

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ им. М.АКМУЛЛЫ**

**Л.Г. Наумова**

**ВВЕДЕНИЕ В ФИТОЦЕНОЛОГИЮ**

**Учебное пособие**

**Уфа 2016**

УДК 581.5  
ББК 28.58я73  
Н 34

Печатается по решению учебно-методического совета БГПУ

**Наумова, Л.Г.**

Введение в фитоценологию [текст]: учеб. пособие. Л.Г. Наумова.  
– Уфа: Изд-во БГПУ, 2016. – ?? с.

### **В данном учебном пособии**

??Рекомендовано студентам старших курсов вузов (бакалаврам и магистрам), обучающимся по направлениям (и профилям): экология и природопользование (природопользование, охрана природы), биология (биоэкология, генетика), педагогическое образование (биология, география, химия). Кроме того, учебное пособие может быть полезным аспирантам и научным сотрудникам, работающим в области биологических наук, а также рационального природопользования и сохранения биоразнообразия.

### **Рецензенты:**

ВБ. Мартыненко, д-р биол. наук, зав. Лабораторией геоботаники  
и охраны растительности УИБ РАН;  
Л.А. Гайсина, д-р биол. наук, зав. кафедрой биологии  
и биологического образования БГПУ.

??ISBN 978-5-87978-936-2

© Изд-во БГПУ, 2016  
© Наумова Л.Г.

## **ВВЕДЕНИЕ: РОЛЬ И МЕСТО ФИТОЦЕНОЛОГИИ В СОВРЕМЕННОЙ НАУКЕ И ПРАКТИКЕ РАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ**

Цель любой науки – содействовать решению практических задач, при этом для практики имеют значения науки, разрабатывающие теоретические проблемы. Альберт Эйнштейн по этому поводу писал, что нет ничего практичнее, чем хорошая теория.

**Экология – главная наука XXI в.** На разных этапах развития цивилизации самыми важными были разные науки. В античном мире главной наукой была философия: ученые хотели понять самую суть организации мира. В XVIII в. и в начале XIX в. главной наукой стала механика, в это время были созданы паровые машины и первые пароходы и паровозы. В XIX в. главенствовала физика, которая сохранила ведущую роль и в первой половине XX в. В это время развивалась авиация и появились атомные реакторы. Во второй половине XX в. на роль лидеров вышли химия и биология (молекулярная биология, генетика). В XXI в. наукой-лидером стала экология, которая из биологической науки об отношениях живых организмов с условиями среды разрослась в широкий междисциплинарный комплекс наук об отношениях человека с окружающей средой. Бурно развивались науки о технологии природопользования и охране природы (агроэкология, городская экология, промышленная экология, лесная экология, экология сохранения биологического разнообразия и мн. др.). Важную роль стала играть социальная экология, изучающая отношения человечества с окружающей средой.

Причиной повышения интереса к наукам экологического комплекса стал кризис в отношениях человека и природы. Стало очевидно, что только с помощью экологии человечество сможет решать проблемы оптимизации отношений с окружающей средой. Экологи разработали стратегию недопущения экологического кризиса – концепцию устойчивого развития.

**Фитоценология как важнейшей составляющая экологии.** Большое значение фитоценологии – учения о фитоценозах (растительных сообществах) для экологии обусловлено следующими ее особенностями.

Во-первых, фитоценозы являются продуцирующими блоками всех (кроме городских) экосистем. Накопленная ими энергия и органические вещества дают жизнь гетеротрофным компонентам экосистем (животным, грибам, бактериям). Фитоценозы – это главный фактор формирования почвы.

Во-вторых, фитоценозы служат маркерами экосистем, которые позволяют различать эти единства организмов и условий среды их обитания. По фитоценозам различать экосистемы значительно проще, чем по составу животного населения или микроорганизмов.

В-третьих, по составу фитоценозов наиболее просто осуществлять мониторинг изменения экосистем под влиянием потепления климата или любых других факторов антропогенного воздействия на экосистемы.

Следует отметить, что восприятие растительного мира человеком всегда было «фитоценоотическим». Под понятиями «лес», «луг», «степь», «болото» и т.д. всегда подразумевалась совокупность видов растений.

**Многомерная ценность фитоценозов.** Фитоценозы играют основополагающую роль в жизни человечества. Они обладают высокой прямой коммерческой ценностью: являются источниками древесины, корма для животных, технического, лекарственного, пищевого сырья и др. Кроме того, они обладают еще более высокой непрямой коммерческой ценностью как источники экологических услуг – выступают в роли регуляторов состава атмосферы (поглощают углекислый газ, выделяют кислород) и гидрологического режима ландшафтов (регулируют режим паводков и выступают в роли накопителей воды).

**Значение фитоценологии в разработке системы рационального природопользования.** Большую роль фитоценология играет в современном природопользовании. С ее использованием решаются следующие задачи:

1) инвентаризация растительного покрова (устанавливаются типы фитоценозов, их площадь и продуктивность, наличие в их составе ресурсных видов);

2) организация системы рационального (неистощительного) использования растительности:

– установление экологических нормативов изъятия первичной биологической продукции из разных типов фитоценозов;

– определение величины пастбищной емкости (максимально возможного количества сельскохозяйственных животных на 1 га пастбища;

– определение лесосеки (площади лесов, которые ежегодно могут вырубаться);

– определение рекреационной емкости фитоценозов (количества отдыхающих, которые могут ежегодно посещать лес или другие типы растительности);

3) организация системы охраны растительности:

– составление «Зеленых книг» (списков фитоценозов, нуждающихся в охране);

– выделение особо охраняемых природных территорий (заповедники, национальные и природные парки, заказники, памятники природы, санаторно-курортные местности);

4) организация мониторинга состояния экосистем. Как уже отмечалось, фитоценозы являются маркерами экологических систем, т.е. с каждым фитоценозом связаны определенные гетеротрофные виды (животные, грибы, микроорганизмы и др.)

**Задачи настоящего пособия.** Пособие включает рассмотрение общих вопросов фитоценологии: истории этой науки, признаков фитоценозов и

принципов их организации, классификации и динамики фитоценозов. В заключение показано место фитоценоза как органичной части экосистемы.

## ГЛАВА 1. ФИТОЦЕНОЛОГИЯ КАК ЧАСТЬ НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Фитоценология является частью широкого междисциплинарного комплекса (МДК) «Наука о растительности» (НОР), объединяющего науки, изучающие отношения растений с условиями среды на уровнях от отдельных особей до флор (совокупностей видов определенных территорий). Структура НОР показана в таблице 1.

В этом МДК фитоценология занимает центральное положение, поскольку фитоценозы – это основная форма существования видов растений и их популяций. Поэтому фитоценозы являются «матрицей», на которой изучается экология видов. Изучение популяций также проводится в границах фитоценозов, а анализ флоры предполагает предварительное выявление видового разнообразия отдельных фитоценозов.

Важные разделы фитоценологии – классификация фитоценозов и динамика растительности. Эти разделы имеют в равной мере теоретическое и практическое значение и позволяют составить представление о разнообразии фитоценозов в экологическом пространстве и об их изменении под влиянием различных факторов. Причиной динамики растительности могут быть как внутренние факторы, отражающих взаимоотношения растений друг с другом и со средой, так и внешние, в первую очередь связанные с влиянием человека.

**Таблица 1**

**Место фитоценологии в междисциплинарном комплексе  
«Наука о растительности»**

| 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                  | Классификация видов по их отношению к градиентам факторов среды                                                                                       |
|                                          | Экологическая морфология растений  | Изучение жизненных форм 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 видового богатства, морфологии (синморфологии), экологии (синэкологии), форм циклической изменчивости, динамики (синдинамики), продуктивности. Классификация фитоценозов (синтаксономия), география растительности |
| Инфраценотический | Флористика (ботаническая география) | Изучение флор                                                                                                                                                                                                                                                              |

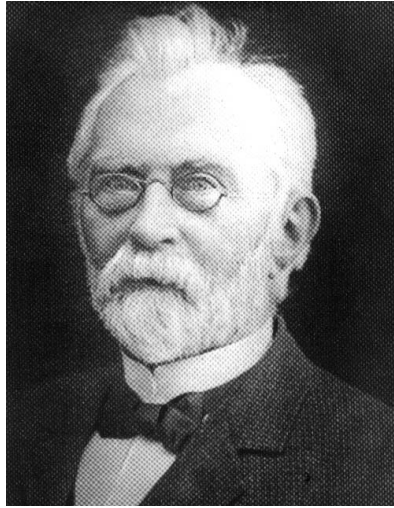
### ***Вопросы для контроля усвоения материала главы 1*** ??

## **ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ФИТОЦЕНОЛОГИИ**

Фитоценология – сравнительно молодая наука, развитие которой связано с XX столетием. Датой ее «рождения» считается 1910 год, когда на III Международном ботаническом конгрессе (Брюссель) было принято определение растительной ассоциации (аналога вида в систематике растений) как основной единицы классификации фитоценозов. Однако становлению фитоценологии предшествовали исследования по изучению флоры и растительности в XVIII-XIX вв. Таким образом, в становлении и развитии фитоценологии различаются три периода: предыстория, история, современная фитоценология.

### ***2.1. Предыстория (до 1910 г.).***

До 1910 г. ботаники не различали понятия «флора» (совокупность видов растений на определенной территории) и «растительность» (совокупность растительных сообществ). Однако кроме списка флоры они выделяли крупные единицы растительности – формации по преобладанию видов одной жизненной формы. Этот подход независимо развивался в разных странах: Германии (А. Гумбольдт, А. Гризебах), Франции (Х. Крист), России (С.И. Коржинский), Дании (О. Друде, А. Варминг).



**Евгений Варминг –  
выдающийся датский ботаник  
(1841-1924)**



**Сергей Иванович Коржинский –  
выдающийся русский ботаник  
(1861-1900)**

В настоящее время такой подход используется на экосистемном уровне, а термин «формация» заменен термином «биом», под которым понимается совокупность экосистем, в растительных сообществах которых преобладают виды одной жизненной формы. Примеры биомов: тайга, широколиственный лес, степь, пустыня и др.

## **2.2. История (1910-1950 гг.)**

Этот период истории фитоценологии открывается, как отмечалось, датой проведения III Международного ботанического конгресса (1910), на котором было принято определение основной единицы классификации фитоценозов – растительной ассоциации, предложенное французскими учеными К. Флао и К. Шретером (Ch. Flahault, C. Schrëter). Это понятие имело следующее определение: **«Ассоциация представляет собой растительное сообщество определенного флористического состава с единообразными условиями местообитания и единообразной физиономией»**. (В то время растительная ассоциация понималась как аналог вида в систематике растений).

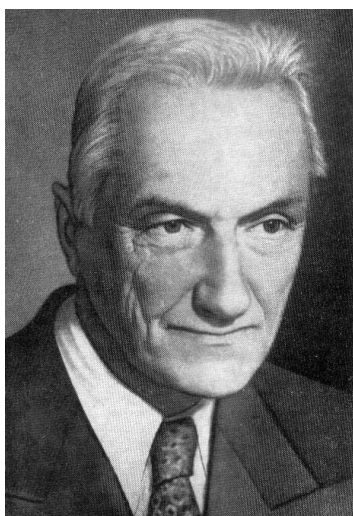
В соответствии с таким определением растительной ассоциации под фитоценозом понимался однородный контур растительности, в котором виды сходно относятся к условиям среды и связаны взаимными отношениями. При этом считалось, что фитоценозы четко отграничены друг от друга (как особи растений).

Такой взгляд на природу растительного сообщества в дальнейшем стало основой концепции дискретности растительного покрова, которая была руководящим принципом классификации растительных сообществ до окончания этого периода истории фитоценологии.

В фитоценологии получили развитие два подхода к классификации растительности (см. раздел??). Первый подход – классификация по доминантам, второй – на основе флористических критериев (подход Ж. Браун-Бланке). Р. Уиттекер (Whittaker, 1962), который писал об «экологии экологов» назвал эти подходы северной и южной традициями, так как первый подход сформировался при классификации лесов, а второй – при классификации травяной и кустарниковой растительности с невыраженными доминантами.

В 1930-1950 гг. в странах Европы и в Японии доминантный подход к классификации растительности постепенно был вытеснен флористическим подходом. Это способствовало унификации классификации растительности на основе единых принципов. В СССР доминантный подход использовался до 1980-х гг.

Впрочем, в те же годы, когда было принято определение растительной ассоциации и сформировался дискретный взгляд на природу растительности появились иные представления. Благодаря работам русского ученого Л.Г. Раменского и американского эколога Г. Глисона (H.Gleason) получил развитие взгляд на природу растительности как на непрерывное явление: в природе нет четко различимых фитоценозов (концепция континуума).



**Леонтий Григорьевич Раменский**  
(1884-1953)



**Генри Глисон**  
(1882-1975)

Экология каждого вида индивидуальна, и потому растительность постепенно меняется вдоль градиентов факторов среды (например, по фактору увлажнения, рис. 1). Этот взгляд на растительность не был понят современниками, для его признания потребовалось почти полвека.



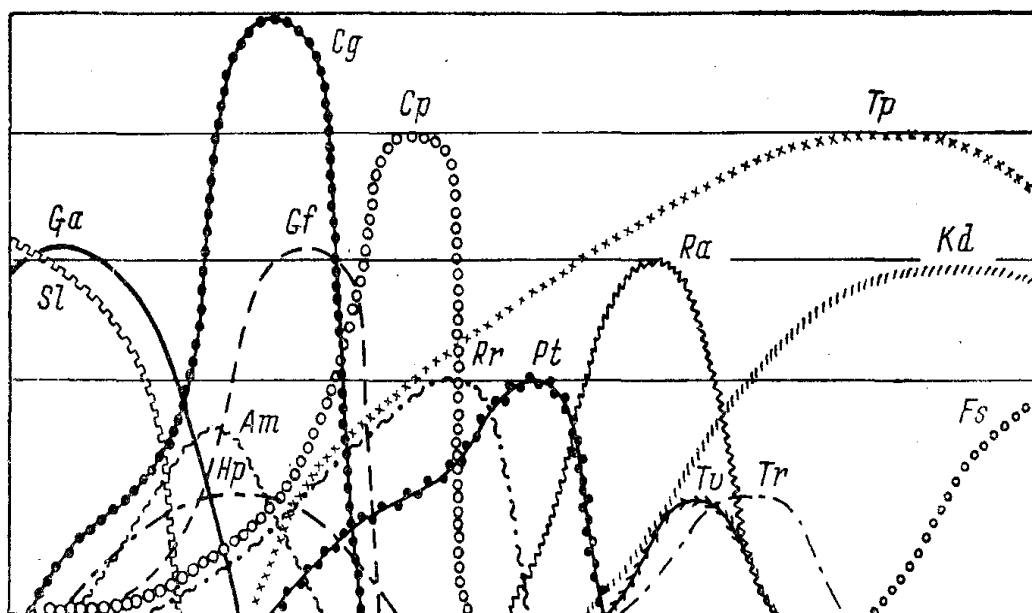


Рис. 1. Изменение состава луговой растительности вдоль градиента увлажнения (по: Раменский, 1924)

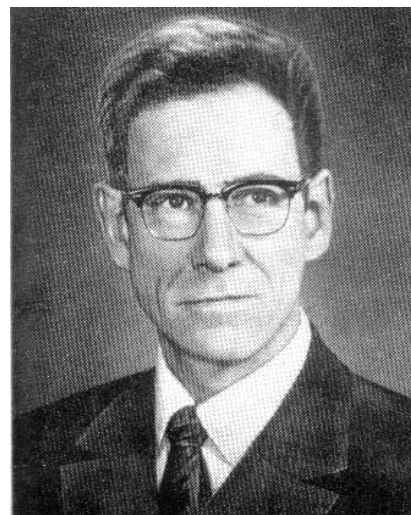
Fs – *Festuca sulcata*, Kd – *Koeleria delavignei*, Tp – *Trifolium pratense*,  
Tr – *T. repens*, To – *Taraxacum officinale*, Ra – *Ranunculus acris*, Pt – *Poa trivialis*,  
Rr – *Ranunculus repens*, Cp – *Caltha palustris*, Gf – *Glyceria fluitans*, Cg – *Carex gracilis*,  
Hp – *Heleocharis palustris*, Am – *Alisma plantago-aquatica*, Ga – *Glyceria aquatica*,  
Sl – *Scirpus lacustris*

### 2.3. Современная фитоценология (после 1950 г.)

Этапными событиями для формирования современной фитоценологии стали исследования двух научных школ американских экологов Дж. Кертиса (J. Curtis) и Р. Уиттекера (R. Whittaker). Ученые этих школ исследовали растительность штата Висконсин (Curtis, 1959) и горные экосистемы Северной Америки (Whittaker, 1956, 1960).



Джон Кертис



Роберт Уиттекер

(1913-1961)

(1920-1980)

Результаты этих исследований на большом фактическом материале подтвердили правильность представлений Л.Г. Раменского и Г. Глисона о непрерывности растительного покрова.

Публикация работ Дж. Кертиса и Р. Уиттекера стала поводом для нескольких острых дискуссий между сторонниками дискретности и непрерывности растительности. Р. Макинтош (R. McIntosh) назвал противоборствующие стороны «геоботаническими Монтекки и Капулетти», а дискуссию считал «вечной» и сравнивал с бессмертным графом Дракулой. Однако со временем дискуссии утихли, и большая часть фитоценологов приняла точку зрения континуалистов: фитоценоз стали понимать не как дискретную единицу растительного покрова, а как условно однородную часть растительного континуума.

В этот период резко усилилось международное сотрудничество фитоценологов разных стран, причем с 1980-х гг. в нем стали участвовать советские, а затем российские ученые. Наша страна вошла в «ареал» использования подхода Браун-Бланке (см. ?? раздел). Все это благотворно сказалось на теоретическом уровне исследований российских фитоценологов.

Во второй половине периода современной фитоценологии благодаря быстрому развитию информационных технологий, базирующихся на использовании компьютеров, были созданы электронные базы данных геоботанических описаний и появились автоматические методы классификации фитоценозов. Базы геоботанических описаний дают возможность анализировать материал на уровне видов, сообществ, экосистем и ландшафтов (Голуб, 2012).

### ***Вопросы для контроля усвоения материала главы 2***

??

