Agrostis canina*, *Betula humilis*, *B. pubescens*, *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Cardamine pratensis*, *Carex acuta*, *C. appropinquata*, *C. canescens*, *C. diandra*, *C. disticha*, *C. elata*, *C. lasiocarpa*, *C. lepidocarpa*, *C. nigra*, *C. panicea*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *Cirsium palustre*, *Dactylorhiza incarnata*, *D. majalis*, *Dryopteris cristata*, *Epilobium palustre*, *Epipactis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Frangula alnus*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Lathyrus palustris*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsiflora*, *L. vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Menyanthes trifoliata*, *Molinia caerulea*, *Salix aurita*, *S. cinerea*, *S. pentandra*, *S. repens*, *Scutellaria galericulata*, *Stellaria palustris*, *Succisa pratensis*, *Thelypteris palustris*, *Valeriana dioica*, *Viola palustris*

Betulion pubescentis Lohmeyer et Tx. ex Oberd. 1957

Синоним: *Sphagno-Betulion pubescentis* Doing 1962

Ацидофильные лесные и кустарниковые сообщества перувлажненных местобитаний мезотрофных болот.

Д.в. союза = Д.в. порядка

OXYCOCCO-SPHAGNETEA Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Синоним: *Vaccinietea uliginosi* Lohmeyer et Tx. in Tx. 1955

Голарктические олиготрофные кустарничково-сфагновые верховые и переходные болота и заболоченные пустоши.

Диагностические виды: *Andromeda polifolia*, *Aulacomnium palustre*, *Betula nana*, *Calyptogeia sphagnicola*, *Carex pauciflora*, *Chamaedaphne calyculata*, *Drosera rotundifolia*,

Erica tetralix, *Eriophorum vaginatum*, *Kurzia pauciflora*, *Ledum palustre*, *Lophozia laxa*, *Lycopodiella inundata*, *Mylia anomala*, *Odontoschisma sphagni*, *Oxycoccus microcarpus*, *O. palustris*, *Polytrichum strictum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum angustifolium*, *S. balticum*, *S. capillifolium*, *S. compactum*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. rubellum*, *S. russowii*, *S. tenellum*, *Vaccinium uliginosum*

SPHAGNETALIA MEDII Kästner et Flößner 1933

Синонимы: *Oxycocco-Ledetalia* Nordhagen 1943, *Sphagnetalia fusci* Tx. 1955

Сфагновые болотные сообщества регионов с субокеаническим и континентальным климатом.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Sphagnion medii Kästner et Flößner 1933

Синонимы: *Sphagnion fusci* Br.-Bl. 1926, *Sphagnion magellanicum* Kästner et Flößner 1933

Сфагновые верховые болота южно-бореальной и умеренной зон.

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

Oxycocco–Empetrion hermaphroditi Nordhagen ex Du Rietz 1954

Синоним: *Eriophorion vaginati* Krajina 1933

Сфагновые верховые болота субконтинентальных и континентальных районов бореальной зоны Северной Евразии.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris* f. *litwinovii*, f. *willkommii*, f. *pumila*, *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus microcarpus*, *Sphagnum fuscum*, *Mylia anomala*

VACCINIO ULIGINOSI-PINETALIA SYLVESTRIS Passarge et G. Hofmann 1968

Синонимы: *Vaccinietalia uliginosi* Lohmeyer et Tx. in Tx. 1955, *Eriophoro-Pinetalia* Passarge et G. Hofmann 1968

Сосновые и кустарниковые сообщества олиготрофных болот.

Диагностические виды: *Andromeda polifolia*, *Betula pubescens*, *Calluna vulgaris*, *Drosera rotundifolia*, *Dryopteris dilatata*, *Empetrum nigrum*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *Frangula alnus*, *Ledum palustre*, *Molinia caerulea*, *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpa*, *Pinus sylvestris* (dom.), *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*

Vaccinio uliginosi–Pinion sylvestris Passarge et G. Hofmann 1968

Синонимы: *Pino-Ledion palustris* Tx. 1955, *Vaccinio uliginosi-Pinion sylvestris* Vorobiov et al. 1997

Сообщества олиготрофных кустарничково-сфагновых болотных сообществ с ярусом из болотных форм сосны и с доминированием в моховом покрове *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*.

Диагностические виды: *Betula pubescens*, *Carex globularis*, *Dicranum polysetum*, *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*, *P. sibirica*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum russowii*, *S. capillifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*

ALNETEA GLUTINOSAE Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Синоним: *Franguletea* Doing 1962

Низинные эутрофные черноольховые, пушистоберезовые заболоченные леса и заросли ивовых кустарников на торфянистой почве.

Диагностические виды: *Alnus glutinosa* (dom.), *Betula pubescens* (dom.), *Frangula alnus*, *Ribes nigrum*, *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Carex acutiformis*, *C. caespitosa*, *C. elongata*, *C. juncella*, *Comarum palustre*, *Dryopteris carthusiana*, *D. cristata*, *Frangula alnus*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *G. elongatum*, *Hygroamblystegium humile*, *Lycopus europaeus*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Ribes nigrum*, *Salix aurita*, *S. borealis*, *S. cinerea*, *S. pentandra*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*, *Sphagnum squarrosum*, *Thelypteris palustris*

ALNETALIA GLUTINOSAE R.Tx. 1937

Синонимы: *Populetales albae* Tx 1931, *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937

Низинные эутрофные черноольховые и пушистоберезовые заболоченные леса.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Alnion glutinosae Malcuit 1929

Низинные эутрофные черноольховые и пушистоберезовые заболоченные леса Европы.

Д.в. союза = Д.в. класса и порядка

SALICETALIA AURITAE Doing ex Krausch 1968

Кустарниковые низинные болота.

Диагностические виды: *Salix aurita*, *S. cinerea* (dom.), *S. pentandra*

Salicion cinereae T. Müller et Görs ex Passarge 1961

Синонимы: *Salicion cinereae* T. Müller et Görs 1958, *Alno-Salicion cinereae* Doing 1962, *Salicion auritae* Doing 1962

Кустарниковые низинные болота.

Диагностические виды: *Calamagrostis canescens*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Equisetum fluviatile*, *Frangula alnus*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Salix aurita*, *S. cinerea*, *S. pentandra*, *Viola palustris*

CALAMAGROSTIO PURPUREAE-PICEETALIA OBOVATAE Lapshina 2010

Синонимы: *Calamagrostio canescentis-Piceetalia abietis* Solomeshch 1994

Лесные болота бореального облика, викарно замещающие европейские черноольшатники в континентальных районах Восточной Европы и Сибири.

Диагностические виды: *Picea abies*, *P. obovata*, *Calamagrostis purpurea*, *Calliergon cordifolium*, *Caltha palustris*, *Carex cespitosa*, *C. disperma*, *C. loliacea*, *C. vaginata*, *Climacium dendroides*, *Chiloscyphus pallescens*, *Galium uliginosum*, *Helodium blandowii*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium ellipticum*, *Pleurozium schreberi*, *Pyrola rotundifolia*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Rubus arcticus*, *Plagiothecium denticulatum*, *Sphagnum warnstorffii*, *Viola epipsila*

Carici cespitosae–Piceion obovatae Lapshina 2010

Сибирские лесные болота (согры) с доминированием *Carex cespitosa* в напочвенном покрове и преобладанием темнохвойных видов *Pinus sibirica*, *Picea obovata* в древесном ярусе, развивающиеся в условиях местообитаний от бедных до умеренно богатых обменными основаниями со слабокислой до нейтральной реакцией среды.

Диагностические виды: *Pinus sibirica*, *Picea obovata*, *Larix sibirica*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis obtusata*, *Calliergon cordifolium*, *Carex cespitosa*, *Crossogyna autumnalis*, *Hypnum pretense*, *Mnium stellare*, *Orthilia obtusata*, *Plagiobolus porelloides*, *Rhizomnium punctatum*, *Timmia megapolitana*, *Thuidium recanatum*, *T. philiberti*

Carici cespitosae–Pinenion sibiricae Lapshina 2010

Сообщества лесных болот с наибольшей концентрацией лесных видов.

Д.в. подсоюза = Д.в. союза

Spiraeo salicifoliae–Piceenion obovatae Lapshina 2010

Пойменные темнохвойные, полидоминантные и березово-сосновые согры, подверженные умеренному воздействию полых вод реки.

Диагностические виды: *Drepanocladus polygamus*, *Fissidens osmundoides*, *F. bryoides* s.l., *Pseudobryum cinclidioides*, *Swida alba*, *Vaccinium uliginosum*

Carici appropinquatae–Laricion sibiricae Lapshina 2010

Лесные болота юга лесной зоны Сибири, развивающиеся в условиях богатого грунтового питания водами с высоким содержанием обменных оснований и близкой к нейтральной до слабо щелочной реакцией среды.

Диагностические виды: *Larix sibirica*, *Angelica tenuifolia*, *Calliergonella cuspidata*, *Carex appropinquata*, *Thelypteris palustris*

Frangulo alni–Pinenion sylvestris Lapshina 2010

Растительные сообщества согр прирусловых и центральных частей речных долин и пойм рек, испытывающих более или менее выраженное влияние полых вод реки.

Диагностические виды: *Frangula alnus*, *Swida alba*, *Viburnum opulus*, *Filipendula ulmaria*, *Fissidens bryoides* s.l., *Oncophorus wahlenbergii*, *Thuidium recanatum*, а также виды союза *Salicion cinireae* и порядка *Molinietales*

Helodio-Laricion sibiricae Lapshina 2010

Болотнотравно-кочкарноосоковые согры, развивающиеся в притеррасных частях речных пойм в местах разгрузки богатых грунтовых вод, а также по периферии крупных водораздельных болот, подстилаемых богатыми, нередко слабозасоленными грунтами, на юго-востоке Западной Сибири.

Диагностические виды: *Aulacomnium palustre*, *Carex dioica*, *C. magellanica*, *Cypripedium macranthum*, *Dactylohriza hebridensis*, *Listera ovata*, *Moneses uniflora*, *Oxycoccus palustris*, *Platanthera bifolia*, *Ribes procumbens*, *Tomentypnum nitens*

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТРЕЩИН СКАЛ, ОСЫПЕЙ И ГАЛЕЧНИКОВ

ASPENIETEA TRICHOMANIS (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977

Растительные сообщества и группировки на скалах (на скальных поверхностях, «стенках», в расщелинах и трещинах) гор и выходов коренных пород Евразии, Северной Африки и Гренландии.

Диагностические виды: *Asplenium ruta-muraria*, *A. septentrionale*, *A. trichomanes*, *A. viride*, *Ceterach officinarum*, *Cheilanthes argentea*, *Cystopteris sudetica*, *C. fragilis*, *Draba fladnizensis*, *Dryopteris fragrans*, *Hylotelephium populifolium*, *Polypodium vulgare* s.l., *Potentilla brachypetala*, *Saxifraga juniperifolia*, *S. paniculata*, *Sedum spurium*, *Sempervivum pumilum*, *Silene saxatilis*, *Woodsia alpina*, *W. glabella*, *W. ilvensis*

ASPENIETALIA SEPTENTRIONALIS Oberd. et al. 1967

Сообщества трещин скал силикатных горных пород умеренной и бореальной зон.

Диагностические виды: *Asplenium adiantum-nigrum*, *A. septentrionale*, *Silene rupestris*, *Hylotelephium triphyllum*, *Woodsia ilvensis*

Asplenion septentrionalis Gams ex Oberd. 1938

Богатая папоротниками растительность трещин скал.

Д.в. союза = Д.в. порядка

POTENTILLETALIA CAULESCENTIS Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

Растительность трещин кальцийсодержащих горных пород высокогорий умеренной зоны и Арктики.

Cystopteridion Richard 1972

Синоним: *Asplenion viridis* Nordhagen 1936

Мохово-папоротниковые группировки в скальных затененных трещинах, на стенках ущелий и разломов коренных пород в Северной и Центральной Европе.

Диагностические виды: *Cystopteris fragilis*, *C. montana*, *Dicranoweisia crispula*, *Woodsia ilvensis*, *W. glabella*

ANDROSACETALIA VANDELLII Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934

Растительность трещин скал силикатных горных пород в умеренной и арктической зонах.

Диагностические виды: *Asplenium septentrionale*, *A. trichomanes*, *Campanula rotundifolia*, *Cystopteris fragilis*, *Sedum spurium*, *Saxifraga juniperifolia*, *Sempervivum pumilum*, *Silene saxatilis*, *Tortella tortuosa*, *Woodsia alpina*

Gypsophilion tenuifoliae Onipchenko 2002

Растительные группировки, занимающие теплые и прогреваемые участки скал от субнивального до субальпийского поясов на Кавказе.

Диагностические виды: *Arenaria lychnidea*, *Bromopsis variegata*, *Campanula saxifraga*, *Draba rigida*, *Gypsophila tenuifolia*, *Saxifraga moschata*

Thalictro foetidi–Asplenion Onipchenko 2002

Сообщества скал лесного и субальпийского поясов, являющиеся географическим вариантом сообществ европейского союза *Asplenion septentrionalis* Gams ex Oberd. 1938.

Диагностические виды: *Allium saxatile*, *Bromopsis riparia*, *Campanula sarmatica*, *Silene kubanensis*, *Leucodon sciuroides* *Parietaria judaica* *Thalictrum foetidum*

THLASPIETEA ROTUNDIFOLII Br.-Bl. 1948

Синоним: *Violetea calaminariae* Br.-Bl. et Tx. 1943

Открытые сообщества каменистых осыпей и галечникового аллювия.

Диагностические виды: *Arabis alpina*, *Cardaminopsis arenosa*, *Cerastium polymorphum*, *C. alpinum*, *C. uniflorum*, *Chaenarrhinum minus*, *Chamerion dodonaei*, *C. latifolium*, *Doronicum grandiflorum*, *Gymnocarpium robertianum*, *Linaria alpina*, *Matricaria caucasica*, *Minuartia imbricata*, *Oxyria digyna*, *Papaver radiculatum*, *Poa alpina*, *P. cenisia*, *Polystichum lonchitis*, *Racomitrium canescens*, *Ranunculus alpestris*, *R. glacialis*, *R. seguieri*, *Rumex scutatus*, *Saxifraga sibirica*, *S. oppositifolia*, *Sedum annuum*, *S. tenellum*, *Silene uniflora*, *Veronica fruticans*, *V. minuta*, *Vicia caucasica*

ANDROSACETALIA ALPINAE Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

Сообщества кислых силикатных осыпей и галечников.

Диагностические виды: *Sibbaldia procumbens*, *Cerastium cerastioides*, *Sagina saginoides*

Androsacion alpinae Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

Аркто-альпийские сообщества крупнообломочных осыпей силикатных субстратов и морен.

Диагностические виды: *Aconopogon alpinum*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Cryptogramma crispa*, *Dicranoweisia crispula*, *Cladonia mitis*, *Dicranum scoparium*, *Dryopteris filix-mas*, *Hypnum cupressiforme*, *Juniperus communis*, *Lescurea saxicola*, *Rubus idaeus*, *Sempervivum caucasicum*

Murbeckiellion huetii Onipchenko 2002

Открытые сообщества морен, осыпей и пойменных галечников альпийского пояса Кавказа.

Диагностические виды: *Alopecurus ponticus*, *Oxyria digyna*, *Phleum alpinum*

Saxifraga stellaris–Oxyrion digynae Gjaerevoll 1950

Синонимы: *Oppositifolio-Oxyrion* Gjaerevoll 1956, *Ranunculo-Oxyrion* Nordh. 1936

Травяно-моховые гигрофитно-мезофитные несомкнутые группировки и сообщества на сырых щебнистых и каменистых осыпях кремнийсодержащих пород, на щебнистых берегах ручьев, на элювиальных конусах под птичьими колониями в гольцовом и подгольцовом поясе Фенноскандии и Гренландии.

Диагностические виды: *Cardamine bellidiflora*, *Carex rufina*, *Deschampsia alpina*, *Draba nivalis*, *Luzula arcuata*, *Potentilla hyparctica*, *Saxifraga cernua*

Sieversio-Oxyrion digynae Friedel 1956

Сомкнутые луговинные сообщества по галечниковым россыпям в местах с длительным залеганием снежного покрова.

Диагностические виды союза: *Carex kogagiensis*, *Erigeron silenifolius*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga mreckii*, *Sieversia pusilla*

Oxytropido sordidae–Tanacetion bipinnati Telyatnikov (in press.)

Сообщества песчано-щебнистых и некарбонатных песчаных осыпей арктической и субарктической частей тундровой зоны.

Диагностические виды союза: *Androsace septentrionalis*, *Armeria maritima*, *Arnica iljinii*, *Artemisia borealis*, *Campanula rotundifolia*, *Castilleja arctica*, *Cerastium arvense*, *C. maximum*, *Equisetum pratense*, *Festuca rubra*, *Oxytropis sordida*, *Polemonium boreale*, *Rumex graminifolius*, *Solorina crocea*, *Thymus reverdattoanus*

EPILOBIETALIA FLEISCHERI Moor 1958

Синоним: *Myricarietalia* G. Br.-Bl. ex Br.-Bl. 1949

Сообщества щебнистых и гравийных с аллювиальными наносами берегов горных рек и потоков.

Диагностические виды: *Elymus fibrosus*, *Erigeron podolicus* (группа *E. acris*), *Calamagrostis stricta*, *Chamerion dodonaei*, *C. latifolium*, *Myricaria germanica*, *Silene tatarica*, *Thymus serpyllum* ssp. *tanaensis*

Salicion incanae Aichinger 1933

Синоним: *Epilobion fleischeri* Br.-Bl. in J. et G. Br.-Bl. 1931

Сообщества щебнистых и гравийных с аллювиальными наносами берегов горных рек и потоков альпийского и субальпийского поясов.

Диагностические виды: *Calamagrostis pseudophragmites*, *Erigeron angulosus*, *E. podolicus*, *Erucastrum nasturtiifolium*, *Myricaria germanica*, *Tussilago farfara*

THLASPIETALIA ROTUNDIFOLII Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

Альпийские и субальпийские кальцефильные сообщества осыпей.

Диагностические виды: *Cystopteris dickieana*, *C. montana*, *Polystichum lonchitis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Trisetum spicatum*

Arenarion norvegicae Nordhagen 1935

Группировки из травянистых многолетников на сухих щебнистых осыпях в горно-тундровом поясе и зональных тундрах Фенноскандии и Шпицбергена.

Диагностические виды: *Arenaria norvegica*, *A. pseudofrigida*, *Braya purpurascens*, *Draba dahurica*, *Minuartia rubella*, *Papaver redicatum*, *P. dahlianum*, *Potentilla nivea*, *Roegneria borealis*

Luzulion arcticae Nordhagen 1936

Несомкнутые слабо хионофитные растительные группировки с преобладанием криптогамных видов на щебнистых склонах в гольцовом поясе гор Фенноскандии и Шпицбергена.

Диагностические виды: *Cetrariella delisei*, *Draba alpina*, *D. lactea*, *Eutrema edwardsii*, *Luzula arctica*, *L. confusa*, *Poa arctica*, *Racomitrium lanuginosum*

Veronico-Poion glaucae Nordhagen 1943

Злаково-разнотравные термофильные скальные сообщества и группировки на породах разного химического состава в горнолесном поясе, в скальных таежных лесах и березовых криволесьях Фенноскандии.

Диагностические виды: *Campanula rotundifolia*, *Cotoneaster cinnabarinus*, *C. antoninae*, *C. melanocarpus*, *Festuca ovina*, *Polypodium vulgare*, *Polystichum lonchitis*, *Sedum acre*, *Thymus serpyllum*, *T. subarcticus*, *Veronica fruticans*

CHAEROPHYLLETALIA HUMILIS Onipchenko 2002

Растительность подвижных силикатных осыпей альпийского и субнивального поясов Кавказа.

Диагностические виды: *Alopecurus dasyanthus*, *Chaerophyllum humile*, *Corydalis alpestris*, *Cruciata valentinae*, *Delphinium caucasicum*, *Dentaria bipinnata*, *Draba scabra*, *D. siliquosa*, *Eunomia rotundifolia*, *Noccaea pumila*, *Potentilla gelida*

Chaerophyllion humilis Onipchenko 2002

Д.в. союза = Д.в. порядка

АРКТО-АЛЬПИЙСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

MULGEDIO-ACONITETEA Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944

Синонимы: *Adenostyletea* Кнапп 1943, *Betulo-Adenostyletea* Br.-Bl. et Tx. 1943, *Betulo carpaticae-Alnetea viridis* Rejmánek in Huml et al. 1979, *Aconito-Geranietaea albiflori* Zhitlukhina et Onishchenko 1987, *Aconitetea septentrionalis* Hilbig 2000.

Евросибирские субальпийские и субарктические высокотравные луга, редколесья и заросли кустарников.

Диагностические виды: *Aconitum lycoctonum*, *A. septentrionalis*, *A. napellus*, *A. baicalense*, *A. nasutum*, *Adenostyles alliariae*, *Astrantia maxima*, *Athyrium distentifolium*, *Betula tortuosa*, *Bupleurum aureum*, *Calamagrostis villosa*, *Campanula latifolia*, *Cicerbita alpina*, *Cirsium helenioides*, *C. heterophyllum*, *Delphinium elatum*, *Doronicum altaicum*, *D. austriacum*, *Geranium albiflorum*, *G. krylovii*, *G. sylvaticum*, *Heracleum dissectum*, *H. sphondylium*, *Lathyrus gmelinii*, *Milium effusum*, *Myosotis sylvatica*, *Oreopteris limbosperma*, *Pedicularis incarnata*, *Pleurospermum uralense*, *Polemonium caeruleum*, *Primula pallasii*, *Ranunculus platanifolius*, *Rumex alpestris*, *Salix glauca*, *S. lanata*, *Saussurea latifolia*, *Senecio nemorensis*, *Solidago virgaurea*, *S. dahurica*, *Streptopus amplexifolius*, *Thalictrum aquilegiifolium*, *Veratrum album*, *V. lobelianum*, *Viola biflora*

CALAMAGROSTIETALIA VILLOSAE Pawłowski et al. 1928

Синоним: *Calamagrostietalia arundinaceae* Eggler 1952

Высокотравные субальпийские сообщества с преобладанием злаков.

Диагностические виды: *Achillea millefolium* s.l., *Anemonastrum narcissiflorum* s.l., *Anthoxanthum odoratum* s.l., *Bistorta major*, *Campanula rotundifolia*, *Dianthus superbus*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*

Calamagrostion villosae Pawłowski et al. 1928

Высокотравные субальпийские сообщества с преобладанием злаков на относительно богатых и кислых почвах Центральной Европы и Урала.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Diantho–Bistortenion majoris Ishbirdin et al. 1996

Субальпийские луга Южного Урала на горно-луговых с признаками заболачивания почвах.

Диагностические виды: *Alopecurus glaucus*, *Carex vaginata*, а также диагностические виды порядка.

Calamagrostion arundinaceae (Luquet 1926) Oberdorfer 1957

Высокотравья, редколесья и лесные поляны преимущественно верхнего лесного пояса на богатых, свежих и теплых местообитаниях в горах Европы, Кавказа и Южного Урала.

Диагностические виды: *Bupleurum longifolium*, *Calamagrostis arundinacea*, *Delphinium elatum*, *Avenella flexuosa*, *Digitalis grandiflora*, *Galium boreale*, *Hieracium prenanthoides*, *Hypericum maculatum*, *Lilium martagon*, *Senecio nemorensis*, *Silene vulgaris*

EPILOBIO LACTIFLORI-GERANIETALIA SYLVATICI Michl et al. 2009

Синоним: *Betulo-Aconitetalia* Br.-Bl. 1950

Высокотравные и кустарниково-высокотравные сообщества выше и северней границы леса на богатых почвах лесного и субальпийского поясов Фенноскандии, арктических островов и Гренландии.

Диагностические виды: *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis purpurea*, *Cicerbita alpina*, *Cirsium helenioides*, *C. heterophyllum*, *Dryopteris dilatata*, *Equisetum sylvaticum*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Milium effusum*, *Myosotis decumbens*, *Omalotheca norvegica*, *Phegopteris connectilis*, *Rubus saxatilis*, *Rumex acetosa* ssp. *lapponicus*, *Trollius europaeus*

Mulgedion alpinI Nordhagen 1943

Синонимы: *Aconition septentrionalis* Nordhagen 1936, *Lactucion alpinae* Nordhagen 1943.

Диагностические виды: *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum*, *Trollius europaeus*, *Myosotis sylvatica*, *Geranium sylvaticum*, *Cicerbita alpina*

SENECIONI RUPESTRIS-RUMICETALIA ALPINI Mucina in Mucina et al. 2010

Синоним: *Rumicetalia alpini* Mucina in Karner et Mucina 1993

Субальпийские нитрофильные сообщества Европы и Кавказа.

Диагностические виды: *Carduus personata*, *Cerastium davuricum*, *Chaerophyllum aureum*, *C. hirsutum*, *Cirsium obvallatum*, *Geranium sylvaticum*, *Heracleum asperum*,

Imperatoria ostruthium, Lamium album, Myrrhis odorata, Poa remota, Rumex alpinus, R. arifolius, Silene dioica, Veratrum lobelianum, Veronica filiformis

Rumicion alpini Scharfetter 1938

Субальпийские нитрофильные сообщества Европы и Кавказа.

Д.в. союза = Д.в. порядка

TROLLIO-CREPIDETALIA SIBIRICAE Guinochet ex Chytry et al. 1993

Синонимы: *Aconito–Geranietalia albiflori* Zhitlukhina et Onishchenko 1987, *Aconitetalia septentrionalis* Hilbig 2000

Умеренно-теплолюбивые высокотравные богатые видами сообщества широко распространенные в гумидном и ультрагумидном климате Алтае-Саянской горной области и на прилегающих возвышенных равнинах.

Диагностические виды: *Aconitum lycoctonum, A. septentrionale, Anthriscus sylvestris, Bupleurum aureum, Chamaenerion angustifolium, Cirsium helenioides, C. heterophyllum, Crepis sibirica, C. lyrata, Euphorbia pilosa, Lamium album, Lilium pilosiusculum, Lathyrus gmelinii, Miliun effusum, Myosotis krylovii, M. nemorosa, Paeonia anomala, Pleurospermum uralense, Polemonium coeruleum, Pulmonaria mollis, Ranunculus grandifolius, Senecio nemorensis, Thalictrum minus*

Trollio asiaticae–Crepidion sibiricae Guinochet ex Chytry et al. 1993

Синоним: *Aconition septentrionalis* Hilbig 2000

Высокотравные сообщества избыточно переувлажненных местообитаний субальпийского и лесного поясов.

Диагностические виды: *Angelica decurrens, Allium schenoprasum, Calamagrostis langsdoeffii, C. purpurea, Caltha palustris, Cardamine macrophylla, Carex altaica, Doronicum altaicum, Saxifraga aestivalis*

Aconito pascoi–Geranion albiflori Zhitlukhina et Onishchenko ex Ermakov et al. 2000

Синоним: *Rhaponticion cartomoidis* Zhitlukhina 1988

Типичные субальпийские высокотравные сообщества влажных, хорошо дренированных местообитаний.

Диагностические виды: *Aquilegia glandulosa, Anthoxanthum odoratum, Carex aterrima, Saussurea prolowii, Swertia obtusa, Trisetum altaicum, Viola altaica*

Stemmacanthenion carthamoidis Ermakov, Shaulo et Maltseva 2000

Высокотравные сообщества нижней части субальпийского пояса.

Диагностические виды: *Anemonoides altaica, Corydalis bracteata, Erythronium sibiricum, Primula pallasii, Stemmacantha carthamoides*

Dracocephalo grandiflori–Bupleurenion aurei Ermakov, Shaulo et Maltseva 2000

Высокотравные сообщества верхней части субальпийского пояса.

Диагностические виды: *Campanula glomerata, Dracocephalum grandiflorum, Lupinaster pentaphyllus*

Trisetum sibiricae–Aconitum septentrionalis Ermakov, Shaulo et Maltseva 2000

Высокотравные сообщества горно-таежного пояса в гумидном климатическом секторе Алтая и Саян.

Диагностические виды: *Aegopodium alpestre*, *Alopecurus pratensis*, *Aconitum volubile*, *Achillea asiatica*, *Angelica sylvestris*, *Atragene sibirica*, *Campanula altaica*, *Carex macroura*, *Cruciata krylovii*, *Elymus mutabilis*, *Galium boreale*, *Helictotrichon pubescens*, *Lathyrus frolovii*, *Parmica impatiens*, *Sanguisorba officinalis*, *Saussurea parviflora*, *Spiraea chamaedrifolia*, *Trisetum sibiricum*, *Vicia cracca*, *V. megalotropis*, *Viola uniflora*

Cacalia hastatae–Aconitum septentrionalis Ermakov 2003

Высокотравные сообщества субнеморального (черневого) пояса в гипергумидном климатическом секторе Алтая и Саян.

Диагностические виды: *Adoxa moschatellina*, *Athyrium filix-femina*, *Cacalia hastata*, *Equisetum sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Matteuccia struthiopteris*, *Padus avium*, *Paris quadrifolia*, *Ranunculus monophyllus*, *Stachys sylvatica*, *Urtica dioica*

SCHULZIO CRINITAE–AQUILEGIETALIA GLANDULOSAE Ermakov, Shaulo et Maltseva 2000

Переходные к низкотравным альпийским лугам, так называемые «среднетравные» сообщества с участием высокотравных видов.

Диагностические виды: *Aquilegia glandulosa*, *Diphasiastrum alpinum*, *Doronicum altaicum*, *Gentiana grandiflora*, *Luzula sibirica*, *Omalotheca norvegica*, *Schulzia crinita*, *Trisetum altaicum*, *Vaccinium myrtillus*, *Viola altaica*

Schulzia crinitae–Aquilegia glandulosae Ermakov, Shaulo et Maltseva 2000

Д.в. союза = Д.в. порядка

Aquilegia glandulosae–Festucion krylovianae Korolyuk in Artyomov et al. 2001

Среднетравные альпинотипные луга юго-западного Алтая.

Диагностические виды: *Deschampsia altaica*, *Dichodon cerastoides*, *Festuca kryloviana*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Minuartia biflora*, *M. verna*, *Pachypleurum alpinum*, *Ranunculus altaicus*, *Sibbaldia procumbens*, *Veronica densiflora*

Solidagini dahuricae–Pachypleurion alpini Tetyatnikov 2010

Разнотравные и кустарничково-разнотравные луга с участием субальпийского высокотравья субарктических и северо-бореальных высокогорий Средней Сибири.

