

Академия наук Республики Башкортостан  
Отделение биологических и сельскохозяйственных наук  
Институт биологии Уфимского научного центра РАН  
ГБОУ ВПО «Башкирский государственный университет»  
ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный педагогический  
университет им. М. Акмуллы»

**Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова**

**КРАТКИЙ  
ЭНЦИКЛОПЕДИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ  
НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ**



Уфа-2014

УДК 581  
ББК 28.58  
М 57

*Издание осуществлено при содействии Фонда поддержки научных исследований АН РБ и Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 13-04-01025-а.*



Издание РФФИ не подлежит продаже

Рецензенты:

*А.Д. Булохов*, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники Брянского государственного университета им. акад. И.Г. Петровского;  
*Н.И. Федоров*, доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии растительных ресурсов Института биологии УНЦ РАН

Ответственный за выпуск:

*В.Б. Мартыненко*, доктор биологических наук

**Миркин Б.М., Наумова Л.Г.**

М 57 Краткий энциклопедический словарь науки о растительности. – Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2014. – 288 с.

ISBN 978-5-88185-150-7

Словарь содержит более 200 статей о понятиях и терминах науки о растительности, экологии и агроэкологии. Общее число обсуждаемых терминов – более 500. Красной нитью «Словаря» являются концепции континуума и полимодельного понимания растительного сообщества. Обсуждаются вопросы популяционной экологии растений, экологии видов и проблема видового богатства растительных сообществ. Рассматриваются теория классификации растительных сообществ, формы динамики растительности, феномены инфраценоотического уровня организации растительности – флоры, континуумы, территориальные единицы. Специальное внимание уделено синтаксономии растительности Башкортостана и России. Приведена краткая характеристика основных классов растительности Башкортостана.

Предназначена для специалистов в области геоботаники, экологии, лесной экологии, сельскохозяйственной экологии. Книга будет полезна преподавателям, аспирантам, магистрантам и студентам классических, педагогических и сельскохозяйственных университетов.

УДК 581  
ББК 28.58

© Институт биологии УНЦ РАН, 2014  
© Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2014  
© Издательство «Гилем» НИК  
«Башкирская энциклопедия», 2014

ISBN 978-5-88185-150-7

---



---

## ОТ АВТОРОВ

Наука о растительности (НОР) – широкий междисциплинарный научный комплекс, который включает экологию растений (аутоэкологию), популяционную экологию растений, фитоценологию и ботаническую географию. Знания по различным разделам НОР имеют не только теоретическое значение для понимания природы фиторазнообразия, но и играют большую роль при решении практических вопросов сохранения биологического разнообразия, рационального использования лесов и естественных кормовых угодий, оценке запасов и разработки системы рационального использования ресурсных растений [Федоров и др., 2013]. Кроме того, растительные сообщества – это маркеры экосистем, и потому НОР вносит вклад в развитие экологии.

Авторами опубликованы монографии [Миркин, Наумова, 1998, 2012], в которых содержится достаточно подробное изложение всех разделов НОР. Эти монографии пользуются спросом у геоботаников, экологов растений, флористов, специалистов в области популяционной экологии и экологов. Тем не менее в ряде случаев специалист бывает заинтересован в получении «экспресс-информации» по конкретному вопросу. Найти такую информацию в монографии достаточно сложно. По этой причине авторы решили создать этот «Словарь» как справочное издание, где информацию по какому-либо вопросу НОР легко смогут найти специалисты, преподаватели, аспиранты, магистранты и даже студенты-бакалавры. Теоретическим стержнем содержания «Словаря», как и цитированных монографий, являются концепции континуума и полимодельной организации растительных сообществ. Большое внимание уделено проблемам динамики растительности и синтаксономии, которая является теоретической основой развития всех разделов НОР.

В «Словаре» в отличие от цитированных монографий обсуждается более широкий круг вопросов, включая проблемы экологии и агро-

экологии, которые имеют непосредственное отношение к НОР. Кроме того, в книгу включены статьи, характеризующие основные типы растительности Башкортостана. Общее число обсуждаемых в «Словаре» терминов – более 500, а число статей – более 200.

В соответствии с особенностями «Словаря» как жанра научной литературы авторы стремились дать компактную и доступно изложенную информацию по обсуждаемым вопросам. Тем не менее статьи, посвященные базовым понятиям, имеют увеличенный объем (до 3–4 страниц). Пользование словарем облегчается системой перекрестных ссылок и списком терминов.

Список литературы включает только основные публикации по НОР, более полную библиографическую информацию читатель может найти в уже упомянутых монографиях.

Авторы благодарят профессора В.Б. Голуба за предоставление двух статей (по количественным методам классификации и базам геоботанических данных), которые включены в «Словарь», а также рецензентов – профессора А.Д. Булохова и доктора биологических наук Н.И. Федорова. Выражаем благодарность ответственному за выпуск издания доктору биологических В.Б. Мартыненко.

---

**АГРОФИТОЦЕНОЗ** – пашенное растительное сообщество: совокупность культурных растений, сменяемых в ходе севооборота или поддерживаемых в виде монокультуры или *поликультуры*, и *сеgetальных сорных растений*, объединяемых в *сеgetальное сообщество*. Территориальные границы агрофитоценоза обуславливаются однородностью условий рельефа, почв и системы использования. Агрофитоценоз существует столько лет, сколько сохраняется его единообразное использование (один тип севооборота, одна агротехника, одна система контроля засоренности полей). При изменении условий использования меняется и агрофитоценоз. Существует и другое понимание агрофитоценоза как о кратковременно существующем сочетании культурного растения и сорных видов, продолжительность жизни которого соответствует периоду от высева культуры до уборки урожая. Однако такая трактовка агрофитоценоза менее удобна для теории и практики *агрофитоценологии*. Для повышения продуктивности агрофитоценозов используются поликультуры (совместное выращивание нескольких видов или сортов культурных растений, дифференцированных по *экологическим нишам*) и промежуточные посевы – дополнительные культуры, которые выращиваются до или после основной культуры, возделываемой на поле, и повышают полноту использования климатических ресурсов.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2010; Прохоров и др., 2005.**

**АГРОФИТОЦЕНОЛОГИЯ** – наука об *агрофитоценозах* (в прошлом – раздел *фитоценологии*), которая решает задачи повышения продуктивности агрофитоценозов путем оптимизации их структуры (совершенствования системы севооборотов, разработки состава *поликultur* однолетних растений и многолетних трав (см. *сукцессии в травосмесях*), использования промежуточных посевов (возделываемых до или после основной культуры). Разрабатывает фитоценотические методы контроля *сеgetальных сорных растений* за счет подавления их конкурентно мощными культурными растениями. Агрофитоценология тесно связана с агрономией и агроэкологией.

В 1940–1960-е гг. агрофитоценология испытала влияние «*словой догмы*». В это время ведущие советские агрофитоценологи Н.С. Камышев, М.В. Марков и А.А. Часовенная рассматривали доминанты агрофитоценозов как «эдификаторы» (см. *фитоценоотипы*), подобные ели или дубу в лесных *растительных сообществах*. Агрофитоценозы классифицировались в соответствии с принципами *доминантной классификации растительных сообществ*. Выделялись пшеничная, кукурузная, ржаная и др. формации; хвощево-пшеничная, осотово-ржаная, пикульничково-кукурузная и др. ассоциации. При этом состав видов *сегетальных растительных сообществ* связывали не с типом почвы, а с выращиваемой культурой, что дезориентировало систему контроля засоренности посевов.

**Лит.: Зыбалов, Миркин, 2002; Прохоров и др., 2005; Миркин, Наумова, 2010.**

**АГРОЦЕНОЗ** (син. агробиогеоценоз) – однородный фрагмент *агроэкосистемы*, совокупность *агрофитоценоза*, почвы и гетеротрофной биоты. Устойчивость агроценоза может быть повышена за счет системы полезных симбиотических связей (взаимоотношений между растениями, животными и другими организмами), в которой возникают элементы саморегуляции. Это сближает агроценоз с естественными биоценозами: осуществляется контроль *популяций* насекомых-вредителей, *сегетальных сорных растений* и *патогенов*, вызывающих заболевания культурных растений. Основа формирования этой системы – повышение *биологического разнообразия*, в первую очередь растений и энтомофагов. Особую роль играют нектароносные виды растений, обогащающие состав насекомых. Для этих целей в состав агроэкосистем включаются посевы медоносных культур. Большую роль могут играть (при контролируемой плотности, т.е. ниже порога вредоносности) сорные растения из семейств сложноцветных, крестоцветных, гречишных и др., а также *рудеральные растения*, которые произрастают по окраинам полей. Усиливают систему полезных симбиотических связей примыкающие к полям естественные и полустественные сообщества лесов, лесных посадок, естественных кормовых угодий.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2010.**

**АГРОЭКОЛОГИЯ** – комплекс наук, исследующих возможности сельскохозяйственного использования земель для получения рас-

тениеводческой и животноводческой продукции при одновременном сохранении сельскохозяйственных ресурсов (почв, естественных кормовых угодий, гидрологических характеристик агроландшафтов), *биологического разнообразия* и защите среды обитания человека и производимой продукции от сельскохозяйственного загрязнения.

Агроэкология сформировалась как раздел *экологии* во второй половине XX века. Особенно быстро она развивается в последние два десятилетия в связи с резким ухудшением экологической ситуации в агросфере после Зеленой революции, когда в практику сельского хозяйства были внедрены высокопродуктивные сельскохозяйственные культуры, для возделывания которых использовались высокие дозы удобрений и пестицидов, высокие нормы полива и интенсивная обработка почвы. Однако идеи агроэкологии высказывались уже в античные времена римскими прагматиками Колумеллой, Варроном, Плинием Старшим. Предтечи современной агроэкологии – А.Т. Болотов (1738–1833) и В.Р. Вильямс (1863–1939) – обосновывали необходимость оптимального соотношения между площадью пашни, естественных кормовых угодий, леса и поголовьем скота, при котором обеспечивается частичная замкнутость круговоротов веществ и сохранение плодородия почв.

В рамках агроэкологии решается ряд задач науки о растительности (см. *Агрофитоценоз, Пастбищная дигрессия, Поликультура, Сегетальные растительные сообщества, Сохранение фиторазнообразия*).

**Лит.: Миркин, Наумова, 2010.**

**АГРОЭКОСИСТЕМА** (сельскохозяйственная экосистема) – автотрофная антропогенная *экосистема* в границах сельскохозяйственного предприятия. В состав агроэкосистемы входят почвы, *агроценозы*, сельскохозяйственные животные, *сегетальные растительные сообщества*, фрагменты естественной *растительности* (леса, луга, степи, *прибрежно-водная растительность* и др.), *рудеральные растительные сообщества*, спонтанные *гетеротрофы*.

Компоненты структуры агроэкосистемы связаны потоками вещества и энергии. Однако в отличие от естественных экосистем круговороты веществ в агроэкосистемах разомкнуты, так как происходит отток веществ с урожаем, животноводческой продукцией, а также при эрозии почвы и вымывании питательных элементов с пашни.

Человек управляет структурой и функцией агроэкосистемы в рамках ограничителей (рис. 1).

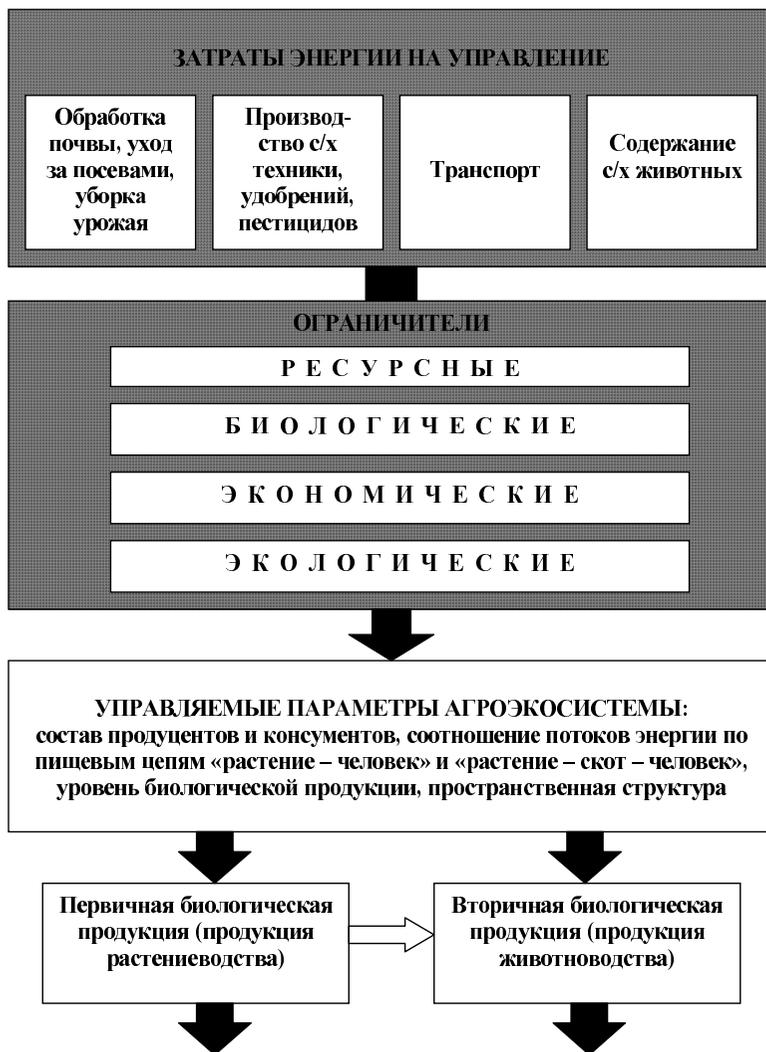


Рис. 1. Схема управления агроэкосистемой

Лит.: Миркин, Наумова, 2010.

**АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ** – инорайонные виды, важная составляющая современных *флор*, участники процессов *антропогенной эволюции растительности*. Основным агентом перемещения видов из района в район является человек, ставший причиной «великого переселения», которое привело к «антропогенной гомогенизации» биосферы. Интенсивность заноса видов возрастала по мере роста численности народонаселения и интенсификации межконтинентальных потоков людей и товаров.

В настоящее время доля адвентивных видов во флоре планеты составляет 16%, на материках она ниже – 11%, на островах выше – 31% (на Азорских островах – 60%, на островах Тристан да Кунья –

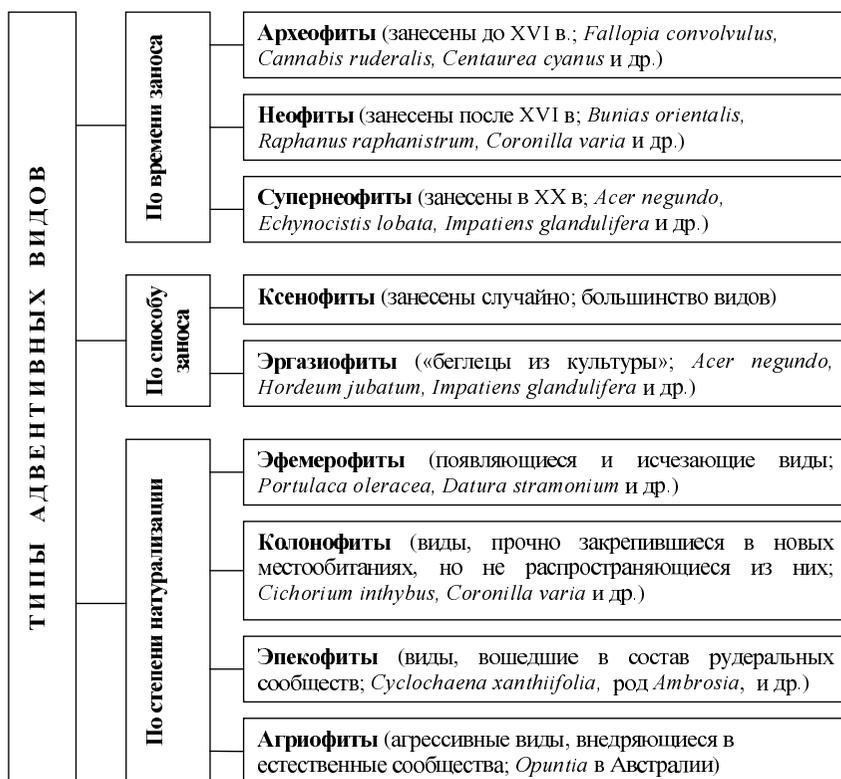


Рис. 2. Классификация адвентивных видов

73%). На разных материках вклад адвентивных видов во флору различается: в Северной Америке составляет 19%, в Австралии – 17%, в Южной Америке – 13%, в Европе – 9%, в Африке и Азии – по 7%. Во флоре Башкортостана доля адвентивных видов приближается к 20%.

На рис. 2 приведена классификация адвентивных видов.

Наиболее агрессивные адвентивные виды называются *инвазивными видами*. Успешному расселению адвентивных видов способствует высокий уровень *инвазибельности растительных сообществ*. См. также *эргазиофиты*.

Лит.: Виноградова и др., 2010; Миркин, Наумова, 2012; Проблемы..., 2012.

**АЛЛЕЛОПАТИЯ.** Термин «аллелопатия» предложил Г. Молиш (H. Molish) в 1937 г., обозначив им взаимное влияние растений друг на друга через изменение среды в результате выделения в нее продуктов жизнедеятельности (летучих или растворенных в стекающей с листьев или омывающей корни воде веществ). Эти вещества были названы колинами. Дальнейшее развитие исследований аллелопатии приходится на 1950–1970-е годы.

В литературе представлен самый широкий спектр оценок возможного вклада аллелопатии в организацию естественных *растительных сообществ и агроценозов* – от признания их главным фактором до полного игнорирования.

Негативное влияние колинов наиболее часто проявляется при встрече в одном сообществе видов, которые развивались изолированно, например, на разных континентах. В.Г. Онипченко считает, что аллелопатия ярко проявляется лишь в случае эволюционно несопряженных видов растений. Искусственные леса из эвкалиптов в Средиземноморье и Калифорнии имеют крайне обедненный травяной покров, что объясняется фенольными выделениями из опада листьев дерева. В то же время на родине в Австралии эвкалиптовые леса входят в число самых богатовидовых растительных сообществ планеты. Такова же ситуация с грецким орехом (*Juglans fallax*), ингибирующее влияние которого на прочие виды растений известно со времен Плиния Старшего. В листьях ореха содержится гидроюглон, который разлагается в почве до юглона, обладающего сильным аллелопатическим воздействием. Однако в местах естественного произ-

растания грецкого ореха, например, в орехоплодных лесах Южной Киргизии, травяной покров хорошо развит.

В природных растительных сообществах вычленить аллелопатию из влияния прочих факторов невозможно, а любые эксперименты в «микрокосмах» очень неполно моделируют условия естественного сообщества. Можно согласиться с общей оценкой вклада аллелопатии в организацию растительных сообществ, которую дал В.Г. Онипченко: «В целом роль аллелопатии в формировании структуры сообществ слабо изучена, а в естественных фитоценозах, видимо, незначительна. Снижение отрицательных взаимодействий между растениями при адсорбции метаболитов и их микробиологической трансформации в почве может способствовать сосуществованию видов и поддержанию флористического богатства растительных сообществ» [2011, с. 120].

**Лит.: Онипченко, 2011, 2013.**

**АЛЛОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ** – экологические сукцессии, протекающие под влиянием постоянно действующего (в режиме «пульс» или «пресс») внешнего фактора. В ходе этих сукцессий *растительные сообщества* отдаляются от своего естественного состояния вплоть до формирования *синантропных растительных сообществ*. При прекращении действия внешнего фактора начинается *вторичная автогенная сукцессия*. Основным фактором, который вызывает аллогенные сукцессии, является хозяйственная деятельность человека. Под влиянием внесения удобрений происходит снижение *видового богатства растительных сообществ* лугов, особенно на бедных почвах в субальпийском поясе и в зоне тайги.

См. также *Пастбищная дигрессия, Радиационные сукцессии, Рекреационные сукцессии, Сукцессии в сегетальных сообществах.*

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЕ** – показатель оценки числа видов в *растительном сообществе*. Самым простым показателем альфа-разнообразия является *видовое богатство растительного сообщества*. Существуют и другие более сложные способы оценки альфа-разнообразия, которые учитывают не только число видов в сообществе, но и их количественное соотношение (H-функция, индекс Симпсона и др.). Если используются эти индексы, то при одинаковом

числе видов более высокое альфа-разнообразие будет у того растительного сообщества, в котором разные виды представлены по-разному (см. *Обилие вида*). Однако их информативность ненамного превышает показатель видового богатства, что было показано еще Р. Уиттекером.

**Лит.: Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 2012.**

**АНТРОПОГЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ** – процесс формирования новых типов *растительных сообществ* под влиянием человека. Это быстрый процесс, результаты которого можно наблюдать в течение жизни одного поколения людей. Различают два варианта антропогенной эволюции растительности:

– целенаправленная эволюция. В этом случае человек создает новые растительные сообщества за счет интродукции инорайонных видов или выведения новых сортов;

– стихийная эволюция. Происходит также под влиянием человека, но помимо его воли. В естественную растительность внедряются одичавшие интродуценты или непреднамеренно занесенные виды, которые иногда становятся доминантами (см. *Фитоценоотипы*). См. также *Адвентивные виды*, *Инвазивные виды*, *Синантропизация растительности*.

**Лит.: Виноградова и др., 2010; Миркин, Наумова, 2012.**

**АРЕАЛ ВИДА** – территория, на которой встречается вид. Это одна из экологических характеристик вида. Например: виды с ареалами, лежащими в степной и пустынной зонах, будут ксерофитами или галофитами; виды с ареалами в зоне широколиственных лесов – мезофитами; виды с ареалами в тундровой зоне – ацидофилами и олиготрофами с коротким сроком вегетации. В то же время ареалы видов экстразональных местообитаний (водных *макрофитов*) или синантропных видов (зависящих от деятельности человека) будут космополитными, т.е. охватывать несколько природных зон.

Ареалы видов различаются по размеру и структуре (рис. 3) и по положению на градиентах широтной зональности и континентальности (удаленности от океана).

Космополитные ареалы, часто охватывающие несколько материков и природных зон, характерны для водных макрофитов, *сегетальных сорных видов*, рудеральных растений. Виды с эндемич-



Рис. 3. «Геометрические» типы ареалов

ными ареалами, площадь которых может составлять всего несколько десятков квадратных километров, чаще связаны с отдельными горными системами. Сплошные ареалы чаще характерны для видов равнинных территорий, дизъюнктивные – для видов, растущих в горах. Причиной формирования дизъюнктивных ареалов может быть также и хозяйственная деятельность человека, под влиянием которой происходит утеря значительной части местообитаний видов.

Лит.: Вальтер, 1982; Толмачев, 1986.

**АРХЕТИП СИНТАКСОНА** – набор признаков, присущих всем сообществам одного синтаксона. Это список *диагностических видов*, на основе которого один синтаксон отличается от другого. Цельность архетипов синтаксонов разного ранга и в разных классах *растительности* существенно различается. Архетипы *растительных ассоциаций* маловидовой *водной растительности* (класс *Potametea*) и *прибрежно-водной растительности* (класс *Phragmito-Magnocaricetea*) включают 1–3 вида, а архетипы их высших единиц (порядков, классов) оказываются суммой *диагностических видов* низших единиц. В богатовидовой растительности – в *степях* (класс *Festuco-Brometea*), *широколиственных лесах* (класс *Quercu-Fagetea*) и др. – архетипы синтаксонов всех рангов включают много видов. В архетипы синтаксонов низшего ранга входят и виды синтаксонов высших единиц: в архетип ассоциации – виды союза, порядка, класса; в архетип союза – виды порядка и класса; в архетип порядка – виды класса). В целом архетипы синтаксонов, как

правило, «рыхлые» и в конкретных *растительных сообществах* представлены неполно (см. *Синтаксономия*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**АУТЭКОЛОГИЯ** – раздел *науки о растительности*, который изучает отношения видов растений с условиями среды (см. *Факториальная экология*). Это наиболее старый раздел, корни которого уходят в ботанические работы Теофраста (первые представления о *жизненных формах растений*) и Карла Линнея (при описании каждого вида растений характеризовал условия среды его обитания).

В основе аутэкологии лежат три теоретических положения.

1. Закон толерантности. Каждый вид имеет пределы распространения по каждому фактору среды. В пределах этой амплитуды есть зона оптимума, зоны нормы и зоны пессимума (рис. 4). По величине диапазона распределения видов на градиенте экологического фактора различают стенотопы (узкий диапазон), мезотопы (средний диапазон) и эвритопы (широкий диапазон). Широта экологического диапазона распределения вида иногда называется экологической валентностью вида.



Рис. 4. Схема распределения вида на градиенте среды:

- 1 – степень благоприятствования условий среды для организма,
- 2 – величина энергозатрат на поддержание жизнедеятельности

Показанная на рисунке симметричная (колоколовидная) кривая распределения вида на градиенте среды – не универсальная. Часто имеют место распределения, скошенные в направлении максимума

или минимума. Возможно и двувершинное распределение, если на части экологической амплитуды вид угнетается более сильным конкурентом (см. *Конкурентная мощность вида*).

Ю.А. Злобин и др. [2013] подчеркивают, что в разных возрастных и онтогенетических состояниях вид может быть по-разному распределен на градиентах среды: у ювенильных растений и у *популяций* с низким виталитетом экологическая амплитуда распределения вида может сужаться (см. *Виталитетная структура популяции, Онтогенетическая структура популяции*).

2. Закон индивидуальности экологии вида (см. *Индивидуалистическая гипотеза*).

3. Принцип *лимитирующих факторов*.

Аутэкология исследует три основных группы признаков растений:

– биологические признаки. Характеризуют способ питания (автотрофы, симбиотрофы, *полупаразиты, паразиты*), отношения с *фитофагами* (соотношение поедаемости и отрастания), репродуктивный процесс (типы опыления и диссеминации);

– экологические признаки. Характеризуют распределение видов в пространстве местообитаний (*экотопов*) и *растительных сообществ*, а также *географический тип ареала* и *физиогномику*, т.е. *жизненные формы растений*;

– стратегические признаки. Характеризуют поведение видов, в них интегрируются особенности биологии и экологии, позволяющие преодолевать сопротивление среды (захватывать и удерживать ресурсы за счет успешной *конкуренции* с другими организмами, переживать различные варианты стресса и *нарушений* (см. *Стратегии растений*).

Признаки растений, отражающие их связь с условиями среды, составляют континуум (см. *Концепция континуума*), и из прагматических соображений редуцируются до системы условных дискретных типов – *жизненных форм, экологических групп*, типов стратегий.

Лит.: Работнов, 1985; Злобин, 2009; Злобин и др., 2013; Онипченко, 2013.

**БАНК ВЕГЕТАТИВНЫХ ЗАЧАТКОВ В ПОЧВЕ** – вариант *резервного фонда популяций*. Формируется у вегетативноподвижных видов растений, на подземных органах вегетативного размноже-

ния которых (корневищах, корневых отпрысках и др.) образуется большое количество вегетативных зачатков. При соответствующих условиях эти зачатки дают новые побеги. По некоторым данным, у пырея ползучего (*Elytrigia repens*) в почве на 1 га пашни могут быть сконцентрированы корневища общей длиной до 50 тыс. м, что соответствует примерно 0,5 млн вегетативных зачатков. В естественных условиях этот банк играет большую роль в сообществах корневищных злаков на подвижных субстратах, например, у костреца безостого (*Bromopsis inermis*) и канареечника тростниковидного (*Phalaroides arundinaceae*) в прирусловой пойме рек, где ежегодно отлагается толстый слой наилка облегченного гранулометрического состава. Большую роль банк вегетативных зачатков может играть в степных сообществах, например, вострец (*Elymus chinensis*) в степях Монголии.

Лит.: Злобин, 2009; Злобин и др., 2013.

**БАНК ПРОРОСТКОВ (всходов древесных растений)** – вариант *резервного фонда популяций*. Банки проростков характерны для некоторых видов древесных пород (во флоре средней полосы – дуба и ели). Проростки, называемые «торчками», десятилетиями сохраняют жизнеспособность под пологом древостоя. После возникновения «окон» в древостое (см. *Гап-мозаика*) ростовые процессы «торчков» активизируются, и из них формируются полноценные деревья.

Лит.: Злобин, 2009; Злобин и др., 2013.

**БАНК СЕМЯН В ПОЧВЕ** – вариант *резервного фонда популяций*. Различают три варианта банков семян:

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

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

– постоянный. Семена сохраняются в почве в течение многих лет. Такие банки характерны для эксплерентов (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*), формирующих *рудеральные растительные сообщества и сегетальные растительные*

сообщества. У рудеральных растений почвенные банки жизнеспособных семян могут сохраняться десятки и даже сотни лет.

Формирование банка семян происходит в течение значительного времени под влиянием следующих вкладчиков:

- осыпание семян («семенной дождь») при обсеменении растений, входящих в состав сообщества;

- занос семян извне;

- способность семян длительно сохраняться, в том числе у «реликтов», т.е. тех растений, которые произрастали в данном месте в прошлом.

Величина почвенных семенных банков в разных сообществах различается. Так, в дождевых тропических лесах она составляет (в шт./м<sup>2</sup>) всего 90–170, в арктических пустынях – 300–700, в тундрах – 1500–4000, в лесах умеренного пояса – 200–3000, в северных степях и на равнинных лугах – 10 000.

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

Число жизнеспособных семян в почвенном банке изменяется по годам.

Лит.: Reiné et al., 2006; Злобин, 2009; Злобин и др., 2013; Онипченко, 2013.

**БЕРЕЗОВО-СОСНОВЫЕ ЛЕСА** (гемибореальные леса, класс *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*). Эти леса замещают *широколиственные леса* на восточном макросклоне Южного Урала, где климат более континентальный, а почвы более сухие и бедные. В прошлом в них доминировали сосна (*Pinus sylvestris*) и лиственница (*Larix sibirica*), которые под влиянием человека в значительной степени заместились березой повислой (*Betula pendula*). Для напочвенного покрова характерны злаки – вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*) и коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum*), а также разнотравье – костяника (*Rubus saxatilis*), бубенчик лилиелистный (*Adenophora lilifolia*), чистец лекарственный (*Stachys officinalis*), первоцвет крупночашечный (*Primula macracalyx*), напер-

стянка крупноцветковая (*Digitalis grandiflora*) и кустарник раkitник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*).

В составе березово-сосновых лесов различаются варианты по увлажнению.

**Типичные березово-сосновые леса.** В этих сообществах, которые связаны с более увлажненными почвами, к уже перечисленным видам добавляются черемуха (*Padus avium*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), купальница европейская (*Trollius europaeus*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*).