## **ГЛАВА 3. СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗА**

Самая важная характеристика фитоценоза – видовой состав, т.е. список составляющих его видов. Видовой состав отражает условия среды, в которых сформировался фитоценоз, и его продуктивность. Он оценивается двумя показателями – видовым богатством и экологическим разнообразием.

### ***3.1. Видовое богатство фитоценоза***

*Видовое богатство (число видов на единицу площади) – важнейшая интегральная характеристика фитоценоза и одна из форм общего*

биологического разнообразия, т.е. богатства экосистем видами. Видовое богатство зависит от размера учетной единицы и комплекса экологических условий.

### **3.1.1. Кривая «число видов/площадь»**

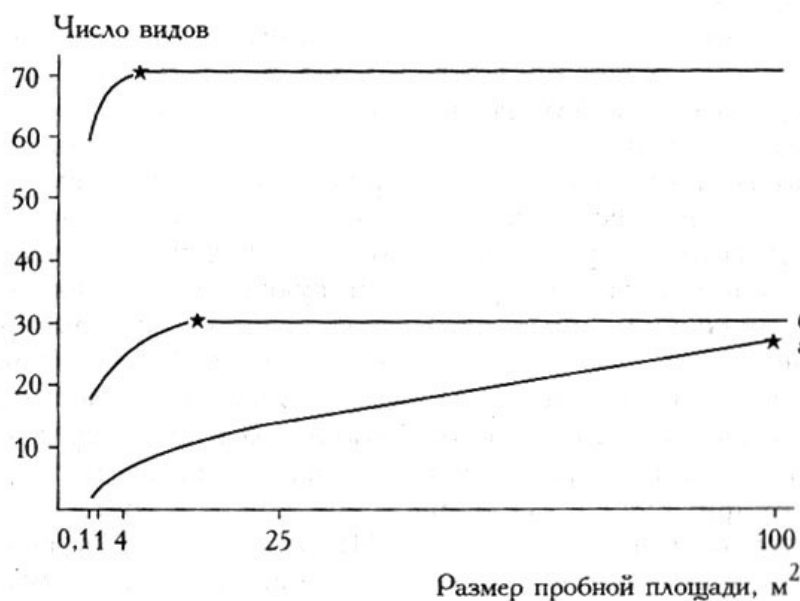
Размер учетной единицы является первостепенным фактором оценки видового богатства фитоценозов. В мелком масштабе (1 дм<sup>2</sup>) наибольшим видовым разнообразием характеризуются альварные луга, распространенные в Эстонии и Швеции. Эти луга сформированы маленькими по размеру растениями, и потому даже на такой учетной площадке насчитывается до 40 видов. В курских луговых степях на 1 м<sup>2</sup> насчитывается до 100 видов. В крупном масштабе (сотни квадратных метров) наиболее богаты видами сообщества тропических лесов: на 400 м<sup>2</sup> может произрастать до двух тысяч видов деревьев, лиан и эпифитов.

Зависимость видового богатства от площади учета выявляют с помощью вписанных друг в друга квадратных или круглых площадок увеличивающегося размера. Таким путем строится **кривая «число видов/площадь»**. В большинстве случаев при заложении в фитоценозах «матрешек» (площадок размером 0.1; 0.25; 1; 4; 9; 16; 25; 100 м<sup>2</sup> и т.д.) кривые вначале резко поднимаются вверх, а потом постепенно переходят на плато. Начало перехода на плато показывает, что на площадке этого размера в основном выявлены все виды фитоценоза.

При этом выявляется общая закономерность зависимости видового богатства от площади учета: чем фитоценоз богаче видами, тем меньше размер площади, при котором кривая выходит на плато.

Размер учетной единицы, при котором происходит «перелом» кривой (хотя не всегда четко выраженный), называется **минимальным ареалом**. Пробную площадку этого размера фитоценологи используют при выполнении геоботанических описаний.

На рис. 2 приведены кривые «число видов/площадь» для разных типов растительности Монголии. На основании этих кривых несложно установить размер учетной площадки.



**Рис. 2. Кривые «число видов/площадь» для фитоценозов пустыни (а), пустынной степи (б) и луговой степи (в); \* соответствует минимальному ареалу.**

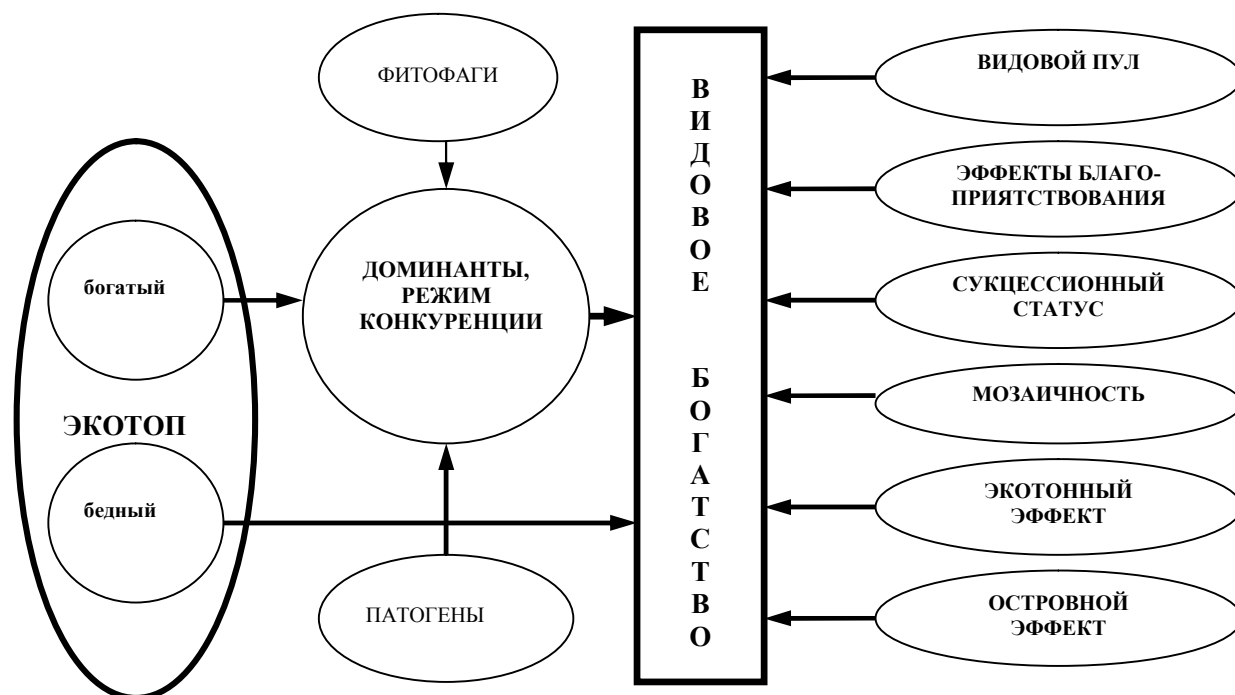
Для бедных видами фитоценозов пустынь площадка не может быть меньше 100 м². Степные фитоценозы, где на 100 м² произрастает 20–40 видов, целесообразно описывать на площадках размером 25 м², богатые видами (свыше 40 на 100 м²) фитоценозы лугов и луговых степей – на площадках 4 м². Моховые фитоценозы изучают на площадках размером 1 дм² (Баишева и др., 2016).

### **3.1.2. Гипотезы объяснения видового богатства**

Размер площади учета – это субъективный фактор, влияющий на оценку видового богатства изучаемого фитоценоза, поскольку ее размер исследователь выбирает сам. Объективные факторы, определяющие число видов в фитоценозе, многочисленны и сложно взаимодействуют, что дало основание Р. Уиттекеру (1980) писать о том, что видовое богатство – наиболее трудно прогнозируемая характеристика фитоценоза.

Именно большое число факторов, влияющих на видовое богатство, привело к поразительному разнообразию гипотез объяснения этого феномена. Так, М. Палмер (Palmer, 1994) приводит 120 гипотез.

Предложена феноменологическая (т.е. объяснительная) модель влияния основных факторов на формирование видового богатства фитоценозов (рис. 3). Кратко рассмотрим эти факторы.



**Рис. 3. Основные факторы, которые могут влиять на видовое богатство растительных сообществ**

**Экотоп** («абиотическая матрица») – главный фактор, определяющий видовое богатство. В состав экотопа входят климат и факторы почвенной среды – режим увлажнения, обеспеченность элементами минерального питания, pH почвенного раствора, засоление. Комплекс факторов почвенной среды определяет плодородие почвы, от которого зависит продуктивность фитоценоза. Экотоп влияет на фитоценоз непосредственно или опосредованно.

В первом случае он выполняет роль «инвайронментального сита», отбирающего виды, способные жить в этих экстремальных условиях. Такой вариант влияния экотопа проявляется в пустынях, на солончаках, в водной среде. В экстремальных условиях «инвайронментальное сито» имеет «мелкие ячейки», поэтому число видов, которые отбираются в состав фитоценоза, бывает небольшим (как правило, менее 10 видов).

Во втором случае (при благоприятных условиях) экотоп влияет на фитоценозы опосредованно через комплекс фитоценологических факторов: конкурентную мощь доминантов, их биологическую продукцию и общий режим конкуренции. Чем сильнее доминанты, выше биологическая продукция и уровень конкуренции, тем сильнее опосредованное влияние экотопа и ниже видовое богатство фитоценозов. Так, на лугах при внесении минеральных удобрений усиливаются доминанты и возрастает урожайность. При этом из фитоценоза вытесняются ценотически виды и видовое богатство снижается примерно в 2 раза.

**Фитофаги.** Влияние доминантов может быть ослаблено действием фитофагов. Особенно велика роль фитофагов в богатовидовых фитоценозах степей и саванн. При уменьшении влияния фитофагов усиливаются доминанты, в результате чего происходит снижение видового богатства и деградация фитоценозов. Например, в Зауралье Башкортостана в 1990-2000-е годы снизилось поголовье скота. Вследствие этого на удаленных от населённых пунктов участках, где не проводились выпас и сенокошение, снизилось видовое богатство, так как стали доминировать степные кустарники и корневищные злаки (особенно *Calamagrostis epigeios*). Однако при сильном выпасе, превышающем норматив допустимой пастбищной нагрузки, происходит еще более значительное снижение видового богатства и формируются маловидовые сообщества из видов, устойчивых к выпасу полынка (*Artemisia austriaca*) и типчака (*Festuca valesiaca*).

**Патогены.** Как и фитофаги, патогены могут влиять на состав фитоценозов, ослабляя доминанты. Так, в тропических лесах доминированию видов деревьев препятствуют специфические виды патогенных грибов, что является одной из причин высокого видового разнообразия деревьев в этих сообществах. Такую же роль могут играть растения-паразиты и полупаразиты, которые сдерживают разрастание доминантов и таким образом повышают видовое богатство.

На видовое богатство растительных сообществ оказывают влияние и факторы «второго порядка».

**Видовой пул** (богатство флоры региона). Роль этого фактора подчеркивал создатель эстонской геоботанической школы Т. Липпмаа. Влияние видового пула на видовое богатство во многом зависит от наличия «транспортных средств» доставки диаспор (птицы, ветер, водные потоки).

**Островной эффект** (степень изоляции фитоценозов, влияющей на обмен диаспорами с другими сообществами). Снижение видового богатства небольших изолированных фитоценозов вследствие различий скорости процессов вытеснения и поступления видов является хорошо изученным феноменом. К примеру, на территории Башкирского государственного природного заповедника «островами» являются степи, которые отдалены от основных массивов степей Зауралья и Предуралья на 60–80 км. По этой причине видовое богатство этих «островных» степей на 15–20 видов меньше, чем у «неостровных» степей Зауралья.

**Экотонный эффект.** Экотонном называется зона контакта двух разных фитоценозов. В этой зоне происходит обогащение видового состава за счет перекрытия видовых комбинаций контактирующих фитоценозов. По причине экотонного эффекта формируется высокое видовое богатство остепнённых лугов (в их составе совмещаются видовые комбинации лугов и степей). Перекрытием видовых комбинаций разных зональных типов лесов (широколиственных, таежных, березово-лиственничных) объясняется высокое видовое богатство лесов Южного Урала, которое 10–20 видов выше, чем у их равнинных аналогов.

**Внутриценотические мозаики.** В лесных фитоценозах при выпадении отдельных деревьев формируются «окна» (гапы), в которых формируются микрогруппировки луговых и рудеральных видов трав. В итоге общее видовое богатство лесного фитоценоза увеличивается.

**Сукцессионный статус.** Этим понятием объединяются результаты влияния любых сукцессий: автогенных первичных и вторичных (восстановительных); аллогенных, порождённых влиянием человека (выпас, рекреация, загрязнение и др.). Так, видовое богатство лесных фитоценозов может увеличиваться за счет восстановительных сукцессий после рубок. Повышается видовое богатство лесных фитоценозов и за счет умеренного влияния рекреационного фактора. Как уже отмечалось, видовое богатство фитоценозов снижается под влиянием сильного выпаса. Снижается видовое богатство и при сильной рекреационной нагрузке на фитоценозы.

Видовое богатство фитоценозов может снижаться при внедрении в них агрессивных заносных (инвазивных) видов, которые становятся доминантами. Так, резко снижается видовое богатство фитоценозов влажных местообитаний под влиянием недотроги железконосной (*Impatiens glandulifera*). Внедрение клена американского (*Acer negundo*) в лесные фитоценозы обедняет их видовой состав.

### 3.1.3. Роль механизмов сосуществования

На видовое богатство фитоценозов оказывают влияние механизмы сосуществования видов – дифференциация экологических ниш и отношения нейтральности.

Дифференциация экологических ниш видов растений достигается за счет различий поглощения ресурсов в сезонных ритмах, разного расположения органов растений в пространстве (над землей и под землей) и т.д.

Для дифференциации экологических ниш большую роль играет биотическая трансформация местообитаний. Так, для видов напочвенного покрова леса реализованные ниши формируются под влиянием доминантов лесного яруса. 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 жилья «обедами»). Ниши для растений-паразитов и полупаразитов формируют растения-хозяева.

Кроме дифференциации экологических ниш фактором снижения конкуренции могут быть отношения нейтральности: виды, имеющие сходные эколого-биологические особенности, могут сосуществовать в одной экологической нише. Отношения нейтральности особенно характерны для богатовидовых фитоценозов тропических лесов, а также луговых степей и остепненных лугов.

В некоторых фитоценозах, например, в широколиственных лесах, действуют одновременно оба механизма сосуществования видов: деревья

сосуществуют благодаря дифференциации экологических ниш, а виды напочвенного покрова связаны отношениями нейтральности.

### 3.1.4. Градиенты видового богатства

Все перечисленные факторы формирования видового богатства взаимодействуют, что объясняет сложность прогноза этой характеристики сообществ.

Р. Уиттекер (1980) писал о главных географических широтных и высотных градиентах видового разнообразия, которое нарастает от высоких широт к низким и от высокогорий к равнинам. Однако эта формулировка чрезмерно обобщенная. Так, Н.В. Матвеева (1995), исследовавшая тундры полуострова Таймыр, выявила их замечательно высокое видовое богатство: на площадках 100 м<sup>2</sup> в условиях плакорных тундр, сообщества которых исторически наиболее адаптированы к климатическому комплексу, в разных подзонах было обнаружено от 110 до 180 видов, в том числе 50–60 видов цветковых, столько же лишайников и 40–50 видов мхов. Даже на 1 дм<sup>2</sup> число видов достигало 25!

Уменьшение видового богатства от низких высотных уровней в направлении высокогорий также достаточно частная закономерность, которая характеризует вертикальную поясность в горах средней полосы с благоприятным климатом. В условиях пустынь (к примеру, в горах Хангая и Алтая в Монголии) изменение видового богатства подчиняется параболической кривой с максимумом в средней части градиента.

Р. Уиттекер писал об известной независимости изменения богатства сообществ видами, относящимися к разным жизненным формам. Так, на градиенте север–юг (от Арктики к тропикам) нарастает число видов деревьев, но уменьшается число видов трав.

Видовое богатство разных фитоценозов на площадках, соответствующих минимальному ареалу, изменяется в очень широких пределах: от 1–2 видов (в прибрежно-водной или водной растительности, в пустынях или на злостном содовом солончаке) до 1000 видов (в тропическом лесу).

Основные типы фитоценозов средней полосы России имеют следующее видовое богатство:

| <i>Тип</i>                           | <i>Число видов</i> |
|--------------------------------------|--------------------|
| Сенокосные луга.....                 | 40–60              |
| Пастбищные луга .....                | 20–30              |
| Сенокосные луговые степи.....        | 70–90              |
| Пастбищные степи.....                | 20–40              |
| Сегетальные пашенные сообщества..... | 10–20              |
| Рудеральные сообщества.....          | 5–15               |
| Широколиственный лес .....           | 25–40              |
| Хвойный лес.....                     | 15–25              |
| Низинные травяные болота.....        | 10–20              |



Сфагновые болота (с учетом мхов)..... 20–30

В целом в современной растительности наблюдается тенденция снижения видового богатства фитоценозов из-за усиливающегося влияния на них человека. Поэтому многие виды растений находятся в урожаемом положении.

### 3.2. Спектр систематического состава

Характеристику систематического состава фитоценозов обычно дают на уровне семейств, представленность которых индицирует условия увлажнения и степень антропогенной нагрузки. В табл. ?? приведен пример спектра систематического состава рудерализованного лугового фитоценоза, испытывающего существенное влияние человека.

Таблица ??