Диагностические виды: *Bistorta vivipara*, *Cetraria islandica*, *Luzula multiflora* ssp. *sibirica*, *Pachypleurum alpinum*, *Trisetum molle*, *T. agrostideum*

BETULO ERMANNII-RANUNCULETEA ACRIS Suzuki-Tokio 1964

Высокотравные и кустарниковые субальпийские сообщества приокеанических районов северо-восточной Азии.

Диагностические виды: *Betula ermannii*, *Carex pallida*, *Duschekia kamtschatica*, *D. maximowiczii*, *D. manshurica*, *D. sinuata*, *Geranium erianthum*, *Lonicera caerulea*,

Rosa amblyotis, Sambucus sambucifolia, Saussurea pseudotilesii, Solidago spiraeifolia, Streptopus streptopoides var. *japonicus, Tiarella polyphylla, Trisetum sibiricum, Vaccinium smallii, Veratrum oxycephalum, Viburnum furcatum,*

STREPTOPO-ALNETALIA MAXIMOWICZII Ohba 1973

Высокотравные и кустарниковые сообщества, обогащенные видами восточноазиатской притихоокеанской (японо-китайской) флоры.

Диагностические виды: *Dryopteris expansa, Duschekia maximowiczii, Streptopus streptopoides* var. *japonicus, Tiarella polyphylla, Vaccinium smallii, Viburnum furcatum, Viola selkirkii*

Athyrio brevifrontis–Weigelion middendorffianae Ohba 1973

Каменноберезовые леса островных горных массивов южных Курил, Сахалина, Хонсю, Хоккайдо, а также материковых горных систем Сихотэ-Алиня и Чанбайшаня.

Диагностические виды: *Athyrium brevifrontis, Galium camtschaticum, Weigela middendorffiana*

BETULETALIA ERMANII Krestov 2006 prov.

Высокотравные сообщества Камчатки и северных Курил.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Pino pumilae–Betulion ermanii Krestov 2006 prov.

Каменноберезовые леса сильно дренированных холодных, умеренно влажных местообитаний центральной Камчатки.

Диагностические виды: *Artemisia arctica, Diphasiatrum complanatum, Pinus pumila, Pleurozium schreberi, Rubus arcticus, Spiraea beauverdiana*

Artemisio opulentae–Betulion ermanii Krestov 2006 prov.

Каменноберезовые леса холодных влажных местообитаний центральной Камчатки.

Диагностические виды: *Allium ochotense, Artemisia opulenta, Aruncus dioicus, Athyrium filix-femina, Phegopteris connectilis, Senecio cannabifolius, Thalictrum minus, Viola biflora*

THALICTRETALIA KEMENSIS Akhtyamov 1990

Высокотравные луга Камчатки, большей частью вторичные, возникающие на месте сведенных каменноберезовых лесов.

Диагностические виды: *Bromopsis canadensis, Carex falcata, C. pallida, Galium boreale, Geranium erianthum, Pleurospermum uralense, Saussurea pseudo-tilesii, Thalictrum kemense, Trisetum sibiricum*

Danthonion Akhtyamov 1990

Высокотравные сообщества умеренно увлажненных местообитаний высоких террас и водоразделов.

Диагностические виды: *Bistorta vivipara*, *Clematis fusca*, *Dantonina intermedia*, *Elytrigia repens*, *Poa alpigena*, *P. angustifolia*, *Rumex acetosella*, *Schizachne callosa*, *Tanacetum boreale*, *Trisetum spicatum*

Artemision opulentae Akhtyamov 1990

Высокотравные сообщества равнин и пологих склонов в местообитаниях с повышенным увлажнением.

Диагностические виды: *Artemisia opulenta*, *Cimicifuga simplex*, *Cirsium camtschaticum*, *Trillium kamtschacense*

SALICETEA HERBACEAE Br.-Bl. 1948

Синоним: *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1947

Аркто-альпийские приснеговые сообщества кустарничковых ив, осоково-мелкотравных и моховых сообществ на кислых олиготрофных субстратах.

Диагностические виды: *Alopecurus alpinus*, *Anthelia juratzkana*, *Andreaea alpestris*, *A. blyttii*, *A. crassinervia*, *A. nivalis*, *A. obovata*, *Arctoa andersonii*, *A. fulvella*, *Arenaria biflora*, *Brachythecium coruscum*, *Cardamine bellidifolia*, *Cephalozia ambigua*, *Cerastium cerastioides*, *C. arcticum*, *C. regelii*, *Conostomum tetragonum*, *Dichodon cerastoides*, *Draba alpina*, *D. lactea*, *Gnaphalium supinum*, *Gymnomitrium apiculatum*, *G. concinnum*, *G. corallioides*, *Harrimanella hypnoides*, *Kiaeria falcata*, *K. starkei*, *Luzula alpino-pilosa*, *L. arctica*, *L. confusa*, *Marsupella brevissima*, *Minuartia biflora*, *M. rossii*, *Moerckia blyttii*, *Pleurocladula albescens*, *Poa arctica*, *Pohlia drummondii*, *Polytrichum sexangulare*, *Racomitrium sudeticum*, *Ranunculus altaicus*, *R. crenatus*, *R. glacialis*, *R. nivalis*, *R. pygmaeus*, *R. sulphureus*, *Salix herbacea*, *S. polaris*, *S. turczaninowii*, *Sauteria alpina*, *Saxifraga flagellaris*, *S. nivalis*, *S. rivularis*, *Sibbaldia procumbens*, *Solorina crocea*, *Stellaria crassipes*, *Taraxacum croceum*, *T. steveni*, *Veronica alpina*

SALICETALIA HERBACEAE Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

Синоним: *Hyalopoetalia ponticae* Onipchenko 2002

Арктическая и альпийско-субнивальная растительность долгоснежных местообитаний и склонов, увлажняемых постоянным подтоком талых вод северной Евразии и Гренландии.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Cassiopo-Salicion herbaceae Nordhagen 1936

Синоним: *Salicion polaris* Du Rietz 1942

Поздно освобождающиеся от снега приснеговые кустарничково-моховые сообщества и группировки на кислых олиготрофных субстратах в горных и зональных тундрах Фенноскандии, Исландии, Гренландии.

Диагностические виды: *Anthelia juratzkana*, *Cerastium cerastioides*, *Gnaphalium supinum*, *Gymnomitrium concinnum*, *G. corallioides*, *Harrimanella hypnoides*, *Kiaeria starkei*, *Pleurocladula albescens*, *Polytrichum sexangulare*, *Salix herbacea*, *S. polaris*, *Sibbaldia procumbens*

Saxifrago-Ranunculion nivalis Nordh. 1943 em. Dierß. 1984

Поздно освобождающиеся от снега влажные мелкотравно-моховые (печеночниковые) сообщества и группировки в арктических тундрах Шпицбергена, Гренландии и в горных тундрах Фенноскандии

Диагностические виды: *Anthelia juratzkana*, *Cerastium regelii*, *Draba lacteal*, *Gymnomitrium concinnatum*, *Luzula arctica*, *Phippsia algida*, *Pleurocladula albescens*, *Polytrichum sexangulare*, *Ranunculus pygmaeus*, *Saxifraga hyperborea*, *S. nivalis*

Ranunculo-Anthoxanthion alpinae Gjaerevoll 1956

Хионофитные гигро-мезофитные луга в горных и зональных тундрах Фенноскандии.

Диагностические виды: *Poa alpina*, *Pinguicula alpina*, *Ranunculus acris*, *Salix reticulata*, *Saussurea alpina*, *Trollius europaeus*, *Viola biflora*

Hyalopoion ponticae Rabotnova et Onipchenko in Onipchenko 2002

Синонимы: *Sibbaldion* Rabotnova in Onipchenko et al 1987, *Saxifragion sibiricae* Onipchenko 2002, *Colpodion variegati* Korotkov 2006

Долгоснежные плотно сомкнутые альпийские сообщества Кавказа, известные как «альпийские ковры».

Диагностические виды: *Carex atrata*, *C. pyrenaica*, *Luzula multiflora*, *Minuartia aizoides*, *Pedicularis nordmanniana*, *Potentilla crantzii*

Salicion turczaninowii Ishbirdin in Ishbirdin et al. 1996

Альпийская растительность приснежных местообитаний гор южной Сибири.

Диагностические виды: *Carex aterrima*, *Ranunculus altaicus*, *Salix turczaninowii*, *Viola altaica*

CARICI RUPESTRIS-KOBRESIETEA BELLARDII Ohba 1974

Синонимы: *Kobresio-Elynetea* Oberd. 1957, *Carici buschiori-Bromopsietea variegatae* Tsepikova 1987

Арктоальпийские кустарничковые и злаково-осоковые хионофобные тундры, луга и пустоши на малоснежных местообитаниях.

Диагностические виды: *Androsace arctisibirica*, *A. chamaejasme* ssp. *arctisibirica*, *Arenaria capillaris*, *Aster alpinus*, *Astragalus alpinus*, *A. australis*, *A. norvegicus*, *Campanula uniflora*, *Carex capillaris*, *C. curvula*, *C. glacialis*, *C. misandra*, *C. nardina*, *C. parviflora*, *C. rupestris*, *C. scirpoidea*, *Carex ledebouriana*, *Chamorchis alpina*, *Comastoma tenellum*, *Draba siliquosa*, *Dryas octopetala*, *D. oxydonta*, *D. punctata*, *Eremogone capillaris*, *Erigeron uniflorus*, *Eritrichium tschuktschorum*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Gentiana nivalis*, *G. prostrata*, *Kobresia myosuroides*, *Lesquerella arctica*, *Lloydia serotina*, *Lomatogonium carinthiacum*, *Luzula multiflora*, *Minuartia sedoides*, *Oxytropis halleri*, *O. lapponica*, *O. ochotensis*, *Pedicularis flammea*, *P. lanata*, *P. oederi*, *Pertusaria subobducens*, *Phippsia algida*, *Poa arctica*, *Potentilla crantzii*, *P. nivea*, *Saxifraga firma*, *S. hyperborea*, *S. oppositifolia*, *Sedum tenellum*, *Silene acaulis*, *S. uralensis*, *Sphaerophorus globosus*, *Solorina crocea*, *Stereocaulon rivulorum*, *Thamnolia vermicularis*, *Tofieldia coccinea*

KOBRESIO-DRYADETALIA Ohba 1974

Синоним: *Thymo arcticae-Kobresietalia* Ohba 1974

Злаково-осоковые и кустарничковые сообщества на кальцийсодержащих субстратах выше и севернее границы леса в горах и на побережьях Северной Европы, Гренландии, Исландии, России и на арктических островах.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Caricion nardinae Nordhagen 1935

Синонимы: *Kobresion myosuroidis* Nordhagen 1943, *Kobresio-Dryadion* Nordhagen 1955

Злаково-осоковые и кустарничковые сообщества на кальцийсодержащих субстратах выше и севернее границы леса в горах и на побережьях Фенноскандии и арктических островов.

Диагностические виды: *Carex rupestris*, *C. hepburnii*, *Dryas octopetala*, *Kobresia myosuroides*, *Salix reticulata*, *Rhytidium rugosum*

Oxytropidion nigrescentis Ohba 1974

Дриадовые тундры Арктической Сибири и западной части Северной Америки.

Диагностические виды: *Androsace ochotensis*, *Oxytropis czukotica*, *Salix nigrescens*, *S. phlebophylla*, *Silene stenophylla*, *Alectoria ochroleuca*, *Euopsis pulvinata*, *Japewia tornoensis*, *Pertusaria panyrga*

Androsacio arctisibiricae–Aconogonion laxmannii Kucherov et Daniëls 2005

Дриадовые тундры, описанные на Чукотке.

Диагностические виды: *Aconogonon ocreatum* ssp. *laxmannii*, *Agrostis kudoi*, *Androsace arctisibirica*, *Arctomia delicatula*, *Cetraria aculeata*, *Cladonia pocillum*, *Draba arctogena*, *Hedysarum truncatum*, *Helictotrichon dahuricum*, *Lecanora submellea*, *Mnium spinosum*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Physconia muscigena*, *Rinodina cinnamomea*, *R. olivaceobrunnea*, *Smelowskia porsildii*

OXYTROPIDO-ELYNETALIA Albrecht 1969

Синонимы: *Elynetalia* Oberd. 1957, *Kobresietalia myosuroidis* Oberd. 1957, *Kobresietalia cappiliformis* Tsepko 1987.

Травянистые злаковые высокогорные тундры выровненных участков горных вершин Центральной, Южной Европы и Кавказа.

Диагностические виды: *Aster alpinus*, *Bistorta vivipara*, *Lloydia serotina*, *Oxytropis kubanensis*, *O. campestris*, *Potentilla crantzii*, *P. gelida*

Oxytropido–Elynion Br.-Bl. (1948) 1949

Синоним: *Kobresion cappiliformis* Tsepko 1987

Травянистые злаковые высокогорные тундры выровненных участков горных вершин Центральной, Южной Европы и Кавказа.

Д.в. союза = Д.в. порядка

KOBRESIETALIA MYOSUROIDIS Mirkin et al. (1983) 1986

Синоним: *Festucetalia kryloviano-tschujensis* Korolyuk et Namzalov 1994

Высокогорные сухие луга континентальной части Алтае-Саянской горной области и Монголии.

Диагностические виды: *Artemisia borealis*, *Astragalus alpinus*, *Carex rupestris*, *Comastoma tenellum*, *Gentiana algida*, *Kobresia myosuroides*, *Lloydia serotina*, *Minuartia verna*, *Oxytropis lapponica*, *Patrinia sibirica*, *Pedicularis oederi*, *Potentilla nivea*, *Ptilagrostis mongolica*, *Saussurea alpina*

Kobresion myosuroidis Mirkin et al. (1983) 1986

Высокогорные сухие луга континентальной части Алтае-Саянской горной области и Монголии.

Д.в. союза = Д.в. порядка.

Dryadion oxyodontae Zhitlukhina et Onishchenko ex Chytrý, Pešout et Anenkhonov 1993

Дриадовые сообщества обдуваемых ветром местоположений в высокогорьях южной Сибири и северной Монголии.

Диагностические виды: *Dryas oxyodonta*, *Minuartia arctica*, *Patrinia sibirica*, *Pedicularis oedri*

Potentillo niveae–Caricion pediformis Telyatnikov 2011

Синоним: *Festucion tschujensis* Korolyuk et Namzalov 1994

Сообщества остепненных высокогорных лугов Юго-Восточного Алтая и Тувы с преобладающей ролью горно-тундрового компонента.

Диагностические виды: *Bistorta major*, *Carex pediformis*, *C. rupestris*, *Festuca lenensis*, *Galium verum*, *Oxytropis alpina*, *Potentilla nivea*, *Patrinia sibirica*, *Pulsatilla ambigua*, *Saussurea schanginiana*

LOISELEURIO-VACCINIETEA Eggler ex Schubert 1960

Синонимы: *Loiseleurio-Vaccinieta* Eggler 1952, *Loiseleurio-Cetrarietea* Suzuki-Tokio et Umezu in Suzuki-Tokio 1964, *Betuletea rotundifoliae* Mirkin et al. 1985, *Salici-betuletea nanae* Chusainov in Chusainov et al. 1989, *Betuletea glanduloso-divaricatae* Krestov 2006 prov.

Аркто-альпийские эрикоидно-кустарничковые и кустарниково-кустарничковые сообщества Евразии и Северной Америки*.

Диагностические виды: *Aconogonon tripterocarpum*, *Alectoria ochroleuca*, *Arctous alpina*, *Arctostaphylos alpina*, *Asahinea chrysantha*, *Aulacomnium turgidum*, *Betula nana*, *B. exilis*, *B. rotundifolia*, *B. divaricata*, *Sorbaria pallasii*, *Cassiope ericoides*, *C. tetragona*, *Cladonia bellidiflora*, *C. carneola*, *C. stellaris*, *C. uncialis*, *Diapensia lapponica*, *Dicranum fuscescens*, *Empetrum hermaphroditum*, *E. nigrum*, *Flavocetraria nivalis*, *Hierochloa*

* Для диагноза класса важны физиономические особенности (господство эрикоидных кустарничков и низких субарктических и подгольцовых кустарников), т.к. диагностический набор видов представлен видами с широкими экологическими диапозонами.

alpina, *Ledum decumbens*, *Loiseleuria procumbens*, *Nephroma arcticum*, *Ochrolechia frigida*, *Pedicularis lapponica*, *Phyllodoce caerulea*, *Pinus mugo*, *P. pumila*, *Rhododendron adamsii*, *R. aureum*, *R. caucasicum*, *R. ferrugineum*, *R. myrtifolium*, *R. parvifolium*, *R. redowskianum*, *Salix glauca*, *S. glaucosericea*, *S. helvetica*, *S. laggeri*, *S. lanata*, *Stereocaulon paschale*, *Thamnia vermicularis*, *Vaccinium minus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *V. myrtillus*

RHODODENDRO-VACCINIETALIA Br.-Bl. ex Daniëls 1994

Арктические и альпийские кустарничковые и кустарниковые сообщества на олиготрофных кислых субстратах.

Диагностические виды: *Empetrum nigrum*, *E. hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*

Loiseleurio–Diapension Braun-Blanquet, Sissingh et Vlieger 1939

Синонимы: *Loiseleurio-Arctostaphyilion* Kalliola 1939, *Juncion trifidi scandinavicum* Nordhagen 1943

Лишайниково-кустарничковые сообщества сухих бесснежных местообитаний на автоморфных хорошо дренированных почвах либо на элювии кремнийсодержащих горных пород.

Диагностические виды: *Alectoria ochroleuca*, *Flavocetraria nivalis*, *Arctous alpina*, *Diapensia lapponica*, *Loiseleuria procumbens*

Phyllodoco–Vaccinion myrtilli Nordhagen 1943

Хионофитные кустарничковые и кустарниковые сообщества на хорошо дренированных автоморфных почвах, умеренно увлажненных летом.

Диагностические виды: *Avenella flexuosa*, *Betula nana*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Hylocomium splendens*, *Phyllodoce caerulea*, *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*

Rhododendrion caucasicum Onipchenko 2002

Высокогорные сообщества Кавказа с доминированием кустарника – *Rhododendron caucasicum*.

Диагностические виды: *Rhododendron caucasicum* (dom.), *Anthoxanthum odoratum*, *Chamerion angustifolium*, *Avenella flexuosa*, *Dicranum scoparium*, *Solidago virgaurea*, *Senecio taraxifolius*, *Vaccinium myrtillus*

Aconito nasuti–Juniperion Onipchenko 2002

Высокогорные сообщества Кавказа с доминированием кустарника *Juniperus communis*.

Диагностические виды: *Aconitum nasutum*, *Abietinella abietina*, *Betonica macrantha*, *Bromopsis variegata*, *Campanula collina*, *Cotoneaster integerrimus*, *Festuca varia*, *Juniperus communis*, *Rhytidium rugosum*, *Senecio aurantiacus*, *Seseli alpinum*, *Tortula ruralis*

Salici kazbekensis–Empetrium nigrae Onipchenko 2002

Альпийские кустарничковые пустоши Кавказа.

Диагностические виды: *Anemone speciosa*, *Arenaria lychnidea*, *Bistorta vivipara*, *Campanula tridentata*, *Carex sempervirens*, *C. umbrosa*, *Carum caucasicum*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Cladonia gracilis*, *C. mitis*, *Cornicularia muricata*, *Eritrichium caucasicum*, *Fissidens osmundoides*, *Helictotrichon versicolor*, *Lloidia serotina*, *Luzula spicata*, *Minuartia circassica*, *Salix kazbekensis*, *Thamnolia vermicularis*, *Tortella tortuosa*

Solidagini–Betulion nanae Telyatnikov 2009

Травяно-кустарничковые и травяно-кустарничково-лишайниковые тундры подгольцового и гольцового поясов гор плато Путорана.

Диагностические виды: *Betula nana*, *Bistorta major*, *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *Empetrum subholarcticum*, *Festuca altaica*, *Saussurea parviflora*, *Solidago dahurica*, *Pachypleurum alpinum*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*

BETULETALIA ROTUNDIFOLIAE Mirkin et al. ex Chytrý, Pešout et Anenkhonov 1993

Высокогорные ерниково-кустарничковые тундры гор южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Betula rotundifolia*, *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina*, *Festuca ovina* ssp. *sphagnicola*, *Flavocetraria cucullata*, *Schulzia crinita*

Empetro–Betulion rotundifoliae Zhitlukhina et Onishchenko ex Chytrý, Pešout et Anenkhonov 1993

Синоним: *Betulion rotundifoliae* Mirkin et al. 1985

Высокогорные кустарничковые тундры гор южной Сибири и Монголии

Д.в. союза = Д.в. порядка

VACCINIO-PINETALIA PUMILAE Suzuki 1964

Синоним: *Larici cajanderi–Betuletalia divaricatae* Krestov 2006 prov.

Заросли стлаников, кустарников и редколесий подгольцового пояса гор северо-восточной Азии.

Диагностические виды: *Pinus pumila*, *Rhododendron adamsii*, *R. aureum*, *R. parvifolium*, *R. redowskianum*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Salix alaxensis*, *S. krylovii*, *S. lanata*, *S. pulchra*, *Sorbaria pallasii*

Vaccinio–Pinion pumilae Suzuki-Tokio 1964

Заросли стлаников и кустарников верхней части подгольцового пояса гор северо-восточной Азии.

Диагностические виды: *Arctous alpina*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Asahinea chrysantha*, *Cassiope ericoides*, *Flavocetraria nivalis*

Cladonio–Laricion cajanderi Anenkhonov et Chytrý 1998

Синоним: *Larici gmelinii–Betulion divaricatae* Krestov et al. 2006

Кустарничково-мохово-лишайниковые редколесья *Larix gmelinii* s.l. нижней части подгольцового пояса и ложно-подгольцовые редколесья в котловинах гор северо-восточной Азии.

Диагностические виды: *Larix gmelinii* s.l., *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi*

Aulacomnio–Salicion glaucae Sinelnikova 2001

Зеленомошные тундровые ивовые кустарниковые сообщества континентальных и субконтинентальных районов северо-востока Сибири.

Диагностические виды: *Salix alaxensis*, *S. glauca*, *S. krylovii*, *S. lanata*, *S. pulchra*, *S. tschuktschorum*, *S. hastata*, *S. saxatilis*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Hylocomium splendens*, *Racomitrium canescens*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*, *Tomenthypnum nitens*

RHODIOLETEA QUADRIFIDAE Hilbig 2000

Сообщества осыпей высокогорного пояса гор южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Cerastium pusillum*, *Lagotis integrifolia*, *Melandrium apetalum*, *Rhodiola quadrifida*, *Saxifraga cernua*, *Smelowskia alba*, *S. calycina*

RHODIOLETALIA QUADRIFIDAE Hilbig 2000

Д.в. порядка = Д.в. класса

Rhodiolion quadrifidae Hilbig 2000

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

JUNCETEA TRIFIDI Hadač in Klika et Hadač 1944

Синоним: *Caricetea curvulae* Br.-Bl. 1948

Ацидофильные альпийские луга северной Евразии.

Диагностические виды: *Agrostis mertensii*, *A. rupestris*, *Helictotrichon versicolor*, *Bartramia subulata*, *Bellardiocloa violacea*, *Campanula alpina*, *Carex aterrima*, *C. bigelowii*, *C. curvula*, *C. fuliginosa*, *C. ledebouriana*, *C. sempervirens*, *C. tristis*, *Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Cladonia bellidiflora*, *C. ectocyna*, *Diaphasiastrum alpinum*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Erigeron alpinus*, *Eritrichietum caucasicum*, *Euphrasia ossica*, *Festuca supina*, *F. kryloviana*, *F. versicolor*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Gentiana acaulis*, *G. grandiflora*, *G. punctata*, *Hieracium alpinum*, *Homogyne alpina*, *Huperzia selago*, *Juncus trifidus*, *Leontodon croceus*, *Leucanthemopsis alpina*, *Lupinaster polyphyllus*, *Luzula spicata*, *Minuartia arctica*, *M. recurva*, *Oreochloa disticha*, *Patrinia sibirica*, *Pedicularis comosa*, *Potentilla aurea*, *Primula minima*, *Ranunculus pyrenaicus*, *Silene chamarensis*, *Swertia obtusa*, *Thamnia vermicularis*, *Trisetum altaicum*, *Veronica bellidioides*, *Viola altaica*

CARICETALIA CURVULAE Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

Ацидофильные низкотравные злаково-осоковые луга альпийского и субальпийского поясов гор Центральной, Южной Европы и Кавказа.

Диагностические виды: *Carex bigelowii* s.l., *Festuca ovina*, *Helicthotrichon versicolor*, *Juncus trifidus*, *Lupinaster polyphyllus*, *Luzula spicata*, *Minuartia recurva*, *Poa arctica*, *Salix glauca*, *Stereocaulon paschale*

Anemonion speciosae Minaeva ex Onipchenko 2002

Синоним: *Alchemillo caucasicae*-*Campanulion* Korotkov et Belonovskaya 2000

Альпийские низкотравно-лишайниковые пустоши Кавказа.

Диагностические виды: *Anemone speciosa*, *Arenaria lychnidea*, *Eritrichium caucasicum*, *Carex sempervirens*, *Carex umbrosa*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Minuartia circassica*, *Pedicularis comosa*, *Thamnia vermicularia*

JUNCETALIA TRIFIDI Daniels 1994

Циркумполярные, арктические, субарктические и высокогорные низкотравные луга и пустоши в горах бореальной и суббореальной зон.

Диагностические виды: *Carex bigelowii* s.l., *Festuca ovina*, *Juncus trifidus*, *Luzula spicata*, *Poa arctica*, *Salix glauca*, *Stereocaulon paschale*

Carici-Juncion trifidi Nordhagen (1936) 1943

Ахионные ксерофитные лишайниково-осоково-ситниковые и злаковые сообщества и группировки на элювии кремнийсодержащих горных пород в зональных и горных тундрах Фенноскандии и на островах Северной Атлантики.

Диагностические виды: *Carex bigelowii*, *Festuca ovina*, *Cetraria islandica*, *C. ericetorum*, *Cladonia gracilis* s.l., *Juncus trifidus*, *Luzula spicata*, *Polytrichum piliferum*

VIOLO ALTAICAE-FESTUCETALIA KRYLOVIANAE Ermakov et Zibzeev prov.

Альпийские луга гор южной Сибири и Средней Азии.

Диагностические виды: *Carex ledebouriana*, *C. tristis*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Festuca kryloviana*, *Gentiana grandiflora*, *Minuartia arctica*, *Patrinia sibirica*, *Silene chamarensis*, *Swertia obtusa*, *Trisetum altaicum*, *Viola altaica*

Violo altaicae-Festucion krylovianae Ermakov et Zibzeev prov.

Альпийские луга Алтае-Саянской горной области.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Anemonastro sibiricae-Festucion ovinae Chytry et al. 1993

Низкотравные альпийские луга Прибайкалья.

Диагностические виды: *Anemonastrum sibiricum*, *Carex bigelowii* s.l., *Cladonia alpestris*, *C. amaurocraea*, *C. sylvatica*, *C. rangiferina*, *Diphasiastrum alpinum*, *Festuca ovina* s.l., *Flavocetraria cucullata*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Veratrum lobelianum*

ЛУГА, СТЕПИ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛЕСНЫХ ОПУШЕК

MOLINIO-ARRHENATHERETEA Tx. 1937

Синонимы: *Arrhenatheretea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1947, *Plantaginetea majoris* Tx. et Preising in Tx. 1950

Вторичные послелесные луга умеренной зоны Западной Евразии на достаточно богатых незасоленных почвах.

Диагностические виды: *Achillea millefolium*, *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Angelica sylvestris*, *Amaria repens*, *Bromopsis inermis*, *Carum carvi*, *Centaurea jacea*, *Cerastium holosteoides*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Galium boreale*, *Geranium pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Lotus corniculatus*, *Molinia caerulea*, *Phleum pratense*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago lanceolata*, *P. major*, *P. media*, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Potentilla anserina*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acris*, *R. polyanthemus*, *R. repens*, *Rhinanthus minor*, *Rumex acetosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Stellaria graminea*, *Succisa pratensis*, *Taraxacum* sect. *Ruderalia*, *Trifolium pratense*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia cracca*, *V. sepium*

ALTHAEETALIA OFFICINALIS Golub et Mirkin in Golub 1995

Луга степной и полупустынной зон юго-восточной Европы на слабозасоленных и умеренно засоленных почвах речных долин, затапливаемых на продолжительное время.

Диагностические виды: *Althaea officinalis*, *Carex melanostachya*, *Hierochloa repens*

Althaeion officinalis Golub et Mirkin in Golub 1995

Луга долины Нижней Волги на слабо засоленных и умеренно засоленных почвах, затапливаемых во время весенне-летних половодий на продолжительное время.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Euphorbion palustris Ageleulov et Golub in Golub 1995

Луга долины р. Урал на слабо засоленных и умеренно засоленных почвах, затапливаемых во время весенних половодий на 1-1,5 месяцев.

Диагностические виды: *Carex vulpina*, *C. muricata*, *C. atherodes*, *Euphorbia palustris*, *Gratiola officinalis*, *Juncus gerardii*

ARRHENATHERETALIA Pawłowski et al. 1928

Синонимы: *Arrhenatheretalia elatioris* Br.-Bl. 1931

Мезофильные луга на хорошо дренированных минеральных почвах.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Festucion pratensis Sipailova et al. 1985

Луга на хорошо дренированных, относительно богатых минеральных почвах Восточной Европы и Западной Сибири.

Диагностические виды: *Arrhenatherum elatius*, *Crepis biennis*, *Daucus carota*, *Trisetum flavescens*, *Galium mollugo*

***Festucionion pratensis* Mirkin et Naumova 1986**

Луга на богатых почвах Восточной Европы и Западной Сибири.

Диагностические виды: *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Trifolium pratense*,

***Filipendulo ulmariae–Festucionion pratensis* Tuzhilin 1988**

Мезофильные луга на свежих почвах Южной Сибири.

Диагностические виды: *Filipendula ulmaria*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens* + виды *Molinietalia*

***Cynosurion cristati* Тх. 1947**

Низкотравные луга лесной зоны европейской части России при сенокосно-пастбищном использовании на бедных слабокислых почвах.