**Остепненные сосново-лиственничные леса.** Эти леса связаны со склонами южной экспозиции, в их составе представлен богатый набор видов-ксерофитов: кустарники – чилига (*Caragana frutex*), вишня степная (*Cerasus fruticosa*) и травы – василек русский (*Centaurea ruthenica*), полынь шелковистая (*Artemisia sericea*), винцетоксикум ласточник (*Vincetoxicum hirsutinaria*).

Лит.: Мартыненко и др., 2003; Наумова и др., 2011; Мартыненко, 2013.

**БЕТА-РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ** – разнообразие *растительных сообществ* определенной территории, как правило, связанное с условиями рельефа. Этот показатель используется при составлении геоботанических карт (см. *Территориальные единицы растительности*). Бета-разнообразие оценивается методами *ординации* (см. *полусмен*) или с использованием *синтаксономии* (см. *Синтаксономическое разнообразие*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**БИОГЕОЦЕНОЗ** – наземная экосистема в границах *растительного сообщества*.

Лит.: Реймерс, 1990.

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ** (биоразнообразие) – разнообразие популяций видов, сообществ и *экосистем* на определенной территории или на всей планете. Главными формами биоразнообразия являются альфа-разнообразие (см. *Видовое богатство растительного сообщества*), бета-разнообразие и гамма-разнообразие (см. *Флора, Сохранение фиторазнообразия*). Биоразнообразие – самый важный биологический индикатор состояния био-

сферы и входящих в ее состав *биомов*, который чутко реагирует на воздействие человека. Под влиянием хозяйственной деятельности человека происходит снижение биоразнообразия, особенно интенсивно этот негативный процесс протекает в XX–XXI веках. Сохранение биоразнообразия входит в число важнейших проблем, которые необходимо решить человечеству на пути к устойчивому развитию.

**Лит.: Примак, 2002; Тишков, 2013.**

**БИОМ** – высшая единица классификации *экосистем*, район с преобладанием растений одной *жизненной формы*. По объему биом совпадает с понятием «природная зона». Наиболее важные биомы суши: тундры (арктические и альпийские), тайга; листопадные леса умеренной зоны; степи умеренной зоны; тропические степи и саванны; пустыни; полувечнозеленые сезонные тропические леса (зимне-зеленые леса, сбрасывающие листья летом); тропические влажные леса. Экосистемы пресных вод разделяются на биомы стоячих и проточных вод.

**Лит.: Одум, 1986; Воронов и др., 2003.**

**БОЛОТА (Башкортостана).** Сообщества болот формируются в условиях избытка влаги, их особенностью является наличие торфа (не полностью разложившихся растительных остатков). Площадь, занятая болотами, не превышает 0,5 % территории республики. Однако они играют большую роль в поддержании гидрологического режима рек – в период таяния снегов, летних и особенно осенних осадков болота запасают влагу, которую затем отдают в сухие периоды года. Кроме того, болота являются «почками» ландшафтов и фильтруют поступающие в них воды, очищая от вредных примесей. Вода, которая вытекает из болот, всегда чистая.

В 1960–1970-х гг. в республике практиковалось осушение болот, что нанесло ущерб природе. Кроме того, на осушенных землях не удавалось получить сколько-нибудь высоких урожаев сельскохозяйственных растений. После этого осушение болот было запрещено, и все они находятся под охраной государства. Различаются три основных типа болот, которые представляют собой три стадии сукцессии (см. *Сукцессии зарастания водоемов и развития болот*).

**Низинные болота** (эутрофные болота, класс *Alnetea glutinosae*). Это наиболее распространенный в республике тип болот. Низинные

болота возникают при зарастании неглубоких озер. Торф таких болот содержит много питательных элементов и потому его можно использовать даже как органическое удобрение (хотя этого не следует делать, так как заготовка торфа разрушает болотные экосистемы).

Низинные болота, как правило, залесены. На них формируются древостой ольхи черной (*Alnus glutinosa*), под пологом которой может быть ива пепельная (*Salix cinerea*). Иногда ива пепельная образует самостоятельные сообщества без участия ольхи. Из кустарников на этих болотах обычны смородина черная (*Ribes nigrum*) и крушина ломкая (*Frangula alnus*). В напочвенном покрове преобладают осоки, особенно осока дернистая (*Carex cespitosa*). В составе разнотравья присутствуют паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*), зюзник европейский (*Lycopus europaeus*), наумбургия кистецветная (*Naumburgia thyrsiflora*), шлемник обыкновенный (*Scutellaria galericulata*).

**Верховые болота** (олиготрофные болота, класс *Oxycocco-Sphagnetea*). Этот тип болот распространен в северной части республики и в горно-лесной зоне. Он относится к числу редких и является объектом строгой охраны. В отличие от низинных болот торф верховых болот крайне беден элементами минерального питания. Кроме того, он имеет кислую реакцию и плохо прогревается даже в летнее время. Верховые болота – это царство сфагновых мхов, вместе с которыми встречаются некоторые виды зеленых мхов (особенно часто кукушкин лен – *Polytrichum commune*) и иногда лишайники. В республике эти болота облесены – на них растут отдельные удаленные друг от друга экземпляры ели, сосны и березы пушистой. Из числа прочих видов сосудистых растений распространены представители семейства вересковых – багульник болотный (*Ledum palustre*), болотный мирт (*Chamaedaphne calyculata*), подбел многолистный (*Andromeda polifolia*). Встречаются клюква (*Oxycoccus palustris*) и насекомоядное растение росянка (*Drosera rotundifolia*).

Сфагновый мох отличается сильной бактерицидностью и способен убивать болезнетворные микроорганизмы. В период Великой отечественной войны сухой сфагновый мох использовался как заменитель ваты.

**Переходные болота** (мезотрофные болота, класс *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*). Эти болота представляют стадию сукцессии формирования верховых болот из низинных болот, поэтому в их свой-

ствах сочетаются черты предыдущей и последующей стадий (см. *Сукцессии зарастания водоемов и развития болот*). Основной доминант – береза пушистая (*Betula pubescens*), под ее пологом обильны осоки и виды разнотравья – вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*), сабельник болотный (*Comarum palustre*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*). Обычны зеленые мхи и присутствуют некоторые виды сфагновых мхов, которые никогда не образуют сомкнутого полога как на верховом болоте.

К болотам переходного типа относятся и сплавины, которые образуются около берегов озер и представляют собой растительный слой из корневищных сосудистых растений и мхов. Они могут отрываться от берега и превращаться в плавающие острова. Основными растениями сплавин являются вахта трехлистная, белокрыльник, сабельник болотный, осока ложносытевая (*Carex pseudocyperus*). В составе этих сообществ встречается самое ядовитое растение флоры Башкортостана – вех (*Cicuta virosa*).

Лит.: Наумова и др., 2011.

**ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА.** Проявляется в двух параметрах *структуры растительного сообщества*: разновысотности растений и «разноглубинности» корневых систем (различия в распределении корней по почвенному профилю у разных видов). Эти параметры являются осями дифференциации *экологических ниш* в сообществе. В сомкнутом сообществе на разной высоте различается режим освещения, на разной глубине – режимы увлажнения, аэрации, засоления, содержания элементов минерального питания в почвенном растворе.

Существует два полярных варианта разновысотности: ярусность, когда на глаз видно расчленение сообщества по вертикали на достаточно четко отграниченные слои-ярусы, и вертикальный континуум, когда такие слои не различаются. В подземной части сообщества ярусов в распределении подземных органов, за очень редким исключением, не наблюдается.

Ярусность – достаточно редкий вариант вертикальной структуры, который характерен для сообществ лесов умеренной полосы, где четко различаются ярусы деревьев, подлеска и подроста, травяной или травяно-кустарничковый, моховой или лишайниково-моховой. Вертикальный континуум распространен чаще, его классическим

примером является вертикальная структура сообщества тропического леса. Континуальна вертикальная структура луговых и степных травостоев, реже в этих сообществах отмечается нечеткая размытая ярусность.

В сообществах, где ярусности нет или она выражена недостаточно четко, вертикальный континуум может быть подразделен на условные слои – фитоценотические горизонты, число которых зависит от задач исследования. Так, в луговых и степных сообществах для определения того, какая часть травостоя окажется выше линии скашивания или может быть использована определенным видом животного на пастбище, растения последовательно срезают с шагом всего 5 см. В тропических лесах, где высота древостоя может превышать 30 м, для изучения распределения листовой массы, видов фауны и др. бывает достаточно выделить 4–5 слоев.

Важной синтетической характеристикой вертикальной структуры сообщества, которая универсальна и может использоваться как в сообществах с ярусами, так и с вертикальным континуумом, является *индекс листовой поверхности*.

Разная глубина проникновения корневых систем и различия в распределении максимальной массы корней характерны для всех сообществ, хотя в сообществах умеренной полосы зона корневого максимума многих видов расположена на глубине 0–30 см. В то же время даже в луговом сообществе корни люцерны (*Medicago falcata*) или щавеля конского (*Rumex confertus*) могут углубляться в почву на несколько метров. В сообществах аридных территорий распространены фреатофиты – растения, которые имеют глубокую корневую систему и достигают грунтовых вод, например, верблюжья колючка (*Alhagi pseudalhagi*). Эти растения используются для индикации уровня грунтовых вод при бурении скважин.

Совмещение в одном посеве растений с разной высотой и разной глубиной корневых систем используется в сельском хозяйстве (см. *Поликультура*). Применяются, к примеру, сидеральные культуры из видов семейств бобовые (Fabaceae) и крестоцветные (Brassicaceae), которые имеют более глубокие корневые системы, чем зерновые злаки, и могут возвращать в горизонт распространения корней пшеницы или кукурузы питательные элементы удобрений, вымытых вглубь почвы. Такую же функцию в посевах выполняют *сегетальные сорные растения*.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Онинченко, 2013.**

**ВЕТРОВАЛЬНО-ПОЧВЕННЫЙ КОМПЛЕКС (ВПК).** ВПК формируется при выворачивании дерева с корнем и включает несколько новых *микросайтов*: вывальную яму, ее склоны, земляной бугор, упавший ствол. Кроме того, в ВПК может входить и сохранившаяся ненарушенная часть напочвенного покрова. В этих микросайтах формируются различные группировки из светолюбивых видов – рудеральных и луговых, а на дне ям – иногда и сообщества гигрофитов, которые являются выходцами из черноольховых лесов. Общее видовое богатство ВПК по сравнению с ненарушенным напочвенным покровом лесов возрастает в 2–3 раза. Однако к 30–50 годам различия между микросайтами выравниваются, и они зарастают типичными лесными видами. Полное разложение ствола грибами и насекомыми-ксилофагами происходит в течение 200 лет.

**Лит.:** Бобровский, 2010; Онипченко, 2013.

**ВЗАИМНЫЕ ОТНОШЕНИЯ ВИДОВ В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ** – один из важных факторов организации *растительного сообщества* (см. *Полиmodelьная концепция организации растительных сообществ*). Классификация этих отношений приведена в табл. 1.

Таблица 1

**Классификация форм взаимных отношений видов  
в растительном сообществе**

Тип взаимных отношений	Вариант взаимных отношений
1	2
Контактные – отношения видов (популяций) при непосредственном контакте	Паразитизм (см. <i>Растения-паразиты</i> , <i>Растения-полупаразиты</i> ) Эпифитизм (см. <i>Эпифиты</i> ) <i>Лианы</i>
Трансабиотические – влияние видов (популяций) через среду	Конкуренция (см. <i>Конкуренция видов в растительном сообществе</i> ) Нейтральность (см. <i>Модель нейтральности</i> ) Благоприятствование: – одностороннее (см. <i>Эффект растений-нянь</i> ) – многостороннее (см. <i>Синергизм</i> ) <i>Неконкурентное средообразование</i> <i>Аллелопатия</i>

1	2
Трансбиотические – влияние видов (популяций) через посредника	Посредники: – <i>микоризные грибы</i> ; – <i>микроорганизмы-азотфиксаторы</i> ; – растения; – животные

Различия прямых биотических и трансбиотических отношений относительны, так как конкуренция осуществляется путем взаимного ограничения потребления факторов среды. Отношения растений-нянь и «подопечных» также осуществляются через регулирование режимов среды.

Роль взаимных отношений видов различается в разных типах растительных сообществ.

Вклад в режим отношений видов в растительном сообществе вносят отношения внутри *популяций* растений, особенно доминантов (см. *Фитоценоотипы*).

Лит.: Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012; Онинченко, 2013.

**ВИДОВОЕ БОГАТСТВО РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА (ВБРС)** – число видов на единице площади, важнейшая интегральная характеристика *растительного сообщества*, самая простая мера *альфа-разнообразия*. Кроме того, в фитоценологии используются два близких ВБРС понятия: флористическая насыщенность – число видов на единицу площади, и флористическое богатство – число видов в растительном сообществе.

ВБРС зависит от многих факторов. Р. Уиттекер (1980) писал о том, что разработать алгоритм, объясняющий ВБРС, невозможно, так как факторы, формирующие этот феномен, многочисленны и находятся в сложном и неаддитивном взаимодействии. При этом ВБРС разных моделей организации (см. *Полимодельная концепция организации растительных сообществ*) формируется при участии разных факторов. На рис. 5 приведена феноменологическая модель влияния основных факторов формирования ВБРС, причем в разных растительных сообществах роль разных факторов различается.

*Экотон* («абиотическая матрица») является главным фактором, определяющим видовое богатство. Если условия неблагоприятны,

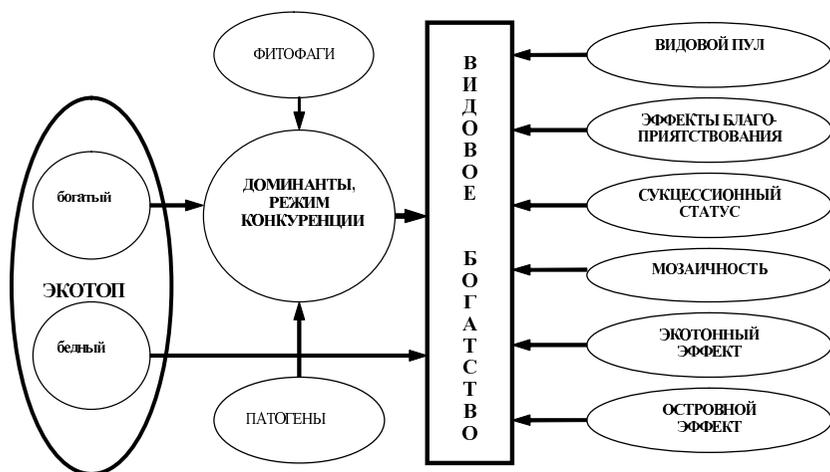


Рис. 5. Основные факторы, которые могут влиять на видовое богатство растительных сообществ

экологический тип влияет непосредственно, выступая в роли «инвайронментального сита». Если условия благоприятны и сообщества имеют достаточно высокую *первичную биологическую продукцию*, экологический тип влияет опосредованно через состав доминантов (см. *Фитоценозиты*) и общий режим конкуренции видов в растительном сообществе. Влияние доминантов может быть снижено под действием *фитофагов* и *патогенов*.

Кроме того, на ВБРС могут влиять:

- видовой пул (богатство флоры региона). Роль видовой пула подчеркивал создатель эстонской геоботанической школы Т. Липпмаа, она активно обсуждается в современной литературе. Влияние этого фактора во многом зависит от наличия «транспортных средств» доставки диаспор;

- *островной эффект*;
- *экологический эффект*;
- *регенерационные мозаики*;

- *сукцессионный статус*. Этим понятием отражается влияние на видовое богатство любых *экологических сукцессий* и *нарушений*.

На ВБРС может влиять внедрение *инвазивных видов*. Кроме того, ВБРС может отражать влияние геологической истории терри-

тории (например, чередование холодных и теплых периодов в плейстоцене и голоцене способствовало формированию на территории Южного Урала «флористических коктейлей» из видов разной экологии). См. также *Градиенты видового богатства растительных сообществ*.

На оценку ВБРС влияет размер учетной единицы, т.е. масштаб его измерения (см. *Кривая «число видов/площадь»*). В мелком масштабе (1 дм<sup>2</sup>) наибольшим богатством характеризуются альварные луга в Эстонии и Швеции. Эти луга образованы маленькими по размеру растениями, и на такой учетной площадке уместается до 40 видов. В Курских степях известный советский степевед В.В. Алехин на 1 м<sup>2</sup> насчитывал до 100 видов растений. В крупном масштабе (сотни и тысячи квадратных метров) наибольшее видовое богатство выявляется в тропических лесах, где на 1 га может произрастать до двух тысяч видов деревьев, лиан и эпифитов.

В табл. 2 приведено число видов в основных типах растительных сообществ Башкортостана.

Таблица 2

**Видовое богатство основных типов растительных сообществ  
Башкортостана (на 100 м<sup>2</sup>)**

Тип растительного сообщества	Число видов
Водные сообщества	1–5
Рудеральные сообщества	5–10
Сегетальные сообщества	10–15
Болота	15–25
Тайга	20–30
Широколиственные леса	30–40
Сенокосные луга	30–60
Луговые пастбища	20–30
Степи при сенокосении или умеренном выпасе	60–100
Степные пастбища	20–40

Лит.: Mangan et al., 2010; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ.** Виталитетом называется жизнеспособность растений, которая оценивается на основании учета особенностей формы и роста особей. В настоящее

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

Ж. Браун-Бланке для оценки жизнеспособности растения предложил следующую шкалу: 1 – очень угнетенное, не плодоносит; 2 – угнетенное; 3 – нормальное; 4 – пышно развитое. В лесоводстве используется 5-балльная шкала Крафта (рис. 6), которая позволяет оценивать качество деревьев и осуществлять рубки ухода за древостоем.

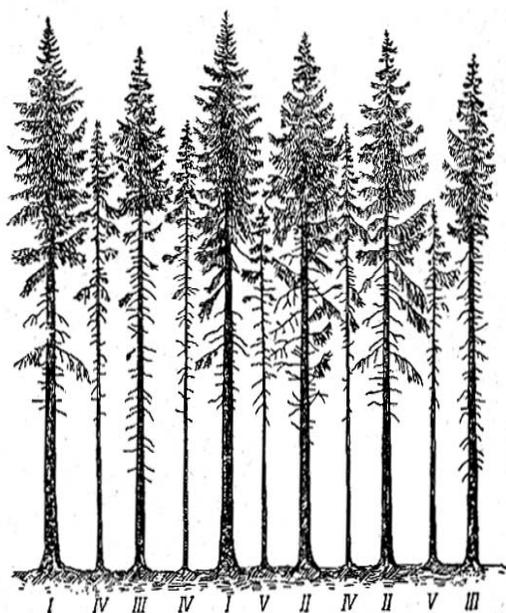


Рис. 6. Оценка виталитета деревьев по шкале Крафта

Количественный анализ виталитетной структуры *популяции* проводится в два этапа: на первом этапе устанавливается виталитет каждой из особей по их репрезентативной выборке из популяции, на втором – на основании оценки долей представленности особей разного виталитета вычисляется виталитетный спектр популяции.

Для оценки виталитета особи можно использовать разные признаки, однако самым интегральным и универсальным является величина фитомассы (вес) растения. В тех случаях, если определить вес растений нельзя (например, при изучении популяций редких видов), приходится использовать другие показатели, такие, как произведение числа побегов на их высоту или число листьев. После определения виталитета каждой особи их разделяют в зависимости от величины учитываемых признаков на три класса виталитета – высший (а), промежуточный (б), низший (с). Далее определяется число растений в каждом классе и на этой основе строится виталитетный спектр, показывающий соотношение долей мелких, средних и крупных особей.

По соотношению особей разных классов виталитета популяции подразделяются на три типа: процветающие, равновесные и депрессивные (рис. 7).

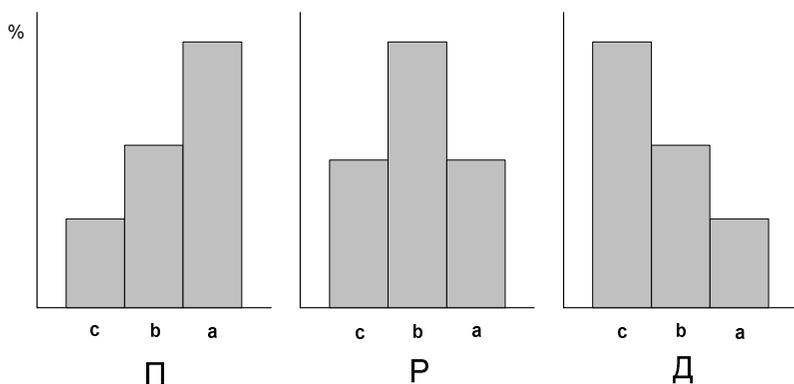


Рис. 7. Модельные спектры виталитетного состава популяций растений. П – процветающие, Р – равновесные, Д – депрессивные популяции; а – особи наивысшего класса виталитета, б – особи промежуточного класса виталитета, с – особи низшего класса виталитета

Виталитетное состояние особей может быть отражено обобщенным индексом качества (виталитета) популяции (Q) в виде:  $Q = \frac{1}{2}(a + b)$ , где  $a$ ,  $b$  и  $c$  – соответственно доли особей высшего, промежуточного и низшего классов виталитета. Для процветающих популяций характерно соотношение  $\frac{1}{2}(a+b) > c$ , для равновесных  $\frac{1}{2}(a+b) \approx c$ , а для депрессивных  $\frac{1}{2}(a+b) < c$ .

Виталитетный спектр – это наиболее важная оценка состояния популяции, которая позволяет прогнозировать динамические смены популяций. Например, регистрация процветающих популяций *инвазивного вида*, такого как *Ambrosia artemisiifolia*, указывает на необходимость разработки мер по предотвращению дальнейшей инвазии этого вида, а установление депрессивных популяций редких видов требует пересмотра мер охраны этих растений со сменой на более эффективные.

Поскольку морфометрические признаки имеют разные амплитуды значений, А.Р. Ишбирдин и М.М. Ишмуратова предложили использовать их взвешенные значения и вычислить индекс виталитета ценопопуляции – *IVC*:

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

где  $x_i$  – среднее значение признака в ПР,

$\bar{x}_i$  – среднее значение признака для всех сравниваемых ПР,

$N$  – число признаков.

Наибольшие значения *IVC* отвечают наилучшему состоянию популяции. В этой связи отношение  $IVC_{\max} / IVC_{\min}$  может являться оценкой размерной пластичности. *IVC* позволяет ранжировать популяции по уровню благоприятности условий.

**Лит.: Злобин, 2009; Ишмуратова и др., 2010; Злобин и др., 2013.**

**ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ (Башкортостана)** – совокупность *растительных сообществ*, связанных с водной средой (классы *Lennetea*, *Potametea*; см. *Макрофиты*). Растения, образующие эти сообщества, относятся к экологической группе гидрофитов. Водные сообщества представляют стадию *сукцессии зарастания водоемов и развития болот*. Они играют большую экологическую роль: создают условия для нереста рыб и очищают водоемы от загрязняющих веществ. Загрязняющие вещества впитываются всей поверхностью гидрофитов, концентрируются в растениях и захораниваются на дне водоема после их отмирания. Густые заросли гидрофитов иногда используются как естественные очистные сооружения, называемые биологическими полями.

**Лит.: Наумова и др., 2011.**

**ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ.** Возрастная структура отражает соотношение в *популяции растений* особей различного календарного возраста. Особи одного возраста составляют когорту (возрастную группу). Каждая когорта включает особи одного календарного возраста или одного возрастного периода, например, от 1 до 5 лет, от 5 до 10 лет и т.п.

Анализ возрастной структуры популяций проводят в тех случаях, когда календарный возраст растений достаточно легко определяется в полевых условиях. Это в первую очередь популяции деревьев, возраст которых определяется по числу годичных колец древесины (хвойные могут оцениваться и по числу мутовок побегов). Для более точного определения возраста используют специальные возрастные буры, которые позволяют извлечь kern ствола, на котором точно подсчитывается число годичных колец.

Лесоводы различают следующие классы возраста:

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

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

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

80–100 лет – приспевающие деревья;

100–180 лет – деревья спелого древостоя;

более 180 лет – перестойные деревья.

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

Возрастная структура популяций большинства видов гетерогенна. Это видно на примере популяции *Pinus sylvestris* на старой вырубке (рис. 8).

Известно, что у сосны плодоношение по годам разное и бывают так называемые семенные года, когда оно особенно обильно. В рассматриваемом примере пики численности растений сосны возрастом 5 и 14 лет связаны с такими семенными годами. Представляет интерес анализ всходов и самого мелкого подроста. Для него выявлен

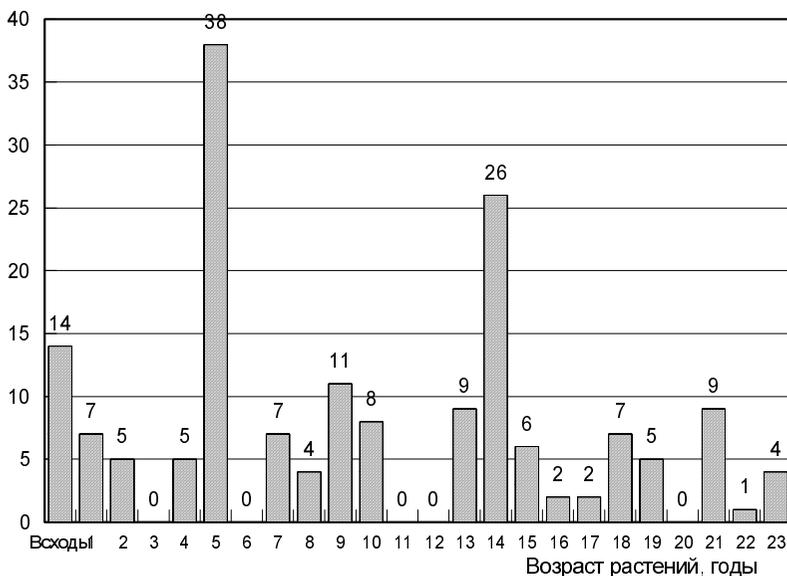


Рис. 8. Возрастная структура популяции сосны на старой вырубке (цифры над столбиками показывают среднее число особей на пробной площадке; по: Злобин, 2009)

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

**Лит.: Злобин, 2009; Злобин и др., 2013.**

**ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ** (restoration ecology) – новое направление в экологии, сформировавшееся в последнее десятилетие XX в. как реакция на усиливающийся процесс снижения биологического разнообразия. Его истоки лежат в работах Дж. Кертиса (1913–1961) по восстановлению прерий штата Висконсин (США), которые проводились в начале XX в.

Один из основных подходов восстановительной экологии – содействие *вторичным автогенным сукцессиям*. К примеру, для восстановления пойменных лесов долины Миссисипи под охрану взяты все фрагменты лесных *растительных сообществ* площадью более 4 тыс. га и обеспечены условия для расширения площади этих массивов за счет естественного самовосстановления.

В последние годы отмечается повышенный интерес к методам активного восстановления *видового богатства растительных сообществ*. Эти методы берут начало непосредственно от исследований Дж. Кертиса, который высевал смесь семян, собранных на сохранившихся участках прерий. Сегодня в основе этих методов лежит рассев сено-семенной смеси, заготовленной на эталонных участках. Это позволяет воссоздать сообщества, видовой состав которых близок к составу эталонного участка. Накоплен опыт восстановления разных типов злаковников в Германии и Италии. В России работы по восстановлению степных сообществ проводятся Д.С. Дзыбовым, который разработал промышленную технологию воспроизводства агростепей на больших площадях. К четвертому году в агростепях отмечается наличие 80% видов эталонного участка. В дальнейшем агростепи используются как источники семенного материала восстановления степей на других нарушенных участках.

Опыт создания агростепей имеется в Башкортостане. На рис. 9 показана динамика продуктивности и видового богатства за первые

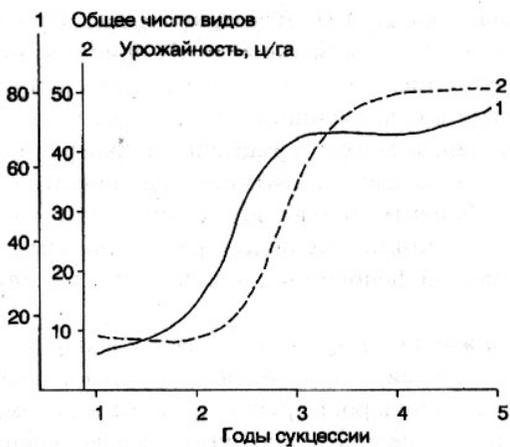


Рис. 9. Изменения видового богатства и урожайности агростепи в ходе сукцессии

5 лет сукцессии, когда наиболее активно шел процесс формирования агростепи. Сукцессия протекает по той же схеме, что и сукцессии на залежах, но более интенсивно.

Оригинальный метод ускорения восстановительных сукцессий предложен в Китае. В травостой залежи подсевалась смесь из трех видов бобовых — *Medicago sativa*, *Melilotus suaveolens*,

*Astragalus adsurgens*. Бобовые купировали первую стадию однолетних *сегетальных сорных видов* и способствовали массовому внедрению многолетников.

Принципы восстановительной экологии используются и при посадке лесов, хотя видовое богатство таких искусственных лесов, как правило, ниже, чем естественных.

Лит.: Абдуллин, Миркин, 1995; Li et al., 2007; Shaffer et al., 2005; Дзыбов, 2010.

**ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ СУКЦЕССИИ В ЛЕСАХ.** Причиной таких *экологических сукцессий* являются нарушения – рубки и пожары. Различаются четыре основных стадии сукцессии.

1. Формирование травяных *растительных сообществ* с доминированием кипрея (*Chamerion angustifolium* – корневищного нитрофила с высокой семенной продуктивностью и анемохорным способом расселения). Вместе с ним могут встречаться виды рода вейник (*Calamagrostis*) и некоторые виды рода осока (*Carex*). На этой стадии происходит вынос элементов минерального питания из почвы и ее уплотнение.

2. Формирование сообществ вторичных древесных пород – березы (*Betula pendula*, *B. pubescens*), осины (*Populus tremula*), иногда ольхи серой (*Alnus incana*) и сосны (*Pinus sylvestris*).

3. Формирование смешанного леса, в котором в зоне тайги к вторичным породам примешиваются ель (*Picea*), сосна (*Pinus*), пихта (*Abies*) и др., а в зоне широколиственных лесов – липа (*Tilia cordata*) и дуб (*Quercus robur*). Широкое распространение таких смешанных лесов в европейской части России А.П. Шенников объяснял именно следствием рубок и пожаров.

4. Восстановление коренного хвойного или широколиственного леса. Восстановление сосны происходит только после пожара, так как она не возобновляется при наличии развитого напочвенного покрова.