Спектр систематического состава рудерализованного лугового фитоценоза

| Семейство        | Число видов |      |
|------------------|-------------|------|
|                  | абсолютное  | %    |
| Asteraceae       | 4           | 17,4 |
| Fabaceae         | 4           | 17,4 |
| Boraginaceae     | 3           | 13,0 |
| Rosaceae         | 2           | 8,7  |
| Lamiaceae        | 2           | 8,7  |
| Rubiaceae        | 1           | 4,3  |
| Scrophulariaceae | 1           | 4,3  |
| Convolvulaceae   | 1           | 4,3  |
| Euphorbiaceae    | 1           | 4,3  |
| Apiaceae         | 1           | 4,3  |
| Malvaceae        | 1           | 4,3  |
| Ranunculaceae    | 1           | 4,3  |
| Geraniaceae      | 1           | 4,3  |
| Всего            | 23          | 100  |

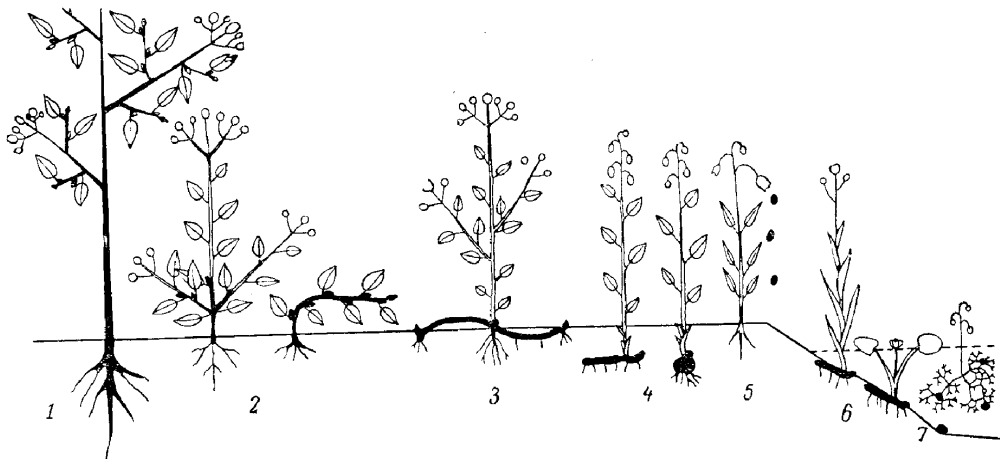
В составе фитоценоза наибольшим числом видов представлены три семейства: Asteraceae – 4 вида (*Artemisia absinthium*, *Achillea millefolium*, *Cichorium intybus*, *Inula britannica*); Fabaceae – 4 вида (*Lathyrus pratensis*, *Astragalus cicer*, *Vicia cracca*, *Trifolium pratense*); Boraginaceae – 3 вида (*Nonea pulla*, *Echium vulgare*, *Pulmonaria obscura*). Среди них – 5 видов синантропной растительности (*Artemisia absinthium*, *Cichorium intybus*, *Inula britannica*, *Nonea pulla*, *Echium vulgare*; см. раздел ??).

Широкая представленность семейства Asteraceae свидетельствует о синантропизации ценофлоры сообщества.

### 3.3. Спектр жизненных форм

Важной характеристикой флористического состава фитоценоза является спектр жизненных форм растений.

Жизненная форма – это общий облик (габитус) растения, обусловленный своеобразием его системы надземных и подземных органов, формирующихся в результате роста и развития в определенных условиях среды. Используются разные системы жизненных форм растений, чаще всего – системы жизненных форм растений К. Раункиера и И.Г. Серебрякова. В пособии рассматривается система К. Раункиера, которая была создана в начале XX в. и неоднократно изменялась и дополнялась другими исследователями. Она более проста и имеет международное хождение. В ее составе всего пять типов, которые выделены по положению зимующих органов с почками возобновления относительно поверхности почвы (рис. 4).



**Рис. 4. Жизненные формы растений по К. Раункиеру**

1 – фанерофит; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофит; 4 – геофиты;  
5 – терофит; 6,7 – гидрофиты (черным выделены зимующие части)

**Фанерофиты** (от фанерос – открытый). Почки возобновления находятся выше 20–30 см над поверхностью почвы. Это очень разнообразная группа растений, в состав которой входят деревья первой величины – липа (*Tilia cordata*), дуб (*Quercus robur*), ель (*Picea obovata*) сосна (*Pinus sylvestris*) и др.; деревья второй величины – калина (*Sorbus aucuparia*), рябина (*Viburnum opulus*), черемуха (*Padus avium*); кустарники – бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*), лещина (*Corylus avellana*), жимолость (*Lonicera tatarica*), карагана (*Caragana frutex*) и др. В тропических лесах в эту группу входят разнообразные эпифиты, живущие на стволах деревьев, и древесные лианы.

**Хамефиты** (от хаме – низкий). Почки возобновления находятся на высоте не более 20–30 см. К ним относятся кустарнички – брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*Vaccinium myrtillus*), клюква (*Oxycoccus microcarpus*) и полукустарники, у которых зимуют только нижние части

ветвей, а верхушки отмирают – ракитник (*Cytisus ruthenicus*), дрок красильный (*Genista tinctoria*), некоторые виды полыни (*Artemisia*).

**Гемикриптофиты** (от гема – полу, криптос – скрытый). Почки возобновления находятся у поверхности почвы. К ним относятся большинство луговых (овсяница луговая – *Festuca pratensis*, ежа сборная – *Dactylis glomerata*, щучка дернистая – *Deschampsia cespitosa*, кровохлебка лекарственная – *Sanguisorba officinalis*, герань луговая – *Geranium pratense*, и др.) и степных (типчак – *Festuca valesiaca*, ковыль – *Stipa*) трав.

**Криптофиты.** Почки возобновления находятся на скрытых зимующих органах – корневищах, клубнях, луковицах. Криптофиты разделяются на две группы: геофиты с зимующими органами в почве (кострец безостый – *Bromopsis inermis*, пырей ползучий – *Elytrigia repens*, купена лекарственная – *Polygonatum officinale*, тюльпан – *Tulipa*, лилия – *Lilium*, лук – *Allium* и др.; и макрофиты-гидрофиты с зимующими органами на дне водоемов (кубышка желтая – *Nuphar lutea* телорез – *Stratiotes aloides*, рдест – *Potamogeton*, ряска – *Lemna*).

**Терофиты** (от терос – лето). Это растения-однолетники, которые не имеют вегетативных зимующих органов и переживают зиму в стадии семян: ярутка полевая (*Thlaspi arvense*), щетинник сизый (*Setaria viridis*), марь белая (*Chenopodium album*) и др.

По составу жизненных форм растений наиболее четко различаются фитоценозы разных биомов (см. раздел ??), что очевидно из табл. 2.

Таблица 2

**Спектры жизненных форм некоторых биомов**  
(% от общего числа изученных видов, по Уиттекеру, 1980)

| Биом                       | Фанерофиты | Хамефиты | Гемикрипто-фиты | 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       |

Так, в спектре жизненных форм тропических дождевых лесов абсолютно преобладают фанерофиты, в степях – гемикриптофиты, а в пустынях – терофиты. Следует отличать спектр жизненных форм растений в фитоценозе от их количественной представленности. Например, в лесах умеренно

холодной зоны (широколиственные и хвойные леса) долевое участие фанерофитов невелико (10%) и преобладают гемикриптофиты (54%). Однако по доле участия в фитомассе фанерофиты-деревья абсолютно преобладают, а вклад гемикриптофитов (трав напочвенного покрова) невелик.

На рис. ?? приведен пример спектра жизненных форм лугового фитоценоза, в составе которого преобладают гемикриптофиты. В фитоценозе присутствуют геофиты и терофиты, но их участие невелико.



Рис. ?. Спектр жизненных форм лугового фитоценоза

### 3.4. Спектр экологических групп

Второй важной характеристикой флористического состава фитоценоза является спектр экологических групп.

Экология каждого вида индивидуальна, поэтому экологические группы всегда условны и объединяют виды не с одинаковой, а со сходной экологией. Используется несколько методов выделения экологических групп растений:

- по результатам ординации – как совокупностей видов со сходным распределением по градиентам среды (см. раздел ??);
- по результатам классификации – как совокупностей видов, связанных с одним или несколькими синтаксонами (см. раздел ??);
- по экологическим шкалам – как совокупностей видов со сходными оценками связей с одним или несколькими факторами среды (см. раздел 3.4)

Экологические группы связаны переходами, так как некоторые виды с равным основанием можно отнести к двум или даже трем экологическим группам. В зависимости от характера решаемой научной задачи, по отношению к разным факторам среды могут быть установлены экологические группы разной степени дробности.

Например, по фактору увлажнения можно выделить три экологические группы (гидрофиты, мезофиты, ксерофиты); пять экологических групп (гидрофиты, гигрофиты, гигромезофиты, мезофиты, мезоксерофиты, ксерофиты); восемь экологических групп (гидрофиты, гигрофиты,

мезогигрофиты, гигромезофиты, мезофиты, ксеромезофиты, мезоксерофиты, ксерофиты).

Выделяются экологические группы и по другим факторам:

– богатству почвы элементами минерального питания (эвтрофы, олиготрофы);

– засолению почвы (галофиты, мезогалофиты, галомезофиты);

– освещенности (гелиофиты, сциофиты).

Кроме того выделяются еще несколько экологических групп:

нитрофилы – виды, связанные с почвами, богатыми азотом (*Urtica dioica*, *Chelidonium majus* и др.);

ацидофилы – виды кислых почв (*Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum* и др.);

кальцефилы – растения карбонатных почв (*Echinops ritro*, *Centaurea sibirica* и др.);

псаммофиты – растения песчаных почв и песков (*Petasites spurius* и др.).

При изучении разной растительности анализируются спектры видового состава фитоценозов с использованием разных экологических групп. Так при изучении лугов лесостепной или степной зон составляются экологические спектры из групп видов, связанных с разными режимами увлажнения, при изучении лугов лесной зоны – из групп видов, по разному относящихся к богатству почвы, а при изучении фитоценозов лугов на засоленных почвах – из групп видов с разным отношением к засолению. При анализе напочвенного покрова леса представляет выявление соотношения групп видов гелиофитов и сциофитов.

На рис. ?? приведен пример спектра экологических групп лугового фитоценоза, в составе которого преобладают мезофиты, при некотором участии мезоксерофитов (такие луга называются остепненными, см. раздел ??).

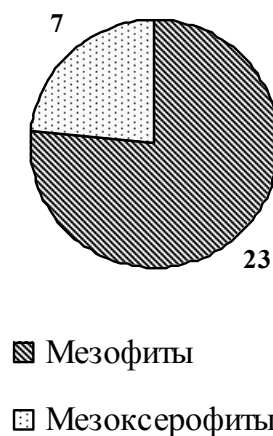


Рис. ?. Спектр экологического состава фитоценоза остепненного луга

### 3.5. Выделение экологических групп с использованием экологических шкал

*Экологические шкалы* – это таблицы количественной характеристики экологии видов, на основе которых проводится оценка условий среды (т.е. решается задача, называемая геоботанической индикацией). Из всех имеющих хождение экологических шкал (Ellenberg, 1974, Landolt, 1977 и др.), видимо, лучшими остаются шкалы, составленные под руководством Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956), хотя они тоже не безупречны и грешат «ложной точностью».

Для составления экологических шкал Л.Г. Раменский подбирал экологически контрастные геоботанические описания, представляющие заведомо различные градации по одному фактору. Между ними помещались промежуточные описания до тех пор, пока картина изменения флористического состава по экологическому градиенту (увлажнение, богатство почвы, пастбищная дигрессия, аллювиальность, переменность увлажнения) не становилась континуальной. Далее на этом градиенте устанавливались диапазоны распределения видов при разном обилии.

Число градаций по разным экологическим градиентам, которые использовал Л.Г. Раменский, было достаточно велико: 120 ступеней для увлажнения, 30 – для богатства и засоления почвы, 20 – для переменности водного режима, по 10 – для аллювиальности и пастбищной дигрессии. И хотя сам Л.Г. Раменский не выделял экологические группы, их можно выделить по приуроченности диапазонов распределений видов при максимальном обилии к разным частям градиента. Например, по оси увлажнения Раменский объединил 120 ступеней в 12 более крупных градаций, по приуроченности к которым несложно выделять ЭГ видов (табл. ??).

Таблица ??

#### Выделение экологических групп видов по фактору увлажнения на основе экологических шкал Л.Г. Раменского

| Градации | Экологические группы видов |
|----------|----------------------------|
| 1–17     |                            |
| 18–30    |                            |
|          |                            |
|          |                            |
|          |                            |
|          |                            |

|  |  |
|--|--|
|  |  |
|  |  |
|  |  |
|  |  |
|  |  |
|  |  |
|  |  |

| <i>Градации</i> | <i>Экологические группы видов</i>                              |
|-----------------|----------------------------------------------------------------|
| 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.....     | луговое (мезогигрофиты)                                        |
| 104–109.....    | местообитания прибрежно-водной растительности (гигрогидрофиты) |
| 110–120.....    | местообитания водной растительности (гидрофиты)                |

Можно также выделить некоторое количество эвритопных экологических групп. Так, *Festuca valesiaca* при высоком обилии имеет диапазон распределения от 21 до 53 ступени и соответственно должна рассматриваться как гиперксерофит-мезоксерофит (пустынно-степной, лугово-степной вид; Е.М. Лавренко называл этот вид эвриксерофитом).

В табл. ?? приведен пример экологической характеристики видов с использованием шкалы увлажнения. Для некоторых видов (*Bromopsis*

*inermis*, *Carex praecox*, *Trifolium pratense*) Раменским указано по 2–3 распределения видов в разных зонах. Для каждого вида указана принадлежность к экологической группе.

Таблица ??

**Пример сравнительной экологической характеристики  
некоторых видов растений по фактору увлажнения**

| Вид                            | Массово (более 8%) | Обильно (2,5-8%)                         | Умеренно (0,3-2,5%) | Мало (0,1-0,2%) | Единицы | 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 vulpina</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>           | 53-65 <sup>1</sup> | 49-73                                    | 47-83               | 46-86           | -87     | Гигромезофит     |
|                                | 65-80 <sup>2</sup> | 51-83                                    | 47-87               | 36-89           | -98     |                  |
|                                | 59-86 <sup>3</sup> | 47-89                                    | 42-93               | 34-98           | 24-109  |                  |
| <i>Bromopsis inermis</i>       | 62-66 <sup>1</sup> | 49-74                                    | (47-77)             | -80             | -86     | Мезофит          |
|                                | 51-60 <sup>2</sup> | 48-65                                    | 47-71               | 43-78           | -82     |                  |
|                                | 62-80 <sup>3</sup> | 55-86                                    | 42-87               | 29-89           | 22-98   |                  |
| <i>Festuca pratensis</i>       | 59-77              | 51-83                                    | 48-88               | 47-94           | -96     | Мезофит          |
| <i>Trifolium pratense</i>      | 58-72              | 57-77 <sup>1</sup><br>55-68 <sup>2</sup> | 54-83<br>-76        | 53-87<br>47-89  | -90     | 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 |

Примечания.

1. Индексы указывают диапазоны распределения видов в лесной, лесостепной и степной зонах.
2. Для некоторых видов при низком проективном покрытии Л.Г. Раменский указал только верхнюю или нижнюю границу распределения.



### 3.6. Спектр фитосоциологического состава фитоценоза

Фитосоциологический состав фитоценоза может быть простым (в нем представлены виды одного типа растительности – лугового, степного, широколиственных лесов, таежных лесов и т.д.) или сложным, если в его составе представлены виды нескольких типов растительности (лугового и степного, широколиственных и таежных лесов, лугового и прибрежно-водного). Спектр фитосоциологического состава наиболее информативно отражает результаты флористической классификации (см. раздел ??), которая позволяет выявить наборы видов (ценофлоры), которые тяготеют к высшим единицам классификации (классам и порядкам). Соотношение в составе фитоценоза видов разных ценофлор отражает его экологические особенности и сукцессионный статус.

На рис. ?? приведен пример спектра фитосоциологического состава лугового фитоценоза, в составе которого представлены луговые, степные, опушечные и рудеральные виды. Такой спектр свидетельствует о переменном режиме увлажнения почвы и о влиянии на фитоценоз хозяйственной деятельности человека (нарушении целостности фитоценоза и внедрении рудеральных видов).

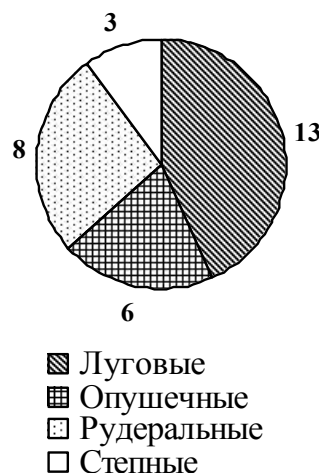


Рис. ?? Спектр фитосоциологического состава лугового фитоценоза

### 3.7. Спектр географических типов ареала

Географический тип ареала вида отражает характер его распространения в географическом пространстве. Различаются одномерные типы ареалов – по широте, долготе, высоте (рис. ??) и двумерные типы ареалов, которые отражают закономерности распространения видов в координатах широты и долготы. Использование системы двумерных типов ареалов при анализе флористического состава фитоценозов представляет

значительные сложности и является специальной задачей ботанической географии. Построение спектров участия видов разных широтных, долготных и высотных групп в составе фитоценоза дает дополнительную информацию об его экологии. Так, высокая доля степных видов в луговом фитоценозе свидетельствует о переменности водного режима местообитания с периодами пересыхания, а представленность неморальных видов в таежном фитоценозе – о более теплом по сравнению с типичной тайгой климате.