Диагностические виды: *Agrostis tenuis*, *Amoria repens*, *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Carex leporina*, *C. pallescens*, *Cynosurus cristatus*, *Festuca rubra*, *Leontodon autumnalis*, *Lolium perenne*, *Luzula multiflora*, *Phleum pratense*, *Prunella vulgaris*, *Plantago major*, *P. lanceolata*, *Taraxacum officinale*, *Veronica serpyllifolia*

CARICI MACROURAE-CREPIDETALIA SIBIRICAE Ermakov Maltseva et Makunina 1999

Естественные и полуестественные лесные луга зональных местообитаний лесостепи и юга лесной зоны Южной Сибири и Южного Урала.

Диагностические виды: *Aconitum volubile*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex macroura*, *Crepis sibirica*, *Geranium pseudosibiricum*, *Heracleum dissectum*, *Ligularia glauca*, *Lilium pilosiusculum*, *Pleurospermum uralense*, *Ptarmica impatiens*, *Pulmonaria mollis*, *Rubus saxatilis*, *Serratula coronata*, *Trollius asiaticus*, *Vicia unjuga*

***Polygonion krascheninnikovii* Kashapov 1985**

Лесные мезофитные луга Южного Урала.

Диагностические виды: *Aegopodium podagraria*, *Aconopogon alpinum*, *Alchemilla* sp., *Bistorta major*, *Betonica officinalis*, *Campanula persicifolia*, *Carex pallescens*, *Chaerophyllum prescottii*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Hypericum perforatum*, *Lathyrus pisiformis*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Origanum vulgare*, *Pimula macrocalyx*, *Trifolium medium*, *Trollius europaeus*, *Thalictrum simplex*, *Veronica chamaedrys*, *V. teucrium*, *Vicia sepium*

***Amorio montanae-Polygonenion krasheninnikovii* Mukhamediarova ex Yamalov et Sultangareeva 2010**

Сообщества остепненных лесных среднегорных лугов Южного Урала.

Диагностические виды: *Adonis vernalis*, *Amoria montana*, *Astragalus danicus*, *Campanula wolgensis*, *Centaurea scabiosa*, *Festuca pseudovina*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Phlomoidea tuberosa*, *Poa angustifolia*, *Potentilla argentea*, *Seseli libanotis*, *Stipa pennata*

Polygonenion krasheninnikovii Mukhamediarova ex Yamalov et Sultangareeva 2010

Сообщества умеренно влажных лесных среднегорных лугов.

Диагностические виды: *Alopecurus pratensis*, *Angelica sylvestris*, *Bupleurum longifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Deschampsia cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Hylotelephium triphyllum*, *Ranunculus acris*, *Veratrum lobelianum*

Crepidion sibiricae Mirkin ex Ermakov Maltseva et Makunina 1999

Лесные луга влажных хорошо дренированных местообитаний равнин и гор Южной Сибири.

Диагностические виды: *Aconitum septentrionale*, *Angelica sylvestris*, *Bupleurum aureum*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis lyrata*, *Euphorbia pilosa*, *Lathyrus gmelinii*, *Polemonium coeruleum*, *Veratrum lobelianum*

Aconito barbati–Vicion unijugae Ermakov Maltseva et Makunina 1999

Лесные луга умеренно влажных и умеренно сухих местообитаний равнин и гор Южной Сибири.

Диагностические виды: *Aconitum barbatum*, *Crepis praemorsa*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Fragaria viridis*, *Hemerocallis minor*, *Lathyrus pisiformis*, *Phleum phleoides*, *Polygonatum odoratum*, *Potentilla chrysantha*, *Seseli libanotis*, *Tragopogon orientalis*, *Trommsdorfia maculata*, *Veronica krylovii*, *Vicia amoena*

GALIETALIA VERI Mirkin et Naumova 1986

Остепненные луга Восточной Европы и Западной Сибири, формирующиеся в условиях континентального климата.

Диагностические виды: *Amoria montana*, *Astragalus danicus*, *Centaurea scabiosa*, *Festuca pseudovina*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Koeleria delavignei*, *Medicago falcata*, *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, *Polygala comosa*, *Potentilla argentea*, *Ranunculus polyanthemus*, *Rosa majalis*, *Rumex thrysiflorus*, *Seseli libanotis*, *Stipa pennata*, *Thalictrum minus*, *Veronica spicata*

Trifolion montani Naumova 1986

Остепненные луга лесостепной и степной зон Восточной Европы и Западной Сибири.

Д.в. союза = Д.в. порядка.

Trifolienion montani Mirkin et Naumova 1986

Типичный подсоюз.

Д.в. подсоюза = Д.в. союза

Caricenion praecocis Mirkin et Naumova 1986

Остепненные луга степной зоны остропеременного режима увлажнения с участием ксерофильных и гигрофильных луговых видов.

Диагностические виды: *Allium angulosum*, *Alopecurus pratensis*, *Carex praecox*, *Rorippa brachycarpa*, а также виды порядка *Molinietalia* и входящих в него синтаксонов.

***Polygono bistortae–Trifolienion montani* Mukhmediarova 1988**

Остепненные лесные луга Южного Урала.

Диагностические виды: *Amoria montana*, *Astragalus danicus*, *Calamagrostis epigeios*, *Campanula wolgensis*, *Centaurea scabiosa*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Phlomis tuberosa*, *Poa angustifolia*, *Seseli libanotis*, *Stipa pennata*

***Artemision ponticae* Golub et Savelyeva in Golub 1995**

Остепненные луга в долине нижнего Дона и его притоков.

Диагностические виды: *Artemisia pontica*, *Cichorium intybus*, *Eryngium planum*, *Fritillaria meleagroides*, *Geranium collinum*, *Juncus gerardii*, *Limonium tomentellum*, *Silaum silaus*, *Tragopogon dasygynchis*

***Seselion libanotis* Ageleulov et Golub in Golub 1995**

Остепненные луга в долине нижнего Урала и его притоков.

Диагностические виды: *Asparagus officinalis*, *Convolvulus arvensis*, *Glycyrrhiza glabra*, *Phlomis tuberosa*, *Seseli libanotis*

***Seselenion libanotis* Ageleuov et Golub in Golub 1995**

Остепненные луга невысоких грив и небольших понижений, затапливаемые не более чем на 15-20 дней.

Д.в. подсоюза = Д.в. союза

***Centaurenion jaceae* Ageleuov et Golub in Golub 1995**

Остепненные луга высоких грив, затапливаемые не каждый год и на более короткий срок.

Диагностические виды: *Artemisia austriaca*, *Carex praecox*, *Centaurea jacea*, *Eryngium planum*, *Festuca rubra*, *Koeleria cristata*, *Medicago falcata*, *Potentilla bifurca*

***Scabioso ochroleuca–Poion angustifoliae* Bulokhov 2001**

Остепнённые суходольные луга южной части лесной зоны (подзоны широколиственных лесов) и зоны лесостепи в пределах Среднерусской возвышенности

Диагностические виды: *Agrimonia eupatoria*, *Anthyllis macrocephala*, *Artemisia campestris*, *Erigeron acris*, *Eryngium planum*, *Fragaria viridis*, *Helichrysum arenarium*, *Knautia arvensis*, *Nonea pulla*, *Poa angustifolia* (dom.), *Polygala comosa*, *Salvia pratensis*, *Scabiosa ochroleuca*, *Senecio jacobaea*, *Seseli annuum*

Scabioso ochroleuca*–*Poenion angustifoliae Averinova 2010

Менее остепненные луга южной части лесной зоны и лесостепи.

Д.в. подсоюза = Д.в. союза

Koelerio cristatae*–*Thymenion marschalliani Averinova 2010

Остепненные суходольные луга Европейской части России.

Диагностические виды: *Astragalus danicus*, *Campanula sibirica*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Onobrychis arenaria*, *Thymus marschallianus*, *Veronica prostrata*, *Viola rupestris*

Agrostion vinealis Sipaylova et al. 1985

Сухие луга на песчаных почвах в поймах рек юго-восточной Европы переходные к сообществам класса *Koelerio-Corynephoretea*

Диагностические виды: *Agrostis vinealis*, *Amoria montana*, *Carex praecox*, *Dianthus borbassii*, *Koeleria delavignei*, *Poa angustifolia*, *Stellaria hypnactifolia*

Trifolion lupinastri Mirkin in Tuzhilin 1988

Мезоксерофильные луга, описанные в долине р. Киренга (северное Прибайкалье).

Диагностические виды: *Achillea asiatica*, *Hieracium umbellatum*, *Moehringia lateriflora*, *Bistorta vivipara*, *Tanacetum vulgare*

Vicio-Hemerocallis lilio-asphodeli Mirkin in Alimbekova et Mirkin 1989

Богаторазнотравные остепненные луга пойм рек Лена и Енисей.

Диагностические виды: *Agrostis vinealis*, *Artemisia laciniata*, *Carex praecox*, *Campanula glomerata*, *Hemerocallis lilio-asphodelus*, *Polygonatum odoratum*, *Vicia amoena*

MOLINIETALIA Koch 1926

Синоним: *Deschampsietalia caespitosae* Horvatić 1958

Влажные луга на минеральных почвах.

Диагностические виды: *Allium angulosum*, *Carex vulpina*, *Cnidium dubium*, *Coronaria flos-cuculi*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Gratiola officinalis*, *Juncus effusus*, *Lathyrus palustris*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Poa palustris*, *Potentilla anserina*, *Ptarmica cartilaginea*, *P. impatiens*, *Ranunculus auricomus*, *R. repens*, *Rorippa brachycarpa*, *Sanguisorba officinalis*, *Silaum silaus*, *Sonchus palustris*, *Stellaria palustris*, *Thalictrum flavum*, *Valeriana officinalis*, *Veronica longifolia*

Calthion palustris Tx. 1937

Синоним: *Filipendulo-Petasition* Br.-Bl. 1947

Наиболее сырые луга порядка *Molinietalia* с ослабленным из-за переувлажнения участием мезофитных видов класса *Molinio-Arrhenatheretea*.

Диагностические виды: *Caltha palustris*, *Carex cespitosa*, *C. acuta*, *C. vulpina*, *Filipendula ulmaria*, *Phalaroides arundinacea*, *Scirpus sylvaticus*

Calthenion (Тх. 1937) Bal.-Tul. 1978

Луга влажных и сырых относительно более кислых почв, переходные к сообществам травяных болот.

Диагностические виды: *Caltha palustris*, *Geranium palustre*, *Juncus filiformis*, *Scirpus sylvaticus*

Filipendulenion (Lohmeyer In Oberd. Et al. 1967) Bal.-Tul. 1978

Высокотравные сообщества влажных богатых более насыщенных кальцием и магнием почв обычно с доминированием *Filipendula ulmaria*.

Диагностические виды: *Filipendula ulmaria* (dom.)

Deschampsion cespitosae Horvatić 1930

Синонимы: *Agrostion albae* Soó 1941, *Alopecurion pratensis* Passarge 1964, *Deschampsio-Alopecurion* Mirkin et Naumova 1986

Влажные луга богатых минеральных пойменных почв с доминированием злаков.

Диагностические виды: *Alopecurus pratensis*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca pratensis*, *Poa palustris*, *P. pratensis*, *Phleum pratensis*

Lythro–Euphorbion Mirkin et Naumova 1986

Влажные луга на пойменных почвах остропеременного режима увлажнения в низовьях рек в полупустынной зоне европейской части России.

Диагностические виды: *Eleocharis palustris*, *Euphorbia uralensis*, *Hierochloa odorata*, *Lythrum virgatum*, *Senecio jacobaea*, *Tragopogon orientalis*, а также виды порядка *Althaeetalia officinalis* и входящих в него синтаксонов.

Molinion caeruleae Koch 1926

Синоним: *Molinio-Juncion acutiflori* Duvigneaud 1949.

Влажные луга на минеральных и торфянистых почвах, с признаками переходными к болотам *Scheuchzerio-Caricetea*.

Диагностические виды: *Carex panicea*, *Molinia caerulea*, *Parnassia palustris*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis*

Anemonidion dichotomae Mirkin in Iljina et al. 1988

Влажные луга речных долин Западной Сибири.

Диагностический вид: *Anemonidium dichotomum*

Alopecurion arundinacei Kononov in Kononov et al. 1986

Болотистые луга на мерзлотных пойменных и болотных почвах различной степени оглеенности.

Диагностические виды: *Alopecurus arundinaceus*, *Carex lithophila*, *Hordeum brevisubulatum*, *Puccinellia tenuiflora*

POTENTILLO-POLYGONETALIA Tx. 1947

Синонимы: *Potentilletalia anserinae* Oberd. 1949, *Plantaginetalia majoris* Tx. (1947) 1950, *Deschampsietalia cespitosae* Horvatić 1956

Временно затопляемые нарушенные луга

Диагностические виды: *Potentilla anserina*, *P. reptans*, *Ranunculus repens*, *Rumex crispus*

Potentillion anserinae Tx. 1947

Влажные луга пастбищного использования с преобладанием низкорослых влаголюбивых видов.

Диагностические виды: *Agrostis stolonifera* (dom.), *Alopecurus geniculatus*, *Eleocharis palustris*, *Elytrigia repens*, *Inula britannica*, *Juncus compressus*, *Mentha arvensis*, *Plantago major*, *Potentilla anserina* (dom.), *Ranunculus repens*, *Rorippa sylvestris*, *Rumex crispus*, *R. maritimus*

Puccinellio–Agrostion stoloniferae Gogoleva et al. 1987

Сообщества переувлажненных, вытаптываемых солонцеватых местообитаний Восточной Сибири.

Диагностические виды: *Agrostis stolonifera*, *Puccinellia hauptiana*

CALAMAGROSTETEA LANGSDORFFII Mirkin in Achtyamov et al. 1985

Восточноазиатские сообщества болотистых пойменных лугов со стабильным дополнительным грунтовым увлажнением, смягчающим негативное воздействие периодов дефицита влаги, свойственных муссонному режиму климата.

Диагностические виды: *Anemonidium dichotomum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex appendiculata*, *C. schmidtii*, *Caltha membranacea*, *Filipendula palmata*, *Fimbripetalum radians*, *Galium davuricum*, *Iris laevigata*, *Lathyrus pilosus*, *Lysimachia davurica*, *Sanguisorba parviflora*, *Saussurea amurensis*, *Stachys aspera*

CALAMAGROSTETALIA LANGSDORFFII Achtyamov et al. 1985

Д.в. порядка = Д.в. кдасса

Calamagrostion langsdorffii Achtyamov et al. 1985

Вейниковые пойменные луга северо-восточной Азии.

Д.в. союза = Д.в. класса и порядка

Caricion schmidtii Achtyamov et al. 1985

Настоящие и болотистые луга в условиях остропеременного водного режима.

Диагностические виды: *Carex schmidtii*, *Lathyrus pilosus*, *Lythrum intermedium*

ARUNDINELLO ANOMALAE–AGROSTETEA TRINII Ermakov et Krestov 2009

Восточноазиатские сообщества в разной степени остепненных суходольных и долинных внепойменных лугов и луговых степей, формирующихся в местообитаниях

с переменным режимом атмосферного увлажнения муссонного климата и с выраженным дефицитом влаги в вегетационный период.

Диагностические виды: *Aconogonon divaricatum*, *Adenophora verticillata*, *A. pereskifolia*, *Agrostis trinii*, *Artemisia desertorum*, *A. integrifolia*, *A. stenophylla*, *Arundinella anomala*, *Aster tataricus*, *Campanula cephalotes*, *Carex diplasiocarpa*, *Dianthus chinensis*, *Eupatorium lindleyanum*, *Galium verum*, *Gentiana scabra*, *Geranium vlassowianum*, *Hemerocallis minor*, *Iris ensata*, *Lathyrus quinquenervius*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Patrinia scabiosifolia*, *Potentilla fragarioides*, *Ptarmica acuminata*, *Ranunculus japonicus*, *Sedum aizoon*, *Serratula manshurica*, *Thalictrum amurense*, *Trommsdorffia ciliata*, *Vicia amoena*, *V. pseudorobus*

ARTEMISIETALIA MANDSHURICAE Achtyamov et al. 1985

Синоним: *Parnassio palustris-Galietalia veri* Arbuzova et Mirkin in Arbuzova 1990

Наиболее сухой экологический тип лугов, широко распространенных в составе пояса широколиственных лесов и лесостепи южного Приморья, Приамурья и Восточного Забайкалья.

Диагностические виды: *Artemisia argyi*, *Arundinella anomala*, *Bupleurum scorzonrifolium*, *Campanula cephalotes*, *Carex ulobasis*, *Geranium davuricum*, *Koeleria cristata*, *Lysimachia barystachys*, *Paeonia lactiflora*, *Scutellaria scordiifolia*, *Spodiopogon sibiricus*, *Trommsdorffia ciliata*, *Veratrum maackii*

ARTEMISIETALIA MANDSHURICAE Achtyamov et al. 1985

Синоним: *Parnassio palustris-Galietalia veri* Arbuzova et Mirkin in Arbuzova 1990

Наиболее сухой экологический тип лугов, широко распространенных в составе пояса широколиственных лесов и лесостепи южного Приморья, Приамурья и Восточного Забайкалья.

Диагностические виды: *Artemisia argyi*, *Arundinella anomala*, *Bupleurum scorzonrifolium*, *Campanula cephalotes*, *Carex ulobasis*, *Geranium davuricum*, *Koeleria cristata*, *Lysimachia barystachys*, *Paeonia lactiflora*, *Scutellaria scordiifolia*, *Spodiopogon sibiricus*, *Trommsdorffia ciliata*, *Veratrum maackii*

Arundinellion anomalae Achtyamov et al. 1985

Д.в. союза = Д.в. порядка

Polygono alopecuroidis–Anemonastrion criniti Arbuzova 1990

Настоящие и остепненные луга Южного Забайкалья и части Монголии на лугово-черноземных и дерново-луговых почвах в долинах рек.

Диагностические виды: *Anemonastrum crinitum*, *Bistorta alopecuroides*, *Gastrolychnis brachypetala*, *Halenia corniculata*, *Hanzenia mongolica*, *Polemonium racemosum*, *Valeriana alternifolia*, *Vicia amoena*

CARICI SCHMIDTII–AGROSTETALIA TRINII Ermakov et Krestov 2009 prov.

Сообщества среднеувлажненных настоящих лугов, распространенных как на водораздельных пространствах, так и в долинах рек.

Диагностические виды: *Anemonidium dichotomum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex appendiculata*, *C. schmidtii*, *Filipendula palmata*, *Fimbripetalum radians*, *Hierochloa glabra*, *Lathyrus pilosus*, *Lysimachia davurica*, *Lythrum intermedium*, *Sanguisorba parviflora*, *Saussurea amurensis*, *Spiraea salicifolia*, *Stachys aspera*

Agrostion trinii Achtyamov et al. 1985

Д.в. союза = Д.в. порядка

FESTUCO-BROMETEA Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947

Синонимы: *Festucetea ovinae* Knapp 1942, *Bromo-Corynepherea* Sissingh et Westhoff in Westhoff et al. 1946

Ксеротермные и гемиксеротермные степи западной Палеарктики.

Диагностические виды: *Abietinella abietina*, *Achillea setacea*, *Aconitum anthora*, *Adonis vernalis*, *A. volgensis*, *Allium lineare*, *Artemisia austriaca*, *A. glauca*, *A. latifolia*, *A. pontica*, *A. sericea*, *Asperula cynanchica*, *Astragalus danicus*, *Bromus erectus*, *Campanula glomerata*, *Carex caryophyllea*, *C. humilis*, *C. montana*, *C. supina*, *Centaurea jacea*, *C. orientalis*, *C. ruthenica*, *C. scabiosa*, *Crepis praemorsa*, *Echinops ritro* ssp. *ruthenicus*, *Festuca pseudovina*, *F. rupicola*, *F. valesiaca*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Hypericum elegans*, *Koeleria cristata*, *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago urvillei*, *Poa angustifolia*, *Polygala comosa*, *Potentilla arenaria*, *P. argentea*, *P. heptaphylla*, *P. humifusa*, *Rhynchospora rugosum*, *Salvia nutans*, *S. pratensis*, *S. verticillata*, *Scabiosa ochroleuca*, *Seseli libanotis*, *S. annuum*, *Stachys recta*, *Stipa capillata*, *S. dasyphylla*, *S. pennata* s.l., *S. lessingiana*, *S. pulcherrima*, *S. tirsia*, *S. ucrainica*, *S. zaleskyi*, *Tephrosia integrifolia*, *Amorpha montana*, *Valeriana dubia*, *Verbascum chaixii*, *V. lychnitis*, *V. phoeniceum*, *Veronica spicata*

BROMETALIA ERECTI Koch 1926

Субатлантические и субсредиземноморские полуксерофитные травяные сообщества (описаны на территории Керченского полуострова, поэтому их нахождение на территории России вполне вероятно).

Диагностические виды: *Bromus mollis*, *Bromopsis erectus*, *Carex montana*, *Carlina acaulis*, *Dorycnium herbaceum*, *Euphorbia verrucosa*, *Gentiana cruciata*, *Gentianella austriaca*, *G. germanica*, *Gentianopsis ciliata*, *Hypochaeris maculata*, *Orchis mascula*, *O. militaris*, *O. ustulata*, *Polygala amarella*, *Prunella grandiflora*, *Ranunculus bulbosus*, *Saxifraga bulbifera*, *Scorzonera humilis*, *Trifolium ochroleucon*

Bromion erecti W. Koch 1926

Субатлантические и субсредиземноморские полуксеротермные травяные сообщества с доминированием видов рода *Bromus*.

Диагностические виды: *Aceras anthropophorum*, *Colchium autumnale*, *Euphrasia rostkoviana*, *Laserpitium siler*, *Linum viscosum*, *Listera ovata*, *Melampyrum arvense*, *Onobrychis viciifolia*, *O. montana*, *Ophrys apifera*, *O. holocerica*, *O. insectifera*, *O. sphegodes*, *Tragopogon orientalis*

Cirsio–Brachypodium pinnati Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944Синоним: *Festucion sulcatae* Soó 1929

Более ксеротермные субконтинентальные травяные сообщества центральной и юго-восточной Европы.

Диагностические виды: *Elytrigia intermedia*, *Campanula bononiensis*, *Carex michelii*, *C. praecox*, *Cirsium pannonicum*, *Inula ensifolia*, *Iris aphylla*, *Lamium austriacum*, *L. flavum*, *L. hirsutum*, *Ranunculus illyricus*, *Seseli annuum*, *Veronica austriaca*

FESTUCETALIA VALESIIACAE Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. 1949

Субконтинентальные и континентальные луговые степи Центральной, Восточной Европы и Западной Сибири.

Диагностические виды: *Achillea setacea*, *Amoria montana*, *Astragalus austriacus*, *Adonis vernalis*, *Campanula sibirica*, *Centaurea scabiosa*, *Crinitaria villosa*, *Euphorbia seguieriana*, *Festuca pseudovina*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Hypericum elegans*, *Inula hirta*, *Koeleria cristata*, *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, *Plantago urvillei*, *Poa angustifolia*, *Polygala comosa*, *Potentilla argentea*, *P. heptaphylla*, *P. humifusa*, *Salvia nutans*, *Seseli libanotis*, *S. annuum*, *Stipa dasyphylla*, *S. pennata* s.l., *S. pulcherrima*, *S. tirsia*, *Tephrosia integrifolia*, *Thymus marschallianus*, *Veronica jacquinii*, *V. spicata*

Festucion valesiacaе Klika 1931

Синонимы: *Artemisia tauricae*–*Festucion* Korzhenevskii et Klyukin 1991, *Lathyrus pallescentis*–*Helictotrichion schelliani* Solomeschch et al. 1994

Субконтинентальные и континентальные луговые степи Центральной, Восточной Европы и Западной Сибири

Д.в. союза = Д.в. порядка

Achilleo setaceae–Poenion angustifoliae Tkachenko et al. 1987

Типичные луговые степи центральной части Русской равнины на хорошо развитых чернозёмных почвах.

Диагностические виды: *Achillea setacea*, *Filipendula vulgaris*, *Poa angustifolia*, *Medicago romanica*

Bupleuro falcati–Gypsophilenion altissimae Averinova 2005

Кальцефитные степные сообщества на склонах балок разной крутизны преимущественно южной экспозиции с выходом на поверхность меломергельных пород.

Диагностические виды: *Astragalus austriacus*, *Bupleurum falcatum*, *Euphorbia seguieriana*, *Gypsophila altissima*, *Helianthemum nummularium*, *Jurinea arachnoidea*, *Poa compressa*, *Polygala sibirica*, *Salvia verticillata*

Poo urssulensis–Artemision glaucae Saitov et Mirkin 1991

Ксеромезофитные степи побережья Оби на юге Западной Сибири.

Диагностические виды: *Adonis sibirica*, *Oxytropis campanulata*, *Poa urssulensis*, *Vicia amoena*.

Amygdalion nanae Golub in Iljina et al. 1991

Континентальные кустарниковые степи.

Диагностические виды: *Amygdalus nana*, *Caragana frutex*, *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata*

Galatellion biflorae Korolyuk 1993

Остепненные луга на слабозасоленных солонцеватых черноземовидных почвах степной зоны Западной Сибири.

Диагностические виды: *Achillea nobilis*, *Artemisia pontica*, *Artemisia rupestris*, *Campanula wolgensis*, *Carex caryophyllea*, *Eryngium planum*, *Galatella biflora*, *Inula britannica*, *Lathyrus tuberosus*, *Melampyrum cristatum*, *Plantago maxima*, *Senecio jacobaea*, *Silene multiflora*, *Veronica spuria*

STIPETALIA SIBIRICAE Arbuzova et Zhitlukhina ex Korolyuk et Makunina 2001

Луговые степи Алтае-Саянской горной области.

Диагностические виды: *Aconitum anthoroideum*, *A. barbatum*, *Achnatherum sibiricum*, *Artemisia gmelinii*, *A. sericea*, *A. tanacetifolia*, *Aster alpinus*, *Bupleurum multinerve*, *Carex pediformis*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Gypsophila altissima*, *Helictotrichon desertorum*, *H. schellianum*, *Iris ruthenica*, *Poa transbaicalica*, *Schizonepeta multifida*, *Scutellaria supina*, *Thalictrum foetidum*, *T. petaloideum*, *Veronica krylovii*, *Vicia nervata*

Aconito barbati–Poion transbaicalicae Korolyuk et Makunina 2001

Луговые степи и остепненные луга гумидных и семигумидных лесостепных районов Алтае-Саянской горной области.

Диагностические виды: *Aconitum barbatum*, *Achillea asiatica*, *Artemisia laciniata*, *Anemone sylvestris*, *Campanula glomerata*, *Delphinium laxiflorum*, *Elymus gmelinii*, *Filipendula stepposa*, *Galium boreale*, *Gentiana macrophylla*, *Geranium pratense*, *G. pseudosibiricum*, *Helictotrichon pubescens*, *Hieracium umbellatum*, *Lathyrus humilis*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Primula cortusoides*, *P. macrocalyx*, *Rosa acicularis*, *Rubus saxatilis*, *Sanguisorba officinalis*, *Saussurea controversa*, *Tragopogon orientalis*, *Trommsdorffia maculata*, *Veratrum nigrum*, *Veronica krylovii*, *Vicia cracca*, *Vicia unijuga*

Veronico incanae–Helictotrichion desertorum Korolyuk 2010

Крупнодерновинные, мелкодерновинные степи, а также их петрофитные варианты в лесостепных и ряде степных районов Алтае-Саянской горной области.

Диагностические виды: *Artemisia commutata*, *A. frigida*, *Carex supina*, *Festuca valesiaca*, *Goniolimon speciosum*, *Koeleria cristata*, *Potentilla bifurca*, *Stipa capitata*, *Veronica incana*

Veronico incanae–Helictotrichenion desertorum Korolyuk et Makunina 2006

Крупнодерновинные и мелкодерновинные степи степных и лесостепных ландшафтов семигумидных районов Алтае-Саянской горной области.

Д.в. подсоюза = Д.в. союза.

***Youngia tenuifoliae–Helictotrichenion desertorum* Korolyuk et Makunina in Korolyuk 2006**

Каменистые степи гумидных и семигумидных районов Алтае-Саянской горной области.

Диагностические виды: *Alyssum obovatum*, *Eritrichium pectinatum*, *Hedysarum gmelinii*, *Kitagawia baicalensis*, *Onosma simplicissima*, *Orostachys spinosa*, *Polygala sibirica*, *Potentilla sericea*, *Scorzonera austriaca*, *Stevenia cheiranthoides*, *Thymus serpyllum* s.l., *Youngia tenuifolia*.

***Rosion pimpinellifoliae* Korolyuk 1997**

Кустарниковые степи предгорий Западного Алтая.

Диагностические виды: *Rosa pimpinellifolia*, *Bupleurum krylovianum*, *Clematis integrifolia*, *Dictamnus angustifolius*, *Ferula soongarica*, *Scutellaria supina*

HELICTOTRICH- STIPETALIA Toman 1969

Континентальные настоящие степи Северного Казахстана, Южного Урала и Западной Сибири.

Диагностические виды: *Achillea nobilis*, *Adonis villosa*, *A. wolgensis*, *Artemisia austriaca*, *A. latifolia*, *Androsace maxima*, *Asparagus officinalis*, *Astragalus onobrychis*, *Carex supina*, *Crinitaria villosa*, *Euphorbia subcordata*, *Galatella angustissima*, *Helictotrichon desertorum*, *Hieracium echinoides*, *H. virosum*, *Jurinea multiflora*, *Onosma simplicissima*, *Oxytropis pilosa*, *Poa transbaicalica*, *Potentilla humifusa*, *Salvia stepposa*, *Seseli ledeburii*, *Scorzonera austriaca*, *Spiraea crenata*, *Stipa lessingiana*, *S. zalesskii*, *Taraxacum erythrospermum*, *Thymus marschallianus*, *Valeriana tuberosa*, *Verbascum phoeniceum*

***Helictotricho desertori–Stipion rubentis* Toman 1969**

Континентальные настоящие степи Северного Казахстана и Южного Урала.