Восстановление напочвенного покрова, как правило, происходит быстрее, чем древесного яруса. По этой причине лесные сообщества с доминированием вторичных пород при *флористической классификации растительных сообществ* «на правах» субассоциаций часто относятся к ассоциациям коренной растительности. Н.Г. Уланова пишет о всплеске *видового богатства растительных сообществ* на первых стадиях сукцессии, особенно на богатых почвах. Основными вкладчиками в видовое богатство являются луговые и рудеральные виды. В этом случае видовое богатство серийных сообществ (см. *Концепция климакса в растительности*) может в

4 раза превышать этот показатель в типичных лесах с сомкнутым древостоем. На Южном Урале при восстановлении лесов после вырубок этот феномен не наблюдается, так как *Chamerion angustifolium* и виды рода *Calamagrostis* формируют закрытые сообщества, в которые не могут проникнуть синантропные виды.

На характер пирогенных сукцессий влияют тип пожара (верховой, низовой) и тип растительного сообщества. К примеру, наиболее трудно восстанавливается покров лишайников в сухих борах.

В ходе восстановления лесных сообществ могут формироваться сложные *сукцессионные системы*, в которых наблюдаются процессы дивергенции (при устранении нивелирующего влияния эдификаторов, см. *Фитоценоотипы*) и конвергенции (при восстановлении этого влияния).

В целом сукцессии на вырубках и гарях должны рассматриваться как циклические с длительностью цикла не менее 100 лет. Впрочем, если вырубки, и особенно пожары, охватывают большие площади (что наблюдается сегодня в России, а также в ряде других стран), то естественное восстановление древостоя из первичных пород оказывается невозможным ввиду отсутствия источников семян. Если не проводятся лесопосадки, то вторичные леса с древостоем из анемохорных видов сохраняются столетиями.

**Лит.: Восточноевропейские леса..., 2004; Бобровский, 2010; Миркин, Наумова, 2012.**

**ВТОРИЧНЫЕ АВТОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ** – восстановительные сукцессии, которые происходят в *растительных сообществах* после естественных или антропогенных *нарушений*. Первый вариант сукцессий встречается редко. Их пример – восстановительные сукцессии после снежных лавин в Альпах. Такие сукцессии являются фактором поддержания высокого *видового богатства растительных сообществ*. Противолавинные мероприятия приводили к снижению видового богатства. Однако большинство восстановительных сукцессий связано с нарушениями, вызываемыми влиянием человека (см. *Восстановительная экология, Восстановительные сукцессии в лесах, Залежные сукцессии, Постпастибищная демутиация, Радиационные сукцессии, Сукцессии в сегетальных сообществах, Сукцессии в травосмесях*).

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ВТОРИЧНЫЕ ТИПЫ СТРАТЕГИЙ РАСТЕНИЙ.** Выделяются в системе *стратегий растений* Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма, представляют переход между первичными типами (см. рис. 33). Видов с вторичными стратегиями больше, чем видов «чистых» первичных стратегий, особенно виолентов. Примером вида, имеющего стратегию виолент-пациент (CS), является *Pinus sylvestris* (может формировать высокие древостои на бедных песчаных почвах), а также все виды рода *Picea*, которые являются фитоценологически сильными (обладают высокой виолентностью), но произрастают в холодном климате на бедных кислых и хорошо увлажненных почвах. Стратегию виолент-рудерал (CR) имеют такие виды, как *Alnus incana*, которая разрастается на вырубках, и *Urtica dioica* – обычный доминант нарушенных почв, богатых азотом. Виды со стратегией рудерал-пациент (RS) встречаются редко, их можно наблюдать на вытопанных площадках вокруг колодцев в пустынной зоне (например, из рода *Peganum*). Наконец, большинство видов луговых и степных растений представляют смешанный тип стратегии – CRS: сочетают в своем поведении черты виолентности, пациентности и эксплерентности, хотя эти качества у разных видов представлены в разном соотношении. Например, у галомезофитов *Hordeum brevisubulatum* или *Puccinellia distans*, а также у ксерофитов рода *Stipa* больше признаков пациентности, а у корневищных луговых растений *Elytrigia repens* или *Bromopsis inermis* – эксплерентности.

Лит.: Grime, 1979; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**ВЫПАС** – отчуждение фитомассы *фитофагами*. Умеренный выпас является фактором поддержания высокого *видового богатства растительных сообществ*. Является обязательным фактором формирования растительных сообществ степей и саванн (см. *Полимодельная концепция организации растительных сообществ*). При чрезмерном выпасе происходит разрушение растительных сообществ (см. *Перевыпас*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**ВЫСОТНЫЙ ТОПОКЛИН** – клинальная (непрерывная) схема изменения растительности вдоль высотного градиента, которая строится по результатам *ординации*. Обычно высотные топоклины

строятся отдельно для растительности склонов разных экспозиций. Пример высотного топоклина приведен на рис. 10.

Из рисунка очевидно, что изменение растительности непрерывно, и амплитуды распределения видов разных вариантов степей – луговых (*Sanguisorba officinalis*, *Anemone crinita*, *Galium verum*, *Poa attenuata*, *Dasiphora fruticosa*, *Helictotrichon schellianum*) и настоящих (*Koeleria cristata*, *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Caragana microphylla*) перекрываются.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ГАП-МОЗАИКА** – форма горизонтальной структуры *растительных сообществ*, который наблюдается в лесах. При выпадении деревьев в лесу от старости или при выборочной рубке образуются «окна» – гапы (gaps), зарастающие видами, приспособленными к такому «ремонту» древостоев. Эта мозаика характерна для богатовидовых тропических лесов, в которых существует две

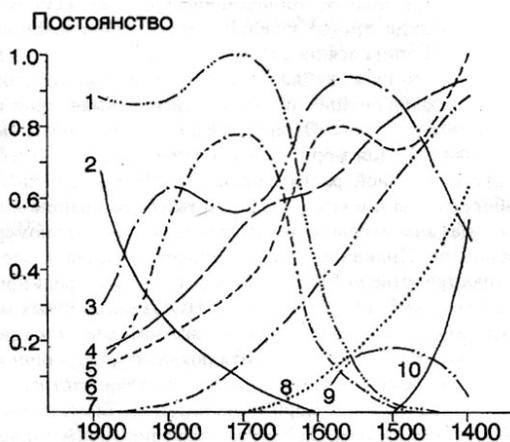


Рис. 10. Фрагмент высотного топоклина растительности степей Северо-Восточного Хангая (Монголия), склон северной экспозиции: 1 – *Sanguisorba officinalis*, 2 – *Anemone crinita*, 3 – *Galium verum*, 4 – *Poa attenuata*, 5 – *Dasiphora fruticosa*, 6 – *Helictotrichon schellianum*, 7 – *Koeleria cristata*, 8 – *Stipa krylovii*, 9 – *Cleistogenes squarrosa*, 10 – *Caragana microphylla*

группы видов: дриады – основные виды и номады – виды, которые временно поселяются в «окнах», и под их пологом постепенно восстанавливаются дриады. Номады формируют *банк семян*, а дриады – *банк проростков*, т.е. всходов, которые подолгу не идут в рост, дожидаясь образования «окна». Если «окно» не образуется, то через 3–7 лет *когорта* всходов погибает и замещается новыми всходами. Такой банк проростков имеется и у деревьев умеренных широт, напри-

мер, у дуба (*Quercus robur*), проростки которого называются «торчками».

Величина гапов в лесах Восточной Европы может меняться от 200 до 2500 м<sup>2</sup>. При гап-мозаике напочвенный покров чаще не нарушается, хотя в его составе могут появиться виды *рудеральных растений* – крапива (*Urtica dioica*), вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*), ежевика (*Rubus caesius*); повышается покрытие видов подлеска – лещины (*Corylus avellana*), черемухи (*Padus avium*), рябины (*Sorbus aucuparia*). После этого в гапах восстанавливаются основные виды древостоя: в широколиственных лесах – бук (*Fagus sylvatica*), дуб (*Quercus robur*), липа (*Tilia cordata*), ясень (*Fraxinus excelsior*); в бореальных лесах – виды рода ель (*Picea abies*, *P. obovata*), пихта (*Abies sibirica*). Аналогичное восстановление гапов за счет основных видов древесного яруса отмечено в богатых видовых широколиственных лесах Японии, в хвойных лесах Канады, в атлантических горных дождевых лесах Бразилии. В этих случаях у доминантов (см. *Фитоценоотипы*) экологический диапазон отношения к фактору освещенности достаточно широкий и охватывает как условия затенения в древесном пологе, так и осветления в условиях гапов, которые также могут быть в разной степени затенены окружающими их деревьями, особенно если «окна» имеют небольшие размеры.

В то же время во многих типах леса гапы зарастают светолюбивыми номадами, которых нет или почти нет в основном древостое. Так, в североамериканских широколиственных лесах гапы заполняют тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*), робиния (*Robinia pseudoacacia*), клен сахарный (*Acer sacharum*) и клен красный (*A. rubrum*). Во влажных полулистопадных лесах в гапах разрастаются *лианы*.

В целом влияние гап-мозаики на *видовое богатство растительных сообществ* бывает незначительным.

**Лит.: Восточноевропейские леса..., 2004; Gálhidy at al., 2006; de Römer et al., 2007; Бобровский, 2010; Онипченко, 2013.**

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ.** *Популяции растений*, как правило, формируются из генетически различных вариантов вида, которые называются генетическими *клонами*, или экотипами. Дифференциация популяций на экотипы характерна для мно-

гих луговых трав, например, видов из родов *Trifolium*, *Amoria*, *Medicago*. Внутрипопуляционная экотипическая дифференциация популяций дополняется межпопуляционной: у многих популяций луговых злаков (например, *Agrostis gigantea* и *Festuca pratensis*) экотипическая дифференциация наблюдается при произрастании их в разных частях поймы с неодинаковыми режимами увлажнения и типами почвы.

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

Генетически гетерогенны популяции видов *сеgetальных сорных растений*, чем объясняется их высокая пластичность и способность расти в различных экологических условиях. Однако со второй половины XX века вследствие массового применения гербицидов у этих растений отмечается снижение генотипического разнообразия, сохраняются только те экотипы, которые оказались преадаптированными к определенной группе гербицидов. По этой причине при длительном применении одного и того же гербицида *плотность популяций сорных растений увеличивается*.

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

В крупных популяциях, находящихся в благоприятных экологических условиях, генетическая внутрипопуляционная дифференциация сглаживается. Экстремальные условия обитания действуют на популяции неоднозначно: они обычно обедняют генофонд популяций, хотя в некоторых случаях инициируют микроэволюционные процессы, а следовательно, и генетическую разнородность популяций. Для изу-

чения генетической структуры популяций используются фенетический и генетический анализы частоты проявления признаков.

Фен – это генетически обусловленный признак, который нельзя разделить на компоненты без утери его статуса. Фены достаточно устойчиво сохраняются в разных условиях среды. При изучении популяций хвойных (В.П. Путенихин) было установлено, что самыми надежными фенами являются признаки генеративных органов, таких, как шишки. При изучении генотипической вариации видов рода *Delphinium* в качестве фенов использовались характер опушения и особенности формы листа (Н.И. Федоров).

При генетическом анализе популяций используются изоферменты и секвенирование геномов. Изоферментами называют ферменты, присущие одному виду растения и обладающие одинаковой структурой молекул, но отличающиеся по ряду физико-химических особенностей. Изоферменты синтезируются разными генами, и их набор оказывается специфическим для каждого вида растения. Изоферментный анализ широко используется для оценки генетического разнообразия популяций редких видов растений. В Башкортостане его использовали Ю.А. Янбаев и Н.Н. Редькина. Объектами изоферментного анализа часто становятся *инвазивные виды растений*.

При секвенировании геномов применяется метод генетических маркеров. Геномный анализ инвазивных видов дал тот же результат, что изоферментный: эти виды отличаются очень высоким уровнем полиморфизма. Этим объясняется их высокий потенциал адаптаций к экологическим условиям в новых районах.

В результате изучения генетической структуры популяций сформировались новые научные направления: «геномика охраны растительности» и «экологическая геномика». Однако пока научная ценность результатов исследования в этих направлениях сравнительно невелика, так как не установлены прямые однозначные взаимосвязи генетических характеристик популяций с уровнем их адаптируемости и устойчивости.

Лит.: Злобин, 2009; Путенихин, 2012; Федоров, 2012; Янбаев, Редькина, 2012; Злобин и др., 2013.

**ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА** – полный список видов *растительного сообщества* с указанием их обилия. Это основной исходный материал для

*классификации растительных сообществ.* При описании растительного сообщества могут использоваться специальные бланки или оно выполняется в полевом дневнике.

Последовательность действий при выполнении геоботанического описания следующая.

**Выбор места описания.** В *методе классификации растительных сообществ по Браун-Бланке* выбор места описания осуществляется типическим обзором: пробная площадь закладывается в однородном (гомогенном) участке растительности. Пробные площади представляют ранее намеченные в ходе рекогносцировки совокупности растительности: опознаваемые на глаз варианты сухих и влажных лесов, лугов, участки пашни, рудеральные группировки и т.д.

**Выбор размера и формы описываемого участка растительности.** Как правило, используются пробные площади квадратной формы. Для лесов они имеют размер 20x40 м<sup>2</sup> или 25x25 м<sup>2</sup>, для лугов – 2x2 м<sup>2</sup>, 5x5 м<sup>2</sup> или 10x10 м<sup>2</sup>. Если растительные сообщества имеют меньшие размеры или представлены узкими полосами (*полосы прибрежно-водной растительности* вдоль берега реки или озера, заросли *рудеральных растений* на буртах земли, вдоль заборов или между плитами покрытия поверхности городских площадей и т.д.), то можно описывать их без заложения пробных площадей, в «естественных границах». Это может быть полоса прибрежно-водного сообщества длиной 10–15 м, однородное пятно рудеральной растительности, несколько «просветов» между плитами покрытия городской площади и т.д. Следует стремиться к тому, чтобы пробная площадь была не меньше минимального ареала (см. *Кривая «число видов/площадь»*). Однако это требование удается выдержать не всегда, так как при небольших размерах сообществ их описывают в «естественных границах» (в этом случае площадь геоботанического описания будет меньше минимального ареала). Описываемое сообщество на пробной площади (или пятно растительности в естественных границах) должно быть однородно на глаз.

**«Шапка» геоботанического описания.** Указываются номер описания, автор описания, дата выполнения описания, величина пробной площади. Характеризуются условия местообитания: высота над уровнем моря, экспозиция склона и его крутизна (если описание проводится в условиях сложного рельефа), может быть указан тип почвы. Указывается географическое положение описания: регион, рай-

он, привязка пробной площади. При наличии прибора для определения географических координат (GPS) указывается географическая широта и долгота.

**Общая характеристика растительного сообщества.** Указывается проективное покрытие (в лесных сообществах отдельно по ярусам), причем сумма покрытия за счет ярусного перекрытия может превышать 100 %.

В описаниях лесных сообществ указываются следующие показатели:

– формула древостоя – участие разных видов деревьев, которые обозначаются первой буквой названия рода, в долях единицы. Если доля вида меньше 10%, он включается в формулу со знаком «+». Например, формула 3Е4С3Б+О означает, что в древостое 30% ели, 40% сосны, 30% березы и единично встречается осина;

– средняя и максимальная высота деревьев, кустарников и трав;

– средний и максимальный диаметр ствола;

– возраст древостоя (определяется глазомерно или по кернам, полученным с использованием специального бура).

В описании может быть указано общее число видов, в том числе отдельно количество видов деревьев, кустарников, трав, мхов, лишайников.

**Список видов.** Это самая важная часть геоботанического описания. Учитываются все виды, встреченные на пробной площади, с указанием обилия по *шкале Браун-Бланке*. Для яруса деревьев указывается их принадлежность к подъярусам: первому (t1), второму (t2), третьему (t3). Любое растение, видовую принадлежность которого не удастся установить в поле, должно быть взято в «справочный гербарий».

Описанному растительному сообществу может быть дано предварительное название по видам-доминантам и условиям среды.

Ниже приведены два описания, выполненные фитоценологами Лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Института биологии Уфимского научного центра РАН И.Н. Григорьевым и П.С. Широких.

### **Пример описания травяного растительного сообщества**

Полевой номер описания: 94.

Автор описания: И.Н. Григорьев

Дата описания: 03.07.90.

Местоположение описываемого участка растительности: Башкортостан, Краснокамский район, 6 км к Ю от деревни Тарасово. Правый берег р. Кама.

Местообитание: понижение между грив. Почва: влажно-луговая слабо оглеенная. Площадь описания: 100 м<sup>2</sup>.

Проективное покрытие травяного яруса: 95%.

Проективное покрытие мохового яруса: 1%.

Средняя высота травяного яруса: 60 см.

Максимальная высота травяного яруса: 110 см.

Число видов в описании: 56.

Список видов	Обилие	Список видов	Обилие
<i>Alopecurus pratensis</i>	3	<i>Ranunculus acris</i>	+
<i>Festuca pratensis</i>	2	<i>Ranunculus polyanthemos</i>	+
<i>Elytrigia repens</i>	1	<i>Symphytum officinale</i>	+
<i>Poa pratensis</i>	+	<i>Glechoma hederacea</i>	+
<i>Agrostis gigantea</i>	+	<i>Viola montana</i>	+
<i>Carex praecox</i>	1	<i>Leontodon autumnalis</i>	+
<i>Poa palustris</i>	+	<i>Phleum phleoides</i>	+
<i>Carex caespitosa</i>	1	<i>Iris sibirica</i>	2
<i>Eleocharis palustris</i>	1	<i>Eryngium planum</i>	2
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1	<i>Equisetum pratense</i>	+
<i>Veronica longifolia</i>	+	<i>Thalictrum flavum</i>	+
<i>Allium angulosum</i>	+	<i>Calamagrostis epigeios</i>	2
<i>Rorippa brachicarpa</i>	+	<i>Lathyrus pratensis</i>	2
<i>Inula britannica</i>	1	<i>Mentha arvensis</i>	2
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	<i>Taraxacum officinale</i>	+
<i>Peucedanum palustre</i>	+	<i>Potentilla anserina</i>	+
<i>Rumex acetosa</i>	+	<i>Galium album</i>	2
<i>Lysimachia nummularia</i>	3	<i>Veronica scutellata</i>	+
<i>Leucanthemum vulgare</i>	2	<i>Poa angustifolia</i>	+
<i>Inula hirta</i>	+	<i>Rosa majalis</i>	2
<i>Serratula coronata</i>	+	<i>Viola canina</i>	+
<i>Galium rubioides</i>	+	<i>Hieracium umbellatum</i>	+
<i>Rumex confertus</i>	+	<i>Plantago major</i>	2
<i>Vicia cracca</i>	+	<i>Prunella vulgaris</i>	+
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	<i>Sedum telephium</i>	2
<i>Cirsium setosum</i>	+	<i>Cenolophium fischeri</i>	+
<i>Tripolium vulgare</i>	+	<i>Galium septentrionale</i>	+
<i>Ranunculus auricomus</i>	+	<i>Phalaroides arundinacea</i>	2

## Пример описания лесного растительного сообщества

Полевой номер описания: 200  
Автор описания: П.С. Широких  
Дата описания: 8 августа 2004 г.  
Величина учетной площади: 400 м<sup>2</sup>  
Высота над уровнем моря: 956 м  
Экспозиция склона: юго-восточная  
Крутизна склона: 20°  
Число видов в описании – 47,  
в том числе:

деревьев 3,  
кустарников 2,  
трав 26,  
мхов 10,  
лишайников 4.

Покрытие древесного яруса: 60%  
Покрытие кустарникового яруса: 10%  
Покрытие травяного яруса: 60%  
Покрытие мохового яруса: 15%  
Максимальная высота деревьев: 26 м  
Средняя высота деревьев: 20 м  
Максимальная высота кустарников: 0.9 м  
Средняя высота кустарников: 0,6 м  
Максимальная высота трав: 130 см  
Средняя высота трав: 50 см

Регион: Башкортостан

Район: Белорецкий

Местоположение описываемого участка растительности (локалитет): ЮУГПЗ, Тюльменское л-во, ЮВ макросклон хр.Нары, 1,5 км СВ верш. г. 1067,6 м.

Географические координаты: широта 54°30'18,8"  
долгота 58°13'36,2"

Расположение пробной площади: верхняя треть склона

Средний диаметр ствола: 24 см

Максимальный диаметр ствола: 36 см

Формула древостоя: 7Е2П1Б

Предварительное название сообщества: Ельник горцовый

Возраст деревьев: 106 лет

Список видов	Обилие	Список видов	Обилие
<b>Древесный ярус</b>			
<i>Abies sibirica-t1</i>	1	<i>Veratrum lobelianum</i>	r
<i>Abies sibirica-t2</i>	2	<i>Geranium sylvaticum</i>	+
<i>Abies sibirica-t3</i>	1	<i>Hieracium pseuderectum</i>	+
<i>Betula pubescens-t1</i>	1	<i>Hypericum maculatum</i>	+
<i>Betula pubescens-t2</i>	+	<i>Cacalia hastate</i>	+
<i>Betula pubescens-t3</i>	+	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	2
<i>Picea obovata-t1</i>	2	<i>Vaccinium myrtillus</i>	+
<i>Picea obovata-t2</i>	1	<i>Luzula pilosa</i>	+
<i>Picea obovata-t3</i>	+	<i>Maianthemum bifolium</i>	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	<i>Carex pilosa</i>	r
<i>Rubus idaeus</i>	2	Мхи	
<i>Aconitum septentrionale</i>	r	<i>Hypnum pallescens</i>	+
<i>Melica nutans</i>	+	<i>Dicranum scoparium</i>	1
<i>Milium effusum</i>	+	<i>Cirriphyllum piliferum</i>	+
<i>Oxalis acetosella</i>	2	<i>Brachythecium oedipodium</i>	+
<i>Rubus saxatilis</i>	+	<i>Sanionia uncinata</i>	+
<i>Senecio nemorensis</i>	r	<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	+
<i>Solidago virgaurea</i>	+	<i>Pleurozium schreberi</i>	2
<i>Stellaria holostea</i>	+	<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	+
<i>Stellaria nemorum</i>	+	<i>Lophozia species</i>	+
<i>Trientalis europaea</i>	+	<i>Orthodicranum montanum</i>	+
<i>Cerastium pauciflorum</i>	+	Лишайники	
<i>Cirsium heterophyllum</i>	+	<i>Bryoria capillaries</i>	+
<i>Dryopteris expansa</i>	1	<i>Bryoria implexa</i>	+
<i>Fragaria vesca</i>	+	<i>Cladonia botrytis</i>	r
<i>Lathyrus vernus</i>	r	<i>Cladonia cenotea</i>	r
<i>Bistorta major</i>	1		

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ТИПЫ АРЕАЛОВ.** Ареалы видов индивидуальны, и потому их географические типы выделяются с большей или меньшей степенью условности в осях широтности, долготности и высоты над уровнем моря. Б.А. Юрцев назвал эти оси биогеографическими координатами вида. Примеры основных географических типов ареалов видов растений для Евразии приведены на рис. 11.

Лит.: Вальтер, 1982; Юрцев, Камелин, 1991; Юрцев, 1992.

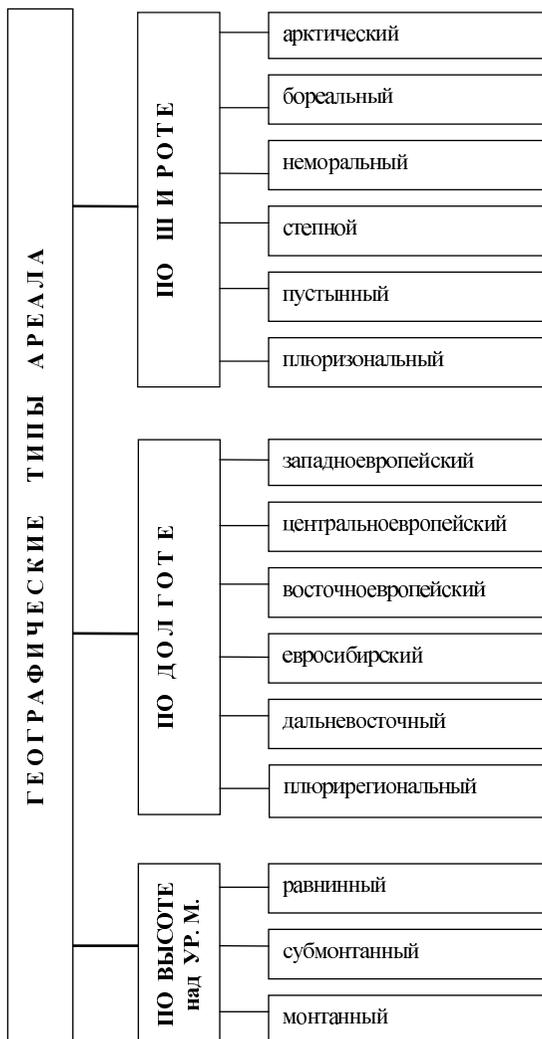


Рис. 11. Географические типы ареала

**ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ** – типы ареалов, устанавливаемые по двум биогеографическим координатам (см. *Географические типы ареалов*). Масштаб выделения географических элементов зависит от величины района исследования. Чем больше территория, тем в более крупном масштабе устанавливаются географические элементы. Г. Вальтер (1898–1989) для анализа европейской флоры использовал всего восемь типов ареала: арктический, борельный, среднеевропейский, атлантический, средиземноморский, понтический (объединяет виды восточноевропейских степей), южносибирский и турано-центральный.

Лит.: Вальтер, 1982; Юрцев, Камелин, 1991; Юрцев, 1992.

**ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (вклад в организацию растительного сообщества).** *Растительные сообщества* – автотрофный блок *экосистемы*, по этой причине входящие в его состав растения связаны с видами-гетеротрофами сложной системой отношений (табл. 3).

Таблица 3

**Классификация гетеротрофных организмов по вкладу в организацию растительных сообществ**

Тип отношений	Вариант отношений	Функциональная группа
Биотические отношения	Эксплуатация – потребление живой фитомассы консументами	<i>Фитофаги</i> (животные)
		<i>Патогены</i> (паразиты) – животные, грибы, бактерии, вирусы
	Комменсализм – потребление мертвой фитомассы сапротрофами	<i>Детритофаги</i> (консументы-животные)
		<i>Редуценты</i> (бактерии, грибы)
Трансбиотические отношения	Преобразование среды	<i>Микоризные грибы</i>
		<i>Микроорганизмы-азотфиксаторы</i>
		<i>Опылители</i> (животные)
		<i>Распространители плодов</i> (животные)
Трансбиотические отношения	Преобразование среды	<i>Животные-инженеры</i>

Гетеротрофное население, влияющее на растительные сообщества, разнообразно. *Консументы*-животные потребляют живую (*фитофаги*) или мертвую (*детритофаги*) фитомассу. К консументам относятся и разнообразные патогены (паразиты) – животные, грибы, бактерии, вирусы. *Редуценты* – бактерии и грибы – разрушают мертвую фитомассу до простых соединений. Детритофаги и редуценты составляют группу *сапротрофов* (от сапрос – гнилостный), которые связаны с растениями отношениями *комменсализма*, т.е. односторонней выгоды. Потребляя мертвую фитомассу, сапротрофы непосредственно не влияют на живые растения, хотя способствуют улучшению условий минерального питания за счет возврата в почвенный раствор продуктов разложения детрита. Разнообразные мутуалы сотрудничают с растениями, и при этом обе взаимодействующие стороны извлекают из этих отношений пользу. *Животные-инженеры* влияют на растения через изменение среды обитания.

Все перечисленные в таблице функциональные группы гетеротрофных организмов вносят вклад в поддержание *экологического равновесия* растительного сообщества (как части экосистемы) с условиями среды. Кроме того, для поддержания этого равновесия необходимо участие консументов второго порядка (зоофагов), которые контролируют плотность популяций фитофагов.

**Лит.: Работнов, 1992; Евстигнеев, 2009; Онипченко, 2013.**

**ГИЛЬДИЯ** – группа видов одного типа питания, которые в составе *экосистемы* выполняют сходные функции. Примеры: крупные фитофаги в саванне, листогрызущие насекомые в луговом сообществе, насекомоядные птицы в лесу и др. В приложении к растениям понятие «гильдия» используется крайне редко, оно соответствует *синузии*. В.Г. Онипченко рассматривает как гильдию злаки и осоки в составе альпийских лугов.

**Лит.: Бигон и др., 1989; Онипченко, 2013.**

**ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ.** Характер горизонтального распределения растений в пределах популяционного поля (см. *Размер популяции*) зависит от особенностей генеративного и вегетативного размножения, а также от характера среды обитания. Различают три основных типа распределения особей популяции в пространстве (рис. 12).

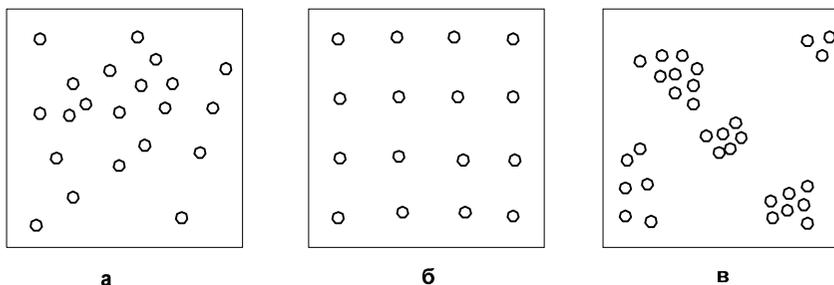


Рис. 12. Основные типы пространственного размещения особей растений в популяционном поле: а – случайное, б – равномерное, в – контагиозное

**Случайное распределение популяции.** Положение каждой особи не зависит от положения всех остальных. Этот тип распределения может возникнуть при случайном распространении зачатков размножения растения в гомогенной природной среде. Случайное распределение наблюдается и в тех случаях, когда на популяцию воздействует одновременно множество достаточно слабых факторов среды. Необходимым условием для этого должно быть отсутствие тенденции к образованию групп (механизмы дисперсии семян, обеспечивающие их дальний разнос, отсутствие вегетативного размножения).