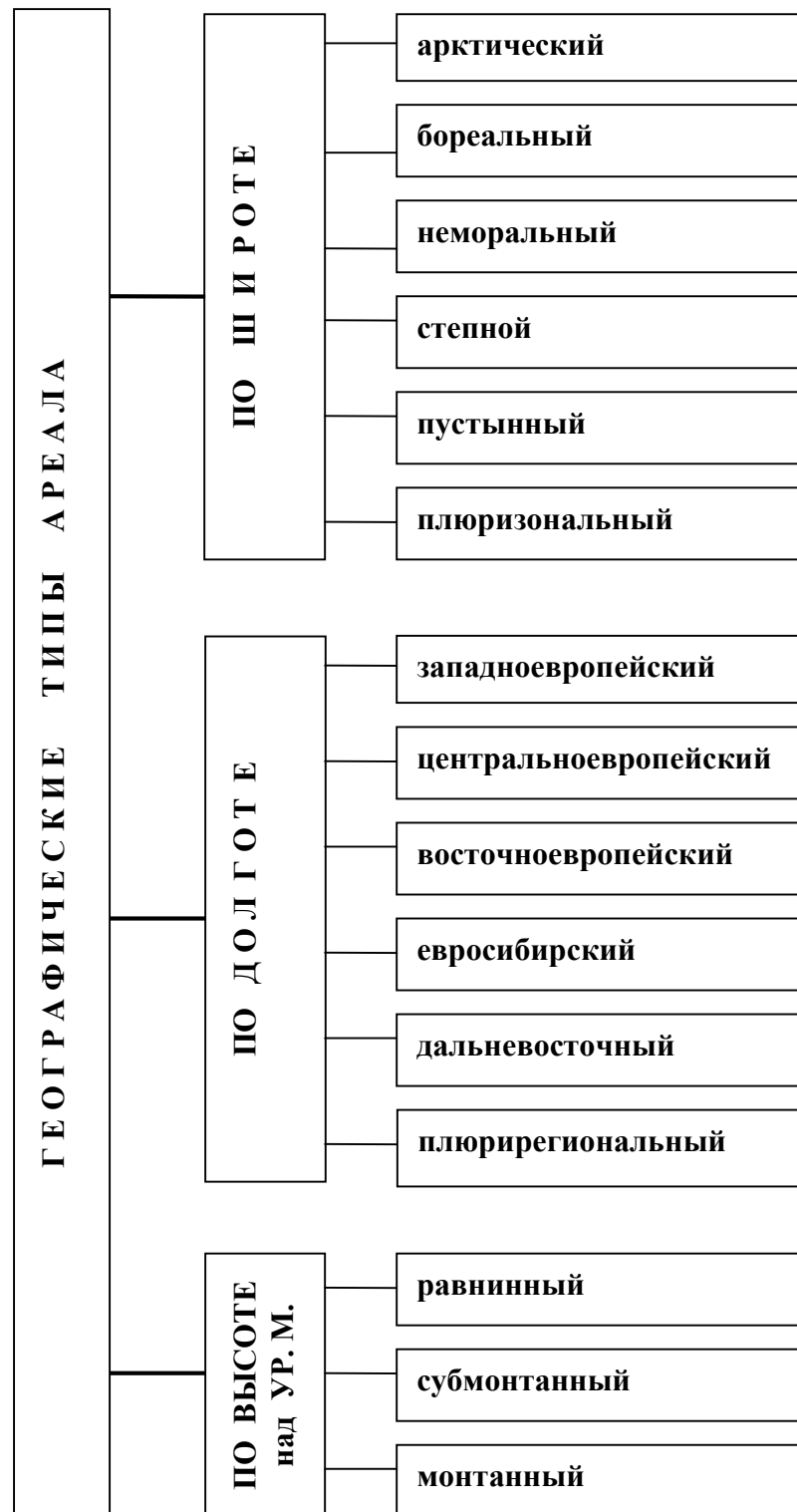


Рис. ???. Географические типы ареала

### 3.8. Спектр типов эколого-фитоценологических стратегий

Эколого-фитоценотические стратегии растений отражают степень благоприятности условий среды и режим нарушений. Спектр участия видов разных эколого-фитоценотических стратегий во флористическом составе фитоценоза характеризует особенности экотопа, в котором сформировался этот фитоценоз, и режим нарушений, которые он испытывает. Самой экологичной системой типов стратегий растений является система Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма. В этой системе различаются три первичных типа и четыре вторичных типа стратегий (рис. ??).

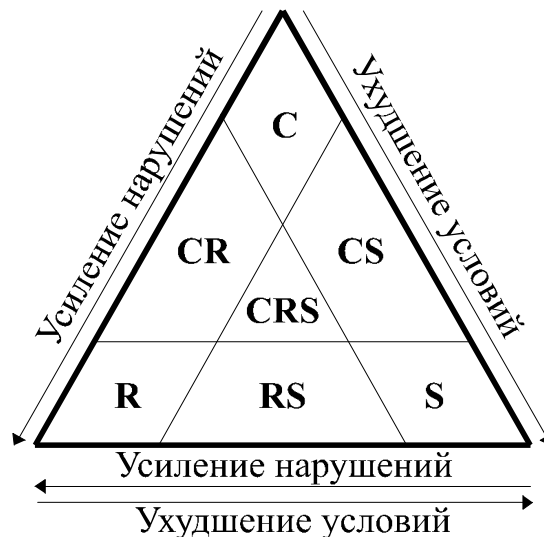


Рис. ?. Система типов эколого-фитоценотических стратегий растений по Л.Г. Раменскому – Дж.Ф. Грайму

### 3.8.1. Первичные типы стратегий

Первичные типы стратегий расположены в углах «треугольника» (они охарактеризованы в табл. ??).

**Тип C** (от англ. competitor – конкурент) – виолент, силовик, «лев». Это мощные растения, чаще деревья, кустарники или высокие травы, например, тростник обыкновенный (*Phragmites australis*) и канареечник тростниковидный (*Phalaroides arundinacea*). Виоленты обладают запасом питательных веществ, позволяющим быстро разворачивать листья, высокой скоростью роста, быстро отрастают после отчуждения фитомассы фитофагами, затрачивают мало энергии на «оборону» от фитофагов и патогенов. Виоленты держат под контролем условия среды и полностью (или почти полностью) используют обильные ресурсы местообитаний. По этой причине объемы реализованной и фундаментальной экологических ниш у виолентов совпадают.

**Тип S** (от англ. stress-tolerant – устойчивый к стрессу) – пациент, «выносливец», «верблюд». Это растения, адаптированные к неблагоприятным условиям: засухе (ксерофиты), засолению (галофиты),

дефициту света (сциофиты) или ресурсов минерального питания (олиготрофы), холодному климату (растения арктической тундры) и т. д. Пациенты обладают низкой скоростью роста. Они формируют сообщества S-модели (см. раздел ??). В силу низкого уровня конкуренции в этих сообществах объемы реализованной и фундаментальной экологических ниш у пациентов совпадают.

**Тип R** (от англ. ruderal – сорный) – эксплерент, «шакал». Это растения, обладающие слабой конкурентной способностью и произрастающие в нарушенных местообитаниях (пустыри, обочины дорог, пахотные земли и др.). Эксплеренты могут входить и в состав некоторых ненарушенных сообществ, в которых используют временно появляющиеся свободные ресурсы. Так, в лесу рано цветущие весенние эфемероиды используют ресурсы света до распускания листьев на деревьях. В пустыне однолетники-эфемеры дают вспышки обилия после дождя. Эксплеренты в составе ненарушенных сообществ быстро проходят жизненный цикл и сохраняются до следующей вспышки развития в виде банка вегетативных зачатков (весенние эфемероиды) или банка семян (пустынные эфемеры). К эксплерентам относится большинство культурных растений. В силу низкой конкурентной мощности реализованная ниша эксплерентов приближается к нулю.

Таблица ??

Сравнительная характеристика типов стратегий растений

| Признак                                                               | Тип стратегии                                                                                                                                     |                                                                                                                             |                                                                                  |
|-----------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------|
|                                                                       | виолент (C)                                                                                                                                       | пациент (S)                                                                                                                 | эксплерент (R)                                                                   |
| Абиотические условия среды                                            | Благоприятные                                                                                                                                     | Неблагоприятные                                                                                                             | Благоприятные                                                                    |
| Наличие нарушений                                                     | Нет                                                                                                                                               | Нет                                                                                                                         | Есть                                                                             |
| Уровень конкуренции растений                                          | Высокий                                                                                                                                           | Низкий                                                                                                                      | Высокий                                                                          |
| Жизненная форма                                                       | Деревья, кустарники, реже травы мезоморфного облика с широким простираем в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью | Кустарнички, невысокие деревья, многолетние травы ксероморфного облика, однолетние и многолетние суккуленты, лишайники, мхи | Однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением |
| Соотношение объемов реализованной и фундаментальной экологических ниш | Совпадают                                                                                                                                         | Совпадают                                                                                                                   | Реализованная ниша приближается к нулю                                           |
| Тип реагирования                                                      | Морфологический                                                                                                                                   | Физиолого-                                                                                                                  | Морфологический                                                                  |

|           |  |               |  |
|-----------|--|---------------|--|
| на стресс |  | биохимический |  |
|-----------|--|---------------|--|

### 3.8.2. Вторичные типы стратегий

Вторичные типы стратегий растений представляют переход между первичными типами. Видов с вторичными стратегиями больше, чем видов «чистых» первичных стратегий, особенно виолентов.

Примерами видов, имеющих стратегию виолент-пациент (CS), являются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), которая может формировать высокие древостои на бедных песчаных почвах, и все виды рода ель (*Picea*), которые являются фитоценотически сильными (обладают высокой виолентностью), но произрастают в холодном климате на бедных кислых и хорошо увлажненных почвах.

Стратегию виолент-рудерал (CR) имеют такие виды, как ольха серая (*Alnus incana*), которая разрастается на вырубках, и крапива двудомная (*Urtica dioica*) – обычный доминант фитоценозов на нарушенных почвах, богатых азотом.

Виды со стратегией рудерал-пациент (RS) встречаются редко. Например, на вытоптанных площадках вокруг колодцев в пустынной зоне произрастают виды рода ?? (*Peganum*).

Виды со смешанным типом стратегии (CRS) сочетают в своем поведении черты виолентности, пациентности и эксплерентности. К их числу относится большинство видов луговых и степных растений, хотя эти качества у разных видов представлены в разном соотношении. Например, у галомезофитов ячменя короткоостого (*Hordeum brevisubulatum*) или бескильницы расставленной (*Puccinellia distans*), а также у степных видов рода ковыль (*Stipa*) больше признаков пациентности, а у корневищных луговых растений – пырея ползучего (*Elytrigia repens*) и костреца безостого (*Bromopsis inermis*) больше признаков эксплерентности.

Анализ спектров типов эколого-фитоценологических стратегий дает ценную информацию об экологических и сукцессионных особенностях фитоценозов, раскрывающую их природу. Преобладание в фитоценозах видов-пациентов (S) свидетельствует об экстремальных условиях среды, в которых они сформировались. Наличие в фитоценозах видов со стратегией эксплерентов (R) или с вторичными типами стратегий, в состав которых входит эксплерентность (CR, CRS), свидетельствует о сукцессионной природе этих фитоценозов, периодически подвергающихся нарушениям.

### 3.9. Ресурсные виды в составе фитоценоза

При анализе флористического состава фитоценоза большой интерес представляет оценка представленности ресурсных видов. Выявляется участие следующих ресурсных групп:

- кормовые;
- лекарственные;
- медоносные;
- пищевые;
- технические;
- ядовитые («антиресурсные» растения).

Заметим, что большинство ресурсных видов растений обладает несколькими полезными качествами. Например, тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*) – лекарственное растение и медонос; адонис весенний (*Adonis vernalis*) – лекарственное, медоносное, декоративное и ядовитое растение, лопух большой (*Arctium lappa*) – растение медоносное, лекарственное и пищевое, полынь горькая (*Artemisia absinthium*) – лекарственное и пищевое растение, барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*) – пищевое, лекарственное, медоносное и декоративное растение, ирис сибирский – декоративное растение.

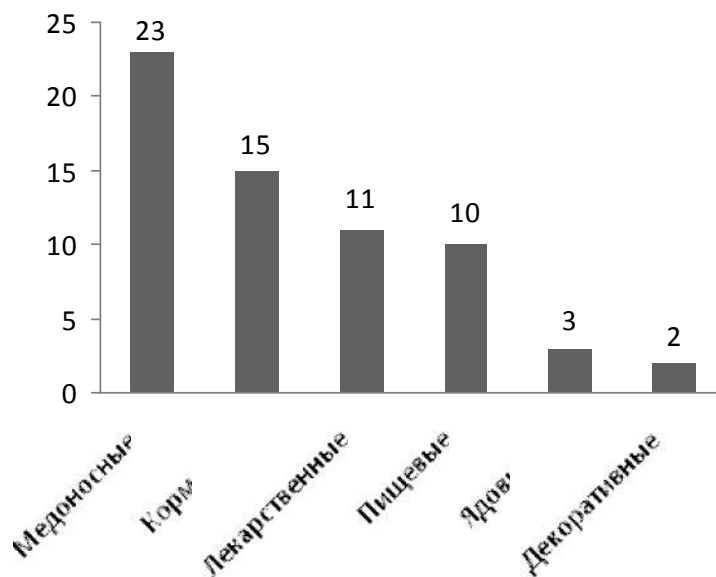


Рис. ??. Представленность ресурсных групп видов в составе фитоценоза остепненного луга

### 3.10. Редкие виды в составе фитоценоза

При изучении флористического состава фитоценоза особое внимание уделяется наличию редких видов, которые включены в Красные книги.

Последнее издание Красной книги Республики Башкортостан вышло в 2011 году. В нее включено 284 вида, в том числе: покрытосеменные – 220 видов, папоротниковидные – 10, плауновидные – 2, печеночники – 4, мхи –

25, водоросли – 1 вид. В книгу включены также лишайники – 12 видов и грибы – 10 видов.

Каждый вид отнесен к одной из следующих категорий, принятых в Красной книге Международного Союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП):

**0** (Ех, по-видимому, исчезнувшие виды): виды, не встреченные в природе в течение ряда лет, но возможно просмотренные или уцелевшие в отдельных недоступных местах;

**I** (Е, находящиеся под угрозой исчезновения): виды, подвергающиеся опасности вымирания; дальнейшее их существование невозможно без специальных мер охраны;

**II** (V, уязвимые виды): таксоны, которым, по-видимому, в ближайшем будущем грозит перемещение в категорию находящихся под угрозой исчезновения, если факторы, вызвавшие сокращение их численности, будут продолжать действовать;

**III** (R, редкие виды): таксоны, представленные небольшими популяциями, которые в настоящее время не находятся под угрозой исчезновения и не являются уязвимыми, но рискуют оказаться таковыми;

**IV** (I, виды с неопределенным статусом): таксоны, которые, очевидно, относятся к одной из предыдущих категорий, но достаточных сведений об их состоянии в настоящее время нет.

Для каждого краснокнижного вида, входящего в состав фитоценоза, составляется краткий очерк, включающий принадлежность к семейству, распространение по территории Башкортостана, эколого-биологическую характеристику, степень редкости.

### **3.11. Адвентивные виды в составе фитоценоза**

Анализ состава некоторых фитоценозов, особенно нарушенных, включает выявление фракции адвентивных (инорайонных, заносных) видов. Основным агентом перемещения видов из района в район является человек. Интенсивность заноса видов возрастала по мере роста численности народонаселения и интенсификации межконтинентальных потоков людей и товаров. В большинстве районов мира доля адвентивных видов составляет 10–20%. Во флоре Башкортостана доля адвентивных видов приближается к 20%.

На рис. ?? приведена классификация адвентивных видов.



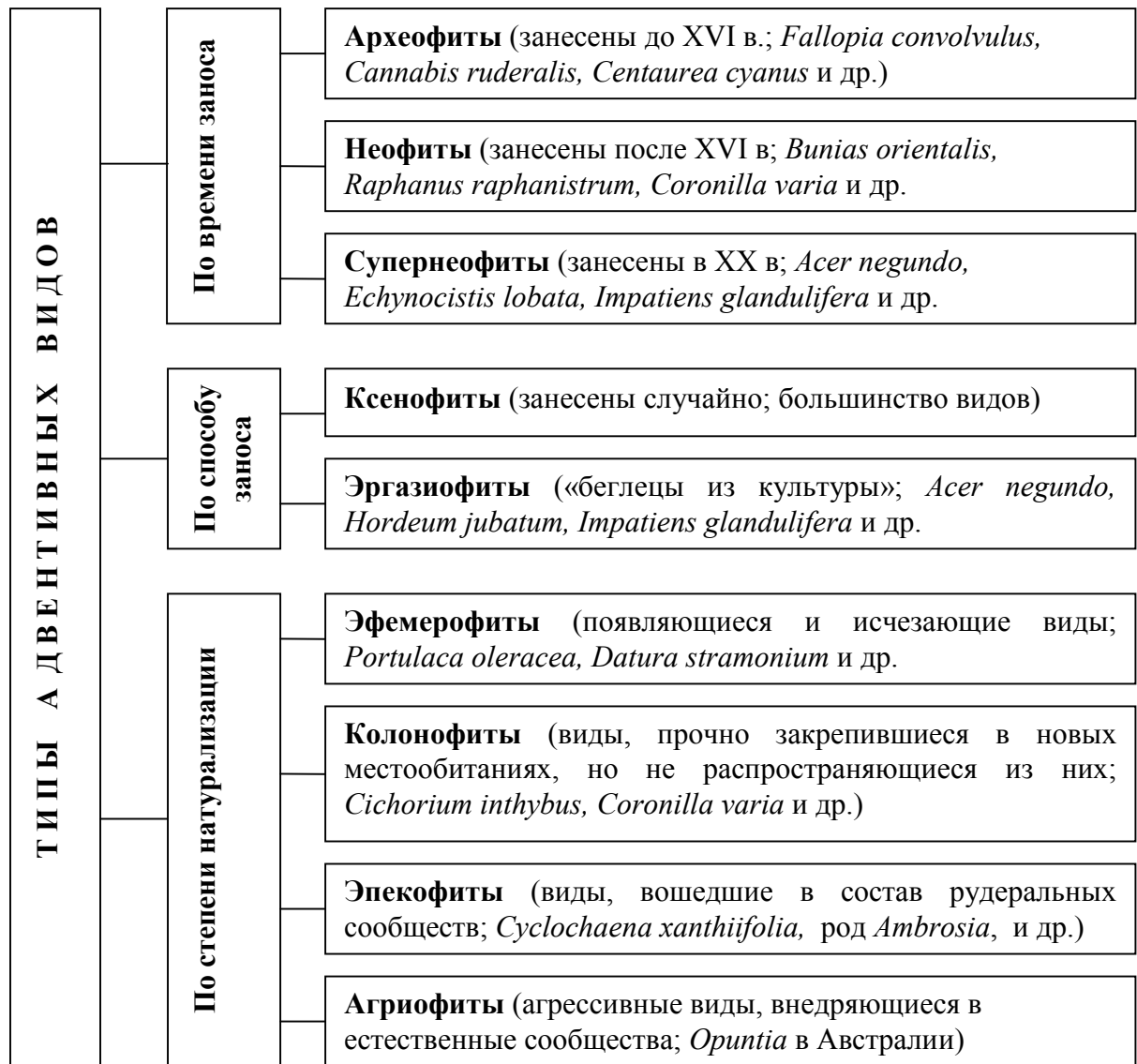
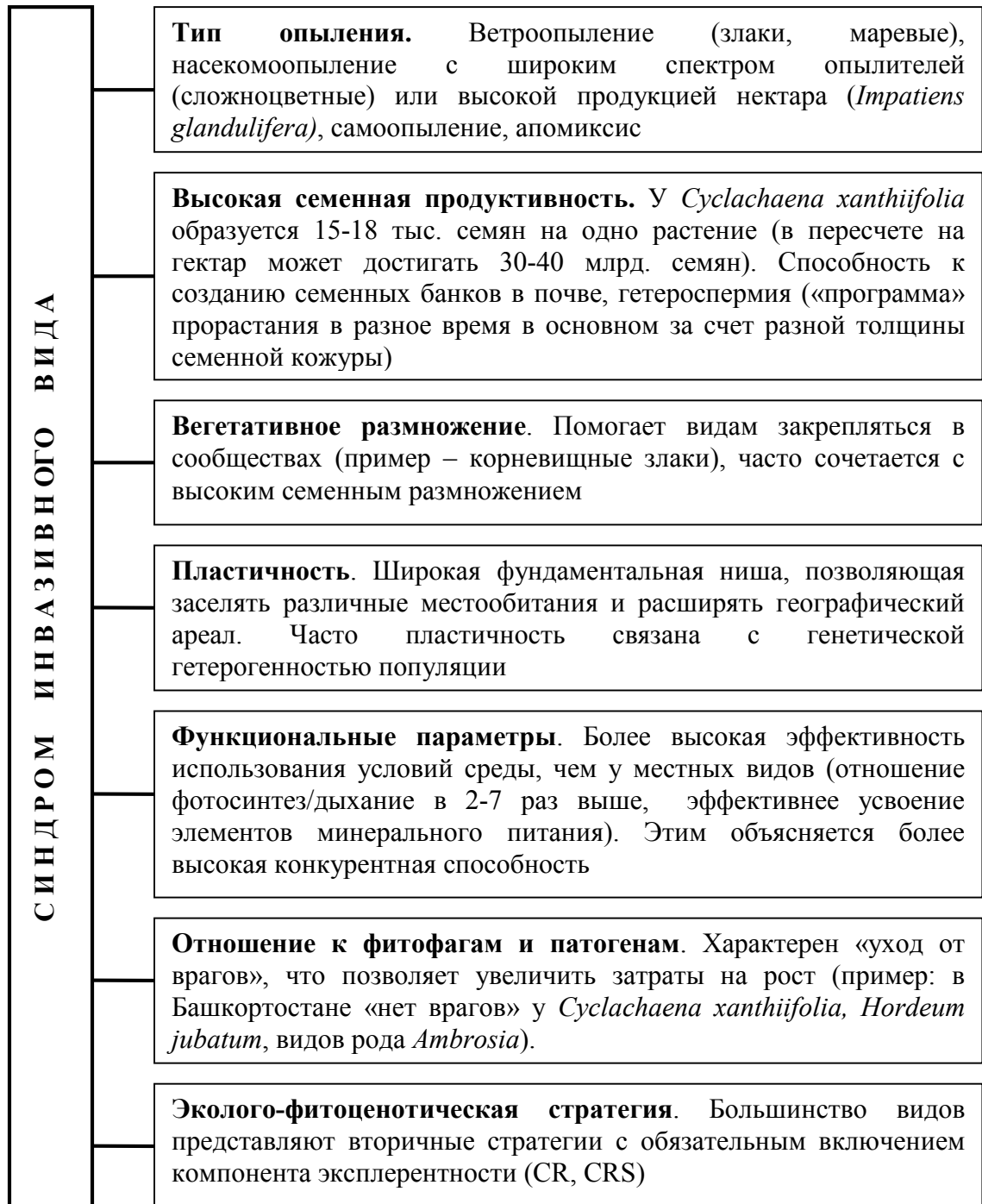