Д.в. союза = Д.в. порядка

***Helictotricho desertori–Stipenion rubentis* Toman 1969**

Синонимы: *Orostachyion spinosae* Saitov 1989, *Galio-Onosmion simplicissimae* Saitov 1989, *Scorzonero austriacae–Koelerion sclerophyllae* Solomeshch et al. 1994, *Asperulo petraea–Thymenion* Solomeshch et al. 1994

Каменистые варианты настоящих степей Южного Урала, Северного Казахстана

Диагностические виды: *Allium globosum*, *A. rubens*, *Alyssum lenense*, *A. obovatum*, *Androsace septentrionalis*, *Artemisia frigida*, *Aster alpinus*, *Carex pediformis*, *Centaurea marschalliana*, *C. sibirica*, *Caragana pumila*, *Cerastium arvense*, *Clausia aprica*, *Ephedra distachia*, *Eremogone koriniana*, *Goniolimon speciosum*, *Gypsophila patrinii*, *Hedysarum gmelinii*, *Iris glaucescens*, *Kitagawia baicalensis*, *Orostachys spinosa*, *Patrinia intermedia*, *Scorzonera austriaca*, *Sedum hybridum*, *Thymus serpyllum*, *Veronica incana*, *V. pinnata*, *Youngia tenuifolia*

***Poo bulbosae–Stipenion rubentis* Toman 1969**

Синонимы: *Gypsophillo altissimae–Stipenion zalesskii* Solomeshch et al. 1994, *Artemisio austriacae–Stipenion zalesskii* Korolyuk 2007

Псаммофитные степи Северного Казахстана.

Диагностические виды: *Astragalus brachylobus*, *Centaurea marschalliana*, *Gypsophilla paniculata*, *Helichrysum arenarium*, *Hieracium echioides*, *Poa bulbosa*, *Potentilla glaucescens*, *Senecio jacobaea*, *Silene parviflora*, *Spiraea hypericifolia*

Plantagini–Calamagrostion epigei Royer 1991

Богато-разнотравные настоящие степи лесостепной зоны Зауралья и Западной Сибири.

Диагностические виды: *Achillea nobilis*, *Artemisia pontica*, *A. rupestris*, *Calamagrostis epigeios*, *Campanula wolgensis*, *Carex caryophyllea*, *Dianthus versicolor*, *Eryngium planum*, *Galatella biflora*, *Inula britannica*, *Lathyrus tuberosus*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Melampyrum cristatum*, *Onobrychis sibirica*, *Plantago maxima*, *Senecio jacobaea*, *Seseli libanotis*, *Silene chlorantha*, *S. multiflora*, *Veronica spuria*

Stipion korshinskii Toman 1969

Континентальные сухие дерновиннозлаковые степи Северного Казахстана.

Диагностические виды: *Agropyron pectinatum*, *Allium flavescens*, *Astragalus macropus*, *Crinitaria tatarica*, *Dianthus leptopetalus*, *Eremogone koriniana*, *Galatella divaricata*, *Iris glaucescens*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Kochia prostrata*, *Leymus ramosus*, *Palimbia salsa*, *Pedicularis physosalyx*, *Phlomis agraria*, *Scorzonera stricta*, *Stipa korshinskyi*, *S. lessingiana*, *Tulipa patens*, *T. schrenkii*

Agropyron pectinati Golub et Uzhametskaya 1991

Опустыненные степи на слабо засоленных почвах Средней Волги.

Диагностические виды: *Agropyron pectinatum*, *Artemisia lerchiana*, *Bromus squarrosus*, *Euphorbia uralensis*, *Limonium sareptanum*, *Silene tatarica*

HELIANTHEMO-THYMETEAE Romashchenko, Didukh et Solomakha 1996

Ксеро- и мезоксеротермные вечнозеленые кустарничковые сообщества обычно с доминированием видов *Lamiaceae* на сухих каменистых незасоленных и бедных нитратами кальцефильных почвах в юго-западной части Центральной Русской возвышенности.

Диагностические виды: *Asperula tephrocarpa*, *Gypsophila oligosperma*, *Hyssopus cretaceus*, *Linum ucrainicum*, *Onosma tanaitica*, *Orthanta lutea*, *Pimpinella titanophila*, *Scrophularia cretacea*, *Teucrium polium*, *Thymus cretaceus*

THYMO CRETACEI-HYSSOPETALIA CRETACEI Didukh 1989

Ксеротермные кустарничковые сообщества на меловых обнажениях в юго-западной части Центральной Русской возвышенности.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Artemisio hololeucaae–Hyssopion cretacei Romashchenko et al. 1996

Синоним: *Sileno supinae-Artemision hololeucaae* Didukh 1989

Сообщества на меловых обнажениях в юго-западной части Центральной Русской возвышенности.

Диагностические виды: *Artemisia hololeuca*, *Matthiola fragrans*, *Polygala creta-cea*, *Silene supina*

Centaureo carbonatae–Koelerion talievii Romashchenko et al. 1996

Травянистые сообщества Центральной Русской возвышенности.

Диагностические виды: *Allium ascalonicum*, *Centaurea carbonata*, *Koeleria talievi*, *Linum hirsutum*, *Potentilla obscura*, *Salvia nutans*, *Thalictrum minus*, *Vincetoxicum hirundinaria*

Euphorbio cretophilae–Thymion cretacei Didukh 1989

Сообщества на меловых обнажениях в нижней части бассейна р. Северский Донец.

Диагностические виды: *Atremisia tanaitica*, *Erucastrum cretaceum*, *Euphorbia cretophila*, *Jurinea brachycephala*

FESTUCETEA VAGINATAE Soó ex Vicherek 1972

Синоним: *Festucetea vaginatae* Soó 1968

Континентальные псаммофитные степи и сухие луга

Диагностические виды: *Allium guttatum*, *Alyssum gmelinii*, *A. tortuosum*, *Anchusa popovii*, *Artemisia marschalliana*, *Astragalus varius*, *Carex colchica*, *Equisetum ramosissimum*, *Euphorbia seguieriana*, *Gypsophyla paniculata*, *Onosma borysthena*, *Peucedanum arenarium*, *Secale sylvestre*, *Stipa borysthena*

FESTUCETALIA VAGINATAE Soó 1957

Континентальные псаммофитные степи и сухие луга Европы

Festuco-Astragaletales arenarii Vicherek 1972

Д.в. порядка = Д.в. класса

Festucion beckeri Vicherek 1972

Синоним: *Artemisia dniproicae-Salicion acutifoliae* Shevchyk et Solomakha in Shevchyk et al. 1996

Травянистые сообщества на песчаных и супесчаных почвах степной зоны юго-востока Европы.

Диагностические виды: *Acillea micrantha*, *Agropyron dasyanthum*, *A. lavrenkoanum*, *Anchusa gmelinii*, *Asperula graveolens*, *Dianthus platyodon*, *Festuca beckeri*, *Koeleria sabuletorum*, *Scabiosa ucrainica*, *Scorzonera ensifolia*, *Senecio borysthenicus*, *Seseli tortuosum*, *Syrenia montana*, *Thymus pallasianus*

KOELERIO-CORYNEPHORETEA Klika in Klika et Novák 1941

Синонимы: *Corynephoretea canescentis* Br.-Bl. et Tx. 1943, *Festucetea ovinae* Knapp 1943
Пионерная растительность на сухих слабо развитых песчаных почвах и выходах кислых горных пород.

Диагностические виды: *Acinos arvensis*, *Arabidopsis thaliana*, *Arenaria serpyllifolia*, *Astragalus arenarius*, *Centaurea diffusa*, *Cerastium semidecandrum*, *Ceratodon purpureus*, *Chondrilla juncea*, *Corynephorus canescens*, *Dianthus arenarius*, *Erodium cicutaria*

rium, Festuca polesica, Gypsophyla fastiginata, Helichrysum arenarium, Herniaria glabra, Hieracium echiodes, H. pilosella, Jasione montana, Jurinea cyanoides, Koeleria glauca, Linaria genistifolia, Myosotis micrantha, Otites borysthena, Poa bulbosa, Polytrichum piliferum, Potentilla argentea, Racomitrium canescens, Rumex acetosella, Scleranthus annuus, Sedum acre, Silene chlorantha, Teesdalia nudicaulis, Thymus serpyllum, Trifolium arvense, Veronica arvensis, V. dillenii, V. fruticans, V. praecox, V. verna

KOELERIO-CORYNEPHORENEA Dengler in Dengler et al. 2003

Степные сообщества на песчаных местообитаниях.

Диагностические виды: *Agrostis capillaris, Brachythecium albicans, Bromus thominii, Carex arenaria, C. ligerica, C. praecox, Cerastium semidecandrum, Cetraria muricata, Corynephorus canescens, Ephedra distachya, Helichrysum arenarium, Hypochaeris radicata, Jasione montana, Myosotis ramosissima, Phleum arenarium, Spargula morisonii, Teesdalia nudicaulis, Vulpia bromoides*

CORYNEPHORETALIA CANESCENTIS Klika 1934

Синоним: *Koelerietalia* Oberd. 1957

Пионерные псаммофитные сообщества с *Corynephorus canescens*, встречающиеся на слабо развитых песчаных дерновинных почвах.

Диагностические виды: *Corynephorus canescens, Carex arenaria, Spargula morisonii, Teesdalia nudicaulis*

Corynephorion canescentis Klika 1931

Д.в. союза = Д.в. порядка

TRIFOLIO ARVENSIS-FESTUCETALIA OVINAE Moravec 1967

Синоним: *Festuco-Sedetalia acris* Tx. 1951

Субконтинентальные и континентальные сообщества псаммофитных степей Европы и Западной Сибири.

Диагностические виды: *Artemisia campestris, Helichrysum arenarium, Herniaria glabra, Jasione montana, Koeleria glauca, Sedum acre, Otites borysthena, Thymus serpyllum*

Koelerion glaucae Volk 1931

Синоним: *Helichryson arenariae* Tx. 1951

Ксерофитные сообщества стабилизированных песков с нейтральной реакцией.

Диагностические виды: *Androsace septentrionalis, Astragalus arenarius, Centaurea borysthena, Chamaecytisus ruthenicus, Dianthus arenarius, D. borbasii, Festuca polesica, Helichrysum arenarium, Hieracium echiodes, Jurinea cyanoides, Koeleria glauca, Silene chlorantha, Thymus pallasianus, Tragopogon major*

Koelerienion glaucae Averinova 2010

Субконтинентальные псаммофитные сообщества без признаков остепнения, распространённые в лесной зоне Центральной и Восточной Европы.

Д.в. подсоюза = Д.в. союза.

***Veronico spicatae–Festucenion valesiaca* Averinva 2010**

Континентальные остепнённые псаммофитные сообщества лесостепной зоны Среднерусской возвышенности, распространённые на песках надпойменных террас, песчаных прирусловых валах и высоких гривах пойм
Диагностические виды: *Artemisia austriaca*, *Galium verum*, *Genista tinctoria*, *Festuca valesiaca*, *Poa angustifolia*, *Rumex thyrsiflorus*, *Thymus marschallianus*, *Verbascum lychnitis*, *Veronica spicata*

***Armerion elongatae* Pötsch 1962**

Синоним: *Armerion elongatae* Krausch 1962

Псаммофитные сухие луга на песчаных почвах с реакцией от кислой до нейтральной.

Диагностические виды: *Armeria elongata*, *Cerastium arvense*, *Dianthus deltoides*, *Galium verum*, *Knautia arvensis*

***SEDO-SCLERANTHENEAE* Dengler 2003**

Сообщества суккулентов на несформированных почвах, подстилаемых выветренными горными породами.

Диагностические виды: Виды родов *Sedum* и *Hylotelephium*.

SEDETALIA HYBRIDI Ermakov prov.

Диагностические виды: *Sedum hybridum*, *Hylotelephium ewersii*, *H. populifolium*

Сообщества суккулентов на несформированных почвах, подстилаемых выветренными горными породами в Алтае-Саянской горной области.

***Sedion hybridi* Ermakov, Chytry et Valachovič 2006**

Сообщества суккулентных растений на мелко-щебнистых осыпях и выходах выветренных горных пород лесостепного и степного поясов.

Диагностические виды: *Sedum hybridum* (dom.), *Hylotelephium ewersii*, *Dra-coccephalum nutans*, *Galium paniculatum*, *Kitagawia baicalensis*, *Phlox sibirica*, *Rhytidium rugosum*

***CALLUNO-ULICETEA* Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944**

Синоним: *Nardetea strictae* Oberd. 1949

Пустошные луга на бедных кислых почвах равнинных и низкогорных районов Европы.

Диагностические виды: *Agrostis tenuis*, *Antennaria dioica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calluna vulgaris*, *Campanula rotundifolia*, *Carex leporina*, *C. pillifera*, *Avenella flexuosa*, *Dianthus deltoides*, *Genistella sagittalis*, *Hieracium pilosella*, *Luzula campestris*, *L. multiflora*, *Lycopodium clavatum*, *Nardus stricta*, *Phleum alpinum*, *Potentilla erecta*, *Sieglingia decumbens*, *Vaccinium myrtillus*

NARDETALIA STRICTAE Preising 1950

Синонимы: *Nardetalia* Oberd. 1949, *Festucetalia woronowii* Tsepikova 1987, *Agrostio-Festucetalia rubrae* Solomakha 1996

Пустошные луга на бедных кислых почвах равнинных и низкогорных районов Европы.

Диагностические виды: *Agrostis tenuis*, *Antennaria dioica*, *Arnica montana*, *Botrychium lunaria*, *Bryza media*, *Campanula rotundifolia*, *Carex pallescens*, *Coeloglossum viride*, *Dianthus deltoides*, *D. arenaria*, *Galium pumilum*, *G. hercynium*, *Hieracium lactucella*, *H. pilosella*, *Hypericum maculatum*, *H. perforatum*, *Nardus stricta*, *Polygala vulgaris*, *Potentilla erecta*, *Scorzonera humilis*, *Veronica officinalis*

Violion caninae Schwickerath 1944

Равнинные и низкогорные пастбища.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Deschampsio-Anthoxanthion (Du Rietz 1942) Dahl 1957

Злаковые хионофитные луга и кустарничково-травяные сообщества мест с поздно тающим снегом в горных и зональных тундрах Фенноскандии.

Диагностические виды: *Anthoxanthum alpinum*, *Barbilophozia lycopodioides*, *Brachythecium turgidum*, *Avenella flexuosa*, *Kiaeria starkei*, *Vaccinium myrtillus*

Nardo-Cricion bigelowii Nordhagen 1943

Приснежные луга с доминированием олиготрофных злаков с Кольского полуострова.

Диагностические виды: *Nardus stricta*, *Diplazium sibiricum*, *Cerex bigelowii*

Nardo-Caricion rigidae Nordhagen (1936) 1943

Осоково-злаковые хионофитные луга на верхней границе леса и в горных и зональных тундрах Фенноскандии

Диагностические виды: *Nardus stricta*, *Cetrariella delisei*, *Cetraria ericetorum*, *Cladonia ectocyna*

Festucion woronowii Tzepekova 1987

Синонимы: *Viola altaicae-Festucion varia* Onipchenko 2002, *Hedysaro caucasicae-Geranion gymnocauli* Onipchenko 2002

Разнотравно-злаковые луга солнечных склонов в субальпийском поясе.

Диагностические виды: *Alchemilla caucasica*, *Anthemis sosnowskyana*, *Ajuga orientalis*, *Stachys macrantha*, *Bupleurum polyphyllum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex umbrosa*, *Centaurea cheiranthifolia*, *Euphrasia pectinata*, *Festuca woronowii*, *Helictotrichon versicolor*, *Minuartia circassica*, *Myosotis alpestris*, *Silene rupechti*, *S. saxatilis*, *Scorzonera cana*, *Viola altaica*

TRIFOLIO-GERANIETEA SANGUINEI T. Müller 1962

Луговые сообщества лесных опушек и редколесий.

Диагностические виды: *Agrimonia eupatoria*, *Astragalus cicer*, *Brachypodium pinnatum*, *Campanula bononiensis*, *C. persicifolia*, *C. rapunculoides*, *Carex montana*, *Clinopodium vulgare*, *Euphorbia semivillosa*, *Fragaria viridis*, *Geranium sanguineum*, *Hypericum elegans*, *H. perforatum*, *Inula aspera*, *I. hirta*, *I. salicina*, *Knautia arvensis*, *Lathyrus sylvestris*, *L. tuberosus*, *Origanum vulgare*, *Primula veris*, *Pyrethrum corymbosum*, *Securigera*

varia, *Silene nutans*, *Solidago virgaurea*, *Stachys officinalis*, *Trifolium medium*, *Veronica chamaedrys*, *V. spuria*, *V. teucrium*, *Vicia pisiformis*, *V. tenuifolia*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Viola hirta*

ORIGANETALIA VULGARIS T. Müller 1962

Мезофильные луговые сообщества лесных опушек и редколесий

Д.в. порядка = Д.в. класса

Trifolion medii T. Müller 1962

Мезофитные сообщества лесных опушек.

Диагностические виды: *Agrimonia eupatoria*, *Astragalus glycyphyllos*, *Campanula patula*, *C. rotundifolia*, *Galium mollugo*, *Trifolium medium*, *Vicia sylvatica* + виды класса *Molinio-Arrhenatheretea*

Geranion sanguinei Tx. in T. Müller 1962

Ксеромезофитные сообщества теплолюбивых травянистых растений открытых солнцу лесных опушек и редколесий.

Диагностические виды: *Anemone sylvestris*, *Anthericum ramosum*, *Aster amellus*, *Cervaria rivinii*, *Campanula bononiensis*, *Fragaria viridis*, *Geranium sanguineum*, *Inula aspera*, *I. hirta*, *I. salicina*, *Hypericum elegans*, *Lathyrus tuberosus*, *Lavatera thuringiaca*, *Melampyrum cristatum*, *Nepeta pannonica*, *Polygonatum odoratum*, *Pyrethrum corymbosum*, *Seseli libanotis*, *Stachys recta*, *Thalictrum minus*, *Trifolium alpestre*, *Veronica spuria*, *Veronica teucrium*, *Xanthoselinum alsaticum* + виды класса *Festuco-Brimetea*.

CLEISTOGENETEA SQUARROSAE Mirkin et al. 1992

Синонимы: *Pofentillo-Artemisietea* Guinochet 1982, *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1985, *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1986, *Agropyretea cristati* Hilbig et Korolyuk 2000

Степи Восточной Сибири, Центральной и Восточной Азии.

Диагностические виды: *Agropyron cristatum*, *Allium anisopodium*, *Artemisia frigida*, *Bupleurum bicaule*, *Caragana pygmaea*, *Carex duriuscula*, *Cleistogenes squarrosa*, *Ephedra monosperma*, *Goniolimon speciosum*, *Heteropappus altaicus*, *Koeleria cristata*, *Kochia prostrata*, *Leymus chinensis*, *Poa botryoides*, *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *P. sericea*, *Stipa krylovii*

FESTUCETALIA LENENSIS Mirkin in Gogoleva et al. 1987

Синонимы: *Helictotrichetalia schelliani* Hilbig 2000, *Filifolietalia sibirici* Korolyuk 2002

Умеренно сухолюбивые луговые степи Южной Сибири и Внутренней Азии.

Диагностические виды: *Artemisia commutata*, *Scorzonera radiata*, *Carex pediformis*, *Galium verum*, *Pulsatilla patens* s.l., *Helictotrichon schellianum*, *Thalictrum foetidum*, *Aster alpinus*, *Veronica incana*

HELICOTRICHENALIA SCHELLIANI Ermakov, Larionov et Polyakova 2012

Восточномонгольско-дауроманьчжурские луговые степи.

Диагностические виды: *Aconopogon angustifolium*, *Bistorta alopecuroides*, *Leontopodium ochroleucum*, *Eremogone capillaris*, *Pulsatilla ambigua*, *Allium bidentatum*, *Oxytropis filiformis*, *O. myriophylla*, *Scabiosa comosa*, *Echinops latifolia*, *Galatella dahurica*, *Lilium pumilum*, *Serratula centauroides*, *Stellera chamaejasme*, *Stemmacantha uniflora*, *Vicia multicaulis*

Helictotrichion schelliani Hilbig 2000

Типичные непетрофитные луговые степи Забайкалья и Восточной Монголии.
Диагностические виды: *Aconopogon angustifolium*, *Leontopodium ochroleucum*, *Eremogone capillaris*, *Pulsatilla ambigua*, *Allium bidentatum*, *Oxytropis filiformis*, *Scabiosa comosa*, *Echinops latifolia*, *Galatella dahurica*, *Lilium pumilum*, *Serratula centauroides*, *Stellera chamaejasme*, *Stemmacantha uniflora*, *Vicia multicaulis*

Stellerion chamaejasmeae Korolyuk 2002

Синонимы: *Potentillion acervatae* Korolyuk 2002

Петрофитные луговые степи Забайкалья и Восточной Монголии.

Диагностические виды: *Aconopogon angustifolium*, *Bistorta alopecuroides*, *Echinops latifolia*, *Orostachys malocophylla*, *Oxytropis myriophylla*, *O. nitens*, *Scabiosa comosa*, *Stellera chamaejasme*, *Stemmacantha uniflora*

Filifolion sibirici Akhtyamov ex Korolyuk 2002

Луговые степи, описанные на территории Малого Хингана.

Диагностические виды: *Arundinella anomala*, *Carex korshinskyi*, *Eremogone juncea*, *Lespedeza davurica*, *Polygala tenuifolia*

Pulsatillion flavescens Mirkin in Gogoleva et al 1987

Синоним: *Festucion lenensis* Mirkin in Gogoleva et al 1987

Луговые степи Центральной Якутии.

Диагностические виды: *Aster alpinus*, *Bromopsis korotkii*, *Carex pediformis*, *Lychnis sibirica*, *Pulsatilla flavescens*

Pulsatillenion flavescens Mirkin in Gogoleva et al 1987

Д.в. подсоюза = Д.в. союза

Pulsatillo multifidi–Thymenion pseudaltaici Saitov in Pestryakov et al. 1992

Петрофитные луговые степи северо-востока Якутии.

Диагностические виды: *Androsace septentrionalis*, *Diantus versicolor*, *Euphorbia discolor*, *Pulsatilla multifida*, *Saxifraga bronchialis*

Elytrigio jacutori–Dracocephalion palmati Sinelnikova 2009

Экстразональные луговые степи крайнего северо-востока Азии.

Диагностические виды: *Allium strictum*, *Dracocephalum palmatum*, *Elytrigia jacutorum*, *Galium verum*, *Pulsatilla multifida*, *Thymus diversifolius*, *Poa ochotensis*

FESTUCO VALESIIACAE-CARICENALIA PEDIFORMIS Ermakov, Larionov et Polyakova 2012

Алтае-саянские и западно-монгольские луговые степи.

Диагностические виды: *Caragana pygmaea*, *Festuca valesiaca*, *Goniolimon speciosum*, *Helictotrichon altaicum*, *Heteropappus altaicus*, *Kitagawia baicalensis*, *Potentilla bifurca*

Festuco valesiacaе-Caricion pediformis Ermakov, Larionov et Polyakova 2012

Типичные непетрофитные луговые степи западной части ареала порядка *Helictotrichetalia schelliani* в Алтае-Саянской горной области и прилегающих регионах западной Монголии.

Диагностические виды: *Caragana pygmaea*, *Festuca valesiaca*, *Goniolimon speciosum*, *Helictotrichon altaicum*, *Heteropappus altaicus*, *Potentilla bifurca*

Eritrichio pectinati-Selaginellion sanguinolentae Ermakov, Chytry et Valachovič 2006

Сообщества петрофитных луговых степей, а также сообщества карнизов скал степного и лесостепного поясов Алтае-Саянской горной области.

Диагностические виды: *Alyssum obovatum*, *A. lenense*, *Elytrigia geniculata*, *Eritrichium jenisseense*, *E. pectinatum*, *E. subrupestre*, *Galium coriaceum*, *Orostachys spinosa*, *Selaginella sanguinolenta*, *Silene jeniseensis*, *S. graminifolia*, *Potentilla sericea*, *Thymus serpyllum* s.l.

Seselo buchtormensis-Spiraeenion trilobatae Ermakov et Polyakova 2009

Сообщества петрофитных степей Алтая.

Диагностические виды: *Allium clathratum*, *A. rubens*, *A. vodopjanovae*, *Centaurea sibirica*, *Echinops ruthenicus*, *Euphorbia alpina*, *Gypsophila paniculata*, *Hedysarum gmelinii*, *Seseli buchtormense*, *Spiraea trilobata*

STIPETALIA KRYLOVII Mirkin in Gogoleva et al. 1987

Флористически крайне бедные экстразональные степи подзоны средней тайги центральной Якутии.

Диагностическая комбинация видов: *Artemisia commutata*, *A. jacutica*, *Festuca lenensis*, *Poa transbaicalica*, *Saussurea amara*, а также отсутствие большинства характерных видов класса *Cleistogenetea squarrosae* (*Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida*, *Caragana pygmaea*, *Ephedra monosperma*, *E. dahurica*, *Goniolimon speciosum*, *Heteropappus altaicus*, *H. hispidus*, *Poa attenuata*, *P. botryoides*, *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*) и центральноазиатской степной флоры в целом.

Stipion krylovii Mirkin in Gogoleva et al. 1987

Д.в. союза = Д.в. порядка

Psatyrostachion junceaе Mirkin et al. 1987

Обедненные сухие степи на эродированных склонах в центральной Якутии.

Диагностические виды: *Psathyrostachys juncea*

CLEISTOGENETALIA SQUARROSAE Mirkin et al. ex Ermakov 2012

Настоящие дерновинно-злаковые степи Южной Сибири и Центральной Азии.

Диагностические виды: *Agropyron cristatum* (transgr.), *Artemisia frigida* (transgr.), *Caragana pygmaea* (transgr.), *Cleistogenes squarrosa* (transgr.), *Ephedra monosperma* (transgr.), *E. dahurica* (transgr.), *Goniolimon speciosum* (transgr.), *Heteropappus altaicus* (transgr.), *Potentilla acaulis* (transgr.), *P. bifurca* (transgr.), *Poa attenuata* (transgr.), *P. botryoides* (transgr.)

Poa attenuatae-Cleistogenion squarrosae Mirkin et al. ex Ermakov 2012

Даурские и восточно-монгольские умеренно сухие настоящие дерновинно-злаковые степи.

Диагностические виды: *Cymbaria dahurica*, *Koeleria macrantha*, *Leymus chinensis*, *Poa attenuata*

Thymion gobici Mirkin in Kashapov et al. ex Hilbig 2000

Синоним: *Festuco-Thymion gobici* Mirkin in Kashapov et al. 1987

Петрофитные степи Забайкалья и Восточной Монголии.

Диагностические виды: *Alyssum obovatum*, *Amblinotus rupestris*, *Arctogeron gramineum*, *Orostachys spinosa*, *O. malocophylla*, *Thymus gobicus*

KOCHIO PROSTRATAE-STIPETALIA KRYLOVII ERMAKOV 2012

Сухие мелкодерновинно-злаковые и опустыненные степи Южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Allium polyrhizum*, *Artemisia scoparia*, *Convolvulus ammannii*, *Kochia prostrata*, *K. iranica*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Ptilotrichum canescens*, *Scorzonera ikonnikovii*, *Sibbaldianthe adpressa*, *Stipa glareosa*,

Kochio prostratae-Stipion krylovii Ermakov 2012

Непетрофитные сухие настоящие степи западной части ареала порядка *Kochio prostratae-Stipetalia krylovii*, встречающиеся на юге Сибири (в Туве, юго-восточном Алтае, Хакасии), а также в северо-западной Монголии.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Stipion orientalis Korolyuk et Makunina 2009

Петрофитные сухие и опустыненные степи Алтае-Саянской горной области.

Диагностические виды: *Dracocephalum peregrinum*, *D. fruticosum*, *Elytrigia geniculata*, *Panzerina canescens*, *Polygala tenuifolia*, *Stipa orientalis*, *Vicia costata*, *Vincetoxicum sibiricum*, *Youngia tenuifolia*, *Y. tenuicaulis*

Convolvulo ammannii-Stipion krylovii Mirkin et al. ex Ermakov 2012

Зональные (поясно-зональные) сухие настоящие степи южной и восточной Монголии.

Диагностические виды: *Allium anisopodium*, *A. polyrhizum*, *Artemisia xanthochroa*, *Caragana leucophloea*, *Heteropappus hispidus*, *Ptilotrichium canescens*, *Stipa gobica*

STIPETEA GLAREOSAE-GOBICAE Hilbig 2000

Синоним: Ajanio-Cleistogenetea songoricae (Mirkin in Kashapov et al. 1987) Mirkin et al. 1988

Опустыненные степи Центральной Азии.

Диагностические виды: *Ajania achilleoides*, *A. fruticulosa*, *Cleistogenes songorica*, *Convolvulus ammannii*, *Lagochilus ilicifolius*, *Oxytropis aciphylla*, *Ptilotrichum canescens*, *Scorzonera pseudodivariata*, *Stipa glareosa*, *S. gobica*

ALLIETALIA POLYRRHIZI Hilbig 2000

Синоним: Ajanio-Cleistogenetalia songoricae (Mirkin in Kashapov et al. 1987) Mirkin et al. 1988

Диагностические виды: *Allium polyrhizum*, *Anabasis brevifolia*, *Dontostemon senilis*, *Gypsophila desertorum*, *Limonium tenellum*, *Neopallasia pectinata*, *Rheum nanum*

Allion polyrrhizi Hilbig 2000

Синоним: Ajanio-Cleistogenion songoricae (Mirkin in Kashapov et al. 1987) Mirkin et al. 1988

Д.в. союза = Д.в. порядка

ARTEMISIO SANTOLINIFOLIAE-BERBERIDETEA SIBIRICAE Ermakov, Chytrý et Valachovič 2006

Синоним: Juniperetea pseudosabinae Mirkin et al. 1986

Горные сообщества каменистых осыпей степного и лесостепного поясов Центральной и Северной Азии.

Диагностические виды: *Artemisia rutifolia*, *A. santolinifolia*, *A. gmelinii*, *Atraphaxis laetevirens*, *A. pungens*, *Berberis sibirica*, *Euphorbia tshuiensis*, *E. humifusa*, *Erysimum flavum*, *Elytrigia geniculata*, *Grossularia acicularis*, *Rubia cordifolia*, *Ulmus macrocarpa*, *U. pumila*, *Vincetoxicum sibiricum*

ARTEMISIO SANTOLINIFOLIAE-BERBERIDETALIA SIBIRICAE Ermakov, Chytrý et Valachovič 2006

Горные сообщества каменистых осыпей степного и лесостепного поясов Центральной и Северной Азии.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Artemision rutifoliae Ermakov, Chytrý et Valachovič 2006

Сообщества каменистых осыпей степного и пустынно-степного поясов.

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

Ulmion pumilae Mirkin et al. ex Hilbig 2000

Кустарниковые заросли с доминированием *Ulmus pumila*, *U. macrocarpa* на осыпях в степном поясе южного Забайкалья и восточной Монголии.