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

**Контагиозное распределение популяции.** Встречается в природе наиболее часто: особи образуют скопления, обособленные друг от друга. Контагиозное распределение связано, прежде всего, с тенденцией опадания семян вблизи материнских растений. Например, семена сосны сибирской (*Pinus sibirica*) не имеют приспособлений для полета, поэтому обычно кедровники могут лишь постепенно разрастаться за счет размещения молодых деревьев вблизи старых. Аналогично образуют пятна и популяции разных видов клевера (роды *Trifolium* и *Amoria*). Пятнистость наблюдается также у популяций видов с развитым вегетативным размножением (см. *Клон*). Способствует возникновению такого распределения и пятнистость местобитаний (с формированием *микросайтов*), когда благоприятные

условия для прорастания семян и развития растений складываются только на отдельных элементах мозаики экологической среды. В лесах групповое произрастание многих видов травянистых растений и молодого подростка оказывается приуроченным к окнам древостоя (см. *Гап-мозаика*), которые образуются при ветровале, выпадении отдельных деревьев. Определенную роль играют так называемые растения-няни (см. *Эффект растений-нянь*), *фитогенные поля* которых благоприятны для развития других видов.

Горизонтальная структура популяции может быть фактором формирования *горизонтальной структуры растительного сообщества*.

**Лит.: Работнов, 1998; Злобин, 2009; Миркин, Наумова, 2012.**

**ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА.** В большинстве случаев *популяции растений* распределены не случайно и образуют группы, однако чаще всего в итоге суммирования неслучайных распределений популяций складывается случайная горизонтальная структура *растительного сообщества*. Тем не менее в некоторых случаях в горизонтальной структуре сообществ выявляются «субфитоценозы» – закономерно повторяющиеся пятна с различиями в составе видов или их количественном соотношении. Эти пятна связаны с фитоценотическими причинами, что дает основание говорить о мозаичности растительного сообщества, а пятна называть микрогруппировками.

Мозаичность возникает в результате биотической трансформации условий среды при жизнедеятельности некоторых видов растений (см. *Неконкурентное средообразование*). Различия микрогруппировок могут индуцироваться мелкими неоднородностями среды, повлиявшими, например, на распределение всходов того или иного вида, но при развитии микрогруппировок эти исходные различия сглаживаются влиянием самих растений («тонут» в этом влиянии). Фактором, инициирующим формирование мозаичности, могут быть и последствия влияния животных, например, пятна фекалий на пастбищах.

Мозаичность следует отличать от комплексности растительности (см. *Типы ценохор по природе организующих факторов*). При комплексности пятна, аналогичные микрогруппировкам, возникают по причине неоднородности условий среды.

Различаются несколько вариантов мозаичности

**Клоновые мозаики.** Неоднородность сообщества, связанная с вегетативным размножением растений (см. *Клон*). Клоновую мозаику формирует папоротник-орляк (*Pteridium aquilinum*). Он разрастается круглым пятном; постепенно, вследствие старения, его продуктивность в центральной части пятна снижается, и уменьшается мощность подстилки, защищающей корневища от мороза. В результате в центре пятна папоротник вытесняется злаками, и микрогруппировка имеет вид кольца из папоротника, внутри которого растут злаки. Постепенно кольцо распадается на отдельные части, и каждая часть разрастается в новый круглый клон со стареющей центральной частью, и т.д.

**Фитоэнvironmentальные мозаики** – форма горизонтальной структуры, которая связана с изменением среды одним из видов растений и реагированием на это изменение других видов растений. Например, фактором формирования мозаичности может выступать бо-

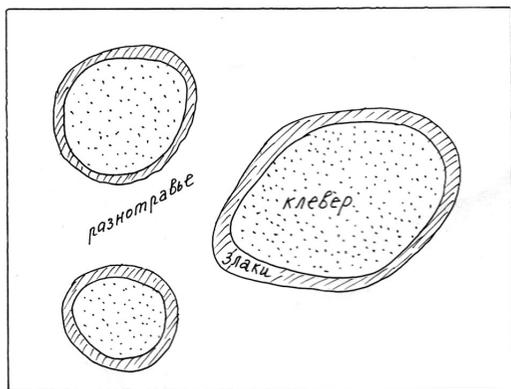


Рис. 13. Пример мозаичности остепненного луга в пойме реки Белой

бовое растение, так как симбиотически связанные с ним азотфиксирующие бактерии повышают содержание азота в почве (см. *Микроорганизмы-азотфиксаторы*). В пойме р. Белой наблюдались микрогруппировки, образованные клевером горным (*Amoria montana*, рис. 13).

Внутри круглых пятен клевера диаметром

5–7 м в результате конкуренции за свет подавлены и злаки, и разнотравье. Вокруг пятен клевера («центра») густым «ободом» шириной 15–30 см разрастаются злаки – мятлик узколистный (*Poa angustifolia*), типчак (*Festuca valesiaca*) и тонконог Делявина (*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» представ-

лены злаки, бобовые и разнотравье, причем последнее преобладает. Этот третий элемент мозаики был назван «между кругами».

**Аллелопатические мозаики.** Такой вариант мозаичности встречается нечасто, поскольку аллелопатические эффекты редко могут стать главным фактором организации растительного сообщества (см. *Аллелопатия*). Описана аллелопатическая мозаика шалфейного скраба в Северной Америке. В скрабе среди пышной травяной растительности разбросаны куртины колючих кустарников из рода шалфей (*Salvia*). Вокруг куртин шалфея, который выделяет сильно пахнущие летучие ароматические вещества, образуются незанятые растительностью «пролысины». Периодически в скрабе происходят пожары, после которых формируется равномерный покров травяной растительности. Шалфей адаптирован к пожарам, и через 5–7 лет он восстанавливается из сохранившихся в почве корневищ, а вокруг его разрастающихся куртин вновь образуются «пролысины».

**Использование мозаичности в луговодстве.** Феномен мозаичности может использоваться в луговодстве. 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 (см. *Сукцессии в травосмесях*). Опыт создания мозаичных посевов из чередующихся полос злаков и бобовых или расположенных в шахматном порядке «клеток» злаков и бобовых размером 4 м<sup>2</sup> показал, что эти посевы устойчивее и продуктивнее, чем сплошные.

Распространенной формой горизонтальной структуры сообществ являются *регенерационные мозаики*.

**Лит.: Работнов, 1992, 1998; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.**

**ГРАДИЕНТНЫЙ АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНОСТИ** – метод прямой *ординации* растительных сообществ, истоки которого лежат в работах Л.Г. Раменского и Р. Уиттекера. При этом анализе априорно (интуитивно) выявляются ведущие *комплексные градиенты*, вдоль которых упорядочиваются распределения видов или *растительных сообществ*. Результаты ординации вдоль экологических градиентов прямых факторов среды называются *экоклинами*, вдоль градиентов топографических факторов (высота над уровнем моря, географическая широта, местное превышение и др.) – *топоклинами*, вдоль гра-

диентов сукцессии – *хроноклинами*. Результаты ординации растительных сообществ или *синтаксонов* по сходству флористического состава называются *ценоклинами*.

Пример построения экоклина на основе прямого учета фактора засоления приведен в табл. 4.

Таблица 4

**Пример экоклина луговой растительности поймы Средней Лены по фактору общего засоления, измеренного величиной плотного остатка (приведено 10 видов с разным характером распределения)**

Вид	Постоянство в классах засоления							
	0– 0,5	0,51– 1,0	1,01– 1,5	1,51– 2,0	2,01– 2,5	2,51– 3,0	3,01– 3,5	более 3,5
<i>Pulsatilla flavescens</i>	0,53	0,11	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Trisetum sibiricum</i>	0,39	0,12	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Koeleria cristata</i>	0,59	0,29	0,16	0,03	0,06	0,02	0,00	0,00
<i>Kobresia filifolia</i>	0,55	0,32	0,17	0,06	0,00	0,02	0,07	0,00
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	0,54	0,87	0,86	0,80	0,64	0,60	0,71	0,37
<i>Puccinellia tenuiflora</i>	0,21	0,64	0,91	0,98	0,98	0,87	0,93	0,31
<i>Glaux maritima</i>	0,22	0,33	0,49	0,64	0,65	0,75	0,66	0,68
<i>Suaeda corniculata</i>	0,02	0,02	0,03	0,11	0,18	0,12	0,28	0,37
<i>Salicornia europaea</i>	0,00	0,04	0,02	0,06	0,10	0,07	0,21	0,22
<i>Potentilla anserina</i>	0,17	0,35	0,40	0,29	0,16	0,22	0,14	0,00

Из таблицы очевидно, что виды по-разному распределены на градиенте фактора. Так, прострел желтеющий (*Pulsatilla flavescens*), трищетинник сибирский (*Trisetum sibiricum*) и тонконог гребенчатый (*Koeleria cristata*) тяготеют к условиям минимального засоления, а шведка (*Suaeda corniculata*) и солерос (*Salicornia europaea*) – к условиям сильного засоления. Основной доминант ленских лугов ячмень короткоостый (*Hordeum brevisubulatum*) ведет себя как типичный эвритоп, который равномерно распространен по всему исследованному градиенту засоления. В целом приведенный пример экоклина иллюстрирует *индивидуалистическую гипотезу*: распределения всех видов на градиенте экологического фактора различаются.

В тех случаях, когда прямое измерение факторов среды невозможно или слишком трудоемко, градиенты факторов среды могут быть построены с использованием *экологических шкал* или *экологических рядов*.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ГРАДИЕНТЫ ВИДОВОГО БОГАТСТВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ.** Факторы, определяющие *видовое богатство растительных сообществ*, объединяются в три главных *комплексных градиента*.

**Географическая широта.** Р. Уиттекер [1980] полагал, что в направлении Ю–С видовое богатство снижается. Однако сообщества Арктики могут оцениваться как маловидовые только при учете сосудистых растений [Матвеева, 1998]. Количество видов криптофитов (мхов и лишайников) в тундре очень велико, и даже на площадках 1 м<sup>2</sup> составляет 40–50 видов. На площадках 100 м<sup>2</sup> во многих сообществах число видов превышает 100 (достигает 180). Таким образом, видовое богатство сообществ тундр превышает аналогичный показатель самых богатовидовых травяных сообществ – северных луговых *степеней* и альварных *лугов* (низкотравные луга на почвах, близко подстилаемых карбонатными породами, в Эстонии и Швеции).

**Высота над уровнем моря.** Р. Уиттекер считал, что с увеличением высоты над уровнем моря величина видового богатства сообществ снижается. Однако это положение справедливо лишь для горных систем умеренной зоны. В горах пустынной зоны закономерности изменения видового богатства имеют параболический характер, и число видов достигает максимума в среднегорном высотном поясе.

На этих комплексных градиентах часто наблюдается закономерность независимого изменения видового богатства и спектра жизненных форм. Р. Уиттекер отмечал, что вдоль широтного градиента с севера на юг увеличивается число видов деревьев, но уменьшается число видов трав. В горах вдоль высотного градиента уменьшается количество видов граминоидов, но увеличивается количество видов древесных растений (кустарничков, полукустарничков и кустарников). Причем иногда изменение спектра жизненных форм происходит при сохранении видового богатства.

**Режим конкуренции и биологическая продуктивность.** Под влиянием конкурентно мощных доминантов-*виолентов* видовое бо-

гатство снижается. «Рекорд» принадлежит тростнику обыкновенному (*Phragmites australis*), который в плавнях (дельтах рек в жарком климате) достигает 3–4 м высоты, около 100% покрытия, и формирует одновидовые сообщества. Режим конкуренции связан с биологической продуктивностью (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*). При повышении продуктивности видовое богатство, как правило, снижается. Так, при удобрении альпийских лугов их видовое богатство снижается более чем в 2 раза.

Лит.: Уиттекер, 1980; Матвеева, 1998; Миркин, Наумова, 2012.

**«ДЕДУКТИВНЫЙ» МЕТОД КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ** (по К. Копецки и С. Гейни). «Дедуктивный» метод классификации растительных сообществ является прагматической альтернативой классическому синтаксономическому анализу, при котором строится полная синтаксономическая иерархия. Он был предложен для классификации синантропных растительных сообществ, которые сформированы эвритопными видами с широким эколого-фитоценотическим диапазоном, и, как правило, отличаются неустойчивым флористическим составом. В этих условиях классический синтаксономический анализ часто оказывается невозможным в силу сложности выбора диагностических видов для синтаксонов разных рангов. Метод быстро стал популярным и широко используется фитоценологами Восточной и Центральной Европы, а также России и Украины.

Содержание «дедуктивного» метода заключается в следующем: растительные сообщества обедненного видового состава объединяются в безранговые типы – «сообщества». Эти «сообщества» подчиняются высшим единицам флористической классификации растительных сообществ (порядкам, классам), причем возможно подчинение сразу двум, реже – трем, высшим единицам, переход между которыми эти «сообщества» представляют. При этом различаются два типа «сообществ»:

- 1) базальные – с доминированием вида «своей» высшей единицы (т.е. вида, входящего в состав сообществ порядка или класса);
- 2) дериватные – с доминированием вида из «чужого» порядка или класса, или заносного вида.

В название «сообщества» включается вид-доминант (реже два доминанта) и заключенное в квадратные скобки название высшей

единицы (или двух или даже трех единиц, если «сообщество» представляет переход между ними).

Метод прост в использовании, установление единиц не сопровождается существенной выбраковкой *геоботанических описаний*, и, наконец, выделяемые «сообщества» не защищаются «Кодексом фитосоциологической номенклатуры» (см. *Фитосоциологическая номенклатура*).

Метод применяется в трех основных случаях.

1. При классификации хронически-серийных сообществ (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 austriacae*].

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

2. При классификации растительных сообществ, 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* [*Plantaginetea majoris/Polygono-Artemisietea austriacae*].

3. При классификации серийных растительных сообществ, в составе которых присутствуют виды двух стадий сукцессии. Например:

дериватное сообщество *Chaerophyllum prescottii* [*Artemisietea vulgaris/ Galietalia veri*];

базальное сообщество *Conium maculatum-Urtica dioica* [*Galio-Urticetea/Molinio-Arrhenatheretea*].

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

Лит.: Корецьку, Нејну, 1974; Миркин, Наумова, 2012.

**ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ВИДЫ** – виды, на основе присутствия (или отсутствия) которых различаются *синтаксоны* (см. *Синтаксономия*). Различаются три группы диагностических видов.

**Характерные виды** – это виды, которые встречаются в *растительных сообществах* только одного синтаксона. На первом этапе использования подхода Браун-Бланке (см. *Флористическая классификация растительных сообществ*) на характерные виды возлагались большие надежды: фитосоциологи полагали, что именно по характерным видам можно будет различать *растительные ассоциации*. Однако практика показала, что характерные виды для растительных ассоциаций – большая редкость. В синтаксонах более высокого ранга характерных видов больше.

**Дифференцирующие виды** – это виды с широким экологическим диапазоном (см. *Аутэкология*), которые диагностируют синтаксоны краями своих экологических амплитуд. Например, типчак (*Festuca valesiaca*) – самый распространенный вид в *стенях*, поэтому он не является диагностическим видом при установлении ассоциаций в этом типе растительности. Однако если типчак заходит в сообщества *лугов*, то он становится индикатором периодов пересыхания почвы и дифференцирующим видом для установления растительных ассоциаций, связанных с такими условиями переменного водного режима. Аналогично луговые виды – лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*) или овсяница луговая (*Festuca pratensis*), широко распространенные в луговых сообществах, могут быть дифференцирующими видами для установления растительных ассоциаций степей на почвах с периодом переувлажнения. Л.Г. Раменский называл такие «заходящие» виды детерминантами.

**Константные виды.** Эти виды встречаются в растительных сообществах нескольких синтаксонов, тем не менее их также используют при диагнозе, так как они представляют диагностические комбинации высших единиц.

Все три группы диагностических видов составляют диагностическую комбинацию синтаксона (его архитип).

В табл. 5 приведен пример диагноза растительной ассоциации. Ассоциация **В** устанавливается по представленности характерных видов и дифференцирующих видов, заходящих из ассоциаций **А** и **С**. В состав диагностической комбинации входит также группа константных видов, которые представлены в трех ассоциациях – **А**, **В** и **С**.

**Группы диагностических видов, использующиеся  
для различения ассоциаций**

Группа диагностических видов	Ассоциации		
	А	В	С
Характерные виды			
Дифференцирующие виды			
Константные виды			

В современной синтаксономии, как правило, используется единая комбинация диагностических видов без подразделения на характерные и дифференцирующие.

**Лит.: Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 2012.**

**ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ** – необратимые (или обратимые с циклом более 10 лет) изменения *растительных сообществ* под влиянием внутренних или внешних факторов. Эти изменения разделяются на *экологические сукцессии* и *эволюцию растительности*.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ДОМИНАНТНАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ** (син. эколого-физиономическая классификация растительных сообществ) – построение синтаксономической иерархии *растительных сообществ* на основе сходства их *доминантов* (см. *Фитоценоотипы*). Истоки этой классификации лежат в работах геоботаников второй половины XIX столетия (см. *Классификация растительных сообществ*). Широкое распространение подход получил в странах, где основным типом растительности являются леса (Канада, США, Швеция, Россия и др.). Р. Уиттекер назвал этот подход «северной традицией» (см. «*Экология экологов*»). Подход удобен, так как реализуется просто и хорошо «работает» при устойчивых доминантах. Однако он непригоден для классификации травяных сообществ с неустойчивыми доминантами (луга, северные степи и др.; см. «*Еловая догма*»). Опыт его использования в СССР для классификации луговой растительности дал неудовлетворительные резуль-

таты, что привело к смене доминантного подхода *флористической классификацией растительных сообществ*.

Основными единицами доминантной классификации являются:

**тип растительности** – объединение сообществ с доминированием видов одной *экологической группы растений* (тундра, тайга, широколиственные леса, степи, пустыни, болота и др.). Тип растительности по объему практически совпадает с классом флористической классификации;

**формация** – совокупность растительных сообществ с одним доминантом. Эта единица, удобная для классификации лесных сообществ (ельники, сосняки, дубняки и др.), неприменима для классификации лугов, подверженных *циклической изменчивости растительных сообществ*. Тем более, недопустимо выделение формаций при классификации *агрофитоценозов*;

**ассоциация** – объединение растительных сообществ с общими доминантом и содоминантами (ельник черничный, ельник зеленомошный, сосняк лишайниковый и др.). Использование этой классификационной единицы для классификации степей привело к установлению чрезмерно большого числа ассоциаций. Для классификации лугов эта единица неприменима.

Могут использоваться также дополнительные единицы: группа формаций, класс формаций, класс ассоциаций, группа ассоциаций и др.

В странах Европы, а затем и в России, доминантная классификация была вытеснена подходом Браун-Бланке (см. Флористическая классификация растительных сообществ).

Лит.: Александрова, 1969; Миркин, Наумова, 2012.

**«ЕЛОВАЯ ДОГМА» В ФИТОЦЕНОЛОГИИ** – признание главным фактором организации любых *растительных сообществ* взаимных отношений видов и влияния эдификаторов (см. *Фитоцено-типы*). «Еловая догма» сформировалась в 1930-е годы в советской *фитоценологии* после консолидации всех геоботаников страны в «единую советскую геоботаническую школу» на платформе идей В.Н. Сукачева.

У В.Н. Сукачева, который был исследователем лесных сообществ, произошло «запечатление» признаков этих сообществ с последующей экстраполяцией этих признаков на все прочие типы растительности. Это нанесло ущерб развитию теории советской фитоценологии.

В итоге лесным сообществам с устойчивыми доминантами-эдификаторами стали уподоблять все разнообразие растительных сообществ: полидоминантные и сменодоминантные сообщества лугов; экотопически организованные сообщества пустынь; сообщества *стеней*, для которых важным фактором формирования является влияние крупных фитофагов; *агроценозы*, состав которых меняется под воздействием системы обработки почвы и возделываемой культуры; и т.д.

«Еловая догма» способствовала распространению среди геоботаников СССР *доминантной классификации растительных сообществ*. В 1980-е годы «еловая догма» утратила свою роль и получила распространение *полимоделная концепция организации растительных сообществ*.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ЖИВОТНЫЕ-ИНЖЕНЕРЫ** – животные, которые изменяют условия среды в *растительном сообществе*. Наиболее «знаменитые» инженеры – бобры, деятельность которых вызывает циклические *экологические сукцессии* растительности. Плотины, которые сооружают бобры, могут повышать уровень воды в реке на 1 м и более, что вызывает затопление пойменных сообществ и повышение уровня грунтовых вод. В результате мезофитные виды деревьев и кустарников (вяз гладкий – *Ulmus laevis*, липа сердцелистная – *Tilia cordata*, береза повислая – *Betula pendula* и др.) усыхают, а им на смену приходят виды родов ива (*Salix*), тополь (*Populus*) и ольха (*Alnus*). После выедания кормовой базы бобры уходят, плотина разрушается и постепенно восстанавливается исходный растительный покров. Продолжительность цикла – около 100 лет.

Большое влияние на травяные растительные сообщества оказывает роющая деятельность разных видов мышевидных грызунов. Они разрыхляют почву и улучшают условия увлажнения, формируют микрорельеф, повышают плодородие почвы за счет экскрементов. Роющая деятельность животных создает неоднородность условий среды: запас фитомассы возрастает на границе нарушения и ненарушенного сообщества (так называемый волнообразный характер изменения количества фитомассы). Перемешивание почвы способствует созданию *банка семян в почве*.

На растительные сообщества оказывает влияние также роющая деятельность дождевых червей, которые разрыхляют почву. Их копро-

литы обогащены питательными элементами: содержание азота, калия и фосфора в них в 5–10 раз выше, чем в почве, в которой живут черви.

Под влиянием роющей деятельности кабанов возникают порою площадью несколько десятков метров, на которых формируются сообщества из луговых и рудеральных видов, видовое богатство которых в 2–3 раза выше, чем окружающих их лесных сообществ.

В саваннах Африки «островки плодородия», остающиеся после разрушения термитников, являются важным фактором повышения *видового богатства растительных сообществ*. В засоленных саваннах Западного Уругвая «гнезда» муравья *Atta vollenweideri*, которые повышают плодородие почвы, способствуют разрастанию кустарника *Grabowskia duplicata*.

По одной из гипотез (О.В. Смирнова, О.И. Евстигнеев), крупные фитофаги «мамонтной свиты» (мамонт, шерстистый носорог, бизон и др.) вплоть до начала неолита, когда они были уничтожены человеком, формировали у водопоев среди *леса* поляны с высоким разнообразием луговых и лугово-степных растений. После исчезновения этой *гильдии* фитофагов древесный полог сомкнулся, что привело к снижению видового богатства растительных сообществ.

**Лит.: Восточноевропейские леса..., 2004; Евстигнеев, 2009; Бобровский, 2010; Sileshi et al., 2010; Sosa, Brazeiro, 2010; Олимпченко, 2013.**

**ЖИВОТНЫЕ-ОПЫЛИТЕЛИ.** Основные опылители растений – насекомые. При этом насекомые, переносящие пыльцу, питаются не только нектаром, но и пыльцой. По этой причине отмечены случаи участия насекомых в опылении даже таких типично ветроопыляемых растений, как злаки. Насекомые переносят пыльцу с одного цветка на другой на большие расстояния, чем ветер. Если пыльца деревьев за время, пока рыльцевая поверхность сохраняет способность ее воспринимать, может быть перенесена ветром не более чем на 70 м (у трав – менее 10 м), то за это время шмели переносят пыльцу на расстояние до 3 км. Радиус переноса пыльцы пчелами обычно ограничен 1 км. Тем не менее насекомые-опылители предпочитают посещать близко расположенные растения.

Существуют два основных направления развития *мутуализма* растений и насекомых-опылителей: узкая и широкая специализация (т. е. в направлении облигатного *мутуализма* и протокооперации). При узкой специализации эволюция ведет к ограничению числа опылите-

лей: происходит усложнение строения цветка (как у бобовых или губоцветных) таким образом, что нектар становится доступным только для насекомых с определенным типом строения тела (в первую очередь ротового аппарата). Высшее достижение этого варианта эволюции – взаимоотношения опылителей и некоторых представителей орхидных, которые привлекают самцов насекомых-опылителей, имитируя облик и половые феромоны самок.

При широкой специализации спектр опылителей возрастает, такой спектр опылителей имеют представители семейства сложноцветных. Этим объясняется их высокая устойчивость в антропогенно нарушенных экосистемах с обедненным видовым составом опылителей. В современном нарушаемом человеком мире обязательный мутуализм растений и насекомых менее выгоден для обоих партнеров, чем протокооперация.

Эффективность протокооперации возрастает благодаря неодновременному цветению разных видов растений, опыляемых одним видом насекомых. Более того, как правило, насекомые посещают цветки именно в апогей их цветения, когда продукция нектара максимальна (пчелы сначала посещают один вид растения и только после того, как его цветки минуют пик нектарообразования, переключаются на сбор нектара с цветков другого вида).

Кроме энтомофилии существуют другие варианты опыления растений животными, например, орнитофилия. Общее число видов птиц, способных опылять цветки, превышает 2 тыс. Особенно много опылителей среди колибри. Реже встречается опыление цветков млекопитающими. Австралийские кенгуру опыляют кустарнички из рода дриандра (они пьют обильный нектар, переходя от цветка к цветку). Высасывают нектар из цветков мелкие обезьяны и сумчатые летяги. Сумчатые сони и летучие собаки охотятся за насекомыми, ночующими в цветках.

**Лит.: Фегри, Ван дер Пейл, 1982; Жилев, 2005; Онипченко, 2013.**

**ЖИВОТНЫЕ-РАСПРОСТРАНИТЕЛИ ПЛОДОВ.** Распространение плодов (и семян) растений с помощью животных широко представлено в природе. Различаются несколько вариантов зоохории: эндозоохория – при поедании плодов, синзоохория – «сознательный» перенос плодов в запасники, эпизоохория – пассивный перенос плодов на поверхности тела.

Агентами эпизоохории могут выступать птицы, переносящие с илом и почвой семена околоводных растений (частухи – *Alisma*, осок – *Carex*, манника – *Glyceria*, ситников – *Juncus* и др.). Таким переносом семян объясняется быстрое зарастание изолированных озер среди степей, лесов и тундры.

Важными агентами по расселению эндозоохорных плодов являются *фитофаги* – птицы, копытные, кролики, мышевидные грызуны, насекомые, а также эврифаг медведь. Так, в лесных сообществах мышевидные грызуны перемещают семена на расстояние 10–20 м, мелкие птицы (синицы, поползень) – на 50–100 м, птицы средних размеров (сойка, кедровка) – на 100–300 м. Копытные (лось, косуля, олень) могут распространять семена в радиусе 500–1000 м. Обеднение лесной фауны в результате интенсивного охотничьего промысла снижает *видовое богатство растительных сообществ* вследствие уменьшения числа агентов для доставки семян. Большую роль в расселении растений играют домашние животные. Так, коровы могут распространять до 300 тыс. семян в день (на 1 дм<sup>2</sup> пастбища может поступать до 40 семян).

Семена многих видов растений проходят через пищеварительный тракт животных без повреждений, а их всхожесть даже повышается. Кроме плотных покровов, защищающих семена от переваривания, существуют другие приспособления для зоохории.

Большую роль играет мирмекохория – распространение семян муравьями. Общее число видов растений-мирмекохоров приближается к 3000, которые относятся к 80 семействам. На семенах мирмекохорных растений (многие виды яснотковых – *Lamiaceae*, лилейных – *Liliaceae*, маковых – *Papaveraceae*, молочайных – *Euphorbiaceae*, лютиковых – *Ranunculaceae*, астровых – *Asteraceae*) имеются специальные придатки (элайосомы), богатые маслом, которые привлекают муравьев и используются ими в пищу.

Сухие зоохорные плоды снабжены различными крючочками и щетинками для прикрепления к шерстному покрову животных, например у репешка (*Agrimonia*), гравилата (*Geum*), липучки (*Lappula*), череды (*Bidens*).

С помощью животных распространяются споры некоторых видов мхов и грибов.

**Лит.: Восточноевропейские леса..., 2004; Евстигнеев, 2009; Онипченко, 2013.**

**ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА РАСТЕНИЙ** – общий облик (габитус) растения, обусловленный своеобразием его системы надземных и подземных органов, формирующихся в результате роста и развития в определенных условиях среды. См. *Система жизненных форм растений К. Раункиера*, *Система жизненных форм растений И.Г. Серебрякова*.

Лит.: Горышина, 1979; Жмылев и др., 2005.

**ЗЕЛЕНАЯ КНИГА** – книга, включающая характеристику *растительных сообществ*, нуждающихся в охране. В России созданы Зеленые книги Сибири, Самарской области и Брянской области. Основой для выбора сообществ, нуждающихся в охране, является *синтаксономия*. Основными показателями оценки природоохранной значимости сообществ и обоснования включения в Зеленую книгу являются:

**флористико-фитосоциологическая значимость.** Отражает наличие редких видов (виды Красных книг, эндемики, реликты, виды на границе ареала) и уникальность флористического состава сообществ (сочетание видов разных классов растительности и разных типов *ареалов видов*). Учет флористического состава особенно важен при отсутствии в сообществе редких видов;

**ботанико-географическая ценность.** Отражает связь сообществ с ареалом высшей единицы (порядок, класс; см. *Синтаксономическая иерархия*), к которой оно относится: находится у границы ареала высшей единицы; занимает экстразональные местообитания (например, бореальные леса и тундры в горах); представляет эталонный тип высшей единицы;

**распространение.** Отражает площадь сообществ и характер распределения их в пространстве;

**естественность.** Характеризует степень близости сообществ к своему первоначальному состоянию;

**сокращение площади.** Показатель современного состояния сообществ и тенденции дальнейшего уменьшения занимаемой ими площади;

**Восстанавливаемость.** Показатель восстановительного потенциала сообществ, которым измеряется продолжительность периода, необходимого для восстановления;

**обеспеченность охраной.** Показатель отражает долю сообществ, охваченных охраной;

**категория охраны.** Определяется на основе учета всех показателей.

Перечисленные показатели положены в основу Зеленой книги Башкортостана, работа над которой ведется в настоящее время.

Лит.: Зеленая..., 1996, 2012.

**ЗЛАКОВНИКИ** – биом, *растительные сообщества* которого характеризуются доминированием злаков (саванны, *степи, луга* и др.). Формирование злаковников связано с устойчивостью злаков к *выпасу и пожарам*.

Лит.: Уиттекер, 1980; Одум, 1986.

**ИНВАЗИБЕЛЬНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ** – потенциальная возможность *растительных сообществ* принять в свой состав новые виды. Она зависит от жесткости абиотических и биотических барьеров (наличия «свободных мест», степени благоприятности *экотопа*, интенсивности *конкуренции*, влияния *фитофагов*, а также для насекомоопыляемых растений, способности выиграть конкуренцию за опылителей). В благоприятных условиях выше роль биотических факторов: растительные сообщества 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 растительных сообществ, 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.

Лит.: Лерё, 2008; Виноградова и др., 2010; Миркин, Наумова, 2012.