Рис. ?? . Классификация адвентивных видов

### 3.12. Инвазивные виды в составе фитоценоза

Наиболее агрессивные адвентивные виды называются инвазивными видами. Эти виды захватывают ресурсы и вытесняют виды местной флоры. Самые агрессивные инвазивные виды называются трансформерами. Для них характерен адаптивный синдром признаков, позволяющий им внедряться в фитоценозы (рис. ??).



**Рис. ?? Характеристика синдрома инвазивного вида**

Наиболее распространенными признаками, обеспечивающими успех расселения инвазивных видов, являются «уход от врагов» и высокая семенная продуктивность (интенсивный «семенной дождь»). Наличие этих признаков у инвазивных растений было причиной экологических катастроф (в понимании Ч. Элтона). Например, заселение австралийского континента опунцией (??), расселение на территории США европейского вида зверобоя (??), зарастание водоемов тропического и субтропического поясов водным гиацинтом (??).

Потенциальная возможность фитоценоза принять в свой состав инвазивные виды зависит от многих признаков, которые объединяются понятием «инвазибельность». Инвазибельность фитоценоза зависит от жесткости абиотических и биотических барьеров (наличия «свободных мест», степени благоприятности экотопа, интенсивности конкуренции, влияния фитофагов). Успешность внедрения инвазивных насекомоопыляемых видов растений зависит от их способности выиграть конкуренцию за опылителей. В благоприятных условиях выше роль биотических факторов: фитоценозы имеют высокую продуктивность и замкнуты для внедрения чуждых видов. В неблагоприятных условиях основную роль играют абиотические факторы: холодный климат, низкая обеспеченность почв элементами минерального питания, кислая реакция почвенного раствора и др.

Главными условиями, повышающими инвазибельность фитоценозов, являются:

- нарушения. Вызываются рубкой леса, созданием сельских и городских поселений, высокими пастбищными нагрузками и др.;
- наличие свободных ресурсов. Появляются в результате эмиссии оксидов азота с кислотными дождями, внесения высоких доз минеральных удобрений и др.

Инвазивные виды-трансформеры, как правило, становятся доминантами рудеральных фитоценозов, их участие в естественных ненарушенных фитоценозах невелико.

Во флоре Башкортостана выявлено 28 инвазивных неофитов, образующих многочисленное потомство и распространяющихся на значительное расстояние от родительских особей, а, следовательно, обладающих потенциальной способностью расселения на больших территориях. Подавляющее большинство из них – выходцы из Северной Америки, реже – восточноазиатские или средиземноморские виды. Почти половина видов – представители семейства Asteraceae. В последние десятилетия наблюдается активизация инвазий агрессивных неофитов североамериканского происхождения из родов амброзия (*Ambrosia*), дурнишник (*Xanthium*), галинсога (*Galinsoga*), циклохена (*Cyclachaena*), череда (*Bidens*), клен (*Acer*), ослинник (*Oenothera*) и др. (Абрамова, 2012). Эти виды представляют угрозу для фитоценозов, так как не только быстро расселяются в антропогенно нарушенных местообитаниях, но и становятся доминантами, вытесняя другие виды, а также натурализуются в естественных экотопах.

### **Вопросы для контроля усвоения материала главы 3**

??

## ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗА

В этой главе рассматриваются два вопроса: структура фитоценоза в пространстве (синморфология) и структура фитоценоза во времени (обратимые изменения фитоценоза). Синморфология изучает вертикальную структуру фитоценоза – распределение надземной фитомассы по вертикали и горизонтальную структуру – распределение фитомассы по горизонтали. Структура фитоценоза во времени отражает его изменение в сезонном и многогодичном циклах.

### 4.1. Вертикальная структура

Вертикальная структура фитоценоза отражает различия высоты разных видов растений и распределения их корневых систем по почвенному профилю. Эти параметры фитоценоза – важные оси дифференциации экологических ниш. В сомкнутом фитоценозе на разной высоте различается режим освещения, на разной глубине – режим увлажнения, засоления, а также содержание ЭМП в почвенном растворе.

Различают два основных полярных варианта вертикальной структуры фитоценоза: ярусность, когда на глаз видно расчленение фитоценоза по вертикали на достаточно четко отграниченные слои-ярусы, и вертикальный континуум, когда такие слои в фитоценозе не различаются (рис. ??.) В подземной части фитоценоза ярусность, за очень редким исключением, не наблюдается (Работнов, 1992). Ярусность характерна для лесов умеренной полосы, где четко различаются ярусы деревьев, подлеска и подроста, травяной или травяно-кустарниковый, моховой или лишайниково-моховой.

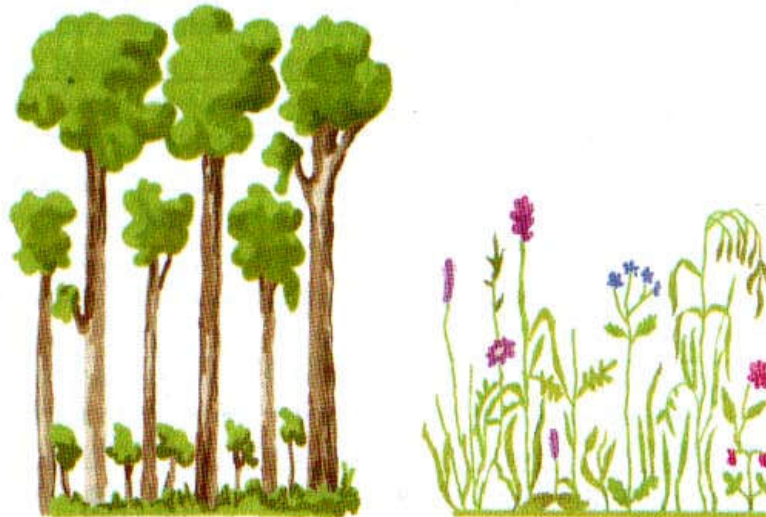


Рис. ?. Типы вертикальной структуры фитоценозов: ярусность (слева) и вертикальный континуум (справа)

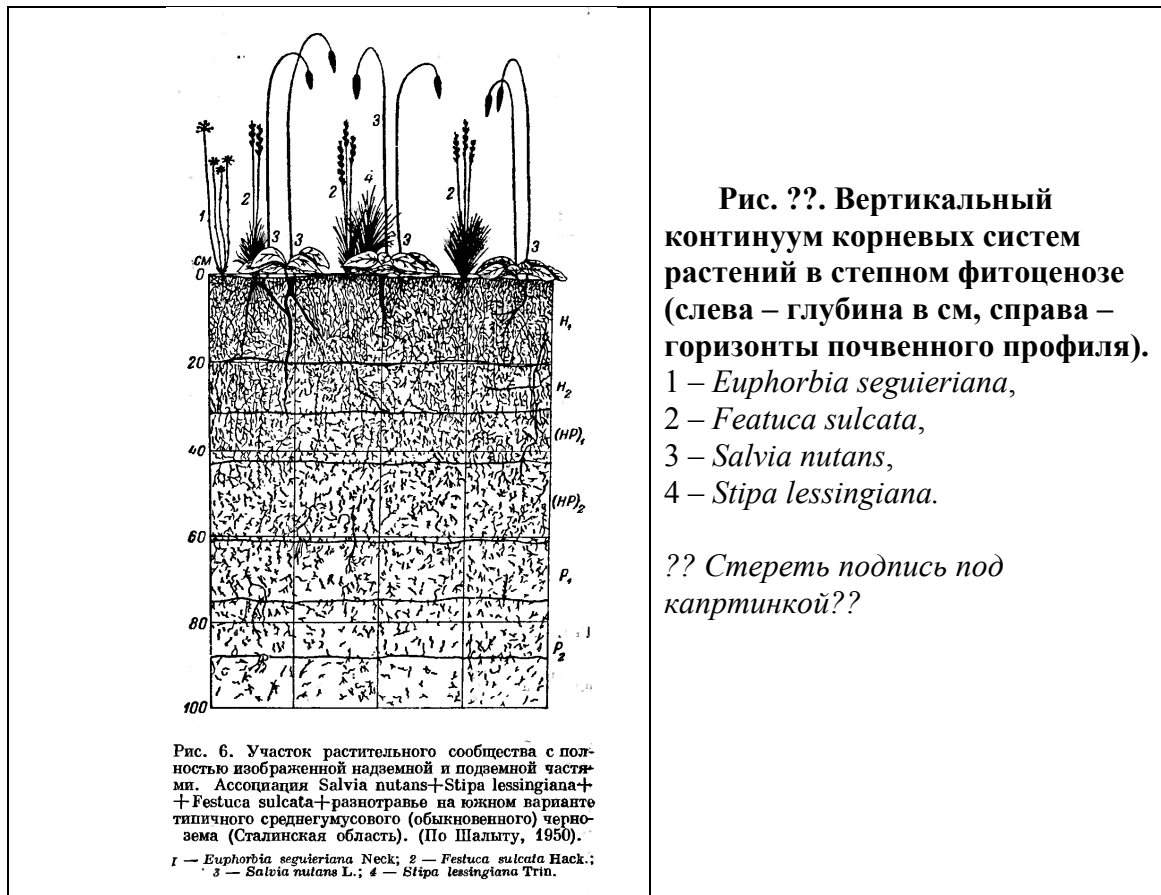
Однако в природе ярусность в целом встречается реже, чем вертикальный континуум, классическим примером которого является

вертикальная структура тропического леса. Континуальна вертикальная структура луговых и степных травостоев, реже в этих фитоценозах отмечается нечеткая размытая ярусность. В фитоценозах, где ярусности нет или она выражена недостаточно четко, вертикальный континуум может подразделяться на условные слои – фитоценотические горизонты, число которых зависит от задач исследования.

При детальном изучении распределения по вертикали фитомассы в травяных фитоценозах (например, 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, а в тропических лесах, где высота древостоя может достигать 30 м, для изучения распределения по вертикали фитомассы листьев (и распределения видов фауны и т.д.), бывает достаточно выделить 4-5 слоев.

Универсальной синтетической характеристикой вертикальной структуры фитоценоза, которая может использоваться для фитоценозов как с ярусами, так и с вертикальным континуумом, является индекс листовой поверхности (ИЛП) – отношение площади поверхности листьев к площади поверхности почвы, над которой они находятся. У разомкнутых сообществ пустынь ИЛП составляет доли единицы, у большинства луговых фитоценозов 4–6. В еловом лесу ИЛП может достигать 12, т.е. на 1 га леса приходится 12 га поверхности хвои (Работнов, 1992).

Для всех фитоценозов характерна разная глубина проникновения корневых систем и различия в распределении максимальной массы корней характерны, хотя в умеренной полосе зона корневого максимума многих видов расположена на глубине 0–30 см (рис. ??).



В то же время даже в луговом фитоценозе корни люцерны (*Medicago falcata*) или щавеля конского (*Rumex confertus*) могут углубляться в почву на несколько метров. В растительности аридных территорий большую роль играют фреатофиты – растения с глубокой (до 10 м) корневой системой, достигающей грунтовых вод, например, верблюжья колючка (*Alhagi pseudalhagi*), тростник (*Phragmites australis*) и др. Эти виды используются для индикации уровня грунтовых вод при выборе места для бурения скважин.

Разная глубина проникновения корней – яркий пример дифференциации экологических ниш. Так, в солонцеватых степях в верхнем надсолонцовом слое расположены корни растений-гликофитов – типчака (*Festuca valesiaca*), ковылей (*Stipa*), степного разнотравья (таволга обыкновенная – *Filipendula vulgaris*, подмаренник настоящий – *Galium verum*) и бобовых (клевер горный – *Trifolium montanum*), а в солонцовом горизонте – корни галофитов, таких как виды рода лимониум (*Limonium*) или полынь Лерха (*Artemisia lerchiana*).

В пустыне Гоби (Монголия) описаны фитоценозы с участием саксаула (*Haloxylon ammodendron*) и тростника, в которых злак с более глубокой корневой системой использует грунтовые воды, недоступные саксаулу.

В агрофитоценозах по-разному распределены корневые системы зерновых культур и сорных растений. Если количество сорняков не превышает порога вредоносности (т.е. того количества, начиная с которого происходит существенное снижение урожаев), то они полезны

агрофитоценозу: их корневые системы более глубокие и они не только возвращают в пахотный горизонт смытые в глубь почвы удобрения, но и накапливают вносимые удобрения в своих запасающих органах. При перегнивании запасающих органов сорных растений ЭМП возвращаются в почвенный раствор.

## 4.2. Горизонтальная структура

Регулярное и случайное распределение видов в фитоценозах встречается довольно редко. Чаще всего виды распределены неслучайно и образуют группы, однако, как правило, в итоге суммирования неслучайных распределений видов складывается случайная горизонтальная структура фитоценоза.

В некоторых случаях в горизонтальной структуре фитоценоза выявляются закономерно повторяющиеся пятна, различающиеся составом видов или их количественным соотношением, связанным с фитоценоотическими причинами. Эти пятна называют микрогруппировками, а фитоценоз, в котором они выражены, называется мозаичным.

Различаются следующие варианты мозаичности фитоценозов.

**Регенерационные мозаики** – неоднородность фитоценоза, связанная с возобновительным процессом. Масштаб пространственной выраженности этого процесса в травяных фитоценозах измеряется сантиметрами и дециметрами, а в лесах он достигает десятков и сотен метров.

При выпадении деревьев в лесу образуются «окна» (гэпы – gaps), зарастающие видами, специально приспособленными к такому «ремонту» древостоев. Это наиболее характерно для тропических лесов, в которых представлены две группы видов: *дриады* – основные виды и *номады* – виды, которые временно поселяются в «окнах», и под их пологом постепенно восстанавливаются дриады.

В таежных лесах «окна» зарастают березой (*Betula*), ольхой (*Alnus incana*) и ивами (*Salix*), играющими роль растений-«нянь» для ели. В широколиственных лесах окна зарастают лещиной (*Corylus avellana*) и осиной (*Populus tremula*).

**Клоновые мозаики** – 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 – микрогруппировка имеет вид кольца из папоротника, внутри которого растут злаки. Постепенно кольцо распадается на отдельные части, которые в

свою очередь разрастаются в новые круглые клоны со стареющей центральной частью, и т.д. (см. также раздел 5.7.).

Из куртин степных кустарников также формируются микрогруппировки. Так, в Монголии кустарник *Caragana microphylla* разрастается круглыми куртинами, диаметр которых увеличивается с возрастом. Внутри куртины скапливаются эоловые наносы, образуя холмик, на котором поселяются рудеральные растения. Лучше всего в такой микрогруппировке растет *Stipa krylovii*, так как именно он находит защиту от пасущихся животных.

Чешские исследователи (Herben et al., 1993a,b) назвали виды, способные разрастаться и формировать клоновые мозаики, «партизанами», противопоставив их видам—«сидням», длительное время произрастающим в одном и том же месте в фитоценозе (его называют *микросайтом*, или *микроместообитанием*).

**Фитоэнвайроментальные мозаики** — неоднородность фитоценоза, связанная 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.

Были описаны микрогруппировки, образованные *Trifolium montanum* в Башкортостане в пойме реки Белой (рис. ??).