Диагностические виды: *Ulmus pumila*, *Malus baccata*, *Ribes diacantha*, *Rubia cordifolia*

BROMETEA KOROTKYI Hilbig et Korolyuk 2000

Ксерофитные песчаные степи Убсу-Нурской котловины.

Диагностические виды: *Artemisia tomentella*, *Bromopsis korotkiji*, *Corispermum mongolicum*, *Hedysarum fruticosum*, *Pugionium pterocarpum*, *Thesium refractum*

BROMETALIA KOROTKYI Hilbig et Korolyuk 2000

Д.в. порядка = Д.в. класса

Bromion korotkyi Hilbig et Korolyuk 2000

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

Oxytropidion lanatae Chytrý, Pešout et Anenkhonov 1993

Песчаные степи Прибайкалья.

Диагностические виды: *Aconogonon ocreatum*, *Festuca rubra* ssp. *baicalensis*, *Leymus secalinus*, *Oxytropis lanata*, *Scrophularia incisa*

**БОРЕАЛЬНЫЕ И ГЕМИБОРЕАЛЬНЫЕ СВЕТЛОХВОЙНЫЕ
И МЕЛКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА**

PYROLO-PINETEA Korneck 1974

Синонимы: *Pyrolo-Pinetea* Oberd. in T. Müller 1966, *Pulsatillo-Pinetea* Oberd. in Oberd. et al. 1967, *Festuco-Pinetea sylvestris* Passarge in Passarge et G. Hofmann 1968

Евросибирские (суб)континентальные термофильные сосновые леса Центральной Европы, юга Восточной Европы и Западной Сибири на песчаных отложениях и обнажениях коренных пород.

Диагностические виды: *Artemisia scoparia*, *Astragalus monspessulanus*, *A. onobrychis*, *A. peduliflorus*, *Carex ericetorum*, *C. supina*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Dianthus arenarius*, *Festuca beckeri*, *Gypsophyla altissima*, *G. paniculata*, *Jurinea cyanoides*, *Koeleria glauca*, *Ononis rotundifolia*, *O. pupilla*, *Oxytropis campanulata*, *Potentilla humifusa*, *Pulsatilla patens*, *Silene baschkirorum*, *S. chlorantha*, *Stipa pennata* ssp. *sabuletorum*, *Veronica spicata*

FESTUCO-PINETALIA SYLVESTRIS Passarge in Passarge et G. Hofmann 1968

Синонимы: *Pyrolo-Pinetalia* T. Müller 1966, *Pulsatillo-Pinetalia* Oberd. ex Korneck 1974

Субконтинентальные псаммофитные сосновые леса равнин Центральной Европы

Диагностические виды: *Astragalus monspessulanus*, *A. onobrychis*, *A. peduliflorus*, *Bupleurum falcatum*, *Carex ericetorum*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Chimaphila umbellata*, *Coronilla varia*, *Dianthus arenarius*, *Hieracium virosum*, *Ononis rotundifolia*, *O. pupilla*, *Pyrola chlorantha*, *Viola montana*

Festuco-Pinion sylvestris Passarge et G. Hofmann 1968

Синонимы: *Cytiso ruthenici-Pinion* Krausch 1962, *Festuco vaginatae-Pinion* Soó 1971

Д.в. союза = Д.в. порядка

Libanoti intermediae–Pinion sylvestris Didukh 2003

Ксерофитные сосновые леса на меловых обнажениях верхних частей крутых склонов правых берегов рек Дон и Северский Донец.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris* var. *cretacea*, *Anthericum ramosum*, *Bupleurum falcatum*, *Cerasus fruticosa*, *Genista tanaitica*, *Hieracium virosum*, *Libanotis intermedia*, *Medicago romanica*, *Melampyrum arvense*, *Salvia verticillata*, *Stachys transsylvanica*, *Swida sanguinea*, *Teucrium polium*, *Thalictrum minus*

KOELERIO GLAUCAE–PINETALIA SYLVESTRIS Ermakov 1999

Континентальные ксерофитные псаммофитные сосновые леса лесостепной и степной зон восточной Европы и Западной Сибири

Диагностические виды: *Artemisia scoparia*, *Carex supina*, *Festuca beckeri*, *Gypsophyla altissima*, *G. paniculata*, *Jurinea cyanoides*, *Koeleria glauca*, *Oxytropis campanulata*, *Potentilla humifusa*, *Silene baschkirorum*, *S. chlorantha*, *Stipa pennata* ssp. *sabuletorum*, *Veronica spicata*

Koelerio glaucae–Pinion sylvestris Ermakov 1999

Д.в. союза = Д.в. порядка

VACCINIO-PICEETEA Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939

Синонимы: *Piceetea* Klika in Klika et Hadač 1944, *Dicrano-Pinetea* Hartmann 1957

Хвойные таежные леса Евразии на кислых почвах.

Диагностические виды: *Cornus suecica*, *Dicranum drummondii*, *D. flexicaule*, *D. fragilifolium*, *D. polysetum*, *D. scoparium*, *Goodyera repens*, *Hylocomium splendens*, *Larix decidua*, *L. sibirica*, *L. cajanderi*, *L. gmelinii*, *Linnaea borealis*, *Listera cordata*, *Lonicera caerulea* s.l., *Moneses uniflora*, *Monotropa hypopitys*, *Orthilia secunda*, *O. obtusata*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *Picea abies*, *P. obovata*, *P. jezoensis*, *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pyrola media*, *Pyrola rotundifolia*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*

PINETALIA SYLVESTRIS Oberd. 1957

Синонимы: *Cladonio-Vaccinietalia* Kielland-Lund 1967, *Carici-Pinetalia sylvestris* Passarge et G. Hofmann 1968

Бореальные олиготрофные сосновые леса Северной Евразии.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Antennaria dioica*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Carex ericetorum*, *Chimaphilla umbellata*, *Cladonia stellaris*, *C. amaurocrea*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica*, *Hieracium pilosella*, *Monotropa hypopitys*, *Peucedanum oreoselinum*, *Polytrichum piliferum*, *Pulsatilla patens*, *Pyrola chlorantha*, *Rumex acetosella*, *Scorzonera radiata*, *S. humilis*, *Viola arenaria*, *V. rupestris*

Dicrano–Pinion sylvestris (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962

Олиготрофные псаммофитные и петрофитные зеленомошные и лишайниково-зеленомошные сосновые леса умеренной зоны Европы.

Диагностические виды: *Anthoxanthum odoratum*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Convallaria majalis*, *Dryopteris carthusiana*, *Festuca ovina*, *Frangula alnus*, *Hypopitys monotropa*, *Leucobryum glaucum*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Peucedanum oreoselinum*, *Rumex acetosella*, *Scorzonera humilis*, *Veronica officinalis*

Cladonio stellaris–Pinion sylvestris K.-Lund ex Ermakov et Morozova 2011

Олиготрофные псаммофитные и петрофитные зеленомошные и лишайниково-зеленомошные сосновые леса бореальной зоны Европы и Западной Сибири.

Диагностические виды: *Betula pubescens*, *Cladonia stellaris*, *C. cornuta*, *C. uncialis*, *C. deformis*, *C. coccifera*, *C. pyxidata*, *Dicranum bergeri*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa*, *Polytrichum commune*, *Stereocaulon paschale*, *Vaccinium uliginosum*

Hieracio umbellati–Pinion sylvestris Anenkhonov et Chytry 1998

Олиготрофные и олигомезотрофные мезофитные и ксеромезофитные сосновые леса юга лесной и лесостепной зоны Сибири.

Диагностические виды: *Carex pediformis*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Geranium pseudosibiricum*, *Iris ruthenica*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Thalictrum foetidum*, *Viola dactyloides*, *Vicia amoena*, *V. unijuga*

Saxifrago bronchialis–Pinion sylvestris Ermakov et al. 2002

Псаммофитные сосновые леса центральной Якутии.

Диагностические виды: *Carex vanheurckii*, *Lychnis sibirica*, *Poa transbaicalica*, *Saxifraga bronchialis*

PICEETALIA EXCELSAE Pawłowski et al. 1928

Синонимы: *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, *Athyrio-Piceetalia*

Hadač 1962, *Myrtillo-Piceetalia* Hadač 1962

Евразийские типичные темнохвойные таежные леса.

Диагностические виды: *Abies sibirica*, *Athyrium filix-femina*, *Cinna latifolia*, *Circaea alpina*, *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*, *Gymnocarpium dryopteris*, *G. jessoense*, *Listera cordata*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Padus avium*, *Phegopteris connectilis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sorbus sibirica*

Piceion excelsae Pawłowski et al. 1928

Темнохвойные таежные леса Европы.

Диагностические виды: *Picea abies*, *Agrostis tenuis*, *Anemone nemorosa*, *Avenella flexuosa*, *Dryopteris assimilis*, *Fragaria vesca*, *Dactylorhiza maculata*, *Veronica officinalis*

Aconito rubicundi–Abietion sibiricae Anenkhonov et Chytry 1998

Темнохвойные леса с участием высокотравных видов широко распространенные на Южном Урале и западном Приуралье, на юге Западной и Средней Сибири, в восточном Прибайкалье.

Диагностические виды: *Aconitum leucostomum*, *A. septentrionalis*, *A. volubile*, *Cacalia hastata*, *Cirsium heterophyllum*, *C. helenioides*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*, *Geranium albiflorum*, *G. krylovii*, *Heracleum dissectum*, *Senecio nemorensis*, *Thalictrum flavum*, *Lilium pilosiusculum*

Pino sibiricae–Abietion sibiricae Ermakov et Makhatkov 2011 all. prov.

Холодолюбивые флористически обедненные темнохвойные и темнохвойно-лиственничные таежные леса, встречающиеся преимущественно в подзоне северной тайги Западной Сибири и в верхней части лесного пояса гор Алтая и Саян.

Д.в. союза = Д.в. порядка + *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*,

Rhododendro caucasicus–Betulion litwinowii Onipchenko 2002

Стланиковые заросли *Betula litwinowii* субальпийского пояса Кавказа.

Диагностические виды: *Betula litwinowii*, *Cetraria pinastri*, *Rhododendron caucasicum*, *Rubus idaeus*, *Sanionia uncinata*, *Senecio renifolius*

ABIETI-PICEETALIA Miyawaki, Ohba et Okuda 1968

Восточноазиатские темнохвойные леса.

Диагностические виды: *Picea jezoensis*, *Betula ermanii*, *Chamaepericlymenum canadense*, *Maianthemum dilatatum*

Abieti nephrolepidis–Piceion jezoensis Song 1991

Пихтово-еловые сообщества и сопряженные с ними производные лиственничники и белоберезняки материковой части Восточной Азии.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Pino pumilae–Piceion jezoensis Krestov et Nakamura 2002

Темнохвойные (иногда с участием лиственницы) таежные леса континентальной части Северо-Восточной Азии.

Диагностические виды: *Picea jezoensis*, *Allium ochotense*, *Carex pallida*, *Equisetum sylvaticum*, *Lathyrus pilosus*, *Lonicera chamissoi*, *Pinus pumila*, *Pyrola incarnata*, *Solidago decurrens*, *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea beauverdiana*

Piceion jezoensis Suzuki-Tokio ex Jinno et Suzuki 1973

Темнохвойные горно-таежные леса Сахалина и японских островов.

Диагностические виды: *Abies sachalinensis*, *Actinidia kolomikta*, *Ilex rugosa*, *Maianthemum dilatatum*, *Coptis trifolia*, *Sorbus commixta*, *Vaccinium ovalifolium*, *V. praestans*, *V. smallii*

LEDO PALUSTRIS-LARICETALIA GMELINII Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004

Северо-среднетаежные хвойные (преимущественно лиственничные) леса Северной Евразии на почвах мерзлотного ряда, характеризующихся застойным увлажнением и низкой теплообеспеченностью.

Диагностические виды: *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Carex globularis*, *C. iljinii*, *C. pallida*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. warnstorffii*, *S. fuscum*, *Tomentypnum nitens*, *Vaccinium uliginosum*

Empetro-Piceion obovatae Morozova in Morozova et al. 2008

Разреженные еловые и березово-еловые леса европейского севера России, произрастающие в условиях низких температур и часто повышенного увлажнения.

Диагностические виды: *Avenella flexuosa*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Juniperus communis*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum sylvaticum*, *Nephroma arcticum*, *Salix phylicifolia*, *Solidago virgaurea*, *Sorbus aucuparia*

Ledo palustris–Laricion cajanderi Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004

Светлохвойные лиственничные леса, распространенные на почвах мерзлотного ряда в Якутии.

Диагностические виды: *Arctagrostis latifolia*, *Aulacomnium acuminatum*, *Calamagrostis lapponica*, *Duschekia fruticosa*, *Equisetum pratense*, *Pedicularis labradorica*, *Polytrichum jensenii*, *Salix myrtilloides*

Pino sibiricae–Laricion sibiricae Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004

Кедрово-лиственничные и лиственничные леса, широко распространенные в верхней части горно-таежного пояса континентального и ультраконтинентального климатических секторов Алтае-Саянской горной области и горных систем Северной Монголии.

Диагностические виды: *Pinus sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Carex iljinii*, *Luzula alpino-pilosa*, *Poa sibirica*

Rhododendro aurei–Laricion cajanderi Krestov et Ermakov in Krestov et al. 2009

Лиственничные таежные леса и редколесья горных систем северо-восточной Азии и южной Сибири, характеризующиеся хорошо развитым кустарниковым ярусом из подгольцовых видов.

Диагностические виды: *Betula divaricata*, *B. exilis*, *B. rotundifolia*, *Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*, *R. adamsii*, *R. parviflorum*, *Salix glauca*, *Spiraea beauverdi-ana*, *S. alpina*

LATHYRO HUMILIS–LARICETALIA CAJANDERI Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002

Лиственничные и кедрово-лиственничные таежные леса с участием ксеромезофильных умеренно теплолюбивых видов, распространенные в ультраконтинентальном климате Восточной, Южной Сибири и северной Монголии.

Диагностические виды: *Artemisia tanacetifolia*, *Bromopsis korotkiji*, *B. pumpelliana*, *Carex amgunensis*, *Fragaria orientalis*, *Galium boreale*, *Lathyrus humilis*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Rhododendron dauricum*, *Rhytidium rugosum*, *Sanguisorba officinalis*, *Spiraea media*, *Trisetum sibiricum*, *Vicia cracca*, *Viola brachyceras*

Aulacomnio acuminati–Laricion cajanderi Ermakov Cherosov et Gogoleva 2002
Лиственничные таежные леса с участием ксеромезофильных умеренно теплолюбивых видов Якутии.

Диагностические виды: *Aquilegia parviflora*, *Arctous erythrocarpa*, *Aulacomnium acuminatum*, *A. turgidum*, *Festuca jacutica*, *Limnas stelleri*, *Vicia amoena*

Rhododendro dauricae–Laricion gmelinii Ermakov et al. 2002

Лиственничные и кедрово-лиственничные таежные леса с участием ксеромезофильных умеренно теплолюбивых видов Забайкалья.

Диагностические виды: *Aegopodium alpestre*, *Geranium eriostemon*, *Maianthemum bifolium*, *Rhododendron dauricum*, *Rubus matsumuranus*, *Saussurea elongata*, *Sorbus sibirica*, *Vicia baicalensis*, *V. venosa*

BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Мелколиственно-светлохвойные смешанные и мелколиственные мезофильные травяные леса, широко распространенные в умеренно континентальных гумидных и умеренно гумидных климатических условиях Южной Сибири.

Диагностические виды: *Agrimonia pilosa*, *Angelica sylvestris*, *Brachypodium pinnatum*, *Bupleurum aureum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Cimicifuga foetida*, *Hieracium umbellatum*, *Iris ruthenica*, *Lilium pilosiusculum*, *Pleurospermum uralense*, *Pulmonaria mollis*, *Rubus saxatilis*, *Serratula coronata*, *Vicia sepium*

CARICI MACROURAE-PINETALIA SYLVESTRIS Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Типичные мелкоколиственно-светлохвойные гемибореальные леса, распространенные на суглинистых серых лесных почвах хорошо дренированных местообитаний высоких предгорных равнин, низких плоскогорий и гор.

Диагностические виды: *Aconitum volubile*, *Carex macroura*, *Cimicifuga foetida*, *Heracleum dissectum*, *Pteridium aquilinum*, *Trollius asiaticus*, *Viola uniflora*

Vicio unijugae–Pinion sylvestris Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Травяные сосново-березовые леса, сформированные в умеренно влажных, умеренно сухих и периодически сухих экотопах с преимущественно богатыми почвами.

Диагностические виды: *Aquilegia sibirica*, *Geranium pseudosibiricum*, *Inula salicina*, *Lathyrus pisiformis*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Ptarmica impatiens*, *Saussurea controversa*, *Vicia unijuga*

Cruciato krylovii–Pinenion sylvestris Ermakov in Ermakov et al. 1991

Горные мезофитные гемибореальные леса Алтая, Западного Саяна и прилегающей западной части Восточного Саяна.

Диагностические виды: *Aconitum krylovii*, *Cruciata krylovii*, *Erythronium sibiricum*, *Lathyrus frolovii*, *Primula macrocalyx*, *Spiraea chamaedrifolia*

Vicia unjugae–Pinenion sylvestris Korolyuk in Ermakov et al. 1991

Гемибореальные леса возвышенной, хорошо дренированной юго-восточной части Западно-Сибирской равнины, главным образом в правобережной части бассейна р. Обь.

Диагностические виды: *Adenophora lilifolia*, *Filipendula vulgaris*, *Geranium bifolium*, *Origanum vulgare*, *Poa angustifolia*, *Polygonatum humile*, *Ranunculus polyanthemos*, *Rosa majalis*, *Seseli libanotis*, *Vicia tenuifolia*, *Viola hirta*

Achyrophoro–Pinenion sylvestris Ermakov et Lashchinsky 1991

Гемибореальные леса, формирующиеся в более холодных и континентальных климатических условиях Среднесибирского плоскогорья и Прибайкалья, часто в зоне широкого распространения длительно-мерзлотных почв.

Диагностические виды: *Antennaria dioica*, *Dendranthema zawadskii*, *Cypripedium guttatum*, *Festuca ovina*, *Pyrola incarnata*, *Pulsatilla patens*, *Trommsdorffia maculata*, *Vaccinium vitis-idaea*

Lathyro gmelinii–Pinion sylvestris Ermakov in Ermakov et al. 1991

Смешанные сосново-березовые и березово-осиновые с участием высокотравья гемибореальные леса влажных и избыточно влажных проточных местообитаний с богатыми почвами.

Диагностические виды: *Populus tremula*, *Aconitum septentrionale*, *Athyrium filix-femina*, *Lathyrus gmelinii*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria bungeana*, *Calamagrostis obtusata*, *Cirsium heterophyllum*, *Veratrum lobelianum*

Geranio albiflori–Pinenion sylvestris Ermakov in Ermakov et al. 1991

Горные сосново-березовые и березово-осиновые (с участием пихты сибирской и сосны сибирской) крупнотравные гигромезофитные леса Алтая и Саян.

Диагностические виды: *Cerastium pauciflorum*, *Cruciata krylovii*, *Erythronium sibiricum*, *Euphorbia pilosa*, *Geranium albiflorum*, *Lathyrus frolovii*, *Primula macrocalyx*, *Spiraea chamaedrifolia*

Geranio sylvaticae–Pinenion sylvestris Ermakov in Ermakov et al. 2000

Умеренно теплолюбивые гигромезофитные сосново-березовые и березово-осиновые леса высоких дренированных равнин юго-востока Западной Сибири.

Диагностические виды: *Aegopodium podagraria*, *Carex arnelii*, *Geranium sylvaticum*, *Lathyrus vernus*

Carici macrourae–Pinenion sylvestris Ermakov in Ermakov et al. 1991

Гемибореальные леса, встречающиеся в переходной полосе между подзонами подтайги и настоящей тайги на юге лесной зоны Среднесибирского плоскогорья и Прибайкалья, в условиях континентального умеренно холодного климата.

Диагностические виды: *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vicia venosa*, *Vicia cracca*

CHAMAECYTISO RUTHENICI-PINETALIA SYLVESTRIS Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000

Светлохвойные и мелколиственно-светлохвойные гемибореальные леса Южного Урала.

Диагностические виды: *Adenophora lilifolia*, *Carex digitata*, *C. rhizina*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Digitalis grandiflora*, *Galium tinctorium*, *Geranium pseudosibiricum*, *Inula hirta*, *Primula macrocalyx*, *Silene nutans*, *Stachys officinalis*, *Trifolium medium*, *Trollius europaeus*, *Veronica chamaedrys*, *V. spuria*, *Viola canina*, *V. collina*

Veronico teucrii–Pinion sylvestris Ermakov in Ermakov et al. 2000

Ксеромезофитные и мезоксерофитные березово-сосновые и березовые травяные леса, лесостепного пояса и нижней части лесного пояса Южного Урала.

Диагностические виды: *Artemisia armeniaca*, *A. sericea*, *Carex caryophyllea*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Elytrigia repens*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Linaria vulgaris*, *Origanum vulgare*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, *Poa angustifolia*, *Pulsatilla patens*, *Ranunculus polyanthemus*, *Seseli libanotis*, *Veronica spicata*, *V. teucrium*

Trollio europaea–Pinion sylvestris Fedorov ex Ermakov et al. 2000

Мезофитные и гигромезофитные березово-сосновые (иногда с лиственницей сибирской) смешанные травяные леса, распространенные в гумидных (западной и центральной) частях Южного Урала.

Диагностические виды: *Aconitum septentrionale*, *Aegopodium podagraria*, *Bistorta major*, *Cerastium pauciflorum*, *Cirsium heterophyllum*, *Dactylis glomerata*, *Lathyrus gmelinii*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Milium effusum*, *Ranunculus acris*, *R. auricomus*, *Stellaria holostea*, *Succisa pratensis*, *Trientalis europaea*

CALAMAGROSTIO EPIGEI-BETULETALIA PENDULAE Korolyuk ex Ermakov et al. 2000

Преимущественно мелколиственные гемибореальные леса южной части лесной зоны и лесостепи Западно-Сибирской низменности, произрастающие на влажных, умеренно влажных и умеренно сухих хорошо дренированных темно-серых лесных оподзоленных (осолоделых) почвах не галофитного ряда.

Диагностические виды: *Artemisia macrantha*, *Calamagrostis epigeios*, *Galatella biflora*, *Geranium bifolium*, *Heracleum sibiricum*, *Kadenia dubia*, *Poa angustifolia*, *P. pratensis*

Peucedano morisoni–Betulion pendulae Ermakov 1996

Ксеромезофитные мелколиственные травяные леса лесостепной зоны Западно-Сибирской низменности, встречающиеся на сухих темно-серых лесных оподзоленных (осолоделых) почвах по периферийным пространствам неглубоких замкнутых депрессий.

Диагностические виды: *Anemone sylvestris*, *Artemisia latifolia*, *Carex praecox*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Filipendula vulgaris*, *F. stepposa*, *Fragaria viridis*, *Ga-*

lium verum, Helictotrichon pubescens, Origanum vulgare, Peucedanum morisonii, Phlomis tuberosa, Plantago urvillei, Polygonatum odoratum, Ranunculus polyanthemos, Seseli libanotis

Calamagrostio epigei–Betulion pendulae Korolyuk ex Ermakov et al. 2000

Коренные мезофитные и гигромезофитные березовые леса юга лесной и лесостепной зон на средних и легких черноземовидных солонцеватых осолоделых суглинках.

Диагностические виды: *Filiendula ulmaria, Lysimachia vulgaris*, луговые виды более широкой экологической амплитуды: *Agrostis gigantea, Inula britannica*, а также лесные мезофиты: *Betula pubescens, Crepis sibirica, Moehringia lateriflora*

Rosa majalis–Betulion pendulae Iljina ex Taran 2000

Мелколиственные травяные и светлохвойные леса пойм рек Оби и Иртыша в пределах таежной зоны.

Диагностические виды: *Populus tremula, Rosa majalis, Swida alba, Anemonidium dichotomum, Agrostis gigantea, Lactuca sibirica, Lathyrus pilosus, Poa pratensis*

Rosa majalis–Betulenion pendulae Taran 2004

Типичные сообщества союза.

Д.в. подсоюза = Д.в. союза

Anemonidio dichotomi–Salicenion cinerea Taran 2004

Естественные серийные и производные сообщества пойм рек Обь и Иртыш с доминированием в верхнем ярусе кустарников и кустовидных деревьев.

Диагностические виды: *Salix cinerea, S. bebbiana, S. rosmarinifolia, Spiraea salicifolia, Rosa acicularis, Rosa majalis*

CLEMATIDO INTEGRIFOLIAE-ROSETALIA PIMPINELLIFOLIAE Ermakov 2002

Горные мезофитные кустарниковые сообщества, иногда лиственные и сосновые леса, входящие в состав пояса коренных кустарниковых фитоценозов, широко распространенного в Юго-Западном, Южном Алтае, Сауре и Тарбагатае.

Диагностические виды: *Aconogonon alpinum, Clematis integrifolia, Daphne altaica, Dictamnus angustifolius, Ferula soongarica, Lonicera tatarica, Melica altissima, Potentilla chrysantha, Rosa pimpinellifolia, Vicia tenuifolia*

Clematido integrifoliae–Rosion pimpinellifoliae Ermakov 2002

Д.в. союза = Д.в. порядка

RHYTIDIO RUGOSI-LARICETEA SIBIRICAE Korotkov et Ermakov 1999

Синоним: *Irido-Laricetea* Zhitlukhina et Mirkin 1987

Мезоксерофитные, крио-мезоксерофитные и ксерофитные светлохвойные гемибореальные леса ультраконтинентального климатического сектора Восточной, Южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Larix sibirica* (dom.), *Abietinella abietina*, *Aconitum barbatum*, *Aster alpinus*, *Bupleurum multinerve*, *Carex pediformis*, *C. kirilowii*, *Galium verum*, *Poa sibirica*, *Potentilla matsuoakana*, *P. nivea*, *Pulsatilla patens*, *Rhytidium rugosum*, *Scorzonera radiata*, *Thalictrum foetidum*

FESTUCO OVINAE-LARICETALIA SIBIRICAE Korotkov et Ermakov ex Ermakov et al. 2000

Крио-ксеромезофитные гемибореальные лиственничные леса, распространенные на высоких горных хребтах в составе пояса холодной лесостепи.

Диагностические виды: *Bistorta vivipara*, *Bromopsis pumpelliana*, *Carex amgunensis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Dianthus superbus*, *Festuca ovina*, *Geranium pseudosibiricum*, *Lonicera altaica*, *Trisetum sibiricum*

Irido ruthenicae-Laricion sibiricae Ermakov in Ermakov et al. 2000

Умеренно криофильные травяные лиственничные леса семиаридного климатического сектора Алтае-Саянской горной области.

Диагностические виды: *Artemisia macrantha*, *Caragana arborescens*, *Elymus sajanensis*, *Gentiana macrophylla*, *Hylocomium splendens*, *Iris ruthenica*, *Paeonia anomala*, *Poa urssulensis*, *Viola arenaria*

Pachypleuro alpini-Laricion sibiricae Ermakov in Ermakov et al. 2000

Наиболее криофильные гемибореальные лиственничные леса, произрастающие в горных системах юго-восточной части Русского Алтая и в Монгольском Алтае.

Диагностические виды: *Allium splendens*, *Carex obtusata*, *Draba sibirica*, *Festuca kryloviana*, *Gentiana decumbens*, *Hedysarum neglectum*, *Juniperus pseudosabina*, *J. sibirica*, *Myosotis asiatica* (incl. *M. imitata*), *Oxytropis ambigua*, *Pachypleurum alpinum*, *Poa attenuata*, *Polemonium boreale*, *Silene chamarensis*, *Stellaria peduncularis*, *Tephrosieris praticola*

Festuco altaicae-Laricion sibiricae Korotkov et Ermakov ex Ermakov et al. 2000

Криофильные ксеромезофильные лиственничные леса в составе горной лесостепи южной Тувы, южного Забайкалья, Якутии и северной Монголии.

Диагностические виды: *Anemonastrum crinitum*, *Artemisia laciniata*, *Campanula turczaninovi*, *Dendranthema zawadskii*, *Lathyrus humilis*, *Pedicularis rubens*, *Sanguisorba officinalis*, *Valeriana alternifolia*, *Vicia cracca*

Festuco altaicae-Laricion sibiricae Ermakov in Ermakov et al. 2000

Типичные сообщества лесостепного пояса южной Тувы, Якутии и северо-западной Монголии.

Диагностические виды: *Calamagrostis pavlovii*, *Cerastium pauciflorum*, *Festuca altaica*, *Ranunculus propinquus*, *Saussurea stubendorffii*

Fragario orientalis*–*Laricenion sibiricae Ermakov in Ermakov et al. 2000

Умерено криофильные лиственничные и березово-лиственничные леса южного Забайкалья, Хэнтя и Восточной части Хангая.

Диагностические виды: *Betula platyphylla*, *Artemisia sericea*, *Carex lanceolata*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Elymus gmelinii*, *Fragaria orientalis*, *Geranium eriostemon*, *Polemonium chinense*, *Saussurea elongata*, *Viola uniflora*

CARICI PEDIFORMIS-LARICETALIA SIBIRICAE Ermakov in Ermakov et al. 1991

Наиболее сухолюбивые травяные светлохвойные леса и редколесья горной лесостепи Южной Сибири, Якутии и Северной Монголии.

Диагностические виды: *Achnatherum sibiricum*, *Artemisia gmelinii*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Dianthus versicolor*, *Kitagawia baicalensis*, *Koeleria cristata*, *Phlomis tuberosa*, *Shizonepeta multifida*, *Veronica incana*, *Vicia nervata*

Carici pediformis–Laricion sibiricae Ermakov in Ermakov et al. 1991

Мезоксерофильные светлохвойные леса и редколесья степного и лесостепного поясов горных хребтов и межгорных котловин Алтая, Саян, Тувы.

Диагностические виды: *Allium strictum*, *Anemone sylvestris*, *Caragana arborescens*, *Carex obtusata*, *Festuca pseudovina*, *Fragaria viridis*, *Iris ruthenica*, *Poa ursulensis*, *Phleum phleoides*, *Polygala comosa*, *Spiraea chamaedrifolia*, *Thalictrum petaloideum*

Sedo hybridi*–*Pinenion sylvestris Ermakov in Ermakov et al. 2000

Мезоксерофитные петрофитные сосновые (с участием лиственницы сибирской) леса и редколесья умеренно теплой горной лесостепи Северного Алтая и Западного Саяна.