**ИНВАЗИВНЫЕ ВИДЫ** – наиболее агрессивные *адвентивные виды*, которые захватывают ресурсы и вытесняют виды местной

флоры. Самые агрессивные инвазивные виды называются трансформерами. Для этих видов характерен адаптивный синдром признаков (рис. 14), позволяющий им внедряться в *растительные сообщества*. Наиболее распространенными признаками, обеспечивающими успех расселения инвазивных видов, являются «уход от врагов» и высокая

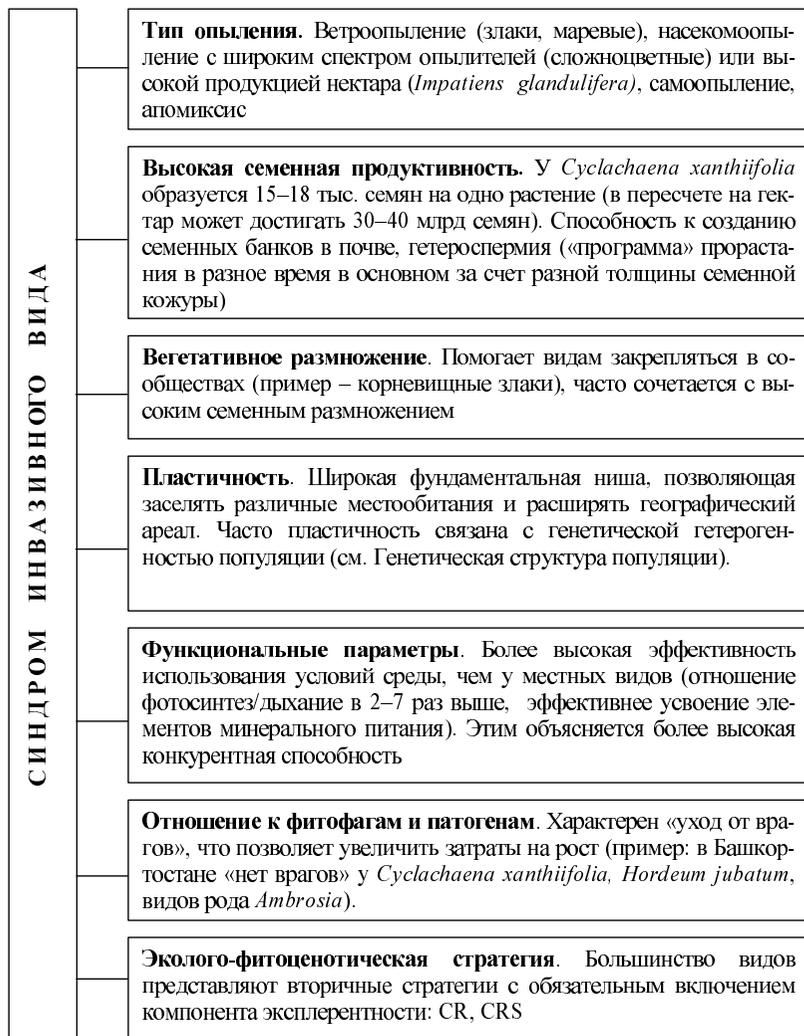


Рис. 14. Основные составляющие адаптивного синдрома инвазивного вида

семенная продуктивность (интенсивный «семенной дождь»). Наличие этих признаков у инвазивных растений было причиной экологических катастроф (в понимании Ч. Элтона).

Лит.: **Biological invasions...**, 1989, 1990; **Lodge, 1993; Lonsdale, 1999; Rout, Callaway, 2009; Виноградова и др., 2010; Миркин, Наумова, 2012; Проблемы...**, 2012.

**ИНДЕКС ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ (ИЛП)** – характеристика *вертикальной структуры растительного сообщества*: отношение площади поверхности листьев к площади поверхности почвы, над которой они находятся. ИЛП у разомкнутых сообществ пустынь составляет доли единицы, в большинстве луговых сообществ он равен 4–6. В еловом лесу ИЛП может достигать 12, т.е. на 1 га леса приходится 12 га листовой поверхности.

Лит.: **Лархер, 1978.**

**ИНДИВИДУАЛИСТИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА** – признание индивидуальности экологии каждого вида растений. Сформулирована Г. Глизоном. См. *Концепция континуума*.

Лит.: **Миркин, Наумова, 2012.**

**КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ** – система типов растительных сообществ (см. *Синтаксономия*). Истоки классификации лежат в работах ученых конца XVIII – первой половины XIX веков: К. Линнея (Швеция), К. Бэра (Россия), О. Сендтнера (О. Sendtner, Германия), Ч. Мерриама (С.Н. Merriam, США) и др. Эти исследователи использовали принципы физиономической классификации и проводили классификацию дедуктивным методом: устанавливали единицы растительности путем деления разнообразия *растительных сообществ «сверху»* на крупные единицы – формации, характеризовавшиеся доминированием растений одной *жизненной формы*. В дальнейшем этот подход стал использоваться для установления *биомов*.

Во второй половине XIX века использовались принципы *доминантной классификации растительных сообществ*. Сообщества группировались на основе изучения состава *доминантов*. Такой подход к классификации независимо возник в разных странах: Германии (А. Гумбольдт, А. Гризбах), Франции (Х. Крист), России (С.И. Кор-

жинский), Дании (О. Друде, А. Варминг). Он сохранился до наших дней и используется при составлении мелкомасштабных карт растительности Земного шара.

В начале XX столетия получил развитие флористический подход в классификации, сначала в работах Г. Брокман-Ероша (H. Brockmann-Jerosch), предложившего группировать сообщества в типы на основе флористического состава, а затем Ж. Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet; см. *Флористическая классификация растительности*). В силу проявления «экологии экологов», флористический подход наиболее легко приживался в странах, где исследовалась травяная растительность, и наиболее трудно – в «лесных» странах.

Фактором, осложняющим выполнение классификации растительных сообществ, является континуум растительности (см. *Концепция континуума*).

**Лит.: Александрова, 1969; Трасс, 1976; Миркин, Наумова, 2012.**

**КЛОН** – потомство одной особи растения, произошедшее половым или вегетативным путем, а также в результате бесполого размножения (апомиксиса). Соответственно различают два основных варианта клонов.

Генетический клон – совокупность потомков одной особи, возникших половым или вегетативным способом. Такие особи имеют идентичные геномы (см. *Генетическая структура популяции*).

Морфоструктурный клон – совокупность *раметов*, которые приобрели автономность. Образование морфоструктурных клонов особенно характерно для длиннокорневищных, корнеотпрысковых и наземно-ползучих растений.

Морфоструктурные клоны подразделяются на три категории [Злобин, 2009]:

– клон-особь. Раметы формируются как результат особого типа ветвления, связанного с образованием не только побеговой структуры боковых ветвей, но корневой системы и самостоятельных органов репродукции. Наличие собственной корневой системы является основным отличием рамета от ветви. У клонов-особей раметы концентрируются в непосредственной близости от материнской особи и физиологически составляют с ней одно целое. Клоны-особи свойственны плотнокустовым злакам, например, белоусу (*Nardus stricta*), щучке дернистой (*Deschampsia cespitosa*), типчаку (*Festuca valesiaca*);

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

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

Диаметр клонов-полей может составлять 250 м (плаун сплюснутый – *Lycopodium complanatum*), 489 м (папоротник-орляк – *Pteridium aquilinum*) и даже 880 м (бухарник мягкий – *Holcus mollis*), а продолжительность существования до 1000-1500 лет. Есть мнение, что срок существования клонов-полей может быть неограниченно длительным. Это связано с глубиной омолаживания дочерних модулей. Чем полнее физиологическое омолаживание, тем длительнее срок существования клона. Таким образом, клоны с глубоким омолаживанием раметов потенциально бессмертны или, по крайней мере, они могут существовать много тысячелетий.

*Популяции* клоновых растений имеют ряд преимуществ. В них сохраняются стерильные гибридные формы, они дольше удерживаются в составе *растительных сообществ* в ходе *сукцессий*. Особенно выгодно сочетание вегетативного размножения и способности формировать клоны с генеративным размножением. Именно поэтому такие *сегетальные сорные виды*, как бодяк полевой (*Cirsium arvense*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*) и им подобные имеют столь обширные *ареалы видов с плотностью популяций*, трудно контролируемой агротехническими методами. Клоновый характер имеют большинство популяций в *злаковниках – лугах, степях, саваннах*.

Вегетативное размножение с образованием морфоструктурных клонов широко распространено среди кустарников и является важ-

ным адаптивным признаком, который повышает их устойчивость к выгоранию в сообществах средиземноморского типа и в сообществах с подвижными субстратами, такими, как приморские пляжи и дюны.

Элементом стратегии клоновых растений является банк вегетативных зачатков (см. *Резервные фонды популяций*).

Лит.: Злобин, 2009; Онипченко, 2013.

**КОГОРТА** – часть *популяции растений*, объединяющая особей одного класса возраста. У деревьев выделяются классы возраста с интервалом 5–10 лет. У трав к когорте относятся особи одного онтогенетического состояния (см. *Возрастная структура популяции, Онтогенетическая структура популяции*).

Лит.: Злобин, 2009.

**КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ФЛОРИСТИКА** – раздел *науки о растительности*, изучающий факторы формирования *флоры* (гамма-разнообразия) с использованием количественных методов. Задачи, которые решает количественная флористика, во многом близки задачам выявления факторов формирования *видового богатства растительных сообществ*. В обоих случаях используется *кривая «число видов/площадь»*. Однако, если для установления минимального ареала *растительного сообщества* такой «стартовой» площадкой является 0,1 м<sup>2</sup>, то для установления минимального ареала флоры – 100 км<sup>2</sup>, причем эта площадь должна охватить разнообразие растительных сообществ *ландшафта*.

Главными факторами формирования флоры являются альфа-разнообразие (см. *Видовое богатство растительных сообществ*) – среднее количество видов в растительных сообществах и *бета-разнообразие* – разнообразие растительных сообществ. Эти вкладчики в процесс формирования флоры независимы: возможна ситуация, когда при высоком альфа-разнообразии (например, в теплом климате) бета-разнообразие приближается к нулю (на равнинном рельефе), и, наоборот, при низком альфа-разнообразии (например, в пустынях) отмечается высокое бета-разнообразие (в условиях сложного рельефа). Фактором формирования гамма-разнообразия может быть влияние человека (см. *Экологические факторы*).

На рис. 15 представлено пять оценок гамма-разнообразия в ландшафтах, расположенных в условиях разного климата (от тундры до

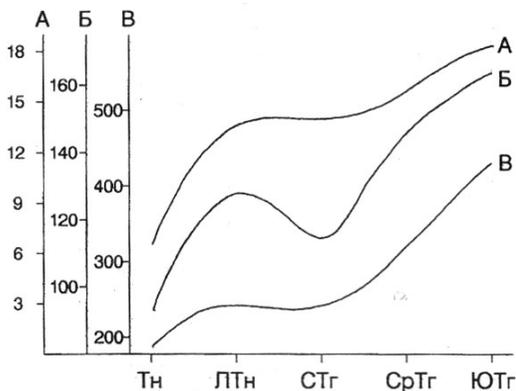


Рис. 15. Изменение гамма-разнообразия растительности (числа видов в конкретной флоре) и некоторых климатических показателей на градиенте С–Ю, проведенном через Средне-Сибирское плато (108° в.д.; по: Malyshev, 1991): А – средняя температура июля (°С), Б – число дней с температурой выше 0°, В – число видов, Тн – тундра, ЛТн – лесотундра, СТг – северная тайга, СрТг – средняя тайга, ЮТг – южная тайга

южной тайги), при постоянной площади флористического учета (около 100 км<sup>2</sup>). Можно видеть, что при переходе от тундры к более южным районам с изменением климатических показателей (увеличение числа безморозных дней и средней температуры июля) число видов возросло более чем в два раза.

На рис. 16 показано изменение гамма-разнообразия в зависимости от высоты над уровнем моря в поймах двух рек Монголии – Онгин-Гол и

Дзабхан. Обе реки начинаются у верхней границы лесного пояса и

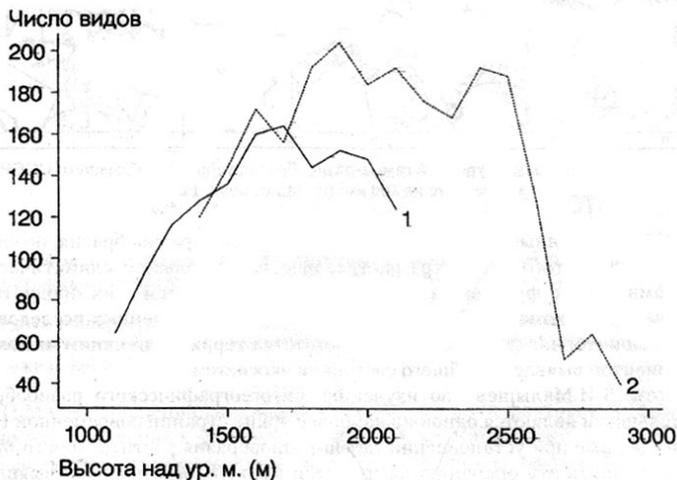


Рис. 16. Изменение гамма-разнообразия растительности вдоль продольного профиля пойм рек Онгин-гол (1) и Дзабхан (2), Монголия

спускаются до пояса пустынных степей. От верховьев к низовьям рек не только изменяется климат, но и расширяются поймы – от нескольких десятков метров до 1–1,5 км. Для изучения флоры и растительности этих пойм через каждые 100 м падения высоты над уровнем моря вдоль реки закладывались ключевые участки длиной 2–3 км. Таким образом, площадь ключевого участка менялась от 0,3 до 6 км<sup>2</sup> и приведенные на рисунке кривые показывают не только влияние градиента высотной поясности, но и увеличение площади учета.

Обе кривые имеют параболический характер. В высокогорьях, где ограничено разнообразие местообитаний и сами местообитания имеют невысокую экологическую емкость в силу сурового климата и мерзлотности почв, гамма-разнообразие низкое. В среднем течении рек, соответствующем лесостепному поясу, разнообразие местообитаний достигает максимума. В этих условиях растительные сообщества наиболее разнообразны: могут сочетаться *степи*, засоленные и гликофитные *луга*, травяные *болота* на мерзлотных почвах, ивняки и тополевая урема. В степном и тем более пустынностепном поясе поймы этих рек испытывают влияние аридного климата, гиперобъем местообитаний вновь сжимается, и потому гамма-разнообразие снижается, хотя ширина пойм может быть даже больше, чем в лесостепной зоне.

**Лит.: Шмидт, 1970; Malyshev, 1991; Malyshev et al., 1994.**

**КОМПЛЕКСНЫЙ ГРАДИЕНТ** – совокупность взаимосвязанных *экологических факторов*, совместно влияющих на растения (особи, *популяции растений, растительные сообщества*).

Примеры комплексных градиентов:

– географическая широта и высота над уровнем моря. При изменении географической широты или высоты над уровнем моря меняется комплекс климатических факторов, характер почвы и растительность (рис. 17);

– интенсивность выпаса. Повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение почвы, а на влажных почвах в степных районах, кроме того, их засоление за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы; изменение увлажнения влияет на биохимические процессы, протекающие в почве, и активность различных групп микроорганизмов, которые осуществляют гумификацию или минерализацию органического вещества;

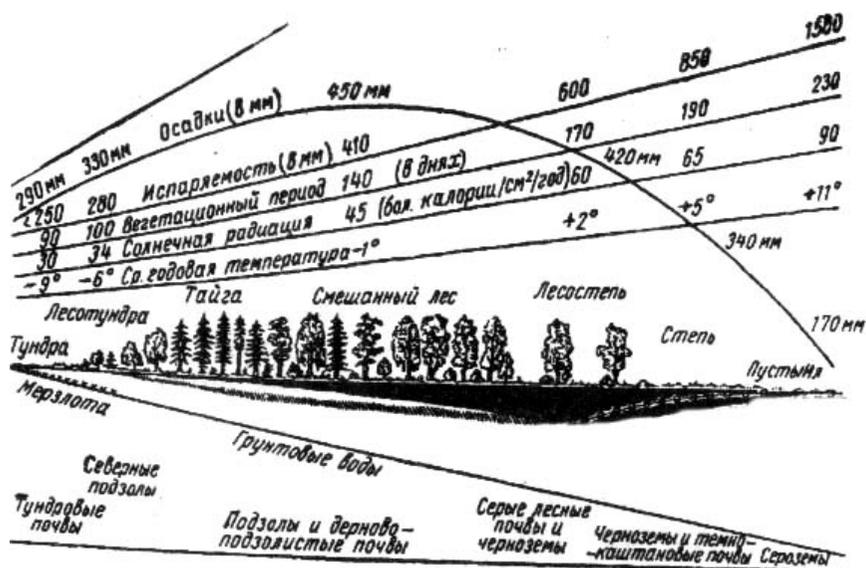


Рис. 17. Комплексный градиент широтной зональности в европейской части России

– температура. Изменение температуры может вызвать цепную реакцию процессов изменения режима увлажнения и физико-химических преобразований в почве.

Комплексными градиентами являются оси «креста Сукачева», который он использовал при классификации лесов (пересекающиеся комплексные градиенты отражают результаты взаимодействия факторов увлажнения и богатства почвы; рис. 18).

Д. Тилман (D. Tilman) показал, что комплексный градиент могут формировать даже, казалось бы, независимые факторы, например, почвенное питание и свет, и сформулировал представление о главном комплексном градиенте продуктивности (см. рис. 20).

Комплексные градиенты, которые влияют на состав и структуру растительных сообществ в большей степени, чем другие, называются ведущими, а при количественной оценке влияния факторов среды методами многомерной *ординации* – главными компонентами или осями вариации. Ведущие комплексные градиенты всегда имеют в своем составе *лимитирующие факторы*.

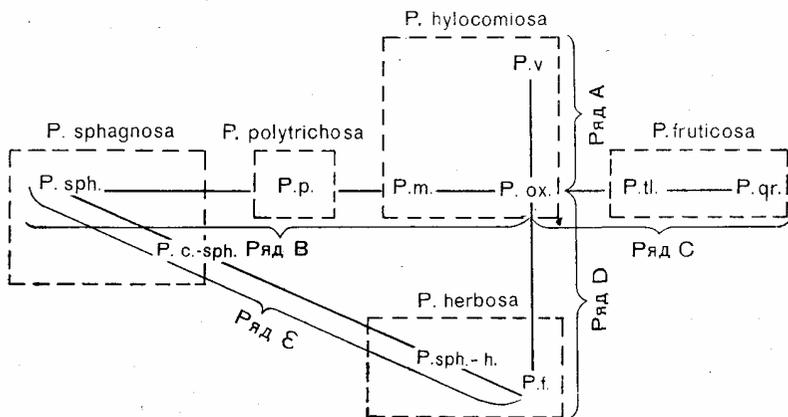


Рис. 18. Система рядов типов еловых лесов (Piceetea; по: Сукачев, 1927).

*P. ox.* – ельник-кисличник; *P. v.* – ельник-брусничник; *P. tl.* – ельник липовый; *P. gr.* – ельник грабовый; *P. sph.-h.* – ельник сфагново-травяной; *P. m.* – ельник-черничник; *P. p.* – ельник-долгомошник; *P. sph.* – ельник сфагновый; *P. f.* – ельник приручьевый; *P. c.-sph.* – ельник осоково-сфагновый. Ряды: А – увеличение сухости, уменьшение богатства почвы; В – увеличение увлажнения, ухудшение почвенной аэрации; С – увеличение почвенного богатства и аэрации; D – увеличение увлажнения проточной водой; E – переходной ряд от застойного увлажнения к проточному

Лит.: Александрова, 1969; Уиттекер, 1980; Tilman, 1982, 1988.

**«КОМПЬЮТЕРНЫЕ» МЕТОДЫ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ<sup>1</sup>.** Компьютерные методы классификации растительности на основе *подхода Браун-Бланке* разделяются на два основных варианта.

**Неконтролируемые методы классификации.** Эти методы классификации моделируют процедуру обработки фитоценологических 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 ин-

<sup>1</sup> Статья написана В.Б. Голубом.

терпретировать 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 (рис. 19).

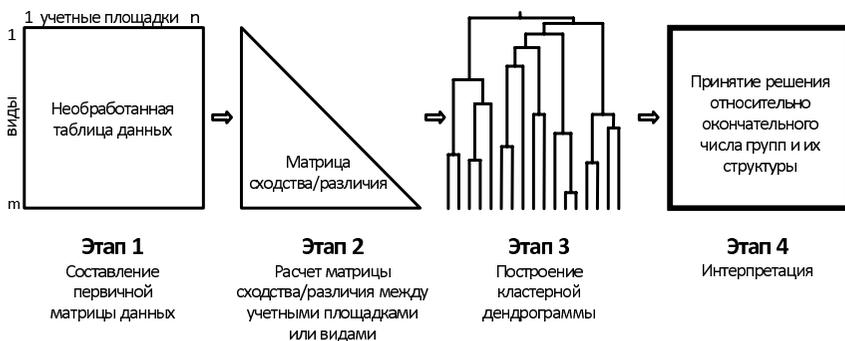


Рис. 19. Этапы построения количественной классификации растительности с помощью кластерного анализа [по: Kent, 2012[]

В компьютерных программах применяются различные коэффициенты сходства/различия, такие как Жаккара, Сьеренсена, Стургена-Радулеску, Шимкевича-Симпсона, а также евклидово расстояние и др. Далее проводится кластеризация – разбиение совокупности геоботанических описаний на кластеры так, чтобы каждый из них состоял из схожих описаний, а описания разных кластеров существенно отличались. Для всех пар рассматриваемых описаний рассчитывают степень их сходства между собой, а затем, используя различные методы связывания, строят дендрограмму. Иерархический характер дендрограммы, так же как и результаты, полученные при обработке массива описаний программой TWINSpan, соответствует общей идеологии классификации растительности в соответствии с *методом классификации растительных сообществ по Браун-Бланке*. Поэтому кластерный анализ, как и программа TWINSpan, нашли широкое применение в компьютерных методах обработки геоботанических описаний, предназначенных для классификации растительности.

Обычно выделенные с помощью программы TWINSpan или на основе коэффициентов сходства группы описаний требуют «ручной»

доработки экспертом, направленной, как правило, на увеличения различия между ними за счет выбраковки переходных описаний. Доля выбранных 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», 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.

В модернизированном виде метод «Cocktail» был реализован в проекте «Растительность Республики Чехии» при характеристике ассоциаций, ранее установленных в соответствии с установками подхода Браун-Бланке на территории этой страны. Первый этап работы с использованием этого метода заключается в выделении социологических групп видов. Для этого в массиве описаний базы данных выделяются статистически сопряженные группы видов. В каждую социологическую группу на основе экспертной оценки отбираются по 3-5 видов. Социологические группы называются по одному из растений группы, наиболее четко отражающему ее экологию.

Следующий этап состоит в создании экспертного образа ассоциации на основе присутствия или отсутствия тех или иных социологических групп. Это достигается посредством формальных определений с логическими операторами «И», «ИЛИ» и «НЕ». В итоге выявляется, какие социологические группы должны присутствовать или отсутствовать в описании, чтобы отнести его к определённой единице растительности. Создание этого образа производится таким образом, чтобы группа описаний, отнесённая к той или иной ассоциации,

была в максимальной степени близка к уже сложившемуся традиционному представлению о флористическом составе ассоциации и возможному диапазону его варьирования. Анализ показал, что значительное количество традиционных ассоциаций не могло быть определено только на основе флористического состава без данных о доминантах. Поэтому в окончательные формулы ассоциаций были включены сведения о проективном покрытии доминантов. Например, формула ассоциации *Angelico sylvestris-Cirsietum oleracei* имеет следующий вид:

**Группа *Caltha palustris*** И **Группа *Cirsium oleraceum*** НЕ **Группа *Cirsium rivulare*** НЕ *Carex cespitosa* проективное покрытие > 25% НЕ *Filipendula ulmaria* проективное покрытие > 25%. Это означает, что описание относится к данной ассоциации, если оно содержит социологические группы *Caltha palustris* (*Angelica sylvestris*, *Caltha palustris*, *Galium uliginosum*, *Myosotis palustris*, *Scirpus sylvaticus*) и *Cirsium oleraceum* (*Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium palustre*), но в то же время оно не содержит группу *Cirsium rivulare* (*Cirsium rivulare*, *Cruciata glabra*, *Valeriana simplicifolia*), а также виды *Carex cespitosa* и *Filipendula ulmaria* с проективным покрытием более 25%.

Метод «Cocktail» был использован В.Б. Голубом и др. [2012] для классификации галофитных растительных сообществ российского побережья Азовского моря.

В целом следует отметить, что 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.

В России на данном этапе синтаксономической изученности растительности метод «Cocktail» использовать нецелесообразно.

Лит.: Tichý, 2002; Голуб и др., 2012; Kent, 2012.

**КОНКУРЕНТНАЯ МОЩНОСТЬ ВИДА (виолентность)** – способность захватывать и удерживать ресурсы при конкуренции видов в растительном сообществе. Она определяется генетическими факторами и условиями среды. Наибольшая конкурентная мощ-

ность проявляется в оптимальных для вида условиях среды. В начале XX в. о роли условий среды в определении конкурентной мощности видов растений писал крупный русский лесовод Г.Ф. Морозов. Он подчеркивал, что сложная «социологическая» жизнь леса протекает на фоне влияния географического фактора (климата и почвы), по этой причине абсолютных конкурентно мощных видов быть не может: «Что растет быстрее: дуб или бук? Ответ на этот вопрос может быть дан только в приложении к определенным почвенным или климатическим условиям; там, где они сочетаются наилучшим образом для дуба, последний будет иметь превосходство перед буком; так же, где, наоборот, условия будут наиболее подходящими для бука, последний получит перевес над дубом» [2004, с. 41–42].

Канадский ботаник П. Кедди предложил схему «центрифужной модели организации растительности». В этой схеме вид с наиболее высокой конкурентной способностью и продуктивностью занимает центральное место, а более слабые виды оттесняются к периферии. В околородных местообитаниях таким центральным видом является рогоз (*Typha latifolia*). Лучи схемы представляют растительные сообщества, связанные с песчаными речными пляжами, галечниковыми и песчаными берегами озер, нарушаемыми льдом, песками и глинами и другими типами местообитаний (всего 9 лучей). Запас фитомассы рогоза составляет 1000 г/м<sup>2</sup>, а сообществ на периферии схемы – 250 г/м<sup>2</sup>.

Накоплен большой материал об изменении конкурентной способности видов в различных сообществах при внесении минеральных удобрений и поливе.

Знание конкурентной мощности видов в разных условиях среды играет большую роль для повышения устойчивости *поликультур*.

Лит.: Keddy, 1990; Морозов, 2004; Прохоров и др., 2005; Онипченко, 2013.

**КОНКУРЕНЦИЯ ВИДОВ В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ** – соревнование растений разных видов за потребление ресурсов, количество которых лимитировано. Конкуренция рассматривается как один из главных факторов сосуществования видов в растительном сообществе (см. *Полиmodelьная концепция организации растительных сообществ*). Дж.Ф. Грайм рассматривает *конкурентную мощность вида* (виолентность) как способность захватывать ресурсы и ограничивать их потребление конкурентами в любой пери-

од жизни сообщества, а Д. Тилман – как соревнование за потребление ресурсов в периоды их дефицита (например, конкуренция за воду в период засухи). Тилман считает, что конкурентная мощность вида зависит от пороговой концентрации ресурса: чем ниже значение порога, тем выше шанс победить в конкуренции при экстремальных условиях.

Взгляды Грайма и Тилмана – взаимодополняющие. Конкуренция, по Тилману, проявляется при варьирующих условиях среды в экстремальные периоды жизни сообщества, а по Грайму – в более стабильных экотопах (например, тропических лесов, лугов с доминированием канареечника – *Phalaroides arundinacea* в прирусловой пойме рек зоны тайги, и т.д.).

Конкуренция видов может быть симметричной – конкуренты взаимно ограничивают потребление ресурсов примерно одинаково, или асимметричной – один вид оказывает на другой большее влияние. Асимметричная конкуренция усиливается во времени и ведет к конкурентному исключению одного из видов (проявление принципа Ф. Гаузе).

В многовидовых сообществах пар «дуэлянтов» не образуется, и конкуренция является диффузной: много видов одновременно конкурируют за один или несколько факторов среды (ситуация напоминает



Рис. 20. Основной комплексный градиент конкуренции [по: Д. Тилман, с дополнениями]

переполненный автобус, в котором пассажиры толкают друг друга). Конкурентное влияние каждого растения на соседей распространяется на его *фитогенное поле*.

Д. Тилман сформулировал представление о главном *комплексном градиенте* конкуренции, объединяющем обеспечение растений светом и факторами почвенного питания (рис. 20). На полюсе градиента в условиях богатых почв растения конкурируют в основном за свет, а на другом полюсе при высокой обеспеченности светом – за почвенные факторы. В центральной части градиента растения конкурируют и за свет, и за почвенные факторы.

Снижение конкуренции между видами возможно за счет дифференциации *экологических ниш*, проявления *модели нейтральности* и *синергизма*.

**Лит.: Grime, 1979; Tilman, 1982, 1988; Онипченко, 2013.**

**КОНСОРЦИЯ** – совокупность популяции автотрофного растения и гетеротрофов, использующих его вещество и энергию. Термин предложил Е. Варминг в 1895 г. В 1970-е гг. в рамках консорции выделялось до пяти трофических концентров (В.В. Мазинг), что противоречило представлениям о пищевых сетях. В настоящее время в консорцию включаются виды двух, реже трех трофических уровней (автотрофные растения, патогены и мутуалы).

**Лит.: Работнов, 1992; Онипченко, 2013.**

**КОНТАКТНЫЕ ВЗАИМНЫЕ ОТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ** – отношения растений при их прямом контакте. К этому типу отношений относятся случаи срастания стволов и корней деревьев (что повышает их устойчивость к ветровалам), паразитизм и полупаразитизм растений, отношения форофитов (поддерживающих растений) с эпифитами и лианами.