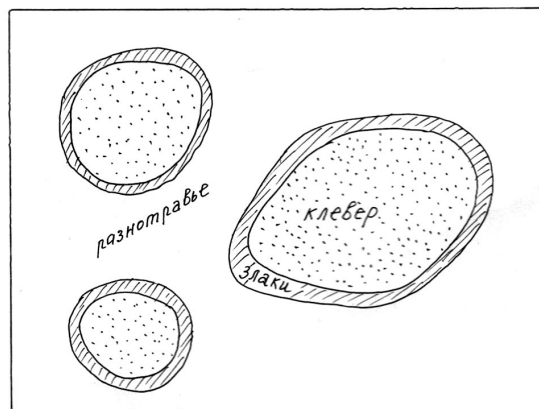


Рис. ?. Пример фитоэнвайроментальной мозаики фитоценоза, формирующейся под влиянием *Trifolium montanum*

Внутри круглых пятен клевера диаметром 5–7 м в результате конкуренции за свет подавлены и злаки, и разнотравье. Вокруг пятен клевера — «центра» — густым «ободом» 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» злаки, бобовые и разнотравье растут примерно в одинаковом соотношении.

**Зоогенные мозаики.** Возникают в результате воздействия животных. Это внешний фактор для фитоценоза, и при достаточно длительном



последствиями его (более 10 лет) формируется комплексность. Пример комплексности растительности – пятна растений-рудералов на пороях грызунов в степной зоне.

Если неоднородность растительности формируемая животными, исчезает в течение 5-10 лет, то наблюдается мозаика по типу «зоогенной карусели». Примеры такой «карусели» – пятна рудеральной растительности на пороях кабанов и на экскрементах крупных фитофагов. Микрогруппировки в таких пятнах имеют обедненный видовой состав, и в них могут преобладать виды растений из почвенных банков семян и эндозоохорно распространяющиеся виды однолетних злаков.

Микрогруппировки изменчивы. О динамике микрогруппировок с орляком и смене в «окнах» тропического леса номад дриадами мы говорили при обсуждении регенерационной мозаики лесных фитоценозов. Постоянно сменяются виды и в травяных фитоценозах в соответствии с моделью «карусели» (van der Maarel, Sykes, 1993). При «карусели» микрогруппировки не всегда различаются на глаз, так как мозаичность формируется в масштабе нескольких десятков сантиметров, поэтому выявить ее можно только при детальном стационарном исследовании, поскольку рядом могут находиться разные стадии «карусели». Авторы модели «карусели» образно сравнили процессы регенерационной динамики фитоценозов с фугой, когда в разных голосах поочередно проходит одна и та же музыкальная тема.

Таким образом, все формы мозаичности фитоценозов – это отражение модели «карусели». В результате «карусели» могут образовываться повторяющиеся микрогруппировки, которые после определенного времени существования переходят друг в друга.

Феномен мозаичности используется, хотя и 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 вытеснять бобовые из травостоя.

Опыт создания мозаичных посевов из чередующихся полос злаков и бобовых или расположенных в шахматном порядке клеток (размером 4 м<sup>2</sup>) злаков и бобовых показывает, что эти посевы устойчивее и продуктивнее, чем сплошные.

#### **4.3. Структура во времени (обратимые изменения фитоценоза)**

Фитоценозы постоянно изменяются во времени, подстраивая свою структуру и функцию под изменения условий среды – суточные, сезонные, многолетние. Кроме того, на временную структуру фитоценозов влияют ритмы развития отдельных видов (периодичность цветения, плодоношения и т.д.). На наземные фитоценозы 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 cocciferum*) листья в ночное время лежат на поверхности воды, а в дневные часы поднимаются над ней. Значительно большее значение для наземных фитоценозов имеют изменения окружающей среды в течение года и в разные годы.

#### 4.3.1. Сезонные изменения

В состав фитоценозов входят виды с разными циклы сезонного развития (феноритмотипами), и потому в течение сезона многократно изменяется облик фитоценозов – 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.В. Алехин (1986) описал сезонные изменения фитоценозов в Курских степях на территории заповедника «Стрелецкая степь»:

- 1) аспект бурых мертвых остатков прошлогодней травы, цветущих растений еще нет;
- 2) синий аспект сон-травы (??);
- 3) аспект горюцвета весеннего (), гиацинта () и свежей зеленой травы;
- 4) цветистый аспект первоцвета весеннего (), чины весенней (), ветреницы лесной (), ириса безлистного () и др.;
- 5) аспект массово цветущих незабудки () и ковыля перистого ();
- 6) аспект костреца берегового (), шалфея () и козлобородника ();
- 7) белый аспект клевера горного (), нивяника () и лабазника обыкновенного ();
- 8) отцветание основных видов растений;
- 9) бурый аспект усыхающего травостоя.

В разные годы в Курских степях удастся наблюдать от 8 до 12 аспектов.

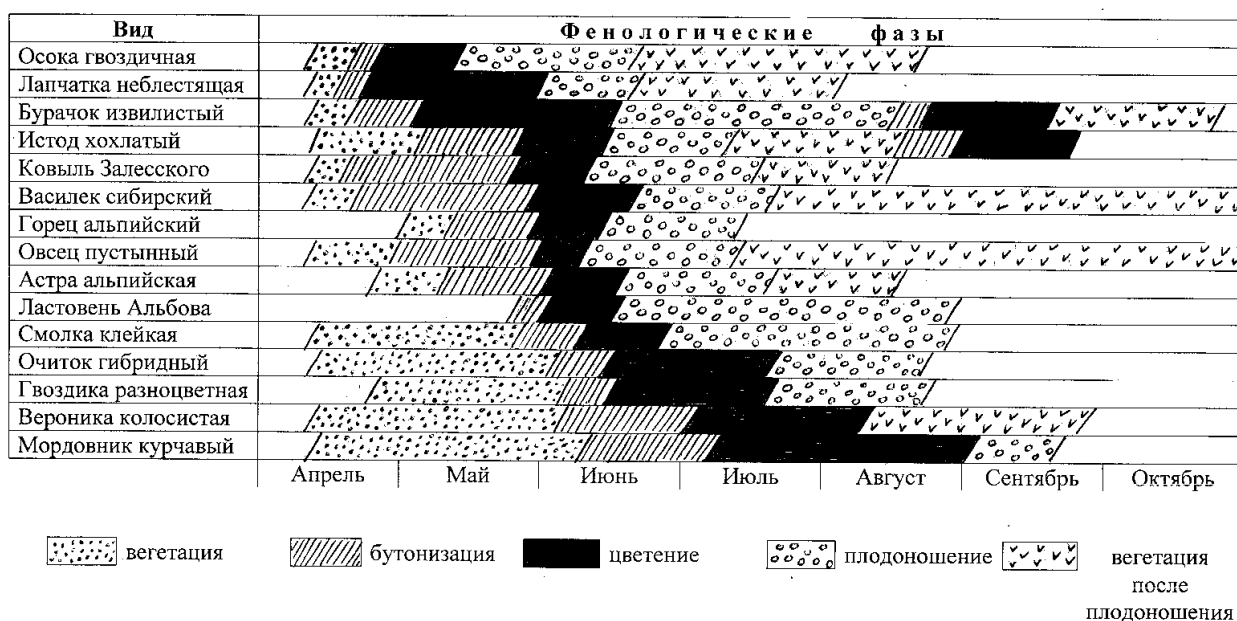


Василий Васильевич Алехин  
(1882-1946) – основатель московской школы  
геоботаников, замечательный знаток степей  
европейской части России

Разновременность сезонного развития видов, входящих в состав фитоценоза, позволяет им дифференцировать экологические ниши и снизить уровень конкуренции за ресурсы.

Фенологические наблюдения являются одним из наиболее распространенных вариантов стационарных наблюдений за фитоценозами. 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. ?? и ??, составленным по данным Т.В. Жирновой, показаны фенологический спектр и кривая цветения степного фитоценоза на территории Башкирского государственного заповедника. Характерно, что некоторые виды вторично зацветают во второй половине лета. Эта двувёршинность является особенностью кривых цветения степных фитоценозов.



**Рис. ??.** Фенологический спектр степного растительного сообщества  
(Башкирский государственный заповедник, список видов сокращен).

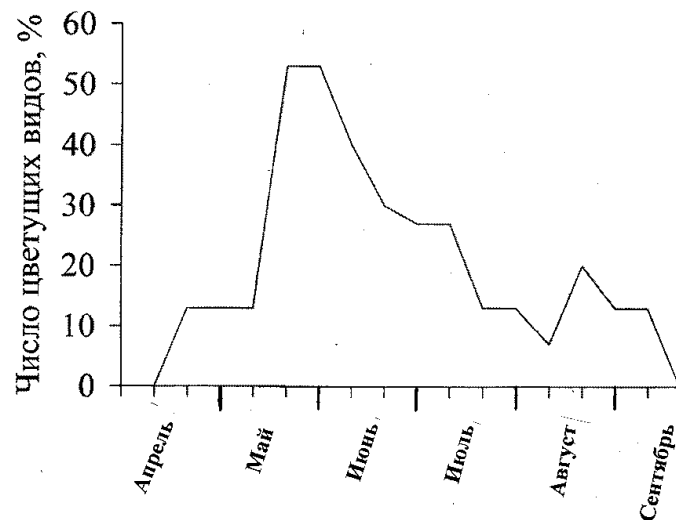


Рис. ??. Кривая цветения степного растительного сообщества (Башкирский государственный заповедник)

Результаты фенологических наблюдений имеют не только теоретическое, но и практическое значение: они необходимы при составлении графиков пастбищного использования травостоев или их скашивания, так как с фенологической фазой растений связана урожайность и качество корма, а также отавность (отрастание после стравливания или скашивания) травостоев.

#### 4.3.2. Разногодичные изменения

Для обозначения разногодичных изменений фитоценозов используется термин «флюктуация». Флюктуации вызываются различными факторами, внешними и внутренними по отношению к фитоценозу, продолжительность их цикла не превышает 10 лет (более длительные циклические изменения рассматриваются как циклические сукцессии). Т.А. Работнов (1992) предложил различать следующие типы флюктуаций фитоценозов.

**Экотопические (климатогенные) флюктуации.** Это наиболее обычный тип флюктуаций. К примеру, облик луговых фитоценозов в результате экотопических флюктуаций может изменяться до неузнаваемости. По данным В.А. Михеева (1946), 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 – лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), василисник простой (*Thalictrum simplex*), герань луговая (*Geranium pratense*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*) и др.

В сухой год урожайность снижалась до 4 ц/га, и травостой был представлен степными видами – типчаком (*Festuca valesiaca*) и мятликом узколиственным (*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.

Еще более ярко экотопические флюктуации выражены в пустынных фитоценозах. В них периодически в благоприятные периоды года массово развиваются однолетники из числа эксплерентов. Р. Уиттекер (1980), изучавший фитоценозы пустыни Сонора, пришел к выводу, что для разных вариантов благоприятных периодов (с дождями, выпадающими в разное время года) имеются свои наборы видов. Поэтому для выявления всего потенциально возможного видового состава пустынных фитоценозов нужно не менее 10 лет.

**Пирогенные (связанные с пожарами) флюктуации.** Такие флюктуации происходят в фитоценозах средиземноморского типа, а также в некоторых других типах фитоценозов, адаптированных к влиянию пожаров. За счет подземных органов многолетников и семян, которые затаскивают в почву муравьи и другие насекомые, фитоценозы полностью восстанавливаются за срок менее 10 лет.

**Фитоциклические флюктуации.** Эти флюктуации связаны с особенностями биологических ритмов растений, входящих в состав фитоценозов. Так, дуб (*Quercus robur*) обильно плодоносит в среднем один раз в четыре года, и на следующий после этого год в напочвенном покрове фитоценоза будет много его всходов. Виды клевера (*Trifolium pratense*, *T. montanum*) обильно цветут один раз в четыре-пять лет (в т.н. клеверные годы). Именно в клеверные годы можно наблюдать формируемую *Trifolium montanum* фитоэнвайроментальную мозаику, о которой говорилось в предыдущем разделе.

**Зоогенные флюктуации.** Эти флюктуации фитоценозов обусловлены массовым развитием какого-либо вида животного-фитофага (этот вид может появиться в фитоценозе 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. 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 вострета (*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.

**Антропоические флюктуации.** Эти флюктуации связаны с изменениями антропогенного влияния на фитоценозы. Например, при разном режиме выпаса скота может изменяться состав травостоя пастбищ. При периодическом внесении минеральных удобрений изменяется состав фитоценозов естественного луга (однако при регулярном внесении удобрений происходит сукцессия с обеднением видового состава). Состав фитоценозов, расположенных в сфере влияния промышленных предприятий, может изменяться под действием однократных или периодических эмиссий веществ, загрязняющих атмосферу и почву.

## **ГЛАВА 5. КЛАССИФИКАЦИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ**

Классификация является важнейшим элементом любой науки, по словам великого Линнея, ее «Ариадниной нитью». Фитоценология не представляет исключения из этого правила – классификация растительности (синтаксономия) всегда была ее центральным разделом.

Год 1910, когда на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе было принято определение растительной ассоциации как основной единицы классификации растительности (аналога вида у растений), рассматривается как «день рождения» фитоценологии.

### **5.1. Синтаксономия и таксономия**

Синтаксономия использует опыт таксономии, которая к началу прошлого столетия была уже развитой наукой. Сложность классификации растительности объясняется тем, что в отличие от растений фитоценозы – это условно однородные части многомерного континуума растительности.

Таксономисты хотя бы в некоторых семействах имеют возможность выделять реально существующие дискретные биологические виды и, используя их как эталоны, в том же масштабе разбивать на условные таксономические виды те совокупности растений, в которых биологические виды установить нельзя, например, в случае если растения представляют гибридирующие полувида (сингамеоны) или микровиды (жорданоны). В синтаксономии таких эталонов нет. Масштаб ассоциаций и других синтаксономических единиц родился из коллективного опыта создания классификаций, удобных для использования.

Сложность классификации фитоценозов, кроме того, усиливается невысоким уровнем их целостности. Экология разных видов растений индивидуальна и потому взаимозависимость их распределений на градиентах

среды может быть слабой. В итоге архетипы (диагностические комбинации видов, по которым различаются синтаксоны) оказываются весьма «рыхлыми», что в корне отличает синтаксономию от таксономии. В таксономии признаки класса, порядка, семейства, рода в большинстве случаев представлены у всех входящих в их состав видов. Например, у каждого растения семейства *Lamiaceae* двугубый цветок, четырехгранный стебель, супротивные листья и др.

В синтаксономии диагностические виды, составляющие архетипы высших единиц (классов, порядков, союзов), не обязательно (и даже редко) в полном составе представлены во всех фитоценозах этих единиц. А некоторые маловидовые фитоценозы, например водных макрофитов, вообще не имеют архетипа высших единиц и включают те же самые диагностические виды, на основе которых выделены низшие единицы (ассоциации).

Поэтому синтаксономисты должны были искать свои методические подходы к выделению иерархических типов – синтаксонов. Иным было основное направление поиска критериев для установления типов. В таксономии система основывалась на устойчивых морфологических признаках (по преимуществу, цветка), гипотетически отражающих филогенетические закономерности формирования разнообразия растений, в синтаксономии – на отражении в фитоценозах свойств экотопов и стадий сукцессии (т.е. главных организующих факторах формирования фитоценоза).

Основные различия таксономии и синтаксономии показаны в табл. ??.

Таблица ??

## Сравнение таксономии и синтаксономии

| Признак                                                                       | Таксономия                                                                                                                                                                              | Синтаксономия                                                                                                                          |
|-------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Объект классификации                                                          | Реально существующие особи растений или их части у вегетативноподвижных растений                                                                                                        | Фитоценозы – условно ограниченные и условно однородные части континуума                                                                |
| Критерии классификации                                                        | <i>Основные:</i> строение генеративных органов, вегетативные признаки (включая габитус растения).<br><i>Дополнительные:</i> условия местообитания, тип фитоценоза, географический район | <i>Основные:</i> флористический состав и физиономия (доминанты).<br><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.<br><i>Таксономические виды</i> – условно однородные и часто интерградирующие (связанные переходами) группы популяций 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 растений относится к тому или иному таксономическому виду (реже он рассматривается как гибрид между двумя видами)                                                                                                                                                                                                                               | Неполный. Часть фитоценозов, имеющих переходный характер не описывается при полевом исследовании или выбраковывается при последующей обработке геоботанических описаний                                                                                                  |
| Принцип построения классификационной иерархии          | Морфологический и генетический и                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | Экологический (флористический и физиономический) и синдинамический                                                                                                                                                                                                       |
| Выраженность архетипа                                  | Более или менее чёткая. Архетипы низших рангов включают большинство признаков архетипов высших рангов, число различающихся признаков архетипа по этой причине тем больше, чем ниже таксономический ранг                                                                                                                                                                  | Как правило, нечёткая, особенно у синтаксонов высших рангов. Включение признаков архетипов высших единиц в архетипы низших рангов неполное. Зависимость возрастания числа признаков архетипа при понижении синтаксономического ранга прослеживается редко                |
| Жёсткость 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 высшим единицам, велика. Синтаксономическое скольжение достаточно обычно                                                                                     |



## 5.2. Основные подходы к классификации

В фитоценологии используется два основных подхода к классификации фитоценозов – доминантный (физиономический) и флористический. При этом, как отметил Р. Уиттекер, проявилась «экология экологов»: на выбор критериев классификации влияли особенности изучаемой растительности. Фитоценологи, классифицирующие лесную растительность с выраженными доминантами, использовали доминантные критерии (северная традиция), а исследователи средиземноморских травяных и кустарниковых сообществ без выраженных доминантов – флористические критерии (южная традиция).

В настоящее время в подходах к классификации четко наметилась тенденция унификации. Рассмотрим наиболее распространенные подходы.

### 5.2.1. Классификация по доминантам

Физиономические классификации (на основе жизненных форм доминантов) представляют северную традицию. Они были разработаны при систематизации лесных фитоценозов с выраженными доминантами-эдификаторами.

В СССР (до начала 1970-х гг.) по доминантам классифицировалась любая растительность вне зависимости от того, насколько выражены доминанты и в какой степени они влияют на состав фитоценозов. Основоположником этой классификации были академик В.Н. Сукачев и крупный исследователь луговой растительности А.П. Шенников.