Диагностические виды: *Aconitum anthoroideum*, *Androsace septentrionalis*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Euphorbia alpina*, *Hieracium umbellatum*, *Orostachys spinosa*, *Rhododendron dauricum*, *Sedum hybridum*, *Woodsia ilvensis*

Cotoneastero melanocarpi*–*Laricenion sibiricae Ermakov in Ermakov et al. 2000

Сухие лиственничные леса, встречающиеся на склонах гор со слабо каменистыми темноцветными почвами во внутренних районах Алтае-Саянской горной области и Северной Монголии.

Д.в. подсоюза = Д.в. союза

Pulsatilla turczaninowii*–*Pinion sylvestris Ermakov in Ermakov et al. 2000

Мезоксерофитные псаммофитные сосновые леса семиаридных горных котловин Юго-Западного Забайкалья и Северо-Восточной Монголии.

Диагностические виды: *Allium splendens*, *Bupleurum scorzonrifolium*, *Dendranthema zawadskii*, *Filifolium sibiricum*, *Leontopodium conglobatum*, *Orostachys malachophylla*, *Oxytropis myriophylla*, *Patrinia rupestris*, *Potentilla tanacetifolia*, *Pulsatilla turczaninowii*, *Scabiosa comosa*, *Sedum aizoon*, *Stellera chamaejasme*, *Stemmacantha uniflora*

ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ, ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА И КУСТАРНИКОВЫЕ СООБЩЕСТВА УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

RHAMNO-PRUNETEA Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tx. 1962

Синонимы: *Crataego-Prunetea* Tx. 1962, *Sambucetea* Doing 1962, *Rubo-Sambucetea* Passarge in Scamoni 1963, *Robinietea* Jurko ex Hadač et Sofron 1980

Производная кустарниковая растительность и естественные кустарниковые сообщества, окаймляющие массивы широколиственных лесов

Диагностические виды: *Berberis vulgaris*, *Clematis vitalba*, *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Cotoneaster integerrima*, *Crataegus curvisepala*, *C. monogyna*, *C. ucrainica*, *Frangula alnus*, *Juniperus communis*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus avium*, *P. spinosa*, *Pyrus communis*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa caesia*, *R. canina*, *R. rubiginosa*, *R. spinosissima*, *Rubus caesius*, *Sambucus nigra*, *Swida sanguinea*, *Ulmus laevis*, *Viburnum lantana*, *V. opulus*

PRUNETALIA SPINOSAE Tx. 1952

Синоним: *Frangulo-Prunetalia insititiae* Rivas Goday 1964

Вторичные древесно-кустарниковые сообщества, часто примыкающие к массивам широколиственных лесов, на теплых сухих и часто карбонатных почвах.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Berberidion vulgaris Br.-Bl. 1950

Синонимы: *Prunion spinosae* Soó 1940, *Prunion fruticosae* Tx. 1952

Вторичные древесно-кустарниковые сообщества на теплых сухих и часто карбонатных почвах.

Диагностические виды: *Agrimonia eupatoria*, *Asparagus officinalis*, *Berberis vulgaris*, *Campanula rapunculoides*, *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Geranium robertianum*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica*, *Securigera varia*, *Swida sanguinea*, *Viburnum opulus*.

Sambuco-Salicion capreae R. Tx. et Neumann in R. Tx. 1950

Нитрофильные кустарниковые заросли на месте вырубленных лесов, а также сообщества молодых лесных культур.

Диагностические виды: *Rubus idaeus*, *Salix caprea*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Sorbus aucuparia*, *Urtica dioica*

CHELIDONIO-ROBINIETALIA Jurko ex Hadač et Sofron 1980

Синоним: *Chelidonio-Robinietalia* Jurko 1963

Спонтанно возобновляющиеся сообщества и искусственные посадки деревьев и кустарников с доминированием древесных неофитов.

Диагностические виды: *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*, *Rubus caesius*, *Fallopia convolvulus*, *Humulus lupulus*, *Geum urbanum*, *Mycelis muralis*, *Sambucus nigra*, *Urtica dioica*,

Chelidonio–Robinion Hadač et Sofron 1980

Посадки *Robinia pseudoacacia* на суглинистых и глинистых почвах Центральной и Восточной Европы

Диагностические виды: *Robinia pseudoacacia*, *Sambucus nigra*, *Chelidonium majus*

Geo–Acerion platanoidis L. Ishbirdina et A. Ishbirdin 1989

Городские посадки лесных культур на месте сведенных широколиственных лесов

Диагностические виды: *Acer platanoides*, *Geum urbanum*

Chelidonio–Acerion negundi L. Ishbirdina et A. Ishbirdin 1989

Синонимы: *Ulmo carpinifoliae*–*Acerion negundi* Smetana et al. 1997, *Ulmo laevis*–*Acerion negundi* Smetana et al. 1998

Восточно-Европейские сообщества с доминированием *Acer negundo*

Диагностические виды: *Acer negundo* (dom.)

QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937

Синонимы: *Carpino-Fagetea* Jakucs 1960, *Geranio-Fraxinetea excelsioris* Passarge in Passarge et G. Hofmann 1968, *Fraxino-Fagetea* Moor 1976, *Tilieta platyphylli* Moor 1977
Широколиственные и хвойно-широколиственные мезофитные леса умеренной зоны западной Палеарктики.

Диагностические виды: *Acer campestre*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Actaea spicata*, *Adoxa moschatellina*, *Aegopodium podagraria*, *Allium ursinum*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Anemone nemorosa* s.l., *A. ranunculoides*, *Aristolochia pallida*, *Asarum europaeum*, *Atrichum undulatum*, *Botrychium virginianum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Bromus benekenii*, *Campanula latifolia*, *C. persicifolia*, *C. rapunculoides*, *C. trachelium*, *Cardamine bulbifera*, *C. glanduligera*, *Carex alba*, *C. digitata*, *C. muricata*, *C. pilosa*, *C. sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Circaea lutetiana*, *Convallaria majalis*, *Cornus mas*, *Corydalis cava*, *C. intermedia*, *C. solida*, *Corylus avellana*, *Daphne mezereum*, *Dentaria bulbifera*, *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum*, *Epipactis helleborine*, *E. purpurata*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Fagus sylvatica* ssp. *orientalis*, *F. sylvatica* ssp. *sylvatica*, *Festuca altissima*, *F. gigantea*, *Fraxinus excelsior*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Hedera helix*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Lilium martagon*, *Lonicera xylosteum*, *Luzula sylvatica*, *Melica nutans*, *M. uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Mycelis muralis*, *Moehringia trinervia*, *Myosotis sylvatica*, *Neottia nidus-avis*, *Paris quadrifolia*, *Phegopteris connectilis*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum multiflorum*, *Polystichum braunii*, *Potentilla alba*, *Prenanthes purpurea*, *Primula veris*, *Padus avium*, *Pulmonaria mollis*, *P. mollissima*, *P. officinalis*, *Pyrus communis*, *Quercus robur*, *Ranunculus auricomus*, *Sambucus nigra*, *Sanicula europaea*, *Scilla bifolia*, *Scrophularia nodosa*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Pyretrum corymbosum*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Viburnum opulus*, *Vinca minor*, *Viola mirabilis*, *V. reichenbachiana*, *V. riviniana*, *Waldsteinia geoides*

FAGETALIA SYLVATICAE Pawłowski in Pawłowski et al. 1928

Синонимы: *Carpino-Fagetalia* Scamoni et Passarge 1959, *Tilietalia platyphyllidis* Moor 1975, *Quercus-Carpinetalia* Moor 1976, *Aceretalia pseudoplatani* Moor 1977

Типичные сообщества класса.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Carpinion betuli Issler 1931

Синоним: *Fraxino-Carpinion* Tx. 1937

Мезофитные широколиственные и смешанные леса Центральной и Западной Европы.

Диагностические виды: *Carpinus betulus*, *Quercus robur*, *Asarum europaeum*, *Campanula trachelium*, *Carex digitata*, *C. pilosa*, *Convallaria majalis*, *Corylus avellana*, *Fragaria vesca*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus niger*, *L. vernus*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Neottia nidus-avis*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria officinalis* agg. (incl. *P. obscura*), *Stellaria holostea*, *Tilia cordata*, *Viola reichenbachiana*, *V. riviniana*

Quercus roboris–Tilion cordatae Solomeshch et Laivins in Solomeshch et al. 1993

Мезофитные широколиственные леса и смешанные леса Восточной Европы.

Диагностические виды: *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Picea abies*, *Carex digitata*, *Convallaria majalis*, *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Galeobdolon luteum*, *Galium intermedium*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Mercurialis perennis*, *Neottia nidus-avis*, *Oxalis acetosella*

Aconito septentrionalis–Tilion cordatae Solomeshch et al. 1993

Мезофитные широколиственные леса Урала с липой, дубом, кленом и вязом

Диагностические виды: *Tilia cordata*, *Aconitum septentrionale*, *Bromopsis benekenii*, *Bupleurum longifolium*, *Cacalia hastata*, *Campanula latifolia*, *Cicerbita uralensis*, *Crepis sibirica*, *Festuca altissima*, *Heracleum sibiricum*, *Lamium album*, *Pleurospermum uralense*, *Pulmonaria mollis*, *Stellaria bungeana*

Lathyro–Quercion roboris Solomeshch et al. 1989

Синоним: *Pruno-Quercion roboris* Schubert et al. 1979

Термофильные леса Южного Урала.

Диагностические виды: *Quercus robur*, *Caragana frutex*, *Cerasus fruticosa*, *Rosa majalis*, *Carex macroura*, *C. muricata*, *Geranium sylvaticum*, *Heracleum sibiricum*, *Hieracium pseudirectum*, *Lathyrus gmelinii*, *L. litvinovii*, *L. pisiformis*, *L. sylvestris*, *Phlomis tuberosa*, *Pleurospermum uralense*, *Seseli libanotis*, *Vicia sepium*

Scillo sibericae–Quercion roboris Onyshchenko 2009

Мезофитные широколиственные леса лесостепной и степной зон Восточной Европы

Диагностические виды: *Corydalis marschalliana*, *Scilla sibirica*, *Torilis japonica*, *Tulipa quercetorum*

Alnion incanae Pawłowski et al. 1928

Европейские пойменные леса с ольхой серой, вязом гладким, черемухой и ясенем на богатых, затапливаемых на короткое время почвах.

Диагностические виды: *Alnus incana*, *A. glutinosa*, *Padus avium*, *Ulmus laevis*, *Humulus lupulus*, *Rubus caesius*, *Bromopsis benekenii*, *Caltha palustris*, *Cardamine amara*, *Carex remota*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Circaea alpina*, *Cirsium ol-eraceum*, *Elymus caninus*, *Equisetum hyemale*, *Festuca gigantea*, *Ficaria verna*, *Filipendula ulmaria*, *Galium rivale*, *Impatiens noli-tangere*, *Lamium album*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Rubus caesius*, *Matteuccia struthiopteris*, *Urtica dioica*

RHODODENDRO PONTICI-FAGETALIA ORIENTALIS (Soó 1964) Passarge 1981

Синоним: *Fagetalia orientalis* Korzhenevskii 1982,

Буково-грабовые леса юго-восточной Европы и Кавказа.

Диагностические виды: *Fagus orientalis*, *Rhododendron luteum*, *Aruncus sylvestris*, *Festuca altissima*, *F. drymeja*, *Galium odoratum*

Fagion orientalis Quézel et al. 1992

Синонимы: *Fagion orientalis* Korzhenevskii 1962, *Rhododendro pontici-Fagion orientalis* Horvat et al. 1974

Буковые леса восточного Крыма, Южной Болгарии и Кавказа.

Диагностические виды: *Euonymus latifolia*, *Rubus caucasicus*, *Epilobium montanum*, *Polygonatum multiflorum*, *P. polyanthemum*, *Pulmonaria dacica*, *Salvia glutinosa*, *Viola reichenbachiana*

Orobo–Fagenion orietalis Passarge 1981

Леса Центрального Кавказа на южных склонах на высоте 1200-1300 м.

Диагностические виды: *Acer laetum*, *A. campestre*, *Quercus petraea*, *Tilia cordata*, *Corylus avellana*, *Cornus australis*, *Crataegus kyrtotyla*, *Euonymus europaeus*, *Lonicera capifolium*, *Orobis laxifolius*, *Brachypodium sylvaticum*

Dentario–Fagenion orientalis Passarge 1981

Леса центрального Кавказа на южных склонах на высоте 1200-1700 м.

Диагностические виды: *Carpinus caucasus*, *Cardamine impatiens*, *Dentaria bulbifera*, *Tamus communis*

Petasito–Fagenion orientalis Passarge 1981

Буковые леса, образующие границу леса в субальпийском поясе Центрального Кавказа на высоте 1800 м.

Диагностические виды: *Daphne albobiana*, *Euphorbia macroceras*, *Petasites albus*, *Polygonatum verticillatum*, *Senecio platyphylloides*

Abieti–Fagenion orientalis Korotkov et Belonovskaja 1987

Флористически богатые темнохвойные и буковые леса Кавказа.

Диагностические виды: *Aruncus sylvestris*, *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas*, *Festuca drymeja*, *Geranium robertianum*, *Mycelis muralis*, *Ranunculus astrantifolius*, *Rubus caucasicus*, *Salvia glutinosa*, *Sanicula europaea*, *Ulmus glabra*, *Viola reichenbachiana*

Vaccinio–Fagion orientalis (Zohary 1973) Passarge 1981

Темнохвойные и буковые леса Кавказа на кислых почвах.

Диагностические виды: *Daphne glomerata*, *Luzula sylvatica*, *Orthilia secunda*, *Pyrola media*, *Vaccinium arctostaphylos*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*

LATHYRO-CARPINETALIA CAUCASICAЕ Passarge 1981

Дубово-грабовые леса Центрального Кавказа.

Диагностические виды: *Cerasus avium*, *Pyrus caucasica*, *Corylus avelliana*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Brachypodium sylvaticum*, *Dactylis glomerata*, *Lathyrus roseus*, *Melica nutans*

Crataego–Carpinion caucasicae Passarge 1981

Дубово-грабовые леса Центрального Кавказа.

Диагностические виды: *Acer campestre*, *A. laetum*, *Quercus petraea*, *Ulmus foliacea*, *Cytisus caucasicus*, *Crataegus kyrtostyla*, *Sorbus torminalis*, *Mespilus germanica*, *Lonicera carpinifolium*, *Carex euxina*, *Digitalis schischkinii*, *Melica uniflora*, *Viola reichenbachiana*

Carpino betuli–Quercion petraeae Grebenshchikov et al. 1990

Ксеро-мезофильные леса с *Quercus petraea*, *Carpinus betulus* и *Acer laetum* северо-западного Кавказа на бурых лесных почвах, подстилаемых известняками.

Диагностические виды: *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Acer laetum*, *Fagus orientalis*, *Cerasus avium*, *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Pyrus caucasica*, *Swida australis*, *Festuca drymeja*, *Hieracium umbellatum*, *Lathyrus hirsutus*, *Serratula quinquefolia*

Astrantio–Carpinion caucasicae Passarge 1981

Грабовые леса у верхней границы леса на высоте 1800-2000 м.

Диагностические виды: *Quercus macranthera*, *Daphne mezereum*, *Lonicera caucasica*, *Sorbus caucasigena*, *Astrantia maxima*, *Calamagrostis arundinacea*, *Campanula latifolia*, *Euphorbia macroceras*, *Geranium sylvaticum*, *Pimpinella rhodantha*, *Vicia truncatula*

ABIETETALIA SIBIRICAЕ Ermakov 2006

Широколиственно-темнохвойные высокотравные леса Южного Урала и мелколиственно-темнохвойные высокотравные черневые леса Южной Сибири.

Диагностические виды: *Abies sibirica*, *Sorbus sibirica*, *Aconitum leucostomum*, *A. septentrionalis*, *Cacalia hastata*, *Calamagrostis obtusata*, *Carex macroura*, *Cirsium helenioides*, *C. heterophyllum*, *Corydalis bracteata*, *Crepis sibirica*, *Erythronium sibiricum*, *Euphorbia pilosa*, *Heracleum dissectum*, *Lathyrus gmelinii*, *Pleurospermum uraense*, *Paeonia anomala*, *Stellaria bungeana*

Milio effusi–Abietion sibiricae Zhitlukhina ex Ermakov et al. 2000

Высоко- и средне сомкнутые темнохвойные черневые и липовые леса Южной Сибири.

Диагностические виды: *Pinus sibirica*, *Diplazium sibiricum*, *Circaea alpina*, *Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Phegopteris connectilis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*

Cruciata krylovii–Abietenion sibiricae Ermakov in Ermakov et al. 2000

Черневые леса низкогорной и среднегорной высотных полос избыточно влажных районов Алтая и Саян

Диагностические виды: *Cerastium pauciflorum*, *Cruciata krylovii*, *Spiraea chamaedrifolia*

Milio effusi–Abietenion sibiricae Ermakov in Ermakov et al. 2000

Темнохвойные, а также липовые черневые леса, распространенные на более низких абсолютных высотах, в климатически более теплых предгорных и низкогорных районах Алтая и Кузнецкого Алатау.

Д.в. подсоюза = Д.в. союза.

Filipendulo ulmariae–Populion tremulae Ermakov in Ermakov et al. 2000

Мелколиственные (осиновые) и разреженные пихтовые высокотравные предгорных и низкогорных периферийных районов северной покатости Алтае-Саянской горной области.

Диагностические виды: *Circaea lutetiana*, *Chryzosplenium alternifolium*, *Elymus caninus*, *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Festuca gigantea*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Matteuccia struthiopteris*, *Stachys sylvatica*

Aconito septentrionalis–Piceion obovatae Solomeshch et al. 1993

Темнохвойные и смешанные леса неморального типа на богатых почвах в зоне тайги и горных регионах Южного и Среднего Урала.

Диагностические виды: *Picea obovata*, *Tilia cordata*, *Carex digitata*, *Cicerbita uralensis*, *Festuca altissima*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Stellaria bungeana*, *Trientalis europaea*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*

QUERCETEA PUBESCENTIS Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959

Синонимы: *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937, *Quercetum pubescenti-petraeae* Jakucs 1960

Термофильные дубравы южной Европы.

Диагностические виды: *Acer tataricum*, *Anthericum ramosum*, *Astragalus glycyphyllos*, *Betonica officinalis*, *Campanula bononiensis*, *Carpinus orientalis*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Clinopodium vulgare*, *Clematis recta*, *Cruciata glabra*, *Cornus mas*, *Cotinus coggygria*, *Epipactis helleborine*, *Galium mollugo*, *G. verum*, *Genista tinctoria*, *Geranium sanguineum*, *Hypericum perforatum* s.l., *Inula aspera*, *Laser trilobum*, *Laserpitium latifolium*, *Peucedanum oreoselinum*, *Potentilla alba*, *Pulmonaria angustifolia*, *Pyrethrum corymbosum*, *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Q. pubescens*, *Scutellaria altissima*, *Serratula tinctoria*, *Stachys recta*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Viola montana*

QUERCETALIA PUBESCENTI-PETRAEAE Klika 1933

Синонимы: *Quercetalia pubescentis* Br.-Bl. 1931, *Quercetalia pubescenti-sessiliflorae* Br.-Bl. 1932, *Orno-Ostryetalia* Jakucs 1959

Субсредиземноморские и юго-восточно-европейские субконтинентальные термофильные дубовые, грабовые и сосновые леса.

Диагностические виды: *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *C. orientalis*, *Crataegus monogyna*, *Ajuga genevensis*, *Anthericum ramosum*, *Betonica officinalis*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula bononiensis*, *Carex humilis*, *C. michelii*, *Coronilla varia*, *Euphorbia cyparissias*, *Galium mollugo* agg., *Gentiana tictora*, *Hypericum perforatum*, *Inula conyza*, *Lathyrus niger*, *Ligusticum vulgare*, *Polygonatum odoratum*, *Prunus spinosa*, *Pyrethrum corymbosum*, *Pyrus pynaster*, *Rosa canina* agg., *Sorbus aria* agg., *S. torminalis*, *Teucrium chamaedrys*, *Trifolium alpestre*, *Vincetoxicum hirundinaria*

Aceri tatarici–Quercion Zólyomi 1957

Сухие дубовые леса южной части неморальной зоны и лесостепи Восточной Европы.

Диагностические виды: *Quercus robur*, *Agrimonia eupatoria*, *Campanula persicifolia*, *Lathyrus niger*, *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Geranium sanguineum*, *Inula hirta*, *Laserpitium latifolium*, *Pyrethrum corymbosum*, *Pulmonaria angustifolia*, *Serratula tinctoria*, *Stachys officinalis*, *Thalictrum minus*, *Trifolium alpestre*, *T. medium*, *Viola hirta*, *Vincetoxicum hirundinaria*

Carpinion orientalis Grebenshchikov et al. (1990) 1991

Термофильные грабовые леса Западного Кавказа.

Диагностические виды: *Carpinus orientalis*, *Quercus pubescens*, *Fraxinus parvifolia*, *Juniperus oxycedrus*, *Euonymus verrucosa*, *Achnatherum bromoides*, *Aegonychon purpureocaeruleum*, *Dictamnus caucasicus*, *Laser trilobum*, *Piptatherum virescens*, *Ruscus ponticus*, *Silene italica*, *Vincetoxicum rehmanii*

QUERCETEA ROBORIS Br.-Bl. ex Oberd. 1957

Синоним: *Quercetea robori-sessiliflorae* Br.-Bl. et Tx. 1943

Ацидофитные дубовые и дубово-сосновые леса Европы на бедных почвах.

Диагностические виды: *Quercus robur*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Trientalis europaea*

QUERCETALIA ROBORIS Tx. 1931

Синонимы: *Quercetalia robori-sessiliflorae* Tx. 1937, *Pino-Quercetalia* Soó 1962

Д.в. порядка = Д.в. класса

Vaccinio myrtilli–Quercion roboris Bulokhov et Solomeshch 2003

Ацидофитные дубовые и дубово-сосновые леса Южного Нечерноземья России.

Диагностические виды: *Campanula persicifolia*, *Clinopodium vulgare*, *Laserpitium pruthenicum*, *Peucedanum oreoselinum*, *Potentilla alba*, *Serratula tinctoria*, *Stachys officinalis*, *Trifolium alpestre*, *Vaccinium myrtillus*

QUERCO MONGOLICAE-BETULETEA DAVURICAE Ermakov et Petelin in Ermakov 1997

Континентальные лиственные ксеромезофильные травяные леса Дальнего Востока. Диагностические виды: *Artemisia desertorum*, *A. gmelinii*, *Adenophora sublata*, *A. tricuspidata*, *A. coronopifolia*, *A. curvidens*, *A. pereskiiifolia*, *Artemisia integrifolia*, *A. keiskeana*, *A. stolonifera*, *Aster tataricus*, *Astragalus membranaceus*, *Atractylodes ovata*, *Betula davurica*, *Betula platyphylla*, *Calamagrostis brachytricha*, *Campanula cephalotes*, *Campanula punctata*, *Carex lanceolata*, *C. nanella*, *Corylus heterophylla*, *Dioscorea nipponica*, *Doellingeria scabra*, *Elymus confusus*, *Fragaria orientalis*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Geranium eriostemon*, *Hieracium umbellatum*, *Iris uniflora*, *Lespedeza bicolor*, *Lilium pensylvanicum*, *Lysimachia davurica*, *Patrinia scabiosifolia*, *Polygonatum odoratum*, *P. humile*, *Potentilla fragarioides*, *Pteridium aquilinum*, *Quercus mongolica*, *Q. dentata*, *Rosa davurica*, *Rubus crataegifolius*, *Sanguisorba officinalis*, *Saussurea elongata*, *Spodiopogon sibiricus*, *Synurus deltoides*, *Seseli seseliodes*, *Vicia pseudorobus*, *Sedum aizoon*, *Vicia unijuga*, *Viola dactyloides*

QUERCO MONGOLICAE-BETULETALIA DAVURICAE Ermakov 1997

Березовые (*Betula davurica*, *B. platyphylla*) и дубовые леса дауро-маньчжурской континентальной лесостепи.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Kitagawio terebinthaceae–Betulion davuricae Ermakov 1997

Дубовые, дубово-березовые, иногда сосново-березовые травяные леса умеренно влажных и умеренно сухих местообитаний с богатыми суглинистыми и супесчаными немерзлотными почвами Восточного Забайкалья.

Диагностические виды: *Achnatherum sibiricum*, *Allium splendens*, *Artemisia gmelinii*, *Aster alpinus*, *Bupleurum scorsonerifolium*, *Galium verum*, *Patrinia rupestris*, *Stellera chamajasma*, *Polygonatum odoratum*, *Schizonepeta multifida*, *Viola gmeliniana*

Ligulario fischeri–Betulion davuricae Ermakov 1997

Дубовые, березовые (иногда с участием лиственницы Гмелина) леса влажных прохладных местообитаний с мегатрофными и мезотрофными немерзлотными почвами восточного Забайкалья.

Диагностические виды: *Aegopodium alpestre*, *Cacalia hastata*, *Calamagrostis langsдорфii*, *Carex pallida*, *Equisetum pratense*, *Filipendula palmata*, *Geranium vlassowianum*, *Hedysarum alpinum*, *Ligularia fischeri*, *Maianthemum bifolium*, *Moehringia lateriflora*, *Pedicularis resupinata*, *Polemonium chinense*, *Ranunculus japonicus*, *Solidago dahurica*, *Thalictrum contortum*, *Trollius ledebourii*, *Veronicastrum sibiricum*, *Vicia venosa* (incl. var. *baicalensis*)

LESPEDezo BICOLORIS-QUERCETALIA MONGOLICAE Krestov et al. 2006

Низкопродуктивные восточноазиатские ксеромезофитные дубравы (*Quercus mongolica*) юга Дальнего Востока и северо-восточного Китая.

Диагностические виды: *Artemisia desertorum*, *A. gmelinii*, *Atractylodes ovata*, *Corylus heterophylla*, *Galium maximowiczii*, *Hieracium umbellatum*, *Lespedeza bicolor*,

Lysimachia davurica, *Patrinia scabiosifolia*, *Poa ochotensis*, *Potentilla fragarioides*, *Pteridium aquilinum*, *Pterocypsela raddeana*, *Quercus dentata*, *Sanguisorba officinalis*, *Synurus deltoideus*, *Veratrum maackii*, *Vicia unijuga*, *Viola orientalis*

Corylo heterophyllae–Quercion mongolicae Krestov et al. 2006

Дубовые леса теплого субконтинентального сектора юго-западного Приморья и северо-восточного Китая.

Диагностические виды: *Artemisia desertorum*, *Carex nanella*, *Corylus heterophylla*, *Codonopsis lanceolata*, *Kitagawia eryngiifolia*, *Miscanthus sinensis*, *Poa ochotensis*, *Polygonatum odoratum*, *Potentilla freyniana*, *Spodiopogon sibiricus*, *Veratrum maackii*

Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae Kim ex Krestov et al. 2006

Производные сообщества *Quercus mongolica* на месте кедрово-широколиственных лесов в результате пожаров в средней и северной подзонах умеренной зоны в субконтинентальном и приморском секторах в южном и среднем Сихотэ-Алине, а также в левобережной части бассейна р. Амур.

Диагностические виды: *Angelica cincta*, *Bupleurum longiradiatum*, *Carex reventa*, *Dictamnus dasycarpus*, *Fragaria orientalis*, *Geranium maximowiczii*, *Hemerocallis middendorffii*, *Lathyrus humilis*, *Polygonatum involucratum*, *Vicia amurensis*, *Vincetoxicum acuminatum*

QUERCETEA MONGOLICAE Song ex Krestov et al. 2006

Умеренные и холодно-умеренные влажные широколиственные и хвойно-широколиственные леса материковой части Восточной Азии.

Диагностические виды: *Acer mono*, *Actinidia arguta*, *Athyrium yokonense*, *Carex siderosticta*, *Carpinus cordata*, *Dryopteris crassirhizoma*, *Kalopanax septemlobus*, *Micromeles alnifolia*, *Pyrola japonica*, *Smilacina hirta*

TILIO AMURENSIS-PINETALIA KORAIENSIS Kim ex Krestov et al. 2006

Синонимы: *Tilietalia amurensis* Galkina et Petelin 1990, *Schisandro-Pinetalia koraiensis* Gumarova 1993, *Fraxino-Ulmetalia* Akhtyamov 2001

Широколиственные и хвойно-широколиственные леса материковой части Восточной Азии в условиях выраженного гумидного климата и отсутствия периода засухи на ранних стадиях вегетации.

Диагностические виды: *Acer tegmentosum*, *Aegopodium alpestre*, *Berberis amurensis*, *Betula costata*, *Carex campylorhiza*, *C. ussuriensis*, *Convallaria keiskei*, *Corylus mandshurica*, *Eleutherococcus senticosus*, *Euonymus pauciflora*, *Fraxinus mandshurica*, *Ligustrina amurensis*, *Neomolinia mandshurica*, *Philadelphus tenuifolius*, *Pinus koraiensis*, *Schisandra chinensis*, *Thalictrum filamentosum*, *Ulmus laciniata*, *Viola selkirkii*, *Waldsteinia ternata*

Rhododendro daurici–Pinion koraiensis Krestov et al. 2006

Зональные сообщества наиболее континентальной и холодной северо-западной части ареала класса.

Диагностические виды: *Carex callitrichos*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *Rhododendron dauricum*, *Rosa acicularis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Viola sacchalinensis*

Abieti nephrolepidis–Pinion koraiensis Gumarova ex Krestov et al. 2006

Синонимы: *Abieti nephrolepidis–Pinion koraiensis* Gumarova 1993

Смешанные кедрово-широколиственные леса с участием бореальных хвойных на зональных местообитаниях северной подзоны умеренной зоны.

Диагностические виды: *Abies nephrolepis*, *Acer tegmentosum*, *A. ukurunduense*, *Euonymus macroptera*, *Lonicera maximowiczii*, *Mitella nuda*, *Oxalis acetosella*, *Picea jezoensis*

Tilio amurensis–Pinion koraiensis Kim ex Krestov et al. 2006

Хвойно-широколиственные леса прохладных и менее влажных районов субконтинентального и приморского секторов средней подзоны умеренной зоны на северном макросклоне Чанбайшаня и западных отрогах Сихотэ-Алиня.

Диагностические виды: *Aegopodium alpestre*, *Carex ussuriensis*, *Deutzia glabrata*, *Fraxinus mandshurica*, *Sorbus amurensis*, *Ulmus macrocarpa*

Phrymo asiaticae–Pinion koraiensis Krestov et al. 2006

Хвойно-широколиственные леса среднего Сихотэ-Алиня в высотном интервале 50–600 м над ур. м. и в средней части бассейна р. Амур.