**Лит.: Онипченко, 2013.**

**КОНЦЕПЦИЯ КЛИМАКСА в растительности** – одна из важнейших составляющих современной *науки о растительности*. В начале XX в. Ф. Клементс (F. Clements, 1874–1945) сформулировал представления о моноклимаксе как модели конвергенции автогенных сукцессий (см. *Экологические сукцессии*) всех *растительных сообществ* одного климатического региона в единое терминальное со-

стояние, называемое климаксом. Устойчивые климаксовые растительные сообщества противопоставляются серийным растительным сообществам как стадиям экологической сукцессии. При этом происходит выравнивание условий разных местообитаний: образуются почвы на скальных поверхностях, болота зарастают лесами, оглиняются пески и т.д. Этот процесс формирования моноклимакса имеет

Таблица 6

**Сравнение представлений о сукцессии Ф. Клементса  
и современных фитоценологов**

Вопрос	Концепция моноклимакса Ф. Клементса	Современные представления
Характер сукцессии	Жестко детерминированный процесс смены стадий, которым соответствуют свои группы видов	Стохастический процесс континуальной смены видов. Если стадии различаются, то они связаны плавными переходами
Представления о климаксе	Моноклимакс	Сукцессионная система поликлимакса и климакс-континуума
Изменение условий среды в ходе автогенной сукцессии	Условия улучшаются	Условия могут улучшаться, ухудшаться, сохраняться более или менее постоянными
Закономерности изменения видового богатства	Самое высокое видовое богатство – в климаксовых сообществах	Самое высокое видовое богатство чаще отмечается у серийных сообществ предклимаксовых стадий
Закономерности изменения продуктивности и запаса биомассы	Климакс – самое продуктивное сообщество с максимальным запасом биомассы в данном климате	Возможны исключения, и более продуктивными могут быть серийные сообщества
Модель эволюции растительных сообществ	Коадаптационная	Сеткообразная эволюция

масштаб десятков тысяч лет. В дальнейшем А. Тенсли (A. Tansley, 1971–1955) и Дж. Найкольс (G. Nichols, 1882–1939) сформулировали концепцию поликлимакса, в соответствии с которой полной конвергенции всех растительных сообществ одного климатического региона в единое терминальное состояние не происходит, и в каждом районе возможно несколько климаксов. Р. Уиттекер (R. Whittaker, 1920–1980) с позиций *концепции континуума* предложил понятие климакс-континуума, в соответствии с которым все составляющие поликлимакса связаны переходами: в каждой точке формируется свой климакс.

По Ф. Клементсу, автогенные сукцессии жестко детерминированы, а климакс характеризуется самыми высокими *первичной биологической продукцией* и *видовым богатством растительных сообществ*, самой развитой структурой растительного сообщества и самой развитой почвой. В 1960–1970-е гг. концепция моноклимакса была пересмотрена (табл. 6), и автогенная сукцессия стала трактоваться как стохастический процесс, причем максимальные продуктивность и видовое богатство терминального растительного сообщества были признаны необязательными. Получила распространение *полимодельная концепция экологической сукцессии*. Изменились представления об *эволюции растительных сообществ*: на смену коадаптационной модели пришла модель сеткообразной эволюции.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**КОНЦЕПЦИЯ КОНТИНУУМА в растительности** – представления о непрерывном характере изменения *растительных сообществ* вдоль экологических и сукцессионных градиентов вследствие индивидуальности экологии видов (см. *Индивидуалистическая гипотеза*). Концепция зародилась благодаря Л.Г. Раменскому (1884–1953) и Г. Глизону (H.A. Gleason, 1882–1975) в начале XX в., но развитие получила лишь в середине столетия благодаря работам школ Дж. Кертиса (J.T. Curtis, 1913–1961) и Р. Уиттекера (R.H. Whittaker, 1920–1980). Стало очевидно, что вследствие *взаимоотношений растений* распределения видов на градиентах зависимы: могут быть не только симметричными колоколовидными, но и асимметричными и даже полимодальными. Менее конкурентный вид с широким распределением на части градиента может подавляться и даже вытес-

няться более сильным конкурентом (см. *Фундаментальная экологическая ниша*).

На основе концепции континуума сформировалась парадигма континуума (см. *Парадигмы науки о растительности*), в соответствии с которой как континуум рассматривается широкий класс биологи-

Таблица 7

### Классификация континуумов растительности

Уровень организации растительности	Уровень обобщения		
	аналитический	синтетический	иерархический
Организменный	Континуум особей по размеру, возрасту, онтогенетическому состоянию, генотипу	Континуум типов особей по виталитету, характеру онтогенеза, экотипу	–
Популяционный	Континуум популяций в пространстве и во времени	Континуум типов популяций по виталитету, онтогенетическому спектру, возрастному составу и др.	Иерархия континуумов популяций разного масштаба
Видовой	Континуум видов в пространствах экологических групп, жизненных форм, стратегий	Континуум экологических групп, жизненных форм, стратегий и др.	–
Фитоценотический	Топографический и сукцессионные континуумы растительных сообществ	Континуумы синтаксонов на экологических и сукцессионных градиентах	Иерархический континуум синтаксонов
Мероценотический	Континуум вертикальной и горизонтальной структуры растительных сообществ	Континуум типов вертикальной и горизонтальной структуры растительных сообществ	–
Инфраценотический	Континуум локальных или конкретных флор	–	–

ческих и экологических объектов (особей, *популяций*, видов, *растительных сообществ*, *мероценозов*, *флор*).

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

**Аналитические континуумы**, которые могут наблюдаться непосредственно в природе, когда постепенно переходят друг в друга растительные сообщества, элементы вертикальной или горизонтальной структуры сообществ (мероценозы), особи внутри популяций образуют плавные ряды изменчивости и т.д.

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

**Иерархические континуумы**, которые проявляются в том, что при построении иерархических классификаций критерии различения рангов условны. К примеру, в *синтаксономии* один и тот же *фитоценоз* может рассматриваться как *ассоциация* или *субассоциация*, как ассоциация или *союз*, как союз или *порядок* и т.д. Возможен пересмотр синтаксономического ранга фитоценона – синтаксономическое «скольжение» вверх (повышение ранга) и вниз (понижение ранга).

Классификация основных форм континуумов растительности приведена в табл. 7.

**Лит.:** Раменский, 1971; Mcintosh, 1975, 1993; Миркин, Наумова, 2012.

**КРИВАЯ «ЧИСЛО ВИДОВ/ПЛОЩАДЬ».** Зависимость *видового богатства растительных сообществ* от площади учета выявляют с помощью вписанных друг в друга квадратных или круглых площадок увеличивающегося размера – 0.1, 0.25, 1, 4, 9, 16, 25, 100 м<sup>2</sup> и т.д.

В большинстве случаев построенные кривые вначале резко поднимаются вверх, а потом постепенно переходят на плато. Начало перехода на плато показывает, что на площадке этого размера в основном (хотя бы 80%) выявлены виды, составляющие *растительное сообщество*. При однородном сложении растительности, чем сообщество богаче видами, тем меньше размер площадки, при кото-

ром кривая выходит на плато. Размер площадки, при котором происходит «перелом» кривой (хотя не всегда он выражен четко), называется минимальным ареалом растительного сообщества. Пробную площадку этого размера фитоценологи используют при *геоботаническом описании*.

При исследовании сообществ разных типов растительности Монголии авторы получили несколько кривых «число видов/площадь» (рис. 21), что позволило установить минимальные ареалы сообществ и соответственно размеры учетных площадок для выполнения геоботанических описаний.

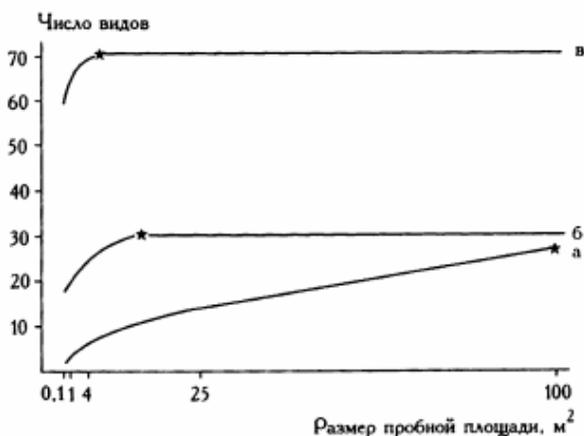


Рис. 21. Кривые «число видов/площадь» для растительных сообществ пустыни (а), пустынной степи (б) и луговой степи (в)

Для бедных видами сообществ пустынь площадка не может быть меньше 100 м<sup>2</sup>, но она не может быть и больше, так как в этом случае трудно обеспечить требование однородности растительности на пробной площадке. Степные сообщества, где на 100 м<sup>2</sup> произрастает 20–40 видов, целесообразно описывать на площадках 5х5 м<sup>2</sup>; богатые видами (свыше 40 на 100 м<sup>2</sup>) сообщества лугов и луговых степей можно описывать на площадках 4 м<sup>2</sup>, хотя по традиции описания выполняются на площадках 100 м<sup>2</sup>. Изучение моховых сообществ проводится на площадках размером 1 дм<sup>2</sup>.

Сходным образом строятся кривые для определения площади выявления флоры (см. *Количественная флористика*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ЛАНДШАФТ** – природный географический комплекс, в котором все основные компоненты (рельеф, климат, воды, почвы, *растительность* и животный мир) находятся в состоянии взаимодействия и взаимообусловлены. Растительность ландшафта составляет территориальный природный комплекс (см. *Ценохоры*). Ландшафты – это крупные единицы, которые устанавливаются в масштабе десятков квадратных километров. Примеры ландшафтов: Зауральская лесостепь, крупные горы (Иремель, Ямантау и др.), пойма большой реки в пределах одной природной зоны. В ландшафте могут быть выделены более дробные единицы – урочища и фации (фации соответствуют *растительным сообществам*).

**Лит.: Реймерс, 1990; Воронов и др., 2003.**

**ЛЕСА (Башкортостана)** – тип *растительности* с доминированием деревьев. Различаются деревья первой величины (сосна – *Pinus sylvestris*), ель – *Picea obovata*, липа – *Tilia crdata* и др.) и второй величины (калина – *Viburnum opulus*, рябина – *Sorbus aucuparia*, черемуха – *Padus avium* и др.). В лесных сообществах, как правило, выражен ярус подлеска из деревьев второй величины, а также ярус кустарников. Подрост деревьев в зависимости от возраста и высоты может входить в ярус кустарников или деревьев второй величины. Напочвенный покров лесов может быть травяным, кустарничково-моховым или мохово-лишайниковым.

В Башкортостане леса являются преобладающим по площади типом естественной растительности, которая занимает более 40 % территории. Они играют огромную роль не только как источник древесины, лекарственного сырья, грибов и ягод, места обитания охотничье-промысловых животных, но и как важнейший фактор средообразования. Леса оказывают человеку «экологические услуги»: регулируют состав атмосферы (поглощают углекислый газ, выделяют кислород, очищают атмосферу от примесей вредных газов и пыли) и гидрологический режим ландшафтов. Лесные экосистемы впитывают снеговые и дождевые воды, очищают их от примесей и питают родники, ручьи и реки. Особую роль играют леса вокруг городов, за что их называют «зелеными легкими». Наконец, леса являются важнейшим рекреационным ресурсом – служат местом отдыха населения.

Лесопользование должно подчиняться принципу: «охраняй используя и используй охраняя» (интенсивность рубки леса должна соот-

ветствовать его способности восстанавливаться). К сожалению, в настоящее время хвойные леса, древесина которых имеет особенно высокую ценность как строительный материал, вырубается более интенсивно, чем восстанавливаются. В итоге площадь древостоев хвойных пород сокращается. В то же время большие площади вторичных лесов, в первую очередь березняков, недоиспользуются. В результате деревья стареют, и их древесина, без того менее ценная, чем древесина хвойных, окончательно теряет свои полезные качества.

Для сохранения ценных типов лесов проводятся мероприятия, способствующие естественному лесовозобновлению – при рубках древостоя оставляют самые крупные деревья, которые могут дать семена для восстановления леса. Кроме того, в республике активно ведутся лесопосадки.

В составе лесной растительности республики различаются *широколиственные леса, хвойно-широколиственные леса, березово-сосновые леса, хвойные зеленомошные леса, пойменные леса, мелколиственные леса.*

**Лит.: Наумова и др., 2011; Мартыненко, 2013.**

**ЛИАНЫ** – травяные и древесные виды растений, которые используют другие виды растений как опору и не вкладывают существенную долю ассимилятов в формирование опорных органов (по этой причине их рассматривают как «структурные паразиты»). Большинство лиан синтезируют фитотоксины для защиты от фитофагов. Во многих тропических лесах лианы составляют около 25% стеблей. В умеренной полосе распространены только три вида лиан – полой заборный (*Calystegia sepium*), хмель (*Humulus lupulus*) и заносное американское растение эхиноцистис (*Echinocystis lobata*). Лианы отрицательно влияют на деревья-форофиты, снижая скорость их роста, жизненность и выживаемость.

**Лит.: Онинченко, 2013.**

**ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ** (в понимании Ю. Либиха, 1803–1873) – это *экологические факторы*, которые находятся в максимуме или минимуме и в большей мере влияют на жизнь растений (а также на *популяции растений* и на *растительные сообщества*), чем другие факторы среды. Примеры лимитирующих факторов:

– количество тепла в тундровой зоне (влаги там достаточно, а обеспеченность элементами питания зависит от тепла). Чем теплее субстраты, тем активнее идет в них процесс образования гумуса и меньше накапливается неразложившихся остатков растений;

– обеспеченность почв элементами минерального питания в зоне тайги. По этой причине почвы, формирующиеся на карбонатных породах, которые богаты кальцием и другими минеральными элементами, позволяют формироваться более продуктивным растительным сообществам;

– количество влаги в лесостепной и степной зонах (почвы в этих зонах богаты питательными элементами).

Лимитирующими факторами могут быть также *выпас* (см. *Пастбищная дигрессия*), засоление, затенение, техногенное загрязнение почвы.

**Лит.: Бигон и др., 1989; Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.**

**ЛУГА (Башкортостана)** – тип растительности с доминированием трав-мезофитов, к которым могут примешиваться гигрофиты (на влажных лугах) и ксеромезофиты (на остепненных лугах). Большая часть лугов относится к классу *Molinio-Arrchenatheretea*. В травостое лугов, как правило, преобладают злаки – рыхлокустовые, корневищные и плотнокустовые. Вместе со злаками в луговые сообщества входят многочисленные виды разнотравья и бобовых. На влажных лугах присутствуют осоки. Иногда на лугах может быть разреженный полог деревьев и кустарников. Большая часть лугов – это вторичные сообщества, которые возникли после сведения леса и сохраняются до тех пор, пока продолжается их использование как сенокосов или пастбищ. Если использование прекращается, то происходит *вторичная автогенная сукцессия* и восстанавливаются лесные сообщества (см. *Восстановительные сукцессии в лесах*).

По положению в рельефе различаются равнинные, среднегорные и высокогорные луга.

**Равнинные луга.** В составе этой группы различаются три варианта лугов.

**Суходольные луга.** Распространены в лесостепной зоне. Основные доминанты – мятлик луговой (*Poa pratensis*) и мятлик узколистный (*Poa angustifolia*). В северной части лесостепной зоны в травостое

стое обычна щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*). С меньшим обилием встречаются другие виды злаков: овсяница луговая (*Festuca pratensis*), кострец безостый (*Bromopsis inermis*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*). В составе травостоя много разнотравья: нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), подмаренник северный (*Galium boreale*), бедренец камнеломковый (*Pimpinella saxifraga*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*), герань луговая (*Geranium pratense*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), земляника зеленая (*Fragaria viridis*), лютик многоцветковый (*Ranunculus polyanthemos*), жабрица порезниковая (*Seseli libanotis*) и др. Из бобовых встречаются горошек мышиный (*Vicia cracca*) и клевер луговой (*Trifolium pratense*). Такие мезофильные луга называются настоящими.

В южной части лесостепной зоны к луговым видам добавляются степные виды: подмаренник настоящий (*Galium verum*), зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa*), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), василисник малый (*Thalictrum minus*), клевер горный (*Amoria montana*), появляются типчак (*Festuca valesiaca*) и тонконог Делявина (*Koeleria delavignei*). Такие луга называются остепенными.

При выпасе видовой состав суходольных лугов обедняется, продуктивность снижается, и формируются низкотравно-мятликовые сообщества с мятликом узколистым (*Poa angustifolia*), клевером ползучим (*Amoria repens*), подорожником средним (*Plantago media*), подорожником большим (*Plantago major*), одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale*). Эти сообщества представляют класс ***Polygono arenastri–Poetea annuae***.

**Низинные луга.** Распространены в лесостепной и степной зонах в пониженных элементах рельефа, где почвы избыточно увлажнены значительную часть года. Основным растением является щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), вместе с ней встречаются лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), клевер ползучий (*Amoria repens*), гравилат речной (*Geum rivale*), осока лисья (*Carex vulpina*). В самых увлажненных условиях появляется осока дернистая (*Carex caespitosa*). При выпасе массово разрастается лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*).

**Пойменные луга.** Поймой называется часть речной долины, которая в весеннее время регулярно заливается паводковыми водами.

Экологические условия в пойме очень разнообразны и зависят от длительности затопления участка и скорости паводковых вод, определяющей количество и характер отлагаемых наилок. При быстром течении воды близ речного русла отлагаются обильные супесчаные наилки, которые формируют особый вариант слоистых почв. На участках, удаленных от русла, медленно текущие паводковые воды отлагают суглинистые и глинистые тонкие наилики. Соответственно этим двум вариантам паводкового режима различают прирусловую и центральную пойму, в которых формируются разные луговые сообщества.

*Луга прирусловой поймы.* Основной доминант – кострец безостый (*Bromopsis inermis*), вместе с которым встречаются лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*) и полевица гигантская (*Agrostis gigantea*). Из числа бобовых встречается горошек мышиный (*Vicia cracca*), самым характерным видом разнотравья является щавель конский (*Rumex confertus*). В поймах рек степной зоны – Дема, Сюнь, Ашкадар – прирусловые кострецовники остепняются, и в их состав входят вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), клевер горный (*Amoria montana*).

*Луга центральной поймы.* В зависимости от длительности заливания, которая определяется высотой участка над меженным уровнем воды, различают первую (низкую) и вторую (высокую) ступень поймы.

На первой ступени формируются разнотравные луга из лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis*), овсяницы луговой (*Festuca pratensis*), ежи сборной (*Dactylis glomerata*), тимopheевки луговой (*Phleum pratense*). Из бобовых бывают обильными горошек мышиный (*Vicia cracca*) и клевер луговой (*Trifolium pratense*), из разнотравья – герань луговая (*Geranium pratense*), василисник простой (*Thalictrum simplex*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*).

На второй ступени распространены остепненные луга, которые похожи на суходольные луга. Кроме того, в поймах рек степной зоны в небольших понижениях формируются солончаковатые луга (класс *Scorzonero-Juncetea gerardii*), которые в отличие от других типов пойменных лугов являются первичными (лес на засоленных почвах расти не может). Основные доминанты солончаковатых лугов – злаки: бескильница расставленная (*Puccinellia distans*), ячмень коротко-

остый (*Hordeum brevisubulatum*), полевица побегообразующая (*Agrostis stolonifera*). Из видов разнотравья встречаются бодяк бесстебельный (*Cirsium esculentum*), подорожник наибольшей (*Plantago maxima*), подорожник солончаковый (*Plantago salsa*), млечник морской (*Glaux maritima*), триостренник болотный (*Triglochin palustre*), триостренник морской (*T. maritimum*). Иногда встречается клевер земляничный (*Trifolium fragiferum*).

Во всех речных поймах в понижениях присутствуют низинные луга.

Все пойменные луга в настоящее время сильно нарушены выпасом, вместо кострцовников сформировались гусино-лапчатковые пастбища, в центральной пойме повсеместно распространены низкотравно-мятликовые пастбища примерно такого же состава, как и пастбища на месте суходольных лугов

**Среднегорные луга.** В поясе широколиственных лесов горнолесной зоны на полянах распространен особый тип лугов, который характеризуется преобладанием разнотравья, из числа злаков с низким обилием встречаются овсяница луговая (*Festuca pratensis*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum*). Из разнотравья представлены чистец лекарственный (*Stachys officinalis*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*), борец высокий (*Aconitum septentrionale*), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*), наперстянка крупноцветковая (*Digitalis grandiflora*), лилия кудреватая (*Lilium martagon*), сныть (*Aegopodium podagraria*). Если на таких лугах пасется скот, то преобладание получает манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris*).

**Высокогорные луга** (класс *Mulgedio-Aconietea*). Эти сообщества расположены выше верхней границы леса и обычно перемежаются с рассеянно растущими низкоствольными елями. Главными растениями этих лугов являются горец альпийский (*Polygonum alpinum*) и горец змеиный (*P. bistorta*), с которыми встречаются борец высокий (*Aconitum septentrionale*), чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*), дягель (*Angelica archangelica*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), скерда сибирская (*Crepis sibirica*), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), гравилат речной (*Geum rivale*), манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris*). Единично представлены злаки – канареечник тростниковидный (*Phalaroides arundinaceae*), бор развесистый (*Milium effusum*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), лисохвост

луговой (*Alopecurus pratensis*). Эти луга не используются человеком и составляют кормовую базу диких животных, включая медведя.

**Рациональное использование лугов.** Луга являются ценнейшими естественными кормовыми угодьями. Для сохранения продуктивности и видового богатства их необходимо рационально использовать, в первую очередь не допускать высоких пастбищных нагрузок (см. *Пастбищная дигрессия*), от которых особенно страдают луга на хорошо увлажненных почвах. Для повышения продуктивности луга улучшают. Если травостой ценный, то проводится поверхностное улучшение – вносятся удобрения и в слегка нарушенную дискованием дернину подсеваются ценные виды трав. Если травостой малоценный, то проводят коренное улучшение – участок распаивается и засеивается травосмесью высокоурожайных многолетних злаковых и бобовых трав (костреца безостого, овсяницы луговой, ежи сборной, люцерны посевной, клевера лугового, горошка мышиного; см. *Сукцессии в травосмесях*).

**Лит.: Флора..., 2008, 2010; Наумова и др., 2011.**

**МАКРОФИТЫ** – крупные представители *жизненной формы* гидрофитов (противопоставляются микрофитам – водорослям). Макрофиты представлены в основном сосудистыми растениями, хотя в их составе есть и водоросли (например, хара). Макрофиты разделяются на экологические типы жизненных форм второго порядка. Эти экологические типы служат критериями выделения классов водной растительности (см. *Синтаксономия, Синтаксономия растительности Башкортостана, Синтаксономия растительности России*).

Основные экологические типы гидрофитов:

а) плейстофиты. Эти растения не связаны с дном водоема. В их составе различаются две подгруппы – растения, плавающие на поверхности воды (ряска малая – *Lemna minor*, сальвиния плавающая – *Salvinia natans*, водокрас лягушечник – *Hydrocharis morsus-ranae*, многокоренник обыкновенный – *Spirodela polyrhiza*, телорез алоэвидный – *Stratiotes aloides*), и растения, погруженные в толщу воды (ряска трехдольная – *Lemna trisulca*, роголистник погруженный – *Ceratophyllum demersum*, пузырчатка обыкновенная – *Utricularia vulgaris*). Класс **Lemnatea**.

б) гидатофиты. Эти растения прикреплены к дну и также разделяются на две подгруппы – растения с листьями, лежащими на по-

верхности воды (кувшинка чистобелая – *Nymphaea candida*, кубышка желтая – *Nuphar lutea*, горец земноводный – *Polygonum amphibium*), и растения с листьями, погруженными в толщу воды (элодея канадская – *Elodea canadensis*, виды родов рдест – *Potamogeton*, уруть – *Myriophyllum*,). Класс **Potametea**.

в) гелофиты. Это растения-амфибии с листьями, возвышающимися над водой (частуха подорожниковая – *Alisma plantago-aquatica*, стрелолист обыкновенный – *Sagittaria sagittifolia*, сусак зонтичный – *Butomus umbellatus*, камыш озерный – *Scirpus lacustris*, рогоз широколистный – *Typha latifolia*, рогоз узколистный – *T. angustifolia*, хвощ речной – *Equisetum fluviatile*, тростник обыкновенный – *Phragmites australis*). Класс **Phragmito-Magnocaricetea**, порядок **Phragmitetalia**.

Лит.: Горышина, 1979; Миркин, Наумова, 2010; Наумова и др., 2010.

**МЕЛКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА (Башкортостана).** Эти леса являются вторичными и формируются после вырубки древостоя или пожаров на месте широколиственных лесов или хвойных зеленомошных лесов. Основные доминанты мелколиственных лесов – осина (*Populus tremula*), ольха серая (*Alnus incana*) и береза повислая (*Betula pendula*).

На первых стадиях восстановительной сукцессии в лесах в напочвенном покрове преобладает высокотравье, особенно иван-чай (*Chamerion angustifolium*). В дальнейшем постепенно формируется напочвенный покров тех типов леса, которые подверглись нарушениям. Со временем под пологом доминантов вторичного леса восстанавливаются доминанты первичных широколиственных или хвойных лесов.

В южной части Зауралья распространены березовые колки, которые являются первичными лесами, представляющими западносибирскую лесостепь.

Лит.: Наумова и др., 2011.

**МЕТОД КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПО БРАУН-БЛАНКЕ** – последовательность операций (этапов) для построения классификации в соответствии с принципами флористической классификации растительных сообществ. Классификация включает четыре этапа.

**Рекогносцировочный этап.** Геоботаник знакомится с растительностью, которую предстоит классифицировать. В ходе рекогносцировки он намечает предварительные типы растительных сообществ, различающихся по составу доминантов (см. *Фитоценоотипы*), флористическому составу и по *экотопам*.

**Аналитический этап.** Выполняются *геоботанические описания растительных сообществ*. Пробные площади располагаются в соответствии с принципом типического отбора в тех совокупностях растительных сообществ, которые были намечены на рекогносцировочном этапе. Сообщества, представляющие переходы (*экотоны*) между намеченными типами, как правило, не описываются. Они описываются в том случае, когда растительность уже полно изучена (например, это делается в Чехии). Для каждого предварительного типа выполняется по 10 описаний, однако если этот тип редкий, 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 – виды со сходным распределением по геоботаническим описаниям. В итоге выделяются группы геоботанических описаний сообществ сходного флористического состава – безранговые типы растительных сообществ (фитоценоны; см. рис. 22). Единичные геоботанические описания, которые отклоняются по составу от выделенных фитоценонов, выбраковываются. Виды, встречающиеся с высоким пост-

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								

Рис. 22. Схема результатов синтетического этапа классификации

яньством в нескольких фитоценозах, относятся к группе константных. Виды, редко встречающиеся в таблице и не показывающие тяготения ни к одному из фитоценозов, относятся к группе случайных.

Ранее вся процедура проводилась вручную, сейчас используются компьютеры (см. *Компьютерные методы классификации растительности*).

На рис. 22 прописными буквами обозначены три фитоценоза (А, В, С). Тоном выделены группы видов:

- 1) сквозные виды (а, b);
- 2) виды, диагностирующие фитоценозы А и В (с, d);
- 3) вид, диагностирующий фитоценоз В (е);
- 4) виды, диагностирующие фитоценозы В и С (f, j, h);
- 5) случайные виды (i, g).

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

В результате синтетического этапа строится парциальная синоптическая таблица, в которой дается обобщенная характеристика каждого выделенного фитоценоза. Для 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. 8.

**Синтаксономический этап** – установление синтаксономического ранга выделенных фитоценозов (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. *Дедуктивный метод классификации растительных сообществ*).

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

Парциальная синоптическая таблица (фрагмент)

Виды	Фитоценоны		
	I	II	III
	Число описаний		
	12	8	10
<i>Lotus corniculatus</i>	V <sup>+3</sup>	V <sup>-3</sup>	V <sup>r-3</sup>
<i>Fragaria viridis</i>	IV	V <sup>2-3</sup>	V <sup>2-3</sup>
<i>Achillea millefolium</i>	V <sup>+2</sup>	IV	III
<i>Phleum pratense</i>	V <sup>+2</sup>	I	
<i>Dactylis glomerata</i>	V <sup>+2</sup>	II	
<i>Agrostis tenuis</i>	V <sup>1-2</sup>	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 <sup>r-2</sup>
<i>Artemisia absinthium</i>		IV	V <sup>r-2</sup>
<i>Salvia verticillata</i>			V <sup>r-3</sup>

**Вариант 1.** Для классифицируемой растительности уже разработана синтаксономия. 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. При разработке синтаксономии лесов, лугов и степей Брянской области (А.Д. Булохов, Ю.А. Семенищенков, Е.А. Аверина и др.) в существующую систему единиц встраивались в основном новые ассоциации и субассоциации. При разработке синтаксономии болот Западной Сибири (Е.Д. Лапшина) в состав классов *Alnetea glutinosae* и *Scheuchzeria-Caricetea fuscae* было добавлено значительное число новых союзов. При классификации бореальных лесов Сибири класса *Vaccinio-Piceetea* (Н.Б. Ермаков) в синтаксономию было включено два новых порядка и несколько новых союзов.

**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. Такой вариант синтаксономического анализа использовал Н.Б. Ермаков при классификации гемибореальных лесов и установлении нового класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*.

В силу открытости системы классификации растительных сообществ по Браун-Бланке (см. *Флористический подход к классификации растительных сообществ*) описание новых синтаксонов не разрушает синтаксономию, а развивает ее.

Лит: Булохов, Соломеш, 2003; Ермаков, 2003; Семенищенков, 2009; Аверина, 2010; Лапшина, 2010; Миркин, Наумова, 2012.

**МЕТОД СЕКУЩИХСЯ ТРАНСЕКТ** – один из методов построения *топоклинов* (анализа топографических континуумов растительности гор; см. *Концепция континуума*). Предложен Р. Уиттекером. Метод состоял в разбиении пространства местообитаний горных систем на классы по высоте над уровнем моря и по градиенту «топографического увлажнения» – от прогреваемых южных склонов до темных ущелий. Он был реализован как интуитивно-статистический: опирался на массовые наблюдения в природе, но не включал каких-либо специальных статистических тестов для оценки силы влияния фактора *ординации*. Однако выявленные им закономерности были вполне достоверными, так как оба фактора ординации отражали существенные изменения растительности. Градиент высоты над уровнем моря составлял 2500 м (с интервалами градаций 400 м), а зональная растительность района расположения гор Санта-Каталина, где Уиттекер апробировал свой подход, – пустыня с жарким климатом. По этой причине и экспозиционные различия растительности оказались также весьма значительными. Закономерности распределения типов растительных сообществ в этом обширном экологическом пространстве проявились достаточно четко (рис. 23).

Лит.: Уиттекер, 1980.