В.Н. Сукачев  
(1888-1962)



А.П. Шенников  
(1880-1967)

Основными единицами этой классификации были формации (совокупности фитоценозов с одним доминантом, реже с группой доминирующих видов) и ассоциации, которые выделялись по двум-трем доминантам. Эта простая система в какой-то мере оправдывала себя в лесах. В лесных фитоценозах доминанты устойчивы и являются эдификаторами, влияющими на состав видов напочвенного покрова. Формации (дубняк, сосняк, лиственничник) и ассоциации (ельник-кисличник, дубняк снытевый и др.) было легко выделить уже в ходе полевых исследований.

Однако этот подход оказался полностью неприемлемым для сменно-доминантной растительности лугов и тем более агроценозов (сообществ посевов). Доминанты в этих сообществах меняются не только в разные годы, но и в разные сезоны одного года. Поэтому одно сообщество в разные годы и даже в разные сезоны года нужно было относить к разным ассоциациям и формациям. Кроме того, качество классификаций (любого типа растительности) ухудшалось различиями экологических и географических ареалов доминантов. Так, формация эвритопо-космополита сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), которая имеет очень широкий ареал (сосна может произрастать и на сфагновых болотах, и на известковых скалах), была по объему несопоставима с формацией стенотопа ольхи-черной (*Alnus glutinosa*), связанной с низинными эвтрофными болотами; формация стенотопа-олиготрофа душистого колоска (*Antoxanthum odoratum*) – с формациями эвритопов пырея ползучего (*Agropyron repens*) или щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa*).

Еще менее информативными были единицы доминантной классификации пашенных фитоценозов, в которых доминант определяется человеком, а состав сегетальных видов связан с типом почвы и почвенным банком семян. Он почти без изменений сохраняется на разных стадиях севооборота, и только на фазе пропашных культур резко возрастает обилие малолетних видов. Поэтому формации пшеничная, кукурузная, ржаная и др. и ассоциации пырейно-пшеничная, ховощево-ячменная, разнотравно-гороховая или марево-кукурузная не имели никакого экологического содержания.

В итоге в 1970-1990-е гг. доминантный подход был постепенно вытеснен флористическим подходом Браун-Бланке, хотя доминантные типы по сей день используются в России и США для предварительной ориентации в разнообразии фитоценозов.

## 5.2.2. Биомы

В современной фитоценологии физиономические критерии классификации фитоценозов используются для установления высших единиц биогеографической классификации Земли – биомов. Биом – это совокупность фитоценозов с господством одной жизненной формы, с которым связаны все другие компоненты экосистемы. В отечественной

географии биому соответствует природная зона – тундровая, хвойных лесов, широколиственных лесов, лесостепная, степная, полупустынная и т.д.

Существует несколько систем биомов (Х. Вальтера, Ю. Одума, Р. Уиттекера), из которых самая простая – система Ю. Одума (1986). Приведем ее с краткими комментариями.

**Тундры** – безлесные пространства, расположенные севернее лесного биома.

**Тайга** – лесные территории с доминированием хвойных деревьев (ели – р. *Picea*, сосны – р. *Pinus*, пихты – р. *Abies*, лиственницы – р. *Larix*).

**Широколиственные листопадные леса** – южная часть лесной зоны с более теплым, чем в биоме тайги, климатом. Основные доминанты лесов – бук (р. *Fagus*), дуб (р. *Quercus*), липа (р. *Tilia*), ильм (р. *Ulmus*), береза (р. *Betula*), осина (р. *Populus*).

**Степи** – безлесные пространства с черноземными почвами, растительный покров которых сформирован главным образом злаковыми фитоценозами с преобладанием ковылей (р. *Stipa*), типчака (*Festuca valesiaca*) и других засухоустойчивых растений. Между биомами широколиственных леса и степи расположен экотон – **лесостепь**, где чередуются участки леса и степи, в основном благодаря влиянию хозяйственной деятельности человека.

**Саванны** – территории, где доминируют травяные фитоценозы с разреженным покровом деревьев в теплых и достаточно увлажненных условиях (количество осадков – 1000–1500 мм/год).

**Чапараль и жестколистные леса** – биом засушливого климата с обильными зимними дождями. Распространен в Средиземноморье, Северной Америке и Австралии.

**Аридные пустыни** – пространства, где количество осадков меньше 250 мм/год. Растительность представлена кустарниками, кустарничками, реже деревьями (например, саксаулом – р. *Haloxylon*). В видовом составе фитоценозов большую роль играют эфемеры, которые дают вспышки обилия после дождей.

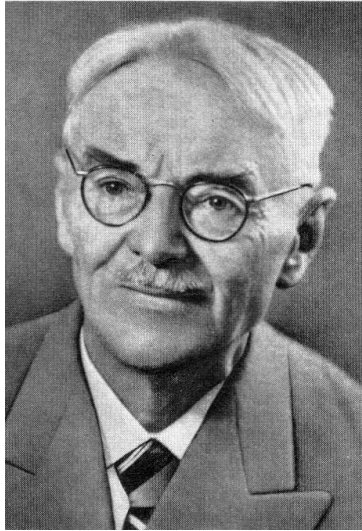
**Полувечнозеленые сезонные (зимнезеленые) тропические леса** – тропические районы с периодами засухи летом или зимой.

**Тропические (вечнозеленые) дождевые леса** – тропические районы, где количество осадков превышает 2000 мм/год при отсутствии длительных засушливых периодов.

Ю. Одум предложил также классификацию биомов пресноводных и морских экосистем, которую мы не рассматриваем.

### 5.2.3 Флористическая классификация

Принципы флористической классификации были разработаны в начале 1920-х гг. швейцарским геоботаником Ж. Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet).



**Жозья Браун-Бланке  
(1884-1980)**

Создатель метода  
флористической  
классификации  
растительных сообществ.  
«Фитоценологический Линней»

Флористическая классификация основывается на положении о том, что видовой состав фитоценоза, вне зависимости от наличия или отсутствия доминантов, отражает условия среды, в которых он сформировался. Из состава фитоценозов выделяются виды-индикаторы, которые используются как диагностические виды типов фитоценозов (синтаксонов).

В первой половине XX в. принципы флористической классификации получили широкое распространение в европейских странах и Японии. После 1980 г. эти принципы стали использоваться фитоценологами СССР и России.

Более подробно принципы и методы флористической классификации фитоценозов рассмотрены в следующей главе.

## ГЛАВА 6. ПОДХОД Ж. БРАУН-БЛАНКЕ

Подход Браун-Бланке имеет развитую методологию и методы классификации фитоценозов. Методологией подхода является редукционизм – разбиение континуума растительности на условно дискретные типы фитоценозов разного уровня.

### 6.1. Критерии флористической классификации

Синтаксоны флористической классификации устанавливаются на основе диагностических видов, среди которых различаются характерные, дифференцирующие и константные (табл. ??).

Таблица ??

**Группы диагностических видов, использующиеся для различения синтаксонов (установление синтаксона В)**

| Группа диагностических видов | Синтаксон |   |   |
|------------------------------|-----------|---|---|
|                              | А         | В | С |

|                                     |  |  |  |
|-------------------------------------|--|--|--|
| Характерные («свои») Виды           |  |  |  |
| Дифференцирующие («заходящие») виды |  |  |  |
|                                     |  |  |  |
| Константные («проходящие») виды     |  |  |  |

**Характерные («свои») виды.** Это виды, которые встречаются в фитоценозах только одного синтаксона (или центрированы в нем, т.е. встречаются чаще, чем в других синтаксонах). Практика показала, что характерные виды для растительных ассоциаций – большая редкость. В синтаксонах более высокого ранга характерных видов больше.

**Дифференцирующие («заходящие») виды.** Это виды с широким экологическим диапазоном, которые диагностируют синтаксоны краями своих экологических амплитуд. Например, типчак (*Festuca valesiaca*) – самый распространенный вид в степной растительности, поэтому он не является диагностическим видом для различения синтаксонов степной растительности. Однако если типчак заходит в луговые фитоценозы, то он становится индикатором периодов пересыхания почвы и дифференцирующим видом для установления синтаксонов, связанных с такими условиями переменного водного режима. Аналогично луговые виды – лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*) или овсяница луговая (*Festuca pratensis*), широко распространенные в луговых фитоценозах, являются дифференцирующими видами для установления ассоциаций степей на почвах с периодом переувлажнения. Л.Г. Раменский называл такие «заходящие» виды детерминантами.

**Константные («проходящие») виды.** Эти виды встречаются в фитоценозах нескольких синтаксонов, тем не менее, их также используют при диагнозе, так как они представляют диагностические комбинации высших единиц, которые рассматриваются далее.

Три перечисленные группы диагностических видов составляют диагностическую комбинацию синтаксона.

В табл. 1 показана схема диагноза синтаксона «В». Этот синтаксон устанавливается по представленности «своих» видов и видов, заходящих из синтаксонов «А» и «С». В состав диагностической комбинации входит также группа «проходящих» видов, которые представлены в трех синтаксонах – А, В и С.

## 6.2. Синтаксономические ранги и номенклатура

Во флористической классификации растительности используются пять основных синтаксономических рангов: класс, порядок, союз, ассоциация, субассоциация. Кроме того, могут выделяться единицы ранга ниже

субассоциации – вариант, фация. Как дополнительные единицы иногда устанавливаются подсоюзы.

При наименовании синтаксона, в отличие от наименования таксона, указывается не только его автор, но и дата установления. Последнее связано с бóльшей условностью синтаксонов по сравнению с таксонами, недостаточной четкостью критериев их различения и потому возможностью появления разных названий для одного и того же типа фитоценоза и одного названия для разных типов фитоценозов. Указание даты позволяет определить приоритетное название.

В табл. ?? приведены примеры названий синтаксонов для двух типов растительности: сегетальной (сообществ полевых сорняков) и луговой.

Таблица ??

Номенклатура синтаксонов флористической классификации

| Синтаксономический ранг | Окончание      | Примеры                                                        |                                                                                |
|-------------------------|----------------|----------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|
|                         |                | Сегетальная растительность                                     | Луговая растительность                                                         |
| Класс                   | <b>-etea</b>   | Stellarietea mediae Tx. et al. ex von Rochow 1951              | Molinio-Arrhenatheretea R.Tx. 1937                                             |
| Порядок                 | <b>-etalia</b> | Centaureetalia cyani Tx. et al. ex von Rochow 1951             | Galietalia veri Mirkin et Naumova 1986                                         |
| Союз                    | <b>-ion</b>    | Galeopsis bifidae Abramova in Mirkin et al. 1985               | Trifolion montani Naumova 1986                                                 |
| Подсоюз                 | <b>-enion</b>  |                                                                | Caricenion praecocis Mirkin et Naumova 1986                                    |
| Ассоциация              | <b>-etum</b>   | Galeopsetum bifidae Abramova in Mirkin et al. 1985             | Polygono sibirici-Puccinellietum tenuiflorae Mirkin et al. 1985                |
| Субассоциация           | <b>-etosum</b> | Galeopsetum bifidae fumaretosum Abramova in Mirkin et al. 1985 | Polygono sibirici-Puccinellietum tenuiflorae alopecuretosum Mirkin et al. 1985 |
| Вариант                 |                | Typicum                                                        | Typicum                                                                        |
| Фация                   | <b>-osum</b>   | Chenopodiosum albae                                            | Glaudosum maritimae                                                            |

Синтаксономические единицы понимаются в следующем объеме.

**Класс** – это единица с выраженной собственной физиономией, флористическая комбинация при установлении класса стоит на втором месте. У многих классов, представляющих вторичные сообщества (например, у лугового класса *Molinio-Arrhenatheretea*) флористическая комбинация постепенно меняется от его западных границ к восточным.

**Порядок** – крупный вариант класса. В отличие от классов, порядки устанавливаются только на основе флористических критериев, хотя, разумеется, у разных порядков одного класса есть и физиономические различия.

**Союз и ассоциация** – следующие единицы синтаксономической иерархии. Фитоценозы, включенные в их состав, обладают высокой экологической и флористической общностью. Часто союз является

географическим или экологическим вариантом порядка, а ассоциация аналогично представляет собой географический или экологический вариант союза (т.е. союз в разных районах представлен разными ассоциациями).

Ассоциация разделяется на более дробные единицы – *субассоциации* и *варианты*, устанавливаемые на основе флористических различий.

**Фации** – самые дробные единицы синтаксономии. Они выделяются по доминантам внутри субассоциации или варианта.

Конструирование названий синтаксонов, их видоизменение и отмена регулируются специальным «Кодексом фитосоциологической номенклатуры». Третье издание «Кодекса» было опубликовано в 2000 г. на английском языке, а затем переведено на русский язык (Вебер и др., 2005). Главные требования «Кодекса»:

- охрана приоритетных прав ученых, впервые описавших тот или иной синтаксон;

- строгие правила конструирования названий синтаксонов;

- обязательное документирование описываемых синтаксонов фитосоциологическими таблицами (т.е. таблицами полных геоботанических описаний).

Синтаксон, описанный в соответствии с требованиями «Кодекса», обладает валидностью, т.е. законностью, и признается всеми фитоценологами.

### **6.3. Основные этапы классификационной процедуры**

Классификационная процедура включает четыре этапа.

**Рекогносцировочный этап.** Фитоценолог знакомится с растительностью, которую предстоит классифицировать. В ходе рекогносцировки он намечает предварительные типы фитоценозов, различающихся по условиям местообитания (экотопу) и флористическому составу.

**Аналитический этап.** Выполняются геоботанические описания фитоценозов. Пробные площади располагаются в соответствии с принципом типического отбора в тех предварительных типах фитоценозов, которые были намечены на рекогносцировочном этапе. Фитоценозы, представляющие переходы (экотоны) между намеченными типами, как правило, не описываются. Для каждого предварительного типа выполняется по 10 описаний, однако если этот тип имеет малую площадь, то число описаний может быть меньшим.

**Синтетический этап.** Составляется валовая таблица геоботанических описаний, в которой столбцами являются описания, а строками – виды. Эта таблица упорядочивается, в результате чего происходит ее диагонализация: рядом располагаются столбцы геоботанических описаний со сходным флористическим составом и строки видов со сходным распределением по этим описаниям. В итоге выделяются фитоценоны – группы геоботанических

описаний фитоценозов сходного флористического состава, которые пока не имеют синтаксономического ранга (табл. ??). Единичные геоботанические описания, которые отклоняются по составу от выделенных фитоценонов, выбраковываются. Виды, встречающиеся с высоким постоянством в нескольких фитоценонах, относятся к группе константных. Виды, редко встречающиеся в таблице и не показывающие тяготения ни к одному из фитоценонов, относятся к группе случайных видов.

Таблица ??

**Схема результатов синтетического этапа классификации**

| Фитоценоны |   |   |   |   |   |   |   |   |
|------------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| А          |   | В |   | С |   |   |   |   |
| a          | a | a | a | a | a | a | a | a |
| b          |   | b | b | b | b | b | b | b |
| c          | c | c | c |   |   |   |   |   |
| d          | d | d | d |   |   |   |   |   |
|            |   | e | e |   |   |   |   |   |
|            |   | f | f | f | f | f | f | f |
|            |   |   | j | j | j | j | j | J |
|            |   | h | h |   | h |   | h | H |
| i          | i |   |   | i |   | i |   |   |
| g          |   |   |   |   |   |   |   |   |

Примечание: пояснение к таблице приведено в тексте.

Ранее вся классификационная процедура проводилась вручную. На миллиметровой бумаге составлялись матрицы данных геоботанических описаний: строками были виды, столбцами – геоботанические описания. Далее с использованием ножниц и клея переупорядочивались вначале строки, затем столбцы.

В настоящее время используется компьютер, в наиболее простом варианте – программа Excel.

В табл. ?? прописными буквами обозначены три фитоценона (А, В, С). Тонем выделены группы видов:

- 1) сквозные виды (a, b);
- 2) виды, диагностирующие фитоценоны А и В (c, d);
- 3) вид, диагностирующий фитоценон В (e);
- 4) виды, диагностирующие фитоценоны В и С (f, j, h);
- 5) случайные виды (i, g).

При выделении фитоценонов используется также критерий отсутствия групп диагностических видов: для фитоценона А – группы 3 и 4; для фитоценона С – группы 2 и 3.

В результате синтетического этапа строится парциальная синоптическая таблица, в которой дается обобщенная характеристика каждого выделенного фитоценона. Для всех видов указываются классы постоянства (V – свыше 80%, IV – 79-60%, III – 59-40%, II – 39-20%, I – менее 20%), а для видов-доминантов, кроме того, – интервал изменения



обилия. Фрагмент парциальной синоптической таблицы для типов луговых сообществ приведен в табл. ??.

Таблица ??

Парциальная синоптическая таблица (фрагмент)

| Виды                          | Фитоценоны     |           |           |
|-------------------------------|----------------|-----------|-----------|
|                               | I              | II        | III       |
|                               | Число описаний |           |           |
|                               | 12             | 8         | 10        |
| <i>Lotus corniculatus</i>     | $V^{+3}$       | $V^{-3}$  | $V^{1-3}$ |
| <i>Fragaria viridis</i>       | IV             | $V^{2-3}$ | $V^{2-3}$ |
| <i>Achillea millefolium</i>   | $V^{+2}$       | IV        | III       |
| <i>Phleum pratense</i>        | $V^{+2}$       | I         |           |
| <i>Dactylis glomerata</i>     | $V^{+2}$       | II        |           |
| <i>Agrostis tenuis</i>        | $V^{1-2}$      | III       |           |
| <i>Vicia cracca</i>           | V              | III       |           |
| <i>Cynoglossum officinale</i> |                | IV        | II        |
| <i>Origanum vulgare</i>       |                | IV        | IV        |
| <i>Agrimonia eupatoria</i>    | I              | IV        | $V^{1-2}$ |
| <i>Artemisia absinthium</i>   |                | IV        | $V^{1-2}$ |
| <i>Salvia verticillata</i>    |                |           | $V^{1-3}$ |

**Синтаксономический этап** – установление синтаксономического ранга выделенных фитоценонов (ассоциация, субассоциация, вариант) и встраивание их в синтаксономическую иерархию, т.е. определение принадлежности к высшим синтаксономическим рангам – союзу, порядку, классу. Названия новым единицам присваиваются в соответствии с правилами фитосоциологической номенклатуры. Такой подход к классификации называется классическим синтаксономическим анализом. Кроме того, возможен неклассический синтаксономический анализ (см. раздел ?? Дедуктивный метод классификации растительных сообществ).