Диагностические виды: *Adiantum pedatum*, *Adoxa moschatellina*, *Anemonoides extremiorientalis*, *Arincus dioicus*, *Athyrium sinense*, *Carex pallida*, *Circaea alpina*, *Galium davuricum*, *Ligustrina amurensis*, *Lilium distichum*, *Paris manshurica*, *Phryma asiatica*, *Scutellaria ussuriensis*, *Sorbaria sorbifolia*, *Trigonotis radicans*

Jeffersonio dubiae–Quercion mongolicae Kim ex Krestov et al. 2006

Синоним: *Jeffersonio dubiae–Quercion mongolicae* Kim 1992

Влажные и умеренно влажные широколиственные леса отрогов южного Сихотэ-Алиня и горной системы Чанбайшань.

Диагностические виды: *Abies holophylla*, *Acer barbinerve*, *Acer mandshuricum*, *Carex ussuriensis*, *Carpinus cordata*, *Dryopteris goeringiana*, *Kalopanax septemlobus*

ПЕТРОФИТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО ТИПА

ONOSMO POLYPHYLLAE-PTILOSTEMONETEA Korzhenevskii 1990

Петрофитные сообщества с преобладанием многолетних трав и полукустарничков (средиземноморская гаррига) Крыма и черноморского побережья Кавказа.

Диагностические виды: *Centaurea salonitana*, *Dorycnium pentaphyllum* ssp. *herbaceum*, *Lactuca viminea*, *Melica ciliata*, *Pimpinella tragium*, *Ptilostemon echinocephalus*, *Teucrium polium*

SESELIETALIA PONTICAE Golub, Grechushkina, Sorokin et Nikolaychuk 2011

Петрофитные растительные сообщества с преобладанием многолетних трав и полुकустарничков на карбонатных породах северо-западной части Черноморского побережья Кавказа.

Диагностические виды: *Matthiola odoratissima*, *Melilotus hirsutus*, *Rhus coriaria*, *Seseli ponticum*, *Silene conica*

Rumicion hastifolii Golub, Grechushkina, Sorokin et Nikolaychuk 2011

Сообщества береговых обрывов крайней северо-западной части Черноморского побережья Кавказа.

Диагностические виды: *Agropyron cristatum* ssp. *sclerophyllum*, *Alyssum murale*, *Astrodaucus littoralis*, *Bupleurum falcatum*, *Crambe koktebelica*, *Onosma taurica*, *Orobanche crenata*, *Rumex scutatus* ssp. *hastifolius*, *Seseli ponticum*, *Scrophularia rupestris*, *Silene conica*

Psoraleion ponticae Golub, Grechushkina, Sorokin et Nikolaychuk 2011

Растительность береговых обрывов Черноморского побережья Кавказа более гумидного и теплого сектора.

Диагностические виды: *Cephalaria transylvanica*, *Galium mollugo*, *Psoralea bituminosa* ssp. *pontica*, *Sesleria alba*

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПУСТЫНЬ

ARTEMISIETEA LERCHIANAE Golub 1994

Синонимы: *Artemisietea tschernievianae* Golub 1994

Арало-каспийские пустыни.

Диагностические виды: *Alhagi pseudalhagi*, *Anabasis aphylla*, *Artemisia lerchiana*, *A. tschernieviana*, *Astragalus physodes*, *Bassia prostrata*, *Camphorosma monspeliaca*, *Ceratocarpus arenarius*, *Eremopyrum orientale*, *Euphorbia seguieriana*, *Ferula caspica*, *Peganum harmala*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Salsola dendroides*, *Stipagrostis karelinii*, *Trigonella arcuata*, *Zygophyllum fabago*

ARTEMISIETALIA LERCHIANAE Golub 1994

Пустынные сообщества, формирующиеся в условиях промывного водного режима.

Диагностические виды: *Alyssum turkestanikum*, *Eremopyrum triticeum*, *Lagoseris macrantha*, *Senecio noeanus*, *Trigonella arcuata*, *T. orthoceras*

Artemision lerchianae Golub 1994

Сообщества порядка в условиях умеренного выпаса.

Диагностические виды: *Artemisia lerchiana*, *Camphorosma monspeliaca*, *Eremopyrum orientale*

Anabasion aphyllae Golub 1987

Сообщества порядка при сильном выпасе.

Диагностические виды: *Anabasis aphylla*, *Peganum harmala*

ARTEMISIETALIA TSCHERNIEVIANAE Golub 1994

Пустынные сообщества на песчаных слабо развитых и неразвитых почвах.

Диагностические виды: *Leymus racemosus*, *Artemisia tschernieviana* (incl. *A. arenaria*), *Anisantha tectorum*

Euphorbion segueiranae Golub 1994

Сообщества на покрытых растительностью фиксированных песках.

Диагностические виды: *Alyssum turkestanicum*, *Agropyron fragile*, *Euphorbia segueirana*, *Helichrysum arenarium*, *Poa bulbosa*

Tamariceto-Salsolion australis Golub 1994

Диагностические виды: *Salsola australis*

АНТРОПОГЕННАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

POLYGONO ARENASTRI-POETEA ANNUAE Rivas-Martínez 1975 corr. Rivas-Martínez et al. 1991

Обогащенные терофитами антропогенные сообщества устойчивых к вытаптыванию и перевыпасу растений.

Диагностические виды: *Capsella bursa-pastoris*, *Lepidium ruderae*, *Lepidotheca suaveolens*, *Lolium perenne*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare*, *Taraxacum officinale*

POLYGONO ARENASTRI-POETALIA ANNUAE Tx. in Géhu et al. 1972 corr.

Rivas-Mart. et al. 1991

Сообщества, формирующиеся в условиях достаточного увлажнения при интенсивном вытаптывании и выпасе.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Coronopodo-Polygonion arenastri Sissingh 1969

Синоним: *Polygonion avicularis* Br.-Bl. 1931

Сообщества вытаптываемых сухих местообитаний.

Диагностические виды: *Lepidium ruderae*, *Lolium perenne*, *Plantago major*, *Polygonum aviculare* agg. (преимущественно *P. arenastrum*)

Saginion procumbentis Tx. et Ohba in Géhu et al. 1972

Сообщества вытаптываемых хорошо увлажненных местообитаний.

Диагностические виды: *Herniaria glabra*, *Lepidotheca suaveolens*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare* agg. (преимущественно *P. arenastrum*), *Sagina procumbens*, *Spergularia rubra*

STELLARIETEA MEDIAE Tx. et al. ex von Rochow 1951

Синонимы: *Secalietea* Br.-Bl. 1951, *Chenopodietea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952, *Thero-Chenopodietea* Lohmeyer Et al. in J. Tx. 1966, *Sisymbrietea* Korneck 1974

Сорная растительность однолетних пропашных культур, садов и, сообщества, представляющие начальные стадии восстановительных сукцессий после нарушений

Диагностические виды: *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *A. retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Anagallis arvensis*, *Apera spica-venti*, *Atriplex patula*, *Avena fatua*, *Buglossoides arvensis*, *Cannabis ruderalis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *C. hybridum*, *C. polyspermum*, *C. suecicum*, *Cirsium arvense*, *C. setosum*, *Consolida orientalis*, *C. regalis*, *Conyza canadensis*, *Convolvulus arvensis*, *Crepis tectorum*, *Descurainia sophia*, *Echinochloa crus-galli*, *Erysimum cheiranthoides*, *Fallopia convolvulus*, *Fumaria officinalis*, *Galeopsis bifida*, *Galium aparine*, *Lactuca tatarica*, *Lepidium densiflorum*, *L. ruderales*, *Lolium remotum*, *Matricaria chamomilla*, *Medicago lupulina*, *Neslia paniculata*, *Papaver rhoeas*, *Polygonum aviculare*, *Persicaria lophatifolia*, *Portulaca oleracea*, *Silene noctiflora*, *Sinapis arvensis*, *Sisymbrium loeselii*, *S. volgense*, *Solanum nigrum*, *Sonchus arvensis*, *S. asper*, *S. oleraceus*, *Stellaria media*, *Thlaspi arvense*, *Tripleurospermum perforatum*, *Vicia sativa*, *Viola arvensis*

CENTAUREETALIA CYANI Tx. et al. ex von Rochow 1951

Синонимы: *Secalietalia* Libbert 1932, *Centaureetalia cyani* Tx. et al. in Tx. 1950

Сорная растительность пашенных посевов на богатой известью почве в степной лесостепной и южной части лесной зон Европы.

Диагностические виды: *Avena fatua*, *Buglossoides arvensis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Cirsium setosum*, *Consolida regalis*, *Convolvulus arvensis*, *Chenopodium album*, *Fallopia convolvulus*, *Neslia paniculata*, *Oberna behen*, *Persicaria lapathifolia*, *Silene noctiflora*, *Sonchus arvensis*, *Thlaspi arvense*, *Tripleurospermum perforatum*, *Viola arvensis*

Galeopsis bifidae Abramova in Mirkin et al. 1985

Мезофитные сорно-полевые сообщества, распространенные на серых лесных и других типах почв в лесостепной и южной части лесной зон.

Диагностические виды: *Apera spica-venti*, *Centaurea cyanus*, *Galeopsis bifida*, *Galium aparine*, *Fumaria officinalis*, *Lycopsis arvensis*, *Scleranthus annuus*, *Sinapis arvensis*, *Spergula arvensis*, *Stellaria media*

Caucalidion lappulae von Rochow 1951

Синонимы: *Secalinion* Libbert 1933, *Papaverion rhoeadis* Solomakha 1987

Теплолюбивые, богатые видами сорно-полевые сообщества, произрастающие на плодородных почвах

Диагностические виды: *Anagallis caerulea*, *Avena fatua*, *Camelina microcarpa*, *Consolida regalis*, *Lathyrus tuberosus*, *Neslia paniculata*, *Silene noctiflora*, *Stachys annua*

Lactucion tataricae Rudakov in Mirkin et al. 1985

Флористически обедненные сорно-полевые сообщества степной зоны.

Диагностический вид: *Lactuca tatarica*

ATRIPLICI-CHENOPODIETALIA ALBI (Tx. 1937) Nordhagen 1950

Синонимы: *Chenopodietalia albi* Tx. 1937, *Aperetalia spicae-venti* J. Tx. et R. Tx. in Malato-Beliz et al. 1960, *Polygono-Chenopodietalia* Tx. et Lohmeyer ex J. Tx. in Lohmeyer et al. 1962

Сорная растительность однолетников пропашных культур и садов на кислых почвах

Диагностические виды: *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*, *Echinochloa crusgalli*, *Fallopia convolvulus*, *Galeopsis bifida*, *Persicaria lapathifolia*, *Setaria viridis*, *S. glauca*, *Thlaspi arvense*, *Viola arvensis*

Scleranthion annui (Kruseman et Vlieger 1939) Sissingh in Westhoff et al. 1946

Синонимы: *Agrostion spicae-venti* Tx. 1947, *Aperion spicae-venti* Tx. ex Oberd. 1957

Сорные сообщества посевов Европы, произрастающие на суглинистых и песчано-суглинистых почвах с кислотностью от нейтральной до кислой.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Oxalidion fontanae Passarge 1978

Синонимы: *Polygono-Chenopodion polyspermi* Koch 1926, *Stachydion palustris* Kireeva 1988

Сорно-полевые сообщества злаковых и пропашных культур, огородов и залежей в областях с умеренно влажным климатом.

Диагностические виды: *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Ch. polyspermum*, *Erysimum cheiranthoides*, *Fumaria officinalis*, *Galium aparine*, *Galeopsis bifida*, *G. speciosa*, *Lamium purpureum*, *Lapsana communis*, *Oxalis fontana*, *Senecio vulgaris*, *Sonchus asper*, *S. oleraceus*

Spergulo arvensis-Erodion cicutariae J. Tüxen in Passarge 1964

Синонимы: *Amaranthion* Tx. et Preising 1942, *Polygonion tomentosum* Sissingh 1942

Сорные сообщества зерновых культур с доминированием злаков южных засушливых областей.

Диагностические виды: *Amaranthus retroflexus*, *Convolvulus arvensis*, *Echinochloa crusgalli*, *Galeopsis ladanum*, *Panicum miliaceum*, *Setaria pumila*, *S. viridis*, *Sinapis arvensis*

Lolio remotae-Linion J. Tx. 1966

Синоним: *Linion* Rothmaler 1944

Сообщества посевов льна.

Диагностические виды: *Camelina alyssum*, *Cuscuta epilinum*, *Linum usitatissimum*, *Lolium remotum*

ERAGROSTIETALIA J. Tx. ex Poli 1966

Синоним: *Amarantho-Echinochloetalia* Solomakha et al. in Solomakha 1987

Сообщества малолетников на сухих и теплых песчаных или других дренированных почвах на промплощадках, отвалах, железнодорожных насыпях.

Диагностические виды: *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *Bromus japonicus*, *B. squarrosus*, *Conyza canadensis*, *Eragrostis minor*, *Portulaca oleracea*, *Salsola australis*, *S. collina*

Eragrostion cilianensi-minoris Tüxen ex Oberdorfer 1954

Синонимы: *Amaranthion* Tx. et Preising 1942, *Consolido-Eragrostion minoris* Soó et Timár 1953, *Amarantho blitoidis-Echinochloion crus-galli* Solomakha 1989

Термофильные сорные сообщества посевов на сухих песчаных почвах юго-восточной Европы.

Диагностические виды: *Cynodon dactylon*, *Digitaria ischaemum*, *D. sanguinalis*, *Eragrostis minor*, *Panicum miliaceum*, *Portulaca oleracea*, *Setaria verticillata*, *S. viridis*

Salsolion ruthenicae Philippi 1971

Флористически бедные сообщества однолетников на сухих и теплых песчаных или других дренированных бедных почвах.

Диагностические виды: *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *Anthemis ruthenica*, *Bromus japonicus*, *B. squarrosus*, *Chenopodium botrys*, *Conyza canadensis*, *Lepidium densiflorum*, *Plantago arenaria*, *Salsola australis*, *S. collina*, *Senecio viscosus*

SISYMBRIETALIA J. Tx. ex Görs 1966

Синоним: *Chenopodio-Urticetalia* Libbert 1932

Сообщества с преобладанием терофитов, развивающиеся в широком спектре рудеральных местообитаний.

Диагностические виды: *Asperugo procumbens*, *Atriplex sagittata*, *A. patula*, *A. tatarica*, *Axyris amaranthoides*, *Consolida regalis*, *Conyza canadensis*, *Crepis tectorum*, *Datura stramonium*, *Erysimum cheiranthoides*, *Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Lappula squarrosa*, *Sisymbrium loeselii*, *S. officinale*, *Tripleurospermum perforatum*

Atriplicion Passarge 1978

Синонимы: *Salsolo-Atriplicion nitentis* Ishbirdin et Fiodorov in Mirkin et al. 1986

Сообщества однолетних рудеральных видов развивающиеся на нарушенных местообитаниях, на почвах различного состава в Центральной и Восточной Европе. Диагностические виды: *Atriplex patula*, *A. sagittata*, *A. tatarica*, *Chenopodium album*, *Conyza canadensis*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Sisymbrium loeselii*, *S. officinale*, *Tripleurospermum perforatum*

Malvion neglectae (Gutte 1972) Hejný 1978

Сообщества нитрофильных низкорослых однолетников вдоль стен домов, придорожных обочин и вытаптываемых местообитаний.

Диагностические виды: *Amaranthus blitoides*, *Malva pusilla*, *M. neglecta*, *Urtica urens*

Sisymbrium officinalis Tx. et al. ex von Rochow 1951

Однолетние рудеральные сообщества с преобладанием злаков на нарушенных местообитаниях по обочинам дорог, вдоль стен зданий.

Диагностические виды: *Bromus arvensis*, *B. squarrosus*, *B. japonicus*, *Hordeum murinum*, *Secale sylvestre*, *Sisymbrium officinale*

COMMELINETALIA COMMUNIS Mijawaki 1969

Сообщества рудеральных террофитов Российского Дальнего Востока и Японии.

Диагностические виды: *Commelina communis*, *Chenopodium album*

Acalypho–Xanthion sibirici Abramova et Uljanova 1993

Сообщества рудеральных терофитов, описанные на Сахалине.

Диагностические виды: *Acalypha australis*, *Amethystea caerulea*, *Elsholzia ciliata*, *Eriochloa villosa*, *Glycine soja*, *Hibiscus trionum*, *Lactuca sibirica*, *Lycopus lucidus*, *Mentha canadensis*, *Polygonum perfoliatum*, *Stachys aspera*, *Sigesbeckia pubescens*, *Vicia amoena*, *Xanthium sibiricum*

ARTEMISIETEA VULGARIS Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951

Синонимы: *Chenopodietea* Br.-Bl. 1951, *Agropyretea intermedii* Oberd. et al. 1967, *Agropyretea repentis* Oberd. Et al. 1967, *Artemisietea jacuticae* Gogolev et al. 1987

Рудеральные сообщества высокорослых дву-, многолетних видов.

Диагностические виды: *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Berteroa incana*, *Carduus acanthoides*, *C. nutans*, *C. crispus*, *Cichorium intybus*, *Cirsium vulgare*, *Conium maculatum*, *Cynoglossum officinale*, *Dracocephalum thymifolium*, *Echium vulgare*, *Elytrigia repens*, *Lappula squarrosa*, *Leonurus quinquelobatus*, *Linaria vulgaris*, *Melandrium album*, *Melilotus albus*, *Tanacetum vulgare*, *Tussilago farfara*, *Verbascum thapsus*, *Urtica dioica*

ARTEMISIETALIA VULGARIS Lohmeyer in R. Tx 1947

Мезофитные сообщества высокорослых дву- и многолетних сорных видов, требовательных к богатству почвы

Диагностические виды: *Arctium tomentosum*, *A. lappa*, *A. minus*, *Artemisia vulgaris*, *Carduus crispus*, *Conium maculatum*, *Leonurus quinquelobatus*, *Geum urbanum*, *Melandrium album*, *Urtica dioica*

Arction lappae R. Tx. 1937

Сообщества высокорослых мезофитов.

Д.в. союза = Д.в. порядка.

ONOPORDETALIA ACANTHII Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Термофитные рудеральные сообщества высокорослых сорных видов.

Диагностические виды: *Artemisia absinthium*, *Axyris amaranthoides*, *Berteroa incana*, *Carduus acanthoides*, *C. nutans*, *Cynoglossum officinale*, *Dracocephalum thymifolium*, *Echium vulgare*, *Euphorbia virgata*, *Hyoscyamus niger*, *Lappula squarrosa*, *Leonurus glaucescens*, *Melilotus officinalis*, *Onopordum acanthium*, *Verbascum lychnitis*, *Onopordum acanthium*, *Reseda lutea*, *Xanthium spinosum*, *X. strumarium*

Onopordion acanthii Br.-Bl. et al. 1936

Синонимы: *Artemision absinthii* Lakušić et al. 1975, *Tanaceto-Artemision vulgaris* Golub et al. 2005

Рудеральные сообщества высокорослых дву- и многолетних ксерофитных и мезоксерофитных сорных видов на сухих богатых почвах.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Dauco-Melilotion Görs ex Rostański et Gutte 1971

Синонимы: *Tussilaginion* Szabó 1971, *Artemisio-Puccinellion hauptianae* Gogoleva et al. 1987, *Trifolio repentis-Artemision mongolicae* Cherosov et al. 1995

Рудеральные сообщества высокорослых дву- и многолетних ксерофитных и мезоксерофитных сорных видов на сухих бедных почвах обочин дорог и пустырей.

Диагностические виды: *Echium vulgare*, *Echinops sphaerocephalus*, *Linaria vulgaris*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Pastinaca sylvestris*, *Picris hieracioides*

AGROPYRETALIA INTERMEDIO-REPENTIS Oberd. et al. ex T. Müller et Görs 1969

Синоним: *Agropyretalia repentis* Oberd. et al. 1967

Антропогенные субрудеральные и рудеральные сообщества Евразии, представляющие продвинутую стадию восстановительных сукцессий.

Диагностические виды: *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Falcaria vulgaris*, *Poa angustifolia*, а также диагностические виды классов *Festuco-Brometea* и *Molinio-Arrhenatheretea*

Convolvulo arvensis–Agropyron repentis Görs 1966

Антропогенные (субрудеральные) сообщества умеренной и южно-бореальной зон Европы

Д.в. союза = Д.в. порядка

POLYGONO-ARTEMISIETEA AUSTRIACAE Mirkin et al. in Ishbirdin et al. 1988

Синоним: *Caricetea duriusculae* Mirkin et Kashapov 1987

Устойчивые к вытаптыванию и выпасу сообщества низкорослых ксерофитных растений степной зоны Евразии.

Диагностические виды: *Agropyron cristatum*, *Alyssum turkestanikum*, *Artemisia austriaca*, *Atriplex tatarica*, *Bassia sedoides*, *Carex duriuscula* (dom.), *Cleistogenes squarrosa*, *Ceratocarpus arenarius*, *Eremopyrum triticeum*, *Festuca valesiaca*, *Lepidium ruderales*, *Polygonum aviculare*, *Potentilla bifurca*

POLYGONO-ARTEMISIETALIA AUSTRIACAE Sakhapov et Solomeshch in Mirkin et al. 1986

Устойчивые к вытаптыванию и выпасу сообщества низкорослых ксерофитных растений степной зоны юго-восточной Европы.

Диагностические виды: *Agropyron cristatum*, *Alyssum turkestanikum*, *Artemisia austriaca*, *Atriplex tatarica*, *Bassia sedoides*, *Ceratocarpus arenarius*, *Eremopyrum triticeum*, *Festuca valesiaca*, *Lepidium ruderales*, *Polygonum aviculare*

Bassio-Artemision austriacae Solomeshch in Ishbirdin et al. 1988

Синоним: *Helictotricho-Ceratocarpion arenarii* Saitov 1989

Устойчивые к вытаптыванию и выпасу сообщества низкорослых ксерофитных растений степной зоны юго-восточной Европы.

Д.в. союза = Д.в. порядка

CARICETALIA DURIUSCULAE Mirkin et Kashapov 1987

Флористически обедненные от перевыпаса степные сообщества Восточной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Carex duriuscula* (dom.), *Cleistogenes squarrosa*, *Potentilla bifurca*

Artemisio-Caricion duriusculae (Gogoleva et al. 1987) Czemosov 2005

Синоним: *Caricion duriusculae* Mirkin et Kashapov 1987

Флористически обедненные от перевыпаса степные сообщества Восточной Сибири.

Диагностические виды: *Artemisia commutata*, *Carex duriuscula*, *Koeleria cristata*, *Leymus chinensis*, *Poa transbaicalica*, *Potentilla bifurca*, *P. conferta*, *Veronica incana*

GALIO-URTICETEA Passarge ex Kopecký 1969

Синонимы: *Urtico-Cirsietea* Doing 1963, *Aegopodietea podagrariae* Radke 1980

Высокотравные естественные и антропогенные нитрофильные сообщества затененных местообитаний – лесных опушек, пойм рек, ручьев, лесопарков и скверов Евразии.

Диагностические виды: *Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Carduus crispus*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Chelidonium majus*, *Cuscuta europaea*, *Galium aparine*, *Geum aleppicum*, *G. urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora*, *Lamium album*, *Stachys sylvatica*, *Urtica dioica*

CONVOLVULETALIA SEPIUM Tx. ex Mucina 1993

Синонимы: *Filipendulo-Calystegietalia* Doing 1963, *Galio-Convolvuletalia* Oberd. et al. 1967

Естественные сообщества многолетних высокорослых трав и лиан по берегам, прибрежным отмелям рек и ручьев.

Диагностические виды: *Aristolochia clematitis*, *Calystegia sepium*, *Cucubalus baccifer*, *Fallopia dumetorum*, *Galium aparine*, *Cuscuta europaea*, *Glechoma hederacea*, *Echinocystis lobata*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Myosoton aquaticum*, *Rubus caesius*, *Senecio fluviatilis*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*

Senecionion fluviatilis Tüxen ex Moor 1958

Синоним: *Convolvulion sepium* Tx. 1947

Естественные сообщества многолетних высокорослых трав и лиан по берегам рек и ручьев Центральной и Восточной Европы

Д.в. союза = Д.в. порядка

LAMIO ALBI-CHENOPODIETALIA BONI-HENRICI Kopecký 1969

Синоним: *Galio-Alliarietalia* Oberd. in Görs et T. Müller 1969

Рудеральные и полустественные сообщества высокотравных мезофильных и нитрофильных многолетников.

Диагностические виды: *Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Chaerophyllum prescottii*, *Alliaria petiolata*, *Chelidonium majus*, *Galium aparine*, *Geranium sibiricum*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Heracleum sibiricum*, *Lamium album*, *L. maculatum*, *Lapsana communis*, *Urtica dioica*

Aegopodion podagrariae Tx. 1967

Синоним: *Galio-Alliarion* Lohmeyer et Oberd. ex Görs 1968

Нитрофильные рудеральные и полустественные сообщества затененных хорошо увлажненных местообитаний в лесах, парках, заброшенных садах.

Диагностические виды: *Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Chaerophyllum prescottii*, *Dactylis glomerata*, *Glechoma hederacea*, *Heracleum sibiricum*, *Rubus caesius*, *Urtica dioica*

Geo-Alliarion Lohmeyer et Oberdorfer in Görs et T. Müller 1969

Синонимы: *Alliarion* Oberd. 1957, *Galio-Alliarion* Lohmeyer et Oberd. in Oberd. et al. 1967, *Geo-Alliarion* Sissingh 1973

Нитрофильные высокотравные сообщества опушек лесов и зарослей кустарников умеренной зоны Европы

Диагностические виды: *Alliaria petiolata*, *Chelidonium majus*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Lamium album*, *Lapsana communis*, *Torilis japonica*, *Veronica chamaedrys*

EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII Tx. et Preising ex von Rochow 1951

Пионерная высокотравная растительность на кислых почвах лесных опушек, ветровалов, вырубок и гарей Евразии.

Диагностические виды: *Arctium nemorosum*, *Calamagrostis epigejos*, *C. arundinaceae*, *Epilobium angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Senecio sylvaticus*, *Omalotheca sylvatica*

ATROPETALIA Tx. 1947

Синоним: *Epilobietalia angustifolii* (Vlieger 1937) Tx. 1950

Пионерная высокотравная растительность на кислых почвах лесных окраин, вырубок и гарей Евразии

Д.в. порядка = Д.в. класса

Fragarion vescae Tüxen ex von Rochow 1951

Синонимы: *Epilobion angustifolii* Soó 1933, *Atropion* Tx. 1947

Пионерная высокотравная растительность на кислых почвах лесных опушек, ветровалов, вырубок и гарей Евразии.

Д.в. союза = Д.в. порядка

Sambuco–Salicion capreae R. Tx. et Neumann in R. Tx. 1950

Нитрофильная кустарниковая растительность, развивающаяся на богатых почвах вырубок и гарей на месте лесов *Quercus-Fagetum*

Диагностические виды: *Rubus idaeus*, *Salix caprea*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Sorbus aucuparia*, *Urtica dioica*

BIDENTETEA TRIPARTITAE Tx. et al. ex von Rochow 1951

Синоним: *Bidentetia tripartitae* Tx. et al. in Tx. 1950

Синантропные сообщества однолетних гидрофитов на поврежденных антропогенными воздействиями, переувлажненных, часто заиленных почвах, в понижениях по берегам рек, ручьев, водосточных канав, прудов и озер.

Диагностические виды: *Alopecurus aequalis*, *Bidens cernua*, *B. frondosa*, *B. tripartita*, *Chenopodium glaucum*, *C. polyspermum*, *C. rubrum*, *Echinochloa crus-galli*, *Persicaria lapathifolia*, *P. hydropyrum*, *Ranunculus sceleratus*, *Rorippa palustris*, *Rumex maritimus*, *Xanthium albinum*

BIDENTETALIA Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Синоним: *Bidentetia tripartitae* Br.-Bl. et Tx. 1943

Синантропные сообщества однолетних гидрофитов на поврежденных антропогенными воздействиями, переувлажненных, часто заиленных почвах, в понижениях по берегам рек, ручьев, водосточных канав, прудов и озер.

Д.в. порядка = Д.в. класса

Bidentia tripartitae Nordhagen ex Klika et Hadač 1944

Синоним: *Alopecurion aequalis* Eber 1975

Диагностические виды: *Bidens cernua*, *B. tripartita*, *Chenopodium polyspermum*, *Echinochloa crus-galli*, *Persicaria lapathifolia*, *P. mitis*, *Ranunculus sceleratus*, *Rorippa palustris*

Chenopodion rubri (Tüxen 1960) Hilbig et Jage 1972

Синонимы: *Chenopodion fluviatile* Tx. in Poli et J. Tx. 1960, *Chenopodion glauci* Hejný 1974

Растительность с участием однолетних видов *Atriplex* и *Chenopodium*, которая развивается на слабозасоленных или богатых азотом унавоженных почвах, в местах выхода сточных вод и на аллювиальных отложениях рек.

Диагностические виды: *Atriplex patula*, *A. prostrata*, *Chenopodium album*, *Ch. glaucum*, *Ch. ficifolium*, *Ch. rubrum*, *Puccinellia distans*

ORYZETEA SATIVAE Miyawaki 1960

Сорная растительность рисовых полей.

Диагностические виды: *Alisma plantago-aquatica*, *Cyperus difformis*, *C. serotinus*, *Echinochloa crus-galli*, *E. oryzoides*, *Oryza sativa*

CYPERO DIFFORMIS-ECHINOCHLOETALIA ORYZOIDIS O. Bolòs et Masclans 1955

Синоним: *Oryzo-Echinochloetalia sensu auct.*

Д.в. порядка = Д.в. класса

Oryzo sativae–Echinochloion oryzoidis O. Bolòs et Masclans 1955

Синоним: *Oryzion sativae* Koch 1954

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

PUCCINELLIO-HORDEETEA JUBATI Mirkin in Gogoleva et al. 1987

Рудеральные сообщества солонцеватых почв Восточной Сибири.

Диагностические виды: *Hordeum jubatum*, *Puccinellia hauptiana*, *Polygonum aviculare*, *Potentilla norvegica*, *P. anserina*

PUCCINELLIO-HORDEETALIA JUBATI Gogoleva et al. 1987

Д.в. порядка = Д.в. класса

Puccinellio–Hordeion jubati Gogoleva et al. 1987

Синоним: *Beckmannio-Hordeion jubati* Gogoleva et Cherosov 1987

Умеренно влажные рудеральные сообщества солонцеватых почв.