**МЕТОДЫ АНАЛИЗА СОСТАВА ФЛОРЫ.** Эти методы раскрывают разные характеристики *флор*.

**Анализ систематического состава.** Чаще всего анализируется распределение видов по семействам, причем особое внимание А.И. Толмачев предлагал уделять 10 ведущим (представленным наибольшим числом видов) семействам, участие которых отражает и комплекс почвенно-климатических факторов, и историю, и современное состояние флоры, испытывающей влияние человека. Используются и такие показатели, как среднее число видов в роде, среднее число родов в семействе, среднее число видов в семействе, которые

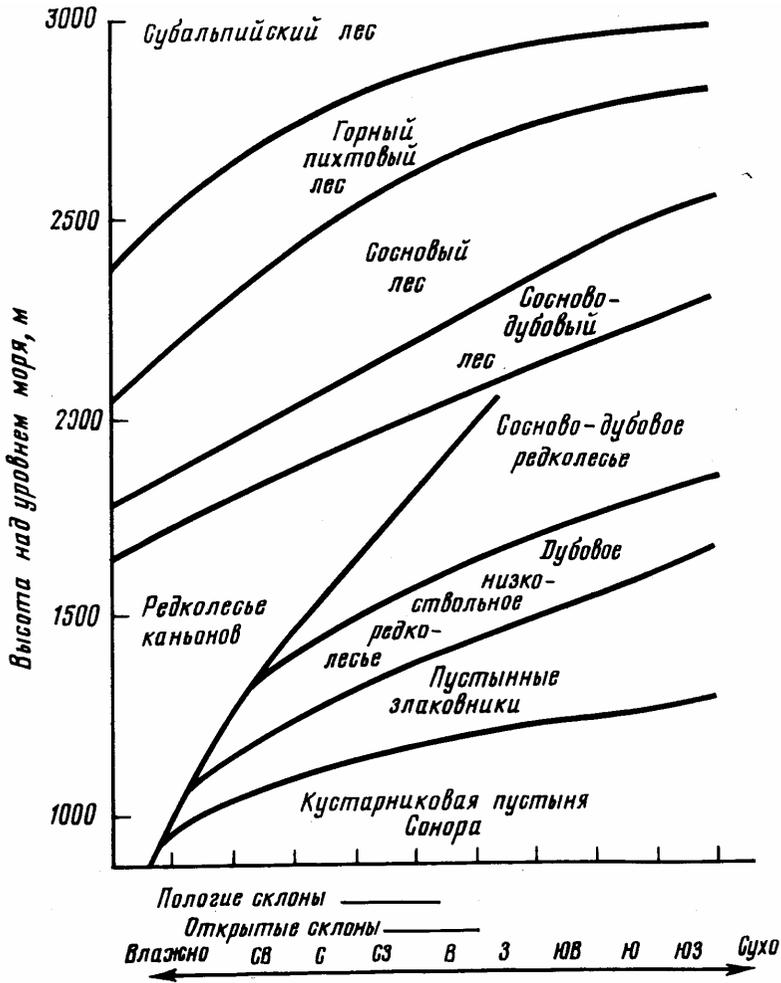


Рис. 23. Распределение основных типов растительных сообществ в зависимости от высоты над уровнем моря и экспозиции в горах Санта-Каталина [по: Уиттекер, 1980]

могут получить эволюционную интерпретацию (чем больше родов в семействах, тем они древнее; чем больше видов в родах, тем, напротив, они отражают более поздние этапы эволюции).

**Анализ спектра жизненных форм.** Используются разные системы жизненных форм (см. *Система жизненных форм растений И.Г. Серебрякова, Система жизненных форм растений К. Раункиера*). Такие спектры отражают разнообразие экологических условий, в которых сформировались флоры и преобладающие типы растительных сообществ.

**Анализ географической структуры.** Выявляется представленность во флоре видов разных *типов географических ареалов* (широтных и долготных) и *географических элементов* (типов ареалов). Эти характеристики дают информацию о географическом положении, экологии и истории флоры.

**Анализ фитосоциологического спектра.** Сопоставление долевых частей видов *ценофлор* синтаксонов высшего ранга (порядков, классов, см. *Синтаксономическая иерархия*) в анализируемой флоре дает информацию о географии, экологии и антропогенной нарушенности флоры. Например, если в составе флоры преобладают виды классов *Vaccinio-Piceetea*, *Quercu-Fagetea* или *Festuco-Brometea*, то это свидетельствует о зональной приуроченности флоры соответственно к таежной зоне, зоне широколиственных лесов и зоне степи. Участие видов синантропных классов *Molinio-Arrhenatheretea*, *Artemisietea vulgaris*, *Polygono arenastri-Poetea annuae*, *Chenopodietea*, *Secalietea* отражает степень нарушенности флоры при хозяйственном использовании; участие видов классов *Potametea*, *Lemnetea*, *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Charetea* – наличие водоемов; участие видов синтаксонов солончаковой растительности (класс *Asteretea tripolium*) свидетельствует о наличии засоления почв.

Подобно тому, как при анализе систематического состава флоры ранжируются семейства по их представленности и выявляются десять ведущих семейств, можно ранжировать представленность классов растительности по участию их видов во флоре и выявлять 10 ведущих классов, которые характеризуют флору.

Специальной задачей изучения флор является анализ структуры фракции *адвентивных видов*.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

## МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП РАСТЕНИЙ (экологической классификации видов растений).

Чаще всего используются следующие методы.

**Использование результатов прямого градиентного анализа.** Группы видов со сходной экологией выявляются по результатам оценки их распределения по разным типам местообитаний и положения на *экоклинах*. К одной экологической группе относятся виды с модой распределения в одном классе градиента. Кроме того, можно оценить экологические амплитуды видов на градиенте и подразделить экологические группы на подгруппы стенотопов, мезотопов и эвритопов (см. *Аутэкология*). Приведем пример из работы В.Б. Голуба [1983], который изучал отношение видов к фактору увлажнения с использованием градиента превышения над уровнем межени в дельте р. Волги (табл. 9). Чем выше расположен участок, тем глубже

Таблица 9

### Экологические группы видов по отношению к фактору увлажнения, установленные по результатам градиентного анализа

[по: Голуб, 1983; списки видов сокращены]

Экологическая группа	Группы по широте экологической амплитуды		
	стенотопы	мезотопы	эвритопы
Гигрофиты	<i>Sparganium erectum</i>	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Alisma plantago-aquatica</i>	<i>Rorippa amphibia</i> , <i>Stachys palustris</i>
Мезогигрофиты	<i>Butomus umbellatus</i> , <i>Carex acuta</i> , <i>Lythrum salicaria</i> ,	<i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i> , <i>Phragmites australis</i>	<i>Bidens tripartita</i> , <i>Oenanthe aquatica</i> , <i>Rumex stenophyllus</i>
Гигромезофиты	<i>Salicornia europaea</i>	<i>Crypsis aculeata</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Lythrum virgatum</i>	<i>Althaea officinalis</i> , <i>Bolboschoenus maritimus</i> , <i>Crypsis schoenoides</i>
Мезофиты		<i>Aeluropus pungens</i> , <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Plantago major</i>	<i>Elytrigia repens</i>
Ксеромезофиты		<i>Atriplex tatarica</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Juncus gerardii</i>	<i>Atriplex litoralis</i> , <i>Solanum nigrum</i> , <i>Suaeda confusa</i>
Ксерофиты	<i>Petrosimonia crassifolia</i>	<i>Dodartia orientalis</i> , <i>Eremopyrum triticeum</i>	

уровень грунтовых вод и менее продолжительно заливание паводковыми водами. В зависимости от высоты над меженью и условий обводнения высотный диапазон профиля был условно разбит на шесть типов местообитаний: менее 0,5 м – гигрофитный, 0,5–0,9 – гигромезофитный, 1,0–1,4 – мезогигрофитный, 1,5–1,9 – мезофитный, 2,0–2,4 – ксеромезофитный, 2,5–2,9 – ксерофитный. Экологические группы включали виды с модой в одном классе градиента, а в зависимости от ширины эмпирического интервала присутствия виды еще были подразделены на 3 подгруппы: стенотопы, мезотопы и эвритопы. Первые имеют эмпирический интервал распределения на градиенте (ЭИП<sub>0,95</sub>) менее 0,75, вторые – 0,75–1,75, третьи – более 1,75.

**Использование результатов синтаксономического анализа.** В этом варианте выделения экологических групп используется «верность видов» определенным типам *растительных сообществ* (синтаксонам), а группы называются эколого-фитоценоотическими. В одну группу объединяются виды со сходным синтаксономическим ареалом (табл. 10).

Из табл. 10 очевидно, что есть группы с узким диапазоном распределения, встречающиеся только в одном синтаксоне (*Cladonia*, *Carex elongata*, *Iris pseudocarus*, *Calystegia sepium*, *Ledum palustre*), и с широким диапазоном, например, группа *Oxalis acetosella*, виды которой встречаются в сухих зеленомошных лесах союза **Dicrano-Pinion**, влажных зеленомошных ельниках **Eu-Piceenion**, в травяных ельниках **Melico-Piceenion**, в дубняках с участием в напочвенном покрове бореальных видов **Vaccinio myrtilli-Quercion roboris** и в типичных широколиственных лесах **Tilio-Quercion**.

Кроме того, для установления экологических групп видов используются *экологические шкалы*, а в некоторых случаях – физиологические показатели *синдрома адаптивных признаков*. Однако к каждому экологическому фактору у разных видов приспособление происходит по-своему, и адаптивные признаки могут образовывать очень большое число сочетаний. Кроме того, физиологические оценки видов достаточно трудоемки и требуют специальных условий. В итоге оптимальным способом оценки экологии видов остается учет их распределения по *экотонам* и растительным сообществам.

**Экологические (эколого-фитоценоотические) группы  
лесной растительности [по: Булохов, Соломещ, 2003]**

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

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

**Лит.: Голуб, 1983; Булохов, Соломещ, 2003.**

**МИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ, симбиотически связанные с растениями,** – важный фактор, играющий роль в формировании *растительных сообществ*. Микоризные грибы участвуют в трансбиотических *взаимных отношениях видов в растительном сообществе*. В *злаковниках* состав микоризообразователей невидоспецифичен и представлен грибами, которые формируют везикулярно-арбускулярные (VA) микоризы. В *лесных экосистемах* доминанты-деревья связаны с *эктотрофными микоризообразователями*, которые в

большинстве своем видоспецифичны. Различия микоризообразователей в травяных и лесных сообществах обуславливается в первую очередь обеспеченностью азотом (отношением C:N): при наличии мощно развитой подстилки, богатой органическим веществом, более энергетически дорогая VA-микориза, формирующаяся у трав на более бедных минеральных почвах, становится неоптимальной. У эктомикоризных растений основными мутуалами являются базидиомицеты, уменьшается и насыщенность почвы корнями, что компенсируется увеличением длины гифов грибов (она может превышать длину корней более чем в 100 раз). Микоризные грибы повышают устойчивость растений к патогенам и длительность их жизни.

При улучшении условий минерального питания (внесение удобрений на лугах) типичные микотрофы «отказываются» от микоризы [Работнов, 1998] и переходят к типу прямого минерального питания без гриба-посредника, который характерен для нитрофильных растений-рудералов. Это объясняется тем, что затраты энергии на микоризу у растений могут достигать 1/3 всей продукции фотосинтеза растения-хозяина.

Микоризные грибы могут участвовать в процессе смены видов в ходе восстановительных *экологических сукцессий*. Обычно такие сукцессии открывают не имеющие микоризы однолетники-нитрофилы из семейств Brassicaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Polygonaceae. На следующей стадии сукцессии в сообществе преобладают многолетние виды-микотрофы. При этом микоризные грибы, связанные с многолетниками, подавляют виды-однолетники. Таким образом, микоризы многолетников являются одним из факторов преодоления стадии *рудеральных растительных сообществ* в ходе сукцессии (Д.В. Веселкин).

Есть данные о том, что по микоризам совершается горизонтальный перенос минеральных веществ от одного растения к другому (как правило, от более развитого к менее развитому). Однако количественная оценка роли этого переноса затруднительна, тем более что вещества, поставляемые донором, «застревают» в микоризе акцептора.

Особый вариант горизонтального переноса органических и минеральных веществ – микогетеротрофия. В этом случае растения, не имеющие хлорофилла, получают минеральные элементы и органи-

ческие вещества от зеленых растений по микоризам. Чаще микогетеротрофы встречаются в тропических лесах, но есть такие растения и в умеренной зоне: некоторые виды грушанок (*Pyrola*), петров крест (*Lathrea squamaria*) и др. Микогетеротрофы называются также эпипаразитами.

Лит.: Работнов, 1992; Pezzani et al., 2006; Püschel et al., 2007; Онипченко, 2013; Веселкин, 2013.

**МИКРООРГАНИЗМЫ-АЗОТФИКСАТОРЫ, мутуалистически связанные с растениями.** Главным каналом поступления азота в *растительное сообщество* являются азотфиксирующие микроорганизмы (бактерии, цианобактерии, актиномицеты), связанные с растениями отношениями *мутуализма*. Растения снабжают микроорганизмы-азотфиксаторы продуктами фотосинтеза, а микроорганизмы обеспечивают растения азотом.

Известно два варианта такого мутуализма: ассоциативная и симбиотическая азотфиксация. При ассоциативной азотфиксации азотфиксирующие бактерии населяют ризосферу, в которую как в «проточный культиватор» поступают органические вещества из корней. При симбиотической азотфиксации микроорганизмы вступают с растениями в отношения прямого симбиоза (табл. 11).

Таблица 11

**Сравнение основных типов симбиотических ассоциаций  
сосудистых растений с азотфиксирующими прокариотами**

[по: Онипченко, 2013, с дополнениями]

Характеристика	Форма симбиоза		
	ризобияльный	актинориза	ценобактериальный
1	2	3	4
Прокариоты	<i>Rhizobium</i>	<i>Frankia</i>	<i>Nostoc</i> , редко <i>Anabaena</i>
Растения	Большинство Fabaceae s.l., <i>Parasponia</i> spp. (Ulmaceae)	Более 200 видов двудольных гл. об. древесных растений: <i>Alnus</i> , <i>Hippophae</i> , <i>Elaeagnus</i> , <i>Dryas</i> , <i>Myrica</i> , <i>Casuarina</i> и др.	Папоротники ( <i>Azolla</i> . 6 видов), саговники (все изу- ченные, 150 видов), из цветковых рас- тений – только <i>Gunnera</i> (65 видов)

1	2	3	4
Локализация прокариот	Чаще короткоживущие клубеньки на корнях, стеблевые мамиллы ( <i>Serbania rostrata</i> )	Долгоживущие клубеньки на корнях	Полости в листовидных лопастях ( <i>Azolla</i> ), межклетники первичной коры (саговники), внутриклеточно в гландах на стеблях и черешках листьев ( <i>Gunnera</i> )
Максимальная интенсивность азотфиксации, кг N/га в год	700 (люцерна на поливе в Средней Азии), 450–550 (клевер в Новой Зеландии), 200 (клевер в средней полосе)	210–225 у <i>Alnus glutinosa</i>	1000 у <i>Azolla</i> в тропических странах, 720 у <i>Gunnera arenaria</i> в Новой Зеландии
Экологические предпочтения растений	Нейтральные или слабощелочные почвы	Пионерные субстраты, болотные кислые почвы	Хорошее обеспечение влагой ( <i>Gunnera</i> ), водные растения ( <i>Azolla</i> )

Ассоциативная азотфиксация обходится растениям дешевле, чем симбиотическая, и потому является основным каналом поступления азота в *экосистемы*. Исключение составляют *агроэкосистемы* и растительные сообщества первых стадий *восстановительных сукцессий* в теплом климате на бедных азотом субстратах (застывших лавовых потоках, поверхностях отвалов пустой породы при горных разработках, отложениях аллювия вдоль речного русла и др.). Сукцессию начинают бобовые растения (в первую очередь из рода люпин – *Lupinus*), конкурентно более мощные в этих условиях, чем граминоиды.

В условиях Крайнего Севера теплолюбивые бобовые растения растут плохо, и обогащение субстрата азотом достигается за счет ассоциативной азотфиксации при участии цианобактерий.

Кроме того, возможна несимбиотическая азотфиксация за счет автономно живущих микроорганизмов, которые напрямую не связаны с растениями. Наиболее выражена такая азотфиксация у циано-

бактерий, обладающих способностью к фотосинтезу. Именно по этой причине цианобактерии часто являются пионерами освоения новых неблагоприятных местообитаний (скал, освободившихся от ледников поверхностей и др.). К несимбиотической азотфиксации способны некоторые другие бактерии, использующие внешние источники органического вещества.

**Лит.: Работнов, 1985; Онипченко, 2013.**

**МИКРОСАЙТ** – вариант местообитания в микромасштабе, т.е. в масштабе ниже, чем масштаб растительного сообщества (см. *Ветровально-почвенный комплекс*).

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**«МОДЕЛЬ КАРУСЕЛИ».** Описана Е. ван дер Марелем (E. van der Maarel) и М.Т. Сайкесом (M.T. Sykes) в травяных *растительных сообществах* и отражает поочередное пребывание в одной *экологической нише* нескольких видов, причем разные части растительного сообщества находятся на разных фазах «карусели», и поэтому его общий видовой состав остается постоянным. Как правило, при «карусели» не возникают различимые на глаз микрогруппировки (см. *Горизонтальная структура растительного сообщества*), так как регенерационный процесс протекает в масштабе нескольких десятков сантиметров, и рядом могут находиться разные стадии «карусели». Поэтому выявить закономерности этой *регенерационной мозаики растительных сообществ* можно только при детальном стационарном исследовании.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.**

**МОДЕЛЬ НЕЙТРАЛЬНОСТИ** – модель организации *растительного сообщества*, которая широко обсуждается в новейшей литературе. В соответствии с этой моделью несколько видов со сходными эколого-биологическими признаками могут занимать в растительном сообществе одну *экологическую нишу*. Между этими видами наблюдается незначительная *конкуренция* по типу «постоянная ничья». Нейтральность в отношениях между видами наличествует при высоком *видовом богатстве растительных сообществ* – во влажных тропических лесах, остепненных лугах, северных луговых степях и др.

**Лит.: Гиляров, 2010; Онипченко, 2013.**

**МУТУАЛИЗМ** – отношения взаимовыгодного сотрудничества организмов. У растений наблюдается мутуализм с *животными-опылителями* и *животными-распространителями плодов*, с *микоризными грибами* и *микроорганизмами-азотфиксаторами*. Особая форма мутуализма – связь растений с *эндофитами*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2005, 2011.

**НАРУШЕНИЯ** – влияние внешнего фактора, который разрушает *растительное сообщество* полностью или его существенную часть. Факторы, вызывающие нарушения, могут действовать в режиме «puls» (периодически) или «press» (постоянно). После прекращения нарушения в растительном сообществе «запускается» *восстановительная сукцессия*.

При интерпретации влияния нарушений широко используется «гипотеза умеренных нарушений» (Intermediate disturbance hypothesis, IDH), суть которой заключается в следующем: при умеренных нарушениях *видовое богатство растительного сообщества* возрастает, при сильных – снижается.

В настоящее время нарушения вызываются хозяйственным использованием территорий, особенно при освоении месторождений нефти и газа. Такие нарушения особенно опасны для растительных сообществ S-модели (см. *Поли모델ная концепция организации растительных сообществ*), которые характеризуются низким восстановительным потенциалом (тундры, лесотундра, арктические и аридные пустыни). Кроме того, нарушения вызываются *пожарами*, *выпасом*, *вытаптыванием* (см. *Рекреационная сукцессия*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**НАУКА О РАСТИТЕЛЬНОСТИ** (НОР, син. **геоботаника**, **экологическая ботаника**) – междисциплинарный комплекс, объединяющий науки, изучающие отношения растений и условий среды (включая биотические факторы) на уровнях от организма до крупных *фитохорий* (табл. 12).

НОР как научный междисциплинарный комплекс (МДК) гетеробатмичен (разновозрастен) и включает ветви, которые были достаточно развиты в XIX в. (учение о *жизненных формах растений*), развившиеся в первой половине XX в. (*фитоценология*), и те, активный рост которых пришелся на последние десятилетия минувшего

## Структура НОР

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

века и начало XXI столетия (*синтаксономия, симфитосоциология, популяционная экология растений, учение о стратегиях растений*).

В практике изучения растительности исследования на всех уровнях тесно переплетены: без результатов изучения растительности на видовом уровне невозможны популяционные исследования, без синтаксономии и *синдинамики* нельзя понять структуру *популяций растений* или эколого-биологические характеристики вида. Данные о популяциях растений, в свою очередь, используются для интерпретации пространственных и временных континуумов *растительных сообществ*, и т.д. Наконец, МДК НОР входит в *экологию* как науку об отношениях организмов с условиями среды. Без учета роли *гетеротрофных организмов* часто невозможно понять закономерности процессов, протекающих в популяциях растений и растительных сообществах.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**НЕКОНКУРЕНТНОЕ СРЕДООБРАЗОВАНИЕ (биотическая трансформация экотопа)** – основной вариант трансбиотических отношений видов в *растительном сообществе*. Возможны как односторонние отношения этого типа, так и многосторонние. Классическим примером взаимного отрицательного средообразования являются отношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте (см. *Болота Башкортостана*). Между сфагновыми мхами, которые отличаются неограниченным ростом вверх, и сосудистыми растениями – вересковыми (багульник – *Ledum palustre*, болотный мирт – *Chamaedaphne caliculata*, подбел многолистный – *Andromeda polifolia*, клюква болотная – *Oxycoccus palustre*), сосной – *Pinus sylvestris* и некоторыми видами семейства осоковых – Сурегасеае (например, пушица – *Eriophorum*) складываются отношения антагонизма без конкуренции, которые формируют *экологическое равновесие*.

Сфагновые мхи, быстро повышая уровень поверхности болота, ухудшают условия снабжения кислородом корней цветковых растений, хотя эти растения обладают специальной защитной системой перемещения корневой системы как вверх, так и в сторону в направлении участков болота, где нарастание его поверхности происходит не столь быстро. Сосудистые растения, в свою очередь, подавляют

сфагновые мхи за счет иссушения верхнего слоя торфа, и в особенности, затея их опадом листьев и хвои. Тем не менее в ходе эволюции на сфагновых болотах сформировалось равновесие между антагонистами: количество опада сосудистых растений не бывает большим, так как их рост сдерживается сфагновыми мхами. Продуктивность сосудистых растений снижена, более того, формируются особые пациентные карликовые формы сосны (*Pinus sylvestris forma pumila* Abolin).

Рост сосудистых растений сдерживается также очень медленной минерализацией сфагнового торфа, который и без того, как торф верховых болот, отличается крайней бедностью элементами минерального питания и кислой реакцией. Кроме того, отрицательное влияние на сосудистые растения оказывает низкая температура в горизонте расположения основной массы корней, что связано с теплоизоляционными свойствами верхнего слоя торфа и густым моховым покровом. Таким образом, угнетая цветковые растения, но не настолько, чтобы вытеснить их с болота, сфагновые мхи тем самым защищают себя от их пагубного влияния. Скорость роста мхов при этом не достигает того порогового значения, когда они смогут существенно помешать росту сосудистых растений.

Примером одностороннего отрицательного средообразования является влияние деревьев-доминантов (эдификаторов, см. *Фитоцено-типы*) на виды мохового и травяного яруса. Под пологом деревьев уменьшается освещенность, повышается влажность воздуха. При разложении опада деревьев происходит обеднение почв вследствие образования кислот, способствующих вымыванию питательных элементов вглубь почвенного слоя. Впрочем, «пагубность» этого влияния компенсируется пациентностью большинства видов напочвенного покрова.

Пример позитивного преобразования условий среды описан в сухих *степях* Монголии, где в результате накопления ветоши улучшается режим увлажнения и минерального питания растений и, как следствие, повышается продуктивность растительных сообществ (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*). При отчуждении ветоши продуктивность этих сообществ значительно снижается.

Как неконкурентное средообразование могут быть рассмотрены многие случаи проявления *эффекта растений-нянь*.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.**

**НЕПОЛНОЧЛЕННОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА** – отсутствие в *растительном сообществе* части видов, которые потенциально могут произрастать в этих условиях. Следствием этого является невысокое постоянство многих видов в составе синтаксонов (см. *Синтаксономия*) и открытость некоторых типов растительных сообществ (в том числе для внедрения *инвазивных видов*; см. *Инвазивность растительных сообществ*). Представления о неполночленности сообществ развивали Л.Г. Раменский, Р.Х. Уиттекер, Т.А. Работнов. См. также *Видовое богатство растительного сообщества*.

Лит.: Раменский, 1971; Уиттекер, 1980; Работнов, 1998; Онипченко, 2013.

**ОБИЛИЕ ВИДА** – количественная оценка представленности вида (*популяции растений*) в *растительном сообществе*. Измеряется глазомерно (например, по шкале Браун-Бланке) или с использованием количественных показателей численности или фитомассы (см. *Функциональные параметры растительности сообщества*). На основе обилия видов различаются *фитоценоотипы*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ** (синоним **онтогенетический спектр популяции**) – соотношение в *популяции растений* числа особей разных возрастных состояний. Этот вариант структуры популяции используется в тех случаях, когда календарный возраст растения определить сложно, например, у трав. Принципы и методы изучения онтогенетической структуры популяций разработаны Т.А. Работновым и А.А. Урановым, а также их последователями и учениками (О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова и др.). Периодизация онтогенеза растения приведена в табл. 13

Дробность шкалы онтогенетических состояний, как и выбор критериев их установления, зависят от объекта и целей исследования. Как подчеркивает Ю.А. Злобин [2009], в ряде случаев шкала может быть редуцирована без ущерба для качества получаемой информации. Иматурное состояние кратковременное, а у многих видов растений вообще не выражено, поэтому иматурные и виргинильные особи часто рассматриваются как одна группа вегетирующих растений. Подразделение генеративных особей на  $g_1$ ,  $g_2$  и  $g_3$  состояния имеет смысл только

**Периодизация онтогенеза цветковых растений**

Онтогенетический период	Онтогенетические состояния растений	Условное обозначение
Латентный	Семена	sm
Предгенеративный	Проростки	p
	Ювенильные	j
	Имматурные	im
	Виргинильные	v
Генеративный	Молодые генеративные	$g_1$
	Средние генеративные	$g_2$
	Старые генеративные	$g_3$
Постгенеративный	Субсенильные	ss
	Сенильные	s
	Полностью отмершие	sc

тогда, когда генеративное размножение одной и той же особи может осуществляться на протяжении нескольких лет. Если генеративная функция осуществляется особью только один раз в жизни, то регистрируется только возрастное состояние  $g$ . У однолетних растений наиболее целесообразно оценивать онтогенетическое состояние  $g_1$  как бутонизацию,  $g_2$  – как полное цветение и  $g_3$  – как плодообразование. Нечетко различаются у отдельных видов субсенильное и сенильное состояния.

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

На основе соотношения особей растений разных онтогенетических состояний Т.А. Работнов предложил подразделять популяции на три категории (табл. 14):

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

Позже к этим трем категориям была добавлена категория ложноинвазионных популяций, представленных в растительном сообществе только почвенным банком семян.

**Классификация популяций по характеру онтогенетического спектра**

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

Эффективность метода онтогенетических спектров при изучении популяций разных видов растений различается. Во многих случаях онтогенетические состояния выражены нечетко: угнетенное растение может выглядеть старым даже при небольшом календарном возрасте. Метод отличается излишней дробностью оценки онтогенетических состояний особей. Наконец, оценить устойчивость или неустойчивость популяций можно при учете значительно меньшего количества онтогенетических состояний, что практикуется у зарубежных коллег, которые различают не более 3–4 состояний.

Лит.: Жукова, 1987; Злобин, 2009; Марков, 2012; Онипченко, 2013.

**ОРДИНАЦИЯ** – упорядочение видов растений и *растительных сообществ* вдоль *комплексных градиентов* экологических факторов или сукцессионных трендов (см. *Экологические сукцессии*). Ординация, в отличие от *классификации растительных сообществ*, более полно соответствует континуальной природе растительности (см. *Концепция континуума*). Первоначально ординация рассматривалась как антиномия процессу классификации растительности, однако в настоящее время эти два подхода к анализу растительности являются взаимодополняющими. Результаты ординации облегчают процесс установления *диагностических видов*. Кроме того, часто проводят ординацию не сообществ, а синтаксонов (см. *Синтаксономия*).

Используются два основных ординационных подхода:

**прямая ординация** – виды, растительные сообщества или синтаксоны упорядочиваются вдоль осей конкретных экологических факторов, данные о которых получают прямым измерением (засоление, высота над уровнем моря и др.) или с помощью *экологических шкал*. Наиболее распространенный вариант прямой ординации – *градиентный анализ растительности*. Возможен анализ измене-

ния растительности вдоль пространственных градиентов – высотных и широтных (см. *Топоклин*);

**непрямая ординация** – данные об отношении объектов ординации к условиям среды получаются путем анализа матриц сходства. Для видов оценивается сходство их распределений по разным растительным сообществам, для сообществ и синтаксонов оценивается сходство видового состава. В итоге непрямой ординации выявляются главные оси варьирования растительности (*комплексные градиенты*), оценивается их вклад в это варьирование и определяются положения объектов ординации в полях координат. Использование методов непрямой многомерной (по нескольким факторам среды) ординации облегчается наличием доступных вычислительных программ (PCA, DCA, DCCA и др.).

Замена дорогостоящих прямых измерений факторов среды, формирующих комплексные градиенты, анализом их отражения в признаках растительности облегчает исследования. Тем не менее во многих случаях возникают сложности при идентификации выявленных осей максимального варьирования и комплексных градиентов, определяющих характер растительности. Чаще всего для идентификации осей используют данные об экологии объектов ординации, занимающих крайние положения на концах осей. Как правило, экология этих объектов бывает достаточно очевидной. В редких случаях для идентификации осей используют прямые учеты факторов среды и рассчитывают корреляцию между положением видов на осях ординации и значениями факторов среды (Н.Б. Ермаков).

Пример ординации синтаксонов рангов ассоциации, союза и подсоюза лесов класса *Quercus-Fagetea* с использованием метода DCA приведен на рис. 24. На этом рисунке показано распределение синтаксонов в пространстве двух первых осей ординации, которые взяли на себя соответственно 0,35 и 0,22 долей вариации. Оси, выделенные при ординации, были интерпретированы путем анализа флористического состава крайних синтаксонов, отражающих характер экотопов.

Первая ось интерпретируется как комплексный градиент, объединяющий факторы увлажнения и общего богатства почв. Вдоль оси происходит последовательное замещение гигромезофитных сообществ на богатых аллювиальных почвах (союз *Alnion incanae*) сообществами термофитных дубрав (союз *Lathyro-Quercion*) на сухих слаборазвитых горно-лесных почвах. Среднее положение занимают

типичные широколиственные (подсоюз *Aconito-Tilienion*), широколиственно-светлохвойные (подсоюз *Tilio-Pinenion*) и темнохвойно-широколиственные (союз *Aconito-Piceion*) леса.