Для выполнения синтаксономического анализа составляется обзорная синоптическая таблица, в которую включаются установленные фитоценоны, а также синтаксоны аналогичной растительности по данным литературы или баз данных геоботанических описаний. Возможны два варианта синтаксономического анализа.

**Вариант 1.** Для классифицируемой растительности синтаксономия уже разработана. Устанавливаемые синтаксоны встраиваются в синтаксономическую иерархию, при этом возможно добавление новых ассоциаций (и единиц ранга ниже ассоциации), а также новых союзов и реже – новых порядков.

**Вариант 2.** Для классифицируемой растительности синтаксономия отсутствует. В этом случае синтаксономия строится индуктивно «от нуля». Ассоциации собираются в союзы, союзы – в порядки, порядки – в классы.

### **6.3. Достоинства подхода Браун-Бланке**

Рассмотрим достоинства подхода Браун-Бланке, которые обеспечили его «агрессивность» и превратили самого Браун-Бланке в «фитосоциологического Линнея».

**Развитая методология, в основе которой лежит редукция непрерывности до дискретности.** В логике метода заложены возможности классифицирования любой растительности вне зависимости от того, дискретна она или непрерывна.

**Высокая информативность синтаксонов, отражающих экологические условия и сукцессионный статус фитоценоза.** С экологическим и сукцессионным статусом скоррелированы многие другие существенные признаки фитоценоза, отражающие его функциональные характеристики (продуктивность, распределение фитомассы и др.), а также видовое богатство и структуру в пространстве и во времени.

**Гибкость критериев классификации.** Флористические критерии – основные, но не единственные, они дополняются физиономическими, экологическими и ботанико-географическими критериями, которые «стоят за» классификацией.

**Открытость системы, преемственный характер развития классификации.** При развитии синтаксономии возможны любые ее дополнения: уточнение диагноза уже выделенных синтаксонов, встраивание новых синтаксонов в уже существующую иерархию, дополнение ее новыми высшими единицами.

**Строгая система номенклатуры.** Названия синтаксонов регламентируются «Кодексом фитосоциологической номенклатуры».

**Строгая форма документирования результатов синтаксономического исследования.** Для описания нового синтаксона требуется публикация хотя бы одного (обычно 10 и более) полного геоботанического описания, которое его представляет. Это также регламентируется «Кодексом фитосоциологической номенклатуры».

### **6.4. История распространения подхода Браун-Бланке в России**

В СССР до 1960-х гг. в силу неблагоприятного политического климата подход Браун-Бланке не использовался, так как считался «буржуазным». В 1960-1970-х гг. политический климат в стране стал изменяться, и советские фитоценологи начали осваивать подход Браун-Бланке. Однако в силу инерции они пытались примирить принципы доминантной классификации с подходом Браун-Бланке, но это не дало положительных результатов.

Использование подхода Браун-Бланке началось только в 1980-е гг. Большую роль в этом сыграла «Шестая Всесоюзная конференция по классификации растительности» (Уфа, 1981 г.), в резолюции которой содержалась рекомендация перехода на последовательное использование принципов флористической классификации. По итогам конференции была

опубликована коллективная монография «Классификации растительности СССР» (1986), содержащая статьи с результатами классификации фитоценозов в соответствии с подходом Браун-Бланке (т.е. с приведением фитосоциологических таблиц).

Основу синтаксономии растительности России составила система высших единиц, установленных в Центральной Европе. Однако в силу гигантской территории страны и наличия в составе ее растительности многих растительных сообществ, которые нельзя было отнести к центральноевропейским синтаксонам, в ходе разработки синтаксономии устанавливались новые синтаксоны, особенно много в ранге союза (табл. ??).

Таблица ??

**Динамика установления новых синтаксонов  
за период 1980-2012 гг.**

| Синтаксон | Десятилетия |               |               |
|-----------|-------------|---------------|---------------|
|           | до 1990 г.  | 1990-1999 гг. | после 1999 г. |
| Класс     | 4           | 7             | 11            |
| Порядок   | 16          | 14            | 41            |
| Союз      | 39          | 62            | 106           |
| Подсоюз   | 10          | 9             | 27            |

Большую роль в развитии российской синтаксономии играет журнал «Растительность России» (Санкт-Петербург, редакторы Н.В. Матвеева и Б.К. Ганнибал), который выходит с 2001 г. (рис. ??) и публикует полные таблицы характеристики синтаксонов.



**Рис. ?? Общероссийский геоботанический журнал**

### **6.5. Развитие методов флористической классификации**

В настоящее время получили развитие компьютерные методы обработки геоботанических данных. Кроме того, разработаны и новые

подходы к классификации фитоценозов, например, дедуктивный метод классификации К. Копецки и С. Гейни.

#### **6.5.1. «Компьютерные» методы флористической классификации растительности**

Компьютерные методы классификации растительности на основе подхода Браун-Бланке разделяются на два основных варианта (Голуб, 2012).

**Неконтролируемые методы классификации.** Эти методы моделируют процедуру обработки таблиц геоботанических описаний. Одной из первых программ, которая имитировала «ручной» процесс такой работы является TWINSpan. Алгоритм обработки в программе TWINSpan строится на основе непрямой 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.). Те же задачи решаются и при кластерном анализе растительности, в основе которого лежит близость флористического состава.

В компьютерных программах применяются различные коэффициенты сходства/различия (Жаккара, Сьеренсена и др.), а также евклидово расстояние и др. Далее проводится кластеризация – разбиение совокупности геоботанических описаний на кластеры (группы описаний) 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.

Обычно выделенные с помощью программы TWINSpan или на основе коэффициентов сходства группы описаний требуют «ручной» доработки экспертом, направленной, как правило, на увеличение различия между ними за счет выбраковки переходных описаний. Доля выбракованных описаний может достигать 50-70%.

Появились и новые специализированные пакеты программ для обработки геоботанических описаний, предназначенные для классификации растительности. Наиболее совершенным из них в настоящее время является пакет программ JUICE, который позволяет одновременно обрабатывать до 65 тысяч описаний (Tichý, 2002).

**Контролируемые методы классификации.** Эти методы используют внешние заданные критерии того, на что должны быть похожи отдельные описания и фитоценоны. К ним относится метод «Cocktail» (Bruehlheide, 2000), основанный на экспертных знаниях. Эксперт, имея свое мнение, формирует 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.

Контролируемые методы классификации целесообразно применять для территорий с уже хорошо предварительно изученной растительностью, а 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.

**Использование баз геоботанических данных.** Для хранения коллекций геоботанических описаний создаются 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 (Голуб, 2012).

Базы геоботанических описаний дают возможность анализировать материал на уровне видов, сообществ, экосистем и ландшафтов. Возникло новое направление науки – экоинформатика – дисциплина, изучающая природу на основе знаний, концентрируемых в базах данных, которые характеризуют растительные сообщества в сочетании с абиотическими и историческими факторами. При Международной ассоциации по изучению растительности (IAVS) организована постоянно действующая рабочая группа, занимающаяся проблемами экоинформатики.

В августе 2010 г. был подготовлен общемировой каталог геоботанических баз данных (GIVD). В России в компьютерных базах было зарегистрировано 21604 геоботанических описаний. В настоящее время процесс создания баз данных геоботанических описаний в России активно развивается.

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, TURBOVEG и BIOTABase

### **6.5.2. Дедуктивный метод классификации К.Копецки и С.Гейни**

Чешские фитоценологии К. Копецки и С. Гейни (Коре́ску, Не́йну, 1974) предложили оригинальный метод классификации, который удобен для классификации синантропных фитоценозов с высоким участием эвритопных видов. Дедуктивным методом выделяются сообщества, которые подчиняются непосредственно классу или порядку по наличию в их составе диагностических видов высших единиц. Кроме того, сообщество может быть отнесено сразу к двум высшим единицам, если оно представляет переход между ними.

Различают два типа сообществ, устанавливаемых дедуктивным методом:

**базальные сообщества (Б.с.).** Доминант базального сообщества является видом класса, к которому оно относится;

**дериватные сообщества (Д.с.).** Доминант дериватного сообщества является видом класса, к которому оно не относится (например, рудеральный вид в луговом или степном сообществе), часто – это вообще заносный вид.

В название сообщества, установленного дедуктивным методом, включаются вид-доминант (реже два доминанта) и заключенное в квадратные скобки название высшей единицы (или двух или даже трех единиц, если «сообщество» представляет переход между ними), к которому оно отнесено.

Метод прост в использовании, установление единиц не сопровождается существенной выбраковкой геоботанических описаний, выделяемые «сообщества» не защищаются «Кодексом фитосоциологической номенклатуры». Он применяется в трех основных случаях.

1. Классификация хронически-серийных фитоценозов (длительное время испытывающих сильное влияние антропогенного фактора) обедненного флористического состава, в котором представлены виды одной высшей единицы.

Например:

- дериватное сообщество *Cardaria draba* [*Onopordetalia acanthii*];
- дериватное сообщество *Cyclachaena xanthiifolia* [*Artemisietea vulgaris*];
- базальное сообщество *Ceratocarpus arenarius* [*Polygono-Artemisietea austracae*].

Два первых сообщества периодически испытывают нарушающее влияние человека на территории населенных пунктов, третье сообщество представляет заключительную стадию пастбищной дигрессии.

2. Классификация фитоценозов, во флористическом составе которых сочетаются виды смежных высших единиц, различающихся по условиям среды. В этом случае доминант имеет широкую экологическую амплитуду, охватывающую местообитания сразу двух высших единиц.

Например, базальное сообщество *Polygonum aviculare* [*Planatginetia majoris/Polygono-Artemisietea austriacae*].

3. Классификация серийных фитоценозов, в составе которых присутствуют виды двух стадий сукцессии.

Например:

- базальное сообщество *Chaerophyllum prescottii* [*Artemisietea vulgaris/Galietalia veri*];
- базальное сообщество *Conium maculatum-Urtica dioica* [*Galio-Urticetia/Molinio-Arrhenatheretia*].

Оба сообщества представляют стадии восстановительной сукцессии растительности от рудеральных к луговым фитоценозам на месте заброшенных населенных пунктов.

## 6.6. Характеристика основных классов растительности Башкортостана

### ГЛАВА 7. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ КЛАССОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАШКОРТОСТАНА

В этой главе приведена характеристика ?? основных классов растительности РБ. Общее число классов в РБ составляет 34 (Ямалов и др., 2012). Приведены диагностические виды (Д.в.) классов, которые отражают особенности их экологии и число ассоциаций, которые позволяют судить о синтаксономическом и экологическом разнообразии фитоценозов класса.

#### ВОДНАЯ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

##### LEMNETEA de Bolós et Masclans 1955

Сообщества свободноплавающих на поверхности и в толще воды неукореняющихся растений (плейстофитов). Сообщества класса распространены практически во всех водоемах РБ.

Д.в. – *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Riccia fluitans*, *alvinia natans*, *Spirodela polyrhiza*.

Число ассоциаций – 9.

##### POTAMETEA PECTINATI Klika in Klika et Novák 1941

Сообщества прикрепленных к дну растений с плавающими на поверхности или погруженными в толщу воды листьями (гидатофитов). Сообщества класса распространены практически во всех водоемах РБ.

Д.в. - *Elodea canadensis*, *Hippuris vulgaris*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton compressus*, *P. crispus*, *P. filiformis*, *P. friesii*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*, *P. pusillus*, *P. perfoliatus*, *Trapa natans*.

Число ассоциаций – 20.

##### PHRAGMITO-MAGNOCARICETEA Klika in Klika et Novák 1941

Водные и околотоводные сообщества прикрепленных к дну и возвышающихся над водой растений (гелофитов). Распространены по побережьям и мелководьям большинства водоемов РБ.

Д.в. - *Alisma plantago-aquatica*, *Calla palustris*, *Carex acuta*, *C. atherodes*, *C. pseudocyperus*, *Cicuta virosa*, *Cladium mariscus*, *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *Galium palustre*, *Glyceria maxima*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Oenanthe aquatica*, *Persicaria amphibia*, *Phalaroides arundinacea*, *Phragmites australis*, *Rorippa amphibia*, *Rumex hydrolapathum*, *Scirpus lacustris*, *Scutellaria galericulata*, *Sium latifolium*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Stachys palustris*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *T. laxmanii*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*.

Число ассоциаций – 29.

## СИНАНТРОПНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

К синантропной растительности относятся фитоценозы, формирование которых связано с влиянием человека. Эти фитоценозы формируются в процессе вторичной восстановительной сукцессии после антропогенных нарушений растительности (*Artemisietea vulgaris*, *Secalietea*, *Bidentetea*, *Galio-Urticetea*, *Robinietaea*) или представляют заключительные стадии аллогенных сукцессий, чаще пастбищной дигрессии (*Polygono arenastri-Poëtea annuae*, *PolygonoArtemisietea austriacae*). В первом варианте синантропной растительности в фитоценозах преобладают эксплеренты, во втором – пациенты, устойчивые к выпасу и вытаптыванию.

### **BIDENTETEA TRIPARTITAE R. Tx. et al. ex von Rochow 1951.**

Синантропные сообщества однолетних гидрофитов на поврежденных антропогенными воздействиями, переувлажненных, часто заиленных почвах, в понижениях по берегам рек, ручьев, водосточных канав, прудов и озер. Небольшие по площади фитоценозы этого класса распространены во всех природных зонах РБ.

Д.в. – *Alopecurus aequalis*, *Atriplex prostrata*, *Bidens cernua*, *B. frondosa*, *B. tripartita*, *Chenopodium glaucum*, *Ch. polyspermum*, *Ch. rubrum*, *Echinochloa crusgalli*, *Persicaria hydropiper*, *P. lapathifolia*, *Ranunculus sceleratus*, *Rorippa palustris*, *Rumex maritimus*, *Xanthium albinum*.

Число ассоциаций – 2.

## ГЛАВА 7. ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ

TTTTTTTTTTTTT

## ГЛАВА 8. ФИТОЦЕНОЗ КАК ЧАСТЬ ЭКОСИСТЕМЫ

TTTTTTTTTTTTT



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

TTTTTTTTTTTTTT

## ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                                  |          |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|
| <b>ВВЕДЕНИЕ: РОЛЬ И МЕСТО ФИТОЦЕНОЛОГИИ В СОВРЕМЕННОЙ НАУКЕ И ПРАКТИКЕ РАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ.....</b> | <b>3</b> |
| <b>ГЛАВА 1. ФИТОЦЕНОЛОГИЯ КАК ЧАСТЬ НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ.....</b>                                              | <b>5</b> |
| <b>ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ФИТОЦЕНОЛОГИИ .....</b>                                                                      | <b>6</b> |
| 2.1. Предыстория (до 1910 г.).....                                                                               | 6        |
| 2.2. История (1910-1950 гг.).....                                                                                | 7        |
| 2.3. Современная фитоценология (после 1950 г.).....                                                              | 9        |

|                                                                                |           |
|--------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>ГЛАВА 3. СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗА .....</b>                                        | <b>10</b> |
| 3.1. Видовое богатство фитоценоза .....                                        | 10        |
| 3.1.1. Кривая «число видов/площадь» .....                                      | 11        |
| 3.1.2. Гипотезы объяснения видового богатства .....                            | 12        |
| 3.1.3. Роль механизмов сосуществования .....                                   | 15        |
| 3.1.4. Градиенты видового богатства .....                                      | 16        |
| 3.2. Спектр систематического состава .....                                     | 17        |
| 3.3. Спектр жизненных форм .....                                               | 18        |
| 3.4. Спектр экологических групп .....                                          | 20        |
| 3.5. Выделение экологических групп с использованием экологических шкал .....   | 22        |
| 3.6. Спектр фитоценотического состава фитоценоза .....                         | 25        |
| 3.7. Спектр географических типов ареала .....                                  | 25        |
| 3.8. Спектр типов эколого-фитоценотических стратегий .....                     | 27        |
| 3.8.1. Первичные типы стратегий .....                                          | 28        |
| 3.8.2. Вторичные типы стратегий .....                                          | 30        |
| 3.9. Ресурсные виды в составе фитоценоза .....                                 | 30        |
| 3.10. Редкие виды в составе фитоценоза .....                                   | 31        |
| 3.11. Адвентивные виды в составе фитоценоза .....                              | 32        |
| 3.12. Инвазивные виды в составе фитоценоза .....                               | 33        |
| <b>ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗА.....</b>                                      | <b>36</b> |
| 4.1. Вертикальная структура .....                                              | 36        |
| 4.2. Горизонтальная структура .....                                            | 39        |
| 4.3. Структура во времени (обратимые изменения фитоценоза) .....               | 41        |
| 4.3.1. Сезонные изменения .....                                                | 42        |
| 4.3.2. Разногодичные изменения .....                                           | 44        |
| <b>ГЛАВА 5. КЛАССИФИКАЦИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ .....</b>                                | <b>46</b> |
| 5.1. Синтаксономия и таксономия .....                                          | 46        |
| 5.2. Основные подходы к классификации .....                                    | 49        |
| 5.2.1. Классификация по доминантам .....                                       | 49        |
| 5.2.2. Биомы .....                                                             | 50        |
| 5.2.3. Флористическая классификация .....                                      | 51        |
| <b>ГЛАВА 6. ПОДХОД Ж. БРАУН-БЛАНКЕ .....</b>                                   | <b>52</b> |
| 6.1. Критерии флористической классификации .....                               | 52        |
| 6.2. Синтаксономические ранги и номенклатура .....                             | 53        |
| 6.3. Основные этапы классификационной процедуры .....                          | 55        |
| 6.3. Достоинства подхода Браун-Бланке .....                                    | 58        |
| 6.4. История распространения подхода Браун-Бланке в России .....               | 58        |
| 6.5. Развитие методов флористической классификации .....                       | 59        |
| 6.5.1. «Компьютерные» методы флористической классификации растительности ..... | 60        |
| 6.5.2. Дедуктивный метод классификации К.Копецки и С.Гейни .....               | 61        |
| <b>ГЛАВА 7. ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ.....</b>                                      | <b>64</b> |
| <b>ГЛАВА 8. ФИТОЦЕНОЗ КАК ЧАСТЬ ЭКОСИСТЕМЫ.....</b>                            | <b>64</b> |
| <b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>                                                        | <b>65</b> |
| <b>ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА .....</b>                                               | <b>65</b> |