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

MATRICARIO-POETEA ARCTICAE Ishbirdin 2002

Синоним: *Chamerio-Betuletea nanae* Khusainov et Ishbirdin 1989

Антропогенные и эрозиофильные сообщества Арктики и Гипоарктики.

Диагностические виды: *Alopecurus alpinus*, *Bistorta vivipara*, *Calamagrostis holmii*, *Carex aquatilis*, *Deschampsia caespitosa* s.l., *Eryophorum polystachion*, *E. scheuchzeri*, *Matricaria hookeri*, *Poa arctica*, *Polemonium acutiflorum*

PHIPPSIO-COCHLEARIOPSIETALIA Hadač 1989

Эрозиофильные и антропогенные сообщества Арктики и северной Субарктики.

Диагностические виды: *Cochleriopsis groenlandica*, *Phippsia algida*

Cochleariopsion groenlandicae Hadač 1989

Сообщества со значительным участием терофитов на богатых органикой субстратах Шпицбергена и арктической зоны Сибири.

Диагностические виды: *Chrysosplenium tetrandrum*, *Cochlearia groenlandica*, *C. officinalis*, *Phippsia algida*, *P. concinna*, *Saxifraga cernua*

Poion glauco-malacanthae Sumina 1994

Растительность техногенных местообитаний Чукотки.

Диагностические виды: *Ceratodon purpureus*, *Chamaenerion latifolium*, *Festuca brachyphylla*, *Poa malacantha*, *P. glauca*, *Polytrichum hypoboreum*, *Trisetum spicatum*

CHAMERIO-BETULETALIA NANAЕ (Khusainov et al. 1989) Ishbirdin 2002

Синоним: *Matricario-Poetalia alpigenae* Ishbirdin 1991

Антропогенная и эрозиофильная растительность южной Субарктики и севера бореальной зоны Сибири.

Диагностические виды *Arctagrostis latifolia*, *Betula nana* s.l., *Calamagrostis lapponica*, *C. purpurea* s.l., *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa* s.l., *Descurainia sophia*, *D. sophioides*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *E. pratense*, *Eryophorum vaginatum*, *Erysimum cheiranthoides*, *Festuca ovina*, *Luzula confusa*, *Matricaria hookeri*, *Poa alpigena*, *Puccinellia hauptiana*, *Rorippa palustris*, *Senecio congestus*, *Solidago virgaurea*, *Tanacetum bipinnatum*

Chamerio–Matricarion hookeri Ishbirdin et al. 1996

Синонимы: *Chamerio-Betulion nanae* Khusainov et al. 1989, *Matricario hookeri-Poion alpigenae* Cherosov 1991, *Poa alpigenae-Descurainion sophioides* Pestryakov et al. 1992

Растительность техногенных местообитаний Восточноевропейско-Средне-сибирского Севера.

Д.в. союза = Д.в. порядка

АЗОНАЛЬНЫЕ ПОЙМЕННЫЕ И ЗАБОЛОЧЕННЫЕ ЛЕСА И СООБЩЕСТВА КУСТАРНИКОВ

SALICETEA PURPUREAE Moor 1958

Пойменные прирусловые ивово-тополевые леса и кустарниковые сообщества Западной Евразии.

Диагностические виды: *Calystegia sepium*, *Humulus lupulus*, *Mentha arvensis*, *Phalaroides arundinacea*, *Populus alba*, *P. nigra*, *Rubus caesius*, *Salix alba*, *S. fragilis*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *Symphitum officinale*, *Stachys palustris*, *Veronica longifolia*, *Urtica dioica*

SALICETALIA PURPUREAE Moor 1958

Д.в. порядка = Д.в. класса

Salicion albae Tx. ex Moor 1958

Пойменные ивово-тополевые леса умеренной и бореальной зон.

Диагностические виды: *Alisma plantago-aquatica*, *Caltha palustris*, *Carex acutiformis*, *C. acuta*, *C. riparia*, *Cuscuta lupulifolius*, *Humulus lupulus*, *Iris pseud-acorus*, *Lycopus exaltatus*, *Lysimachia nummularia*, *Phalaris arundinacea*, *Poa palustris*, *Persicaria hydropiper*, *Populus alba*, *P. nigra*, *Rorippa amphibia*, *Rubus caesius*, *Salix alba*, *S. fragilis*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*

Salicion triandrae T. Müller et Görs 1958

Евросибирские прирусловые пионерные сообщества из кустарниковых и кустовидных деревьев.

Диагностические виды: *Elymus caninus*, *Calystegia sepium*, *Galium aparine*, *Lysimachia vulgaris*, *Phalaris arundinacea*, *Poa trivialis*, *Rumex obtusifolius*, *Salix fragilis*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *Symphitum officinale*, *Urtica dioica*, *Veronica becabunga*

Agrostio vinealis–Salicion acutifoliae Bulokhov 2005

Сообщества остролистных ивняков на сухих слабозвитых песчаных почвах или сухих песках в Восточной Европе.

Диагностические виды: *Agrostis vinealis*, *Helichrysum arenarium*, *Salix acutifolia*, *Sedum acre*

Bidenti frondosae–Salicion triandrae Golub et Kuzm. 1996

Кустарниковые сообщества с доминированием *Salix triandra* и *Amorpha fruticosa* по берегам водотоков и озер полупустынной зоны в долине Нижней Волги.

Диагностические виды: *Fraxinus pennsylvanica*, *Bidens frondosa*, *Thalictrum flavum*, *Xanthium albinum*

Asparago–Salicion albae Golub et Kuzm. 1996

Сообщества с доминированием гигромезофильных деревьев по берегам водотоков полупустынной зоны в долине Нижней Волги.

Диагностические виды: *Asparagus officinalis*, *Bidens frondosa*, *Carex praecox*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Thalictrum flavum*, *Xanthium albinum*

Galio rubioidis–Salicenion albae Golub et Kuzm. 1996

Сообщества, распространенные на экотопах, подвергающихся ежегодному затоплению на срок 30-45 дней.

Диагностические виды: *Allium angulosum*, *Althaea officinalis*, *Artemisia procera*, *Bolboschoenus maritimus*, *Echinochloa crus-gali*, *Euphorbia borodinii*, *Galium rubioides*, *Gratiola officinalis*, *Heracleum sibiricum*, *Lythrum virgatum*, *Ptarmica septentrionalis*, *Scutellaria galericulata*, *Sonchus arvensis*, *Valeriana wolgensis*, *Vicia cracca*

Medicagini caeruleae–Saliceion albae Golub et Kuzm. 1996

Сообщества, приуроченные к повышенным элементам рельефа долины Нижней Волги, не подвергающимся или редко подвергающимся затоплению во время половодий, но подтапливающимся грунтовыми водами.

Диагностические виды: *Calamagrostis epigeios*, *Cannabis ruderalis*, *Lactuca serriola*, *Medicago caerulea*, *Salsola australis*

Equiseto hyemalis–Populion nigrae Taran 1997

Прирусловые пионерные леса Обь-Иртышского бассейна, образованные деревьями первой величины.

Диагностические виды: *Angelica decurrens*, *Cenolophium denudatum*, *Crataegus sanguinea*, *Equisetum arvense*, *Lonicera tatarica*, *Ribes hispidulum*, *Rosa acicularis*, *R. majalis*, *Swida alba*

Rubio dolichophyllae–Populion albae Taran 2005

Пойменные ивовые и тополевые леса верховий р. Иртыш.

Диагностические виды: *Asparagus tamariscinus*, *Cuscuta monogyna*, *Cynanchum sibiricum*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Iris halophylla*, *Rosa laxa*, *Rubia dolichphylla*

Salicion phylicifoliae Dierßen 1992

Ивовые кустарниковые сообщества отмелей горных рек и дельт бореальной и арктической зон Европы.

Диагностические виды: *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. glauca*

SALICETEA SCHEWERINII Achtyamov 2001

Прирусловые ивовые, чозениевые и тополевые леса Дальнего Востока, викарирующие по отношению к *Salicetea purpureae*.

Диагностические виды: *Salix miyabeana*, *Salix nipponica*, *Salix pierotii*, *Salix rorida*, *Salix schwerinii*, *Salix udensis*, *Spiraea salicifolia*, *Anemonidium dichotomum*, *Artemisia selenensis*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum arvense*, *Fimbripetalum radians*, *Galium davuricum*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus lucidus*, *Mentha dahurica*, *Pilea mongolica*, *Rorippa palustris*, *Scutellaria krusevii*, *Stachys aspera*, *Swida alba*

SALICETALIA SCHEWERINII Achtyamov 2001

Прирусловые ивовые и тополевые леса Дальнего Востока.

Д.в. = Д.в. класса

Salicion schewerinii Achtyamov 2001

Прирусловые ивовые леса в поймах рек Дальнего Востока.

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

Salicion pierotii Achtyamov 2001

Разреженные насаждения ивы Пьеро с развитым луговым покровом в бассейне р. Амур (южная часть Дальнего Востока).

Д.в. *Salix pierotii*

SALICETALIA MIYABEANAE Mirkin et al. ex Hilbig 2000

Ивовые прирусловые леса континентальных районов южной Сибири, Монголии и Дальнего Востока.

Диагностические виды: *Salix miyabeana* (dom.)

Salicion viminalis Mirkin et al. ex Hilbig 2000

Ивовые прирусловые леса континентальных районов южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Salix miyabeana*, *S. viminalis*, *Chamerion latifolium*, *Latuca sibirica*

Salici-Betulion fruticoso-fuscae Mirkin et al. 1986

Заросли *Betula fruticosa* и *B. fusca* по поймам небольших горных рек в южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Betula fruticosa* (dom.), *B. fusca* (dom.)

Salicion miyabeanae Achtyamov 2001

Пойменные ивовые леса и кустарниковые заросли с доминированием ивы

Миябе в верхней части бассейна Амура, в Дауро-Маньчжурской лесостепной полосе

Д.в. союза = Д.в. порядка и класса

POPULETEA LAURIFOLIO-SUAVEOLENTIS Hilbig 2000

Пойменные тополевые леса степной зоны южной Сибири и Центральной Азии

Диагностические виды: *Populus laurifolia*, *P. suaveolens*, *Artemisia mongolica*, *Elymus sibiricus*, *Lactuca sibirica*, *Vicia cracca*

POPULETALIA LAURIFOLIO-SUAVEOLENTIS Hilbig 2000

Синоним: *Populetalia laurifolio-suaveolentis* Miirkin et al. 1986

Д.в. порядка = Д.в. класса

Populion laurifoliae Mirkin et al. ex Hilbig 2000

Сообщества *Populus laurifolia*.

Диагностические виды: *Populus laurifolia*, *Caragana spinosa*, *Salix ledebouriana*, *S. viminalis*

Populion suaveolentis Mirkin et al. ex Hilbig 2000

Сообщества *Populus suaveolens*.

Диагностические виды: *Populus suaveolens* (dom.)

Chosenion arbutifolia Sinelnikova 1995

Чозениевые и ивовые пойменные леса северо-востока Азии.

Диагностические виды: *Chosenia arbutifolia*, *Salix schwerinii*

СООБЩЕСТВА БРИОФИТОВ

PLATYHYPNIDIO-FONTINALIETEA ANTIPYRETICAE Philippi 1956

Водные и прибрежноводные сообщества мохообразных ручьев равнинных и субальпийских регионов Европы

Диагностические виды: *Chiloscyphus polyanthos*, *Hygroamblystegium fluviatile*, *Dichodontium pellucidum*, *Brachythecium rivulare*, *Rhynchostegium riparioides*

LEPTODICTYETALIA RIPARII Philippi 1956

Сообщества мохообразных, приуроченные к руслам и берегам водоемов с нейтральной и слабощелочной реакцией воды на равнинах и в низкогорьях Европы.

Диагностические виды: *Leptodictyum riparium*, *Fontinalis antipyretica*, *Hygroamblystegium tenax*, *Hygrohypnum luridum*

Fontinalion antipyreticae W. Koch 1936

Погруженные водные бриосообщества стоячих и медленнотекущих водоемов с отсутствующим или очень коротким периодом пересыхания.

Диагностические виды: *Fontinalis antipyretica*

Brachythecium rivularis Hertel 1974

Водные и прибрежно-водные бриосообщества, встречающиеся в предгорьях и горах Европы.

Диагностические виды: *Brachythecium rivulare*, *Conocephalum conicum*, *Cratoneuron filicinum*, *Rhizomnium punctatum*, *Hygrohypnum luridum*

Platyhypnidium rusciformis Philippi 1956

Синоним: *Rhynchostegium riparioides* Waldh. ex v. Hübischmann 1957

Сообщества порогов и быстрых перекатов, в условиях переменного уровня воды.

Диагностический вид: *Platyhypnidium riparioides*

Cinclidotion fontinaloidis Philippi 1956

Синоним: *Cinclidoto-Fissidenton crassipedis* v. Hübischmann 1957

Сообщества, время от времени находящиеся в обводненном состоянии.

Диагностический вид: *Schistidium rivulare*

HYGROHYPNETALIA Krajina 1933

Синоним: *Brachythecietalia plumosi* Philippi 1956

Бриосообщества горных и субальпийских ручьев, протекающих преимущественно среди силикатных пород.

Диагностические виды: *Ochyraea alpestris*, *O. mollis*, *Schistidium rivulare*, *Scapania undulata*, *S. subalpina*

Racomitrium acicularis v. Krusenstjerna 1945

Синоним: *Scapanion undulatae* Philippi 1956

Бриосообщества, приуроченные к холодным быстротекущим ручьям с слабокислой реакцией воды в горных и субальпийских местообитаниях.

Диагностические виды: *Brachythecium plumosum*, *Dichelyma falcatum*, *Fontinalis squamosa*, *Harpantus flotovianus*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Jungermannia pumila*, *Racomitrium aciculare*, *Scapania undulata*, *Schistidium rivulare*

CLADONIO DIGITATAE-LEPIDOZIETEA REPTANTIS Ježek et Vondráček 1962

Синоним: *Lepidozio-Lophocoleetea heterophyllae* v. Hübischmann 1976

Моховые сообщества, развивающиеся на гнилой древесине, а также на основаниях стволов живых деревьев.

Диагностические виды: *Anastrophyllum minutum*, *Calypogeia integristipula*, *Cephalozia bicuspidata*, *Cephaloziella hampeana*, *Chiloscyphus profundus*, *Cladonia coniocraea*, *Dicranum viride*, *Lophocolea heterophylla*, *Lophozia ventricosa*, *Plagiothecium laetum*, *P. denticulatum*, *Scapania mucronata*, *Tritomaria exsecta*, *T. exsectiformis*

CLADONIO DIGITATAE-LEPIDOZIETALIA REPTANTIS Ježek et Vondráček 1962

Синоним: *Lophocoleetalia heterophyllae* Barkman 1958

Ацидофитные моховые сообщества, развивающиеся на гнилой древесине различной степени разрушения, реже – на основаниях стволов живых деревьев.

Диагностические виды: *Blepharostoma trichophyllum*, *Callicladium haldanianum*, *Cephalozia lunulifolia*, *C. connivens*, *C. pleniceps*, *Chiloscyphus minor*, *Cladonia digitata*, *Dicranum fuscescens*, *Lepidozia reptans*, *Lophozia lingidens*

Nowellion curvifoliae Philippi 1965

Синоним: *Blepharostomion trichophylli* Barkman 1958

Сообщества гигрофильных эпиксильных мхов, распространенных в регионах с большим количеством осадков и относительно холодным летом.

Диагностические виды: *Anastrophyllum hellerianum*, *Buxbaumia viridis*, *Callicladium haldanianum*, *Chiloscyphus profundus*, *Herzogiella seligeri*, *H. turphacea*, *Lophozia longiflora*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Riccardia latifrons*

Tetraphidion pellucidae v. Krusenstjerna 1945

Синоним: *Tetraphido-Aulacomnion androgynae* Barkman 1958

Эпиксильные моховые сообщества ксеромезофитных местообитаний субатлантических, континентальных и бореальных районов Европы.

Диагностические виды: *Barbilophozia attenuata*, *Bazzania tricenata*, *Dicranella cerviculata*, *Dicranodontium denudatum*, *Dicranum flexicaule*, *Odonthoschisma denudatum*, *Plagiothecium curvifolium*, *Tetraphis pellucida*

BRACHYTHECIELTALIA RUTABULO-SALEBROSII Marstaller 1987

Эпиксильные ксеромезофитные бриосообщества, формирующиеся на гнилой древесине начальных стадий разрушения и основаниях стволов деревьев лиственных пород, часто присыпанных мелкоземом и обогащенных минеральными веществами.

Диагностические виды: *Amblystegium serpens*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*, *B. capillaceum*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *S. starkei*, *S. reflexum*

Bryo capillaris-Brachythecion rutabuli Lecoq 1975

Д.в. союза = Д.в. порядка

DICRANIETALIA SCOPARII Barkman 1958

Ксеромезофитные моховые сообщества, развивающиеся на гнилой древесине и стволах живых деревьев, реже – на камнях

Диагностические виды: *Callicladium haldanianum*, *Frullania bolanderi*

Dicrano scoparii-Hypnion filiformis Barkman 1958

Диагностические виды: *Dicranum montanum*, *Callicladium haldanianum*, *Dicranoweisia cirrata*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Stereodon pallescens*

FRULLANIO DILATATAE-LEUCODONTETEA SCIUROIDIS Mohan 1978

Эпифитные бриосообщества, развивающиеся на стволах живых деревьев преимущественно с нейтральной реакцией коры.

Диагностические виды: *Frullania dilatata*, *Radula complanata*, *Zygodon viridissimus*

ORTHOTRICHETALIA Hadač in Klika et Hadač 1944

Синоним: *Leucodontetalia* v. Hübschmann 1952

Эпифитные бриосообщества, развивающиеся на стволах живых деревьев преимущественно с нейтральной реакцией коры.

Диагностические виды: *Leucodon sciuroides*, *Orthotrichum affine*, *O. obtusifolium*, *O. speciosum*, *Pylaisia polyantha*, *P. selwynii*

Syntrichion laevipilae Ochsner 1928

Синоним: *Tortulion laevipilae* Ochsner 1928

Эпифитные моховые сообщества, формирующиеся на коре деревьев преимущественно широколиственных пород в смешанных и широколиственных лесах.

Диагностические виды: *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physconia grisea*, *Xanthoria parietina*

Leskeion polycarpae Barkman 1958

Мезофитные эпифитные бриосообщества пойменных лесов.

Диагностический вид: *Leskea polycarpa*

HYLOCOMIETEA SPLENDENTIS Marstaller 1992

Моховые сообщества, развивающиеся на валеже в лесных фитоценозах.

Диагностические виды: *Hylocomiastrum umbratum*, *Plagiochilla asplenioides*, *Rhytidadelphus squarrosus*, *R. triquetrus*

HYLOCOMIETALIA SPLENDENTIS Gillet ex Vadam 1990

Д.в. порядка = Д.в. класса

Pleurozion schreberii v. Krusenstjerna 1945

Моховые сообщества, развивающиеся на гниющей древесине в темнохвойных лесах.

Диагностический вид: *Pleurozium schreberi*

Оглавление

Предисловие	3
Часть 1. МЕТОДОЛОГИЯ СОВРЕМЕННОЙ НОР	6
Глава 1. История и современное состояние концепции континуума	6
1.1. К истории концепции континуума	6
1.2. Отцы континуализма: Л.Г. Раменский и Г. Глизон	9
1.3. Развитие представлений Раменского – Глизона	12
1.4. Континуализация НОР	14
1.5. Заключение	15
Часть II. АУТЭКОЛОГИЯ (ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ)	16
Глава 2. Тенденции развития физиогномики	17
2.1. Системы жизненных форм до К. Раункиера	17
2.2. Система жизненных форм К. Раункиера и ее развитие	18
2.3. Функциональные типы растений и функциональные группы растений	22
2.4. Российские традиции развития физиогномики	24
Глава 3. Экологическая и географическая характеристика видов	26
3.1. Основные подходы к выделению экологических групп видов	27
3.1.1. <i>Использование физиологических методов</i>	28
3.1.2. <i>Использование результатов прямого градиентного анализа</i>	29
3.1.3. <i>Использование результатов классификации растительности</i>	33
3.1.4. <i>Использование экологических шкал</i>	36
3.2. Географическая характеристика видов	38
3.2.1. <i>Современные представления об ареалах</i>	38
3.2.2. <i>Критерии оценки географии видов</i>	39
3.2.3. <i>Адвентивные виды</i>	40
Глава 4. Эколого-фитоценоотические стратегии растений	41
4.1. Типы стратегий по Макклиоду – Пианке	42
4.2. Типы стратегий по Раменскому – Грайму	43
4.2.1. <i>Первичные типы стратегий</i>	44
4.2.2. <i>Вторичные типы стратегий и пластичность стратегий</i>	47
4.2.3. <i>Критика и развитие системы стратегий Раменского – Грайма</i>	48
4.2.4. <i>Система стратегий древесных растений О.И. Евстигнеева</i>	49
4.2.5. <i>Особенности стратегий мохообразных (Э.З. Баишева)</i>	51
4.2.6. <i>Стратегии культурных растений</i>	57
4.3. Типы фитоценоотической активности видов по И. Хански	58
Глава 5. Экологическая ниша вида	59
5.1. История концепции	59
5.1.1. <i>Признаки экологической ниши у растений</i>	60
5.1.2. <i>Фундаментальная и реализованная ниши</i>	62
5.1.3. <i>Регенерационная ниша</i>	64
Глава 6. Заключение: обзор континуумов видового уровня	65
Часть 3. ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ	68
Глава 7. История и современное состояние популяционного подхода в науке о растительности	68

7.1. История подхода	69
7.2. Современное состояние популяционной экологии растений в России и Украине	70
7.3. Основные направления изучения популяций растений за рубежом	72
Глава 8. Общая характеристика популяций растений	75
8.1. Различия популяций растений и животных	75
8.2. Прагматический подход в понимании популяций растений	76
8.3. Размер популяции и методы его измерения	77
8.4. Горизонтальная структура популяции	79
8.5. Дифференцирующие признаки особей популяций растений по Ю.А. Злобину ...	80
8.6. Механизмы самоподдержания популяций	82
8.7. Клоны	84
8.8. Резервные фонды	85
Глава 9. Внутрипопуляционное разнообразие	86
9.1. Генетическая структура	87
9.2. Половая (гендерная) структура	89
9.3. Возрастная структура	91
9.4. Онтогенетическая структура	93
9.5. Виталитетная структура	98
9.6. Особенности популяций клоновых растений	103
9.7. Особенности популяций споровых растений	104
Глава 10. Опыт изучения популяций растений на Южном Урале	106
10.1. Вклад популяционной генетики в развитие системы охраны видов растений (Ю.А. Янбаев, Н.Н. Редькина)	106
10.2. Фенетический анализ популяций хвойных лесобразующих пород (В.П. Путенихин)	111
10.3. Фенетический анализ популяций комплексов близкородственных видов рода <i>Delphinium</i> на Южном Урале (Н.И. Федоров)	118
Глава 11. Заключение: обзор континуумов организменного и популяционного уровней	123
Часть 4. ФИТОЦЕНОЛОГИЯ	126
Глава 12. Растительное сообщество – «проблема-дракула» науки о растительности	126
12.1. Дискуссия «Что такое фитоценоз» в БИН АН СССР (1934 г.)	126
12.2. Дискуссия по проблеме континуума (1967-1968 гг.)	130
12.3. Дискуссия о природе растительного сообщества в «Journal of Vegetation Science» (1991-1994 гг.)	132
12.4. Т.А. Работнов: «размывание еловой догмы»	134
Глава 13. Общая характеристика растительного сообщества	138
13.1. Полимоделная концепция растительного сообщества	138
13.2. Роль экотопа	140
13.2.1. Факторы среды и комплексные градиенты	141
13.2.2. Ординация	144
13.2.3. Геоботаническая индикация	146
13.2.4. Оценка условий среды с использованием экологических шкал	147
13.3. Отношения растений в растительном сообществе	150
13.3.1. Конкуренция	151

13.3.2. Механизмы смягчения конкуренции	155
13.3.3. Дифференциация ниш в искусственных сообществах	157
13.3.4. Нейтральность	158
13.3.5. Благоприятствование	159
13.3.6. Биотическое преобразование экотопа	161
13.3.7. Аллелопатия	163
13.4. Влияние гетеротрофных организмов	164
13.4.1. Фитофаги	165
13.4.2. Микоризные грибы	167
13.4.3. Симбиотические микроорганизмы-азотфиксаторы	168
13.4.4. Патогены	170
13.5. Влияние нарушений	170
Глава 14. Состав и структура растительных сообществ	171
14.1. Видовое богатство	172
14.1.1. Кривая «число видов/площадь»	172
14.1.2. Гипотезы объяснения видового богатства	174
14.1.3. Градиенты видового богатства	176
14.2. Пространственная структура	179
14.2.1. Вертикальная структура	179
14.2.2. Горизонтальная структура	181
14.2.3. Регенерационные мозаики	183
14.3. Временная структура	186
14.3.1. Сезонные изменения	186
14.3.2. Разногодичные изменения	188
Глава 15. Классификация растительности	189
15.1. Синтаксономия и таксономия	190
15.2. Краткий очерк истории синтаксономии	192
15.3. Подход Браун-Бланке	194
15.3.1. Общая характеристика подхода	194
15.3.2. Классический и неклассический синтаксономический анализ	198
15.3.3. Использование информационных технологий в синтаксономии (В.Б. Голуб, А.Н. Сорокин)	211
15.3.4. Совершенствование системы сбора исходных данных	216
Глава 16. История развития и современное состояние синтаксономии в России	219
16.1. Предыстория (до 1960 г.)	220
16.2. Период паллиатива (1960-1970-е гг.)	221
16.3. Прорыв в синтаксономии (1980-е гг.)	222
16.4. Вступление в стадию зрелости (после 1990 г.)	225
16.5. Анализ потока синтаксономической информации в журнале «Растительность России» (2001-2010 гг.)	230
Глава 17. Синтаксономия растительности Южно-Уральского региона и использование ее для решения экологических задач	233
17.1. Общая характеристика синтаксономии (С.М. Ямалов, В.Б. Мартыненко, А.В. Баянов)	233
17.2. Использование синтаксономии для анализа факторов формирования видового богатства растительных сообществ	236
17.2.1. Коренные леса	236
17.2.2. Травяные сообщества	246

17.3. Использование синтаксономии для оценки природоохранной значимости растительных сообществ (В.Б. Мартыненко, С.М. Ямалов)	253
17.4. Использование подхода Браун-Бланке для экологического анализа цианобактериально-водорослевых сообществ пещер (Ш.Р. Абдуллин)	258
Глава 18. Динамика растительности	262
18.1. Время Ф. Клементса	263
18.2. «Динамический бум» в фитоценологии	264
18.3. Теория сукцессий после «динамического бума»	270
18.4. Первичные автогенные сукцессии	273
18.5. Вторичные автогенные сукцессии	274
18.5.1. Восстановительные сукцессии после сплошных рубок или пожаров в лесах	275
18.5.2. Восстановительные сукцессии на залежах	276
18.5.3. Постпастбищная демуляция	277
18.5.4. Сукцессии в травосмесях	278
18.5.5. Стимулирование восстановительных сукцессий	281
18.6. Аллогенные сукцессии	283
18.6.1. Пастбищная дигрессия	283
18.6.2. Рекреационные сукцессии	286
18.6.3. Сукцессии сегетальных растительных сообществ	288
18.7. Адвентизация растительности	290
18.7.1. Синдром инвазивного вида	291
18.7.2. Инвазибельность растительных сообществ	295
18.7.3. История и география адвентизации растительности	296
18.7.4. Адвентизация растительности Башкортостана (Л.М. Абрамова)	298
Глава 19. Заключение: обзор континуумов фитоценологического уровня	304
ЧАСТЬ 5. ИССЛЕДОВАНИЯ ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ	306
Глава 20. Изучение флор	306
20.1. Типы флор	306
20.2. Анализ состава флор	308
20.3. Анализ факторов, определяющих флору	312
Глава 21. Изучение растительности	316
21.1. Анализ топографических континуумов	316
21.2. Оценка бета-разнообразия	320
21.2.1. Использование ординационных методов	320
21.2.2. Использование синтаксономии	322
21.3. Территориальные единицы растительности	325
21.4. Симфитосоциология	327
Глава 22. Заключение: обзор континуумов надфитоценологического уровня	332
ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ	334
ЛИТЕРАТУРА	338
ПРИЛОЖЕНИЕ. Продромус высших единиц растительности России (Н.Б. Ермаков)	377
Водная и прибрежно-водная растительность	377
Растительность морских мелководий, прибрежных морских заиленных равнин, солончатых водоемов и внутриконтинентальных засоленных территорий	386

Болотная растительность	399
Растительность трещин скал, осыпей и галечников	407
Аркто-альпийская растительность	410
Луга, степи и растительность лесных опушек	423
Бореальные и гемибореальные светлохвойные и мелколиственные леса	445
Широколиственные, хвойно-широколиственные леса и кустарниковые сообщества умеренной зоны	456
Петрофитная растительность средиземноморского типа	465
Растительность пустынь	466
Антропогенная растительность	467
Азональные пойменные и заболоченные леса и сообщества кустарников	477
Сообщества бриофитов	480

Научное издание

Миркин Борис Михайлович, Наумова Лениза Гумеровна

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ОСНОВНЫХ КОНЦЕПЦИЙ НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Редактор: *Л.Д. Петрова*

Компьютерная верстка *А.Ф. Бикмаевой*

Подписано в печать 30.07.2012. Формат 70х100¹/₁₆. Бумага офисная «Снегурочка».

Гарнитура «Таймс». Печать на ризографе. Усл.печ.л. 39,3. Уч.-изд.л. 40,5.

Тираж 500 экз. Заказ № 55

Издательство «Гилем» 450077, г. Уфа, ул. Кирова, 15

Тел.: (347) 273-05-93, 272-36-82

E-mail: gilem_anrb@mail.ru



Отпечатано на оборудовании издательства «Гилем» 450077, г. Уфа, ул. Кирова, 15

Тел.: (347) 273-05-93, 272-36-82

E-mail: gilem_anrb@mail.ru

Переплетные работы выполнены в ГУП РБ «Уфимский полиграфкомбинат»

450001, г. Уфа, пр. Октября, 2. Тел.: (347) 223-77-01, 223-97-00

e-mail: upk@ufa.com.ru