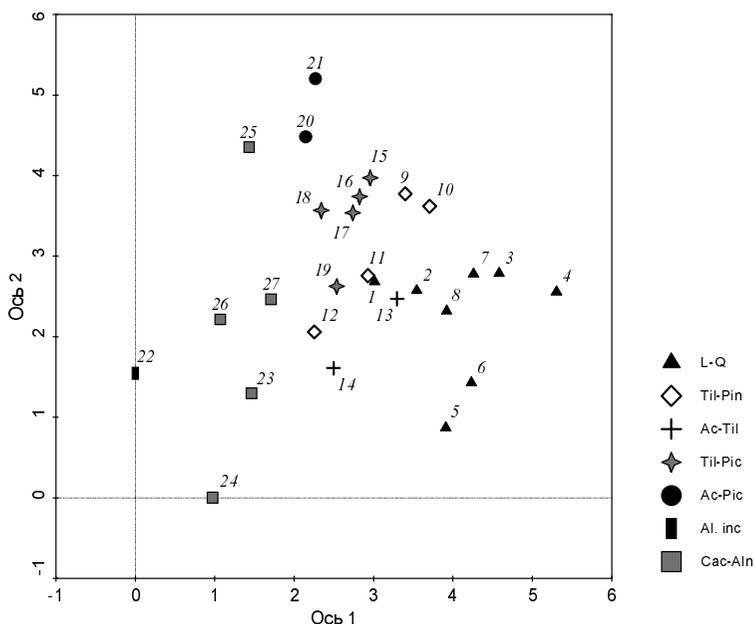


Рис. 24. DCA ординация синтаксонов, входящих в состав класса *Quercus-Fagetea* в Южно-Уральском регионе [по: Мартыненко, 2009].

Союзы и подсоюзы: L-Q – *Lathyro-Quercion*, Til-Pin – *Tilio-Pinenion*, Ac-Til – *Aconito-Tilienion*, Til-Pic – *Tilio-Piceenion*, Ac-Pic – *Aconito-Piceenion*, Al. inc – *Alnenion incanae*, Cac-Aln – *Cacalio-Alnenion*. Ассоциации: 1 – *Aconogono-Quercetum*, 2 – *Calamagrostio-Quercetum*, 3 – *Bistorto-Quercetum*, 4 – *Filipendulo-Quercetum*, 5 – *Omphaloido-Quercetum*, 6 – *Carici-Quercetum*, 7 – *Lasero-Quercetum*, 8 – *Brachypodio-Quercetum*, 9 – *Tilio-Pinetum*, 10 – *Euonymo-Pinetum*, 11 – *Galio-Pinetum*, 12 – *Carici arnellii-Pinetum*, 13 – *Brachypodio-Tilietum*, 14 – *Stachyo-Tilietum*, 15 – *Violo-Piceetum*, 16 – *Carici rhizinae-Piceetum*, 17 – *Frangulo-Piceetum*, 18 – *Chrysosplenio-Piceetum*, 19 – *Brachypodio-Abietetum*, 20 – *Lathyro-Laricetum*, 21 – *Cerastio-Piceetum*, 22 – *Alnetum incanae*, 23 – *Aconito-Alnetum*, 24 – *Ficario-Alnetum*, 25 – *Calamagrostio-Alnetum*, 26 – *Ribeso-Alnetum*, 27 – *Crepido-Alnetum*

Вторая ось интерпретируется как комплексный градиент теплообеспеченности, связанный с высотой над уровнем моря и экспозицией склонов. В самой верхней части оси располагаются синтаксоны

подсоюза *Aconito-Piceenion*, сообщества которых находятся в самых суровых климатических условиях (в верхних частях склонов хребтов) и граничат с сообществами субальпийских лугов класса *Mulgedio-Aconitetea*. В нижней части оси располагаются ассоциации союза *Alnion incanae*, сообщества которых формируются в долинах рек, где климат теплый и его колебания сглажены. Ассоциации союза *Aconito-Tilion* занимают среднее положение.

Лит.: Ермаков, 2011; Мартыненко, 2013.

**ОСТРОВНОЙ ЭФФЕКТ** – влияние изоляции на состав *растительного сообщества* вследствие ограничения обмена диаспорами с другими сообществами. Феномен снижения *видового богатства растительных сообществ* хорошо изучен в небольших изолированных сообществах, например на вершинах гор (В.В. Акатов). «Островами» являются степи на территории Башкирского государственного природного заповедника, изученные Т.В. Жирновой. Их видовое богатство на 15–20 видов меньше, чем у «неостровных» степных растительных сообществ Зауралья Башкортостана.

Лит.: MacArthur, Wilson, 1967; Акатов, 1999.

**ПАРАДИГМЫ НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ (НОР)**. Парадигма – это система представлений на основе одной ключевой идеи (Т. Кун). В ходе развития научного знания парадигмы сменяют друг друга, но процесс этот постепенный, и потому разные парадигмы могут длительное время сосуществовать. Кроме того, как правило, входящая парадигма включает в себя наиболее ценные положения уходящей парадигмы. В НОР в настоящее время сосуществуют две парадигмы: дискретности (органицизма, холизма) и непрерывности (см. *Концепция континуума*).

Парадигма дискретности отражает инерцию изучения разнообразия растений на уровне организма. Исследователи находились под влиянием «запечатления» (в понимании С.В. Мейена) закономерностей, выявленных при изучении организмов, и подсознательно стремились увидеть на фитоценотическом уровне организации растительности «индивидуумы» (*растительные сообщества*), подобные растениям, и типологические единицы (*синтаксоны*), подобные видам растений. Аналогии между растительными сообществами и особями растений, видами растений и типами сообществ в начале нашего

столетия были господствующим взглядом на природу растительности. Эти аналогии лежали в основе определения *растительной ассоциации*, данного К. Флао и К. Шретером (Ch. Flahault, C. Schrlter) в 1910 г.

Парадигма непрерывности сформировалась на основе концепции континуума, которая была сформулирована в начале XX в., но развитие получила во второй половине XX в. Это стало причиной пересмотра многих базовых представлений НОР (табл. 15).

Таблица 15

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

Элемент	Парадигма	
	дискретности	континуума
1	2	3
Понимание растительного сообщества	Реальные, исторически обусловленные, целостные совокупности видов, связанные, в первую очередь, взаимоотношениями растений и формирующиеся под контролем эдификаторов	Условно однородные части континуума, совокупности видов растений, объединенных условиями среды. Роль взаимоотношений растений в разных типах растительности различна
Категории для оценки разнокачественности видов внутри растительных сообществ	Фитоценоотипы – типы видов по характеру отношений друг с другом	Типы поведения (стратегий) растений – типы видов по реакции на биотические и абиотические условия
Представления о морфологической структуре растительных сообществ	Мероценозы, т. е. структурные части растительных сообществ (ярусы, микрогруппировки), различаются четко	Различия структурных частей растительных сообществ могут быть четкими, но чаще они нечеткие
Представления об изменениях растительных сообществ в ходе экологических сукцессий	Растительные сообщества изменяются как целостные единства с повышением уровня коадаптации видов. Процессы жестко детерминированы и завершаются ограниченным числом устойчивых растительных сообществ-климаксов	В ходе изменений растительных сообществ состав видов изменяется более или менее независимо, процессы протекают стохастически и завершаются климакс-континуумом

1	2	3
Отношение к проблеме классификации растительных сообществ	Возможно построение естественной иерархической системы на основе сходства состава эдификаторов как видов, определяющих внутренние сущности растительных сообществ	Естественная иерархическая классификация невозможна в силу многомерности континуума растительности. Любая классификация – приближение к естественной. Предпочтительнее классификации, построенные с использованием флористических критериев, отражающих экологическое сходство растительных сообществ

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ПАСТБИЩНАЯ ДИГРЕССИЯ** – аллогенная сукцессия под влиянием интенсивного *выпаса* (*перевыпаса*), измеряемого пастбищной нагрузкой (количеством скота, выпасающегося на единице площади). Закономерности этого процесса соответствуют «гипотезе умеренных нарушений»: при слабом влиянии фактора *видовое богатство растительных сообществ* увеличивается, при сильном – снижается. Установлены четыре основных стадии сукцессии: первичных (естественных) доминантов, вторичных (пастбищных) доминантов, типичных видов пастбищ (пациентов, см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*), однолетников (на сбитых пастбищах).

Устойчивость *растительного сообщества* к выпасу зависит от условий увлажнения, видового состава и биологической продуктивности (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*). Влияние выпаса усиливается при повышении увлажнения, господстве в травостое разнотравья и корневищных злаков и снижении продуктивности. Низкой устойчивостью к выпасу отличаются влажные луга.

В степной растительности наиболее устойчивы к выпасу типичные разнотравно-дерновиннозлаковые сообщества с доминированием ковыля Залесского (*Stipa zalesskii*, табл. 16), в которых сочетаются развитость дерна злаков и достаточно высокая биологическая

**Изменение видового состава растительных сообществ  
разнотравно-дерновиннозлаковых степей Зауралья Башкортостана  
в ходе пастбищной дигрессии (по С.М. Ямалову, список видов сокращен)**

Вид	Фито-социо-логический статус	Проективное покрытие, %				
		85	71	53	54	26
		Видовое богатство растительных сообществ				
		60	45	29	22	7
<b>Устойчивые виды</b>						
<i>Festuca pseudovina</i>	F-B	V	V	V <sup>1-4</sup>	V	V
<i>Artemisia austriaca</i>	F-B	IV	III	IV	V <sup>1-4</sup>	III
<b>Дискрайзеры</b>						
<i>Stipa capillata</i>	F-B	V	V <sup>2-4</sup>	IV	III	I
<i>Festuca valesiaca</i>	F-B	III	IV	V <sup>1-4</sup>	II	I
<i>Poa transbaicalica</i>	F-B	V	IV	IV	II	I
<i>Carex supina</i>	F-B	V	V	IV	II	I
<i>Thymus bashkiriensis</i>	F-B	III	IV	IV	I	I
<i>Potentilla humifusa</i>	F-B	V	III	III	II	-
<i>Amoria montana</i>	F-B	V	IV	III	II	-
<i>Veronica spicata</i>	F-B	IV	III	III	III	-
<i>Medicago romanica</i>	F-B	IV	III	II	II	-
<i>Thymus marschallianus</i>	F-B	IV	III	II	I	-
<i>Salvia stepposa</i>	F-B	IV	III	II	+	-
<i>Fragaria viridis</i>	F-B	V	IV	II	+	-
<i>Stipa zalesskii</i>	F-B	V <sup>1-4</sup>	III	I	-	-
<i>Trommsdorffia maculata</i>	F-B	IV	II	I	-	-
<i>Galium tinctorium</i>	F-B	IV	II	-	-	-
<i>Helictotrichon desertorum</i>	F-B	III	-	-	-	-
<b>Инкрайзеры</b>						
<i>Taraxacum officinale</i>	P-P	I	II	II	III	IV
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	P-A	-	-	I	+	V <sup>1-4</sup>
<i>Lepidium ruderale</i>	P-P	+	-	II	III	IV
<i>Polygonum aviculare</i>	P-P	-	-	II	III	III
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	P-P	-	-	I	III	III

*Примечание.* F-B – *Festuco-Brometea*, P-P – *Polygono arenastri-Poetea annuae*, P-A – *Polygono-Artemisietea austriacae* (см. *Синтаксономия растительности Башкортостана*).

продуктивность. В луговых степях устойчивость к выпасу снижается вследствие ослабленности дерна злаков и преобладания разнотравья, в южных степях с ковылем Лессинга (*Stipa lessingiana*) – в силу

низкой биологической продуктивности и слабой отавности (способности растений к отрастанию после отчуждения фитомассы).

В ходе сукцессии происходит снижение видового богатства и проективного покрытия растительного сообщества. При сравнительно небольшом числе устойчивых видов преобладают дискрайзеры – виды, снижающие постоянство. Число инкрайзеров (видов-пастбищников), увеличивающих постоянство, невелико. В *фитосоциологическом спектре* происходит смена степных видов класса *Festuco-Brometea* рудеральными видами классов *Polygono-Artemisietea* и *Polygono arenastri-Poetea annuae*. Меняется состав доминантов – от *Stipa zalesskii* к *Stipa capillata*, а далее – к типчаку (*Festuca pseudovina*, *F. valesiaca*) и полынку (*Artemisia austriaca*). Сукцессия завершается формированием сообществ с доминированием одуванчика *Ceratocarpus arenarius*.

Лит.: Peper et al., 2011; Миркин, Наумова, 2012; Миркин и др., 2012.

**ПАТОГЕНЫ** – организмы, вызывающие болезни растений. Патогенами могут быть грибы, бактерии, вирусы. Особенно велико количество патогенных грибов (более 20 тыс. видов). В естественных условиях патогены являются фактором поддержания *видового богатства растительных сообществ*, так как сдерживают рост популяций доминантов (см. *Фитоценоотипы*). Так, в тропических лесах доминированию видов деревьев препятствуют специфические виды патогенных грибов, что является одной из причин высокого видового разнообразия деревьев в этих сообществах.

Для поддержания равновесия в паре «хозяин – паразит», в отличие от отношений «растение – *фитофаг*», не требуется третье звено в пищевой цепи, равновесие поддерживается за счет иммунитета хозяина. В то же время при заносе патогенов в районы, где у потенциальных хозяев к ним нет иммунитета, происходят драматические события. В начале XX в. в США из Китая вместе с интродуцированным каштаном китайским (*Castanea chinensis*) был завезен паразитический гриб *Endonthia parasitica*. Гриб в течение 50 лет практически уничтожил каштан зубчатый (*Castanea dentata*), который был широко распространенным доминантом широколиственных лесов США. Гибель каштана ускорялась тем, что ослабленные паразитом растения проигрывали в конкуренции с другими доминантами лесов, не подвергающимися влиянию патогена – дубами, кариями и др. В

результате этой самой крупной ботанической катастрофы двадцатого столетия погибло 3,5 млрд деревьев.

Лит.: Миркин, Наумова, 2005, 2011, 2012; Bishop et al., 2010; Онипченко, 2013.

### **ПЕРВИЧНАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКЦИЯ (ПБП) –**

главный *функциональный параметр растительного сообщества*. Это скорость накопления фитомассы в *растительном сообществе*, отражающая способность растений в процессе своей жизнедеятельности производить органическое вещество. ПБП измеряется количеством органического вещества, создаваемого за единицу времени на единицу площади (т/га/год, кг/м<sup>2</sup>/год, г/м<sup>2</sup>/день и т.д.).

В составе ПБП различаются валовая (ВПБП) – общая продукция фотосинтеза и чистая (ЧПБП) – «прибыль», которая остается в растениях после затрат на дыхание и выделение органического вещества из корней в почву (эти вещества используются симбиотрофами – *микорризовыми грибами* и *микроорганизмами-азотфиксаторами*).

Соотношение величин ВПБП и ЧПБП зависит от условий среды и типа растительного сообщества (в среднем оно составляет 2:1 – чистая продукция составляет 50% от валовой).

Р. Уиттекер [1980] по величине ЧПБП (в сухом веществе) разделил растительные сообщества на четыре класса:

1) очень высокая (свыше 2 кг/м<sup>2</sup>/год). Характерна для влажных тропических лесов и плавней – высоких и густых зарослей тростника в дельтах Волги, Дона и Урала;

2) высокая (1–2 кг/м<sup>2</sup>/год). Это липово-дубовые леса, прибрежные заросли рогоза или тростника на озере, посевы кукурузы и многолетних трав (если производится орошение и внесение минеральных удобрений);

3) умеренная (0,25–1 кг/м<sup>2</sup>/год). Преобладающая часть сельскохозяйственных посевов, сосновые и березовые леса, сенокосные луга и степи, *прибрежно-водная растительность озер*, «морские луга» из водорослей;

4) низкая (менее 0,25 кг/м<sup>2</sup>/год). Это пустыни жаркого климата, арктические пустыни островов Северного Ледовитого океана, тундры, полупустыни Прикаспия, вытопанные скотом степные пастбища с низким и редким травостоем, каменистые степи.

Лит.: Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 2005, 2011.

**ПЕРВИЧНЫЕ АВТОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ** – процесс зарастания экотопов, на которых отсутствовала растительность. В широком экологическом контексте первичные автогенные сукцессии отражают один из законов В.И. Вернадского – о растекании «живого вещества»: любые новые субстраты, пригодные для жизни растений, будут ими заселены. Основными типами первичных автогенных сукцессий являются: *сукцессии зарастания скал; сукцессии зарастания водоемов и развития болот; сукцессии на застывших лавовых потоках; сукцессии на обнажающемся дне Аральского моря; сукцессии на субстратах, образующихся при таянии ледников; сукцессии на дюнах; сукцессии на обнаженных техногенных субстратах.*

**Лит.: Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012.**

**ПЕРЕВЫПАС** – влияние на травяные, реже древесно-кустарниковые сообщества высоких пастбищных нагрузок, как правило, сельскохозяйственных животных. Это один из самых опасных факторов нарушения биосферы, вызывающий не только снижение *видового богатства растительных сообществ* и их продуктивности (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*), но и ряд изменений экосистемного характера – эрозию почв, пыльные бури (см. *Выпас, Пастбищная дигрессия*).

**Лит.: Браун, 2010.**

**ПЛАСТИЧНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ** – снижение уровня конкуренции при сохранении *плотности популяции* за счет уменьшения размера особей (миниатюризации). Наблюдается у однолетников-рудералов. Например, растения *Chenopodium album* при низкой *плотности популяции* могут быть «великанами» высотой до 1,5 м, но при высокой плотности популяции – «лилипутами», высота которых составляет несколько сантиметров (рис. 25).

**Лит.: Злобин, 2009; Злобин и др., 2011; Марков, 2012.**

**ПЛАСТИЧНОСТЬ СТРАТЕГИЙ РАСТЕНИЙ** – способность видов растений в разных условиях использовать разные составляющие *синдрома адаптивных признаков*. Например, дуб черешчатый (*Quercus robur*) в местообитаниях с оптимальными условиями – ти-

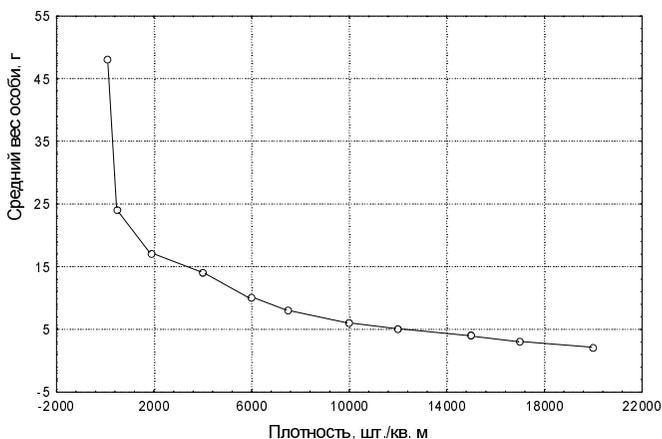


Рис. 25. Миниатюризация особей *Chenopodium album* при возрастании плотности популяции [по: Злобин, 2009]

пичный виолент, а у южной границы ареала он представлен кустарниковой формой и является пациентом (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*). Пациентом на засоленных почвах является тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), который в сообществах плавней имеет стратегию настоящего виолента. Изучена связь высоты тростника с уровнем засоления воды: высота менялась от 3 м до 0,5 м (местные рыбаки по высоте тростника оценивают пригодность водоема для жизни рыбы). В благоприятных условиях деревья сосны (*Pinus sylvestris*) имеют высоту до 30 м (так называемый «корабельный лес»). Однако на сфагновых кочках растут сосенки *Pinus sylvestris forma pumilis* Abolin, которые в возрасте 90–100 лет имеют высоту меньше метра, у них короткая хвоя, но возможно образование шишки, часто одной за долгую жизнь.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ** – количество особей на единице площади. В *растительных сообществах* она чаще всего определяется с использованием метода пробных площадок. Для популяций деревьев размер отдельной пробной площадки должен составлять не менее 400 м<sup>2</sup>, для кустарников – 100 м<sup>2</sup>, для травянистых растений в зависимости от размера особей – от 10 до 0,1 м<sup>2</sup>.

Плотность популяции регулируется двумя процессами: размножением и отмиранием особей. Различаются семенное и вегетативное размножение. В результате семенного размножения развиваются новые особи, называемые генетами, в результате вегетативного размножения образуются особи-раметы (см. *Клон*). В популяциях разных видов эти варианты увеличения количества особей представлены по-разному (см. *Репродуктивные стратегии популяций*). У некоторых видов корневищных *сегетальных сорных растений* (роды осот – *Sonchus*, бодяк – *Cirsium*) большую роль играют оба варианта размножения. У других видов семенное и вегетативное размножение находятся в отношениях трейд-оффа (непреодолимой отрицательной зависимости). Например, отношения трейд-оффа между вегетативным и семенным размножением выявлены у одного из доминантов австралийских ветландов *Melaleuca ericifolia* и у востреча китайского (*Leymus chinensis*) в сухих степях Внутренней Монголии.

Плотность популяции возрастает в соответствии с законом экспоненциального роста, действие которого компенсируется специальными механизмами – *самоизреживанием популяции* и *пластичностью популяции*, которые связаны переходами. У многолетних трав, а также у большинства культурных растений плотность популяций регулируется как путем самоизреживания, так и за счет пластичности.

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

В экстремальных условиях плотность популяций регулируется непосредственно условиями *экотона*. К примеру, плотность популяций галофитов, таких, как солянка (*Salsola*) или солерос (*Salicornia*), зависит от уровня засоления почвы: при высоком засолении она достигает максимума, но при очень высоком – снижается. Подобным образом регулируется плотность популяций папоротников-сциофитов в темных расщелинах скал – при очень сильном затенении она снижается.

**Лит.: Злобин, 2009; Злобин и др., 2011.**

**ПОЖАРЫ.** Для многих *растительных сообществ* пожары являются нормальным *экологическим фактором*, поддерживающим *видовое богатство растительных сообществ*. Пожары являются «универсальными фитофагами», выжигающими и жестколистными растения, которые не поедаются животными. Особенно высоким потенциалом восстановления после пожаров отличается средиземноморская растительность: растения переживают пожар в стадии корней или семян, которые затаскивают в почву муравьи и другие насекомые. В.Г. Мордкович подчеркивает, что пожары в этих условиях являются обязательным фактором, усиливающим круговорот веществ: *фитофаги* и детритофаги (см. *Сапротрофы*) «не справляются» с образующейся фитомассой, и она накапливается в ветоши (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*).

Высокой адаптированностью к пожарам отличаются многие сообщества австралийской растительности. В частности, показано, что периодическое нагревание почвы и слой золы являются важными факторами, обеспечивающими возобновительный процесс у эвкалиптов. К более редким пожарам адаптированы бореальные и субальпийские леса, саванны, высокотравные прерии Северной Америки и др. Периодические пожары полезны для степных сообществ Евразии.

Лит.: Работнов, 1998; Arnan et al., 2007 ; Meren, Vandvik, 2009; Raffaele et al., 2011; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**ПОЙМЕННЫЕ ЛЕСА (Башкортостана, класс *Salicetea purpurea*).** Формируются на заливаемой в период паводка части речных долин вдоль речного русла, где ежегодно отлагается много ила. Доминантами являются тополь черный (*Populus nigra*), тополь белый (*P. alba*) и виды ивы. Ива белая (*Salix alba*) – дерево, все остальные виды – ива трехтычинковая (*S. triandra*), ива пятитычинковая (*S. pentandra*), ива остролистная (*S. acutifolia*), ива шерстистопобеговая (*S. dasyclados*) и др. – кустарники. В этих лесах много черемухи (*Padus avium*), обилен полукустарник ежевика (*Rubus caesius*), а на более высоких участках при нарушении древесного яруса человеком – боярышник кроваво-красный (*Crataegus sanguinea*), калина (*Viburnum opulus*) и шиповник майский (*Rosa majalis*).

Лит.: Наумова и др., 2011.

**ПОЛИКУЛЬТУРА** – совместное выращивание в составе одного *агрофитоценоза* (или лесной культуры) нескольких видов или сортов однолетних культурных растений, многолетних трав (см. *Сукцессии в травосмесях*) или деревьев. В основе создания поликультур лежит принцип дифференциации *экологических ниш*, что позволяет более полно использовать ресурсы почвы и климата и повышать биологическую продуктивность растительных сообществ (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*).

Дифференциация ниш в сообществах многолетних кормовых культур усложненного состава обеспечивает более полное использование растениями пространства и солнечного света или почвенных ресурсов. Это достигается за счет разной глубины корневых систем (например, корни люцерны проникают на глубину 5–7 м, а у злаков они расположены в слое до 30 см от поверхности) и разной требовательности к обеспечению элементами минерального питания (злакам, в первую очередь, нужен азот, а бобовым – фосфор и калий), за счет создания «экологической очереди» фенологического развития растений. В пастбищные травосмеси включают виды, которые имеют разную скорость развития в течение вегетационного сезона и тем самым обеспечивают постоянную «зеленую волну» *первичной биологической продукции*.

В севооборотах подсевные сидеральные культуры медленно развиваются под пологом основного возделываемого растения, но после его уборки быстро «наверстывают упущенное» и накапливают растительную массу. В Германии используются сидеральные смеси из 5–10 видов растений, которые успевают накопить достаточную для заправки массу «зеленого удобрения» до или после основной возделываемой культуры. Таким образом, подобные промежуточные посевы за счет дифференциации экологических ниш по оси времени (сезонного развития) удлиняют период активного фотосинтеза и соответственно увеличивают биологическую продуктивность агрофитоценоза.

В лесоводстве используются многоярусные поликультуры – посадки из двух-трех видов древесных растений. Они не только полнее используют ресурсы света и почвы, но и более устойчивы к вредителям и болезням. В частности, было показано, что в смешанных посадках древесных культур характер распределения корней отличается от того, который был отмечен в чистом посеве. Наблюдалось как

бы отталкивание корневых систем, и у одной культуры она смещалась ближе к поверхности почвы, у другой – вглубь почвенного профиля. Поликультуры быстрее накапливают древесную массу и лучше исполняют роль по оздоровлению атмосферы (выделяют кислород, усваивают углекислый газ, поглощают пыль и токсичные примеси из воздуха).

В 1960-е гг. Н.Т. Нечаева и ее последователи использовали принцип дифференциации ниш при создании в пустыне искусственных сообществ из видов местной флоры. Естественные пустынные сообщества состоят из 5–7 видов обычно одной жизненной формы – деревьев, кустарников или трав. В искусственных сообществах вместе выращивались виды разных жизненных форм, дифференцированные по экологическим нишам. В таких искусственных сообществах без удобрения и полива удавалось получать урожай зеленой массы в 4–5 раз больше, чем в природных сообществах.

**Лит.: Прохоров и др., 2005.**

**ПОЛИМОДЕЛЬНАЯ КОНЦЕПЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА.** Представления о разнообразии факторов организации *растительных сообществ* первым сформулировал Н.Я. Кац во время дискуссии «Что такое фитоценоз» в 1934 г. В этой дискуссии он выступал оппонентом В.Н. Сукачева, утверждавшего, что главным фактором организации любого растительного сообщества являются *взаимоотношения видов* (см. «Еловая догма» в *фитоценологии*) Полимодельная концепция, сформулированная Б.М. Миркиным [Mirkin, 1994], развивает представления Н.Я. Каца. Растительное сообщество понимается как широкое родовое понятие с подразделением его на определенное число «типов», организованных влиянием разных факторов. В табл. 17 охарактеризованы шесть феноменологических моделей организации растительных сообществ.

Абиотическая S-модель представляет растительные сообщества пациентов (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*) экстремальных условий. В таких сообществах практически нет *конкуренции*, и каждый из входящих в их состав видов подчиняется лишь собственным генетически предопределенным популяционным закономерностям.

Биотическая S-модель соответствует сообществам верховых болот, где крайняя олиготрофность и низкие значения реакции среды

### Модели организации растительных сообществ

Модель	Вклад факторов организации				Примеры
	эко-топ	взаимоотношения растений	влияние гетеротрофов	влияние нарушений	
Абиотическая S-модель	+++	+	+	+	Аридные и арктические пустыни, водные растительные сообщества
Биотическая S-модель	++	+++	+	+	Верховые сфагновые болота
C-S-модель	+++	+++	+	+	Леса умеренных широт (неморальные, бореальные, гемибореальные и др.)
G-B-модель	+++	++	+++	++	Степи, прерии, саванны
C-R-S-модель	+++	++	+	++	Послесельные луга
R-модель	++	+	+	+++	Рудеральные и сегетальные растительные сообщества

*Примечание.* Количеством плюсов отражается величина вклада факторов организации.

(«почвенного раствора») связаны с деятельностью главного *эдификатора*-ценообразователя – сфагновых мхов.

C-S-модель – это лесные сообщества, в которых сочетаются виоленты – деревья (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*) и пациенты – травы, мхи или лишайники. Эту модель отразил В.Н. Сукачев своим определением фитоценоза.

G-B-модель – это сообщества степей и саванн, где особенно важную роль играют крупные животные-фитофаги (она названа по первым буквам слов «grazer» и «browser», соответственно, травоядных и веткоядных животных). При уменьшении влияния фитофагов эти сообщества деградируют: саванна замещается ксерофильным редколесьем, а степи – сообществами степных кустарников.

C-R-S-модель – это сообщества вторичных *злаковников*, для которых умеренное *нарушение* (выпас, сенокошение) является обязательным фактором поддержания стабильности. Пример – послелесные луга Евразии, которые при отсутствии нарушений зарастают лесом и переходят в C-S-модель.

R-модель – сообщества, обязательным условием существования которых являются нарушения. Кроме *сегетальных растительных сообществ* и *рудеральных растительных сообществ* первых стадий *вторичных автогенных сукцессий*, к сообществам с этим типом организации относятся начальные стадии *первичных автогенных сукцессий* в неблагоприятных условиях среды.

Эти типичные модели организации сообществ связаны переходами. Так, тундры, в формирование структуры которых значительный вклад вносят экзогенные процессы, связанные с преобразованиями субстрата под влиянием мерзлотных явлений, могут быть рассмотрены как переход между абиотической S-моделью, C-R-S-моделью и R-моделью; лесотундра – как переход между абиотической S-моделью и C-S-моделью; сообщества однолетних злаков на пастбищах аридной зоны – как переход между абиотической S-моделью, G-B-моделью и R-моделью; пастбищные сообщества, производные от вторичных лугов, – как переход между C-R-S-моделью, G-B-моделью и S-моделью; и т.д.

Лит.: Mirkin, 1994; Миркин, Наумова, 2012.

**ПОЛИМОДЕЛЬНАЯ КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СУКЦЕССИЙ.** В соответствии с концепцией моноклимакса Ф. Клементса в ходе автогенной сукцессии (см. *Концепция климакса в растительности*) происходит улучшение условий среды за счет биотической трансформации местообитания (см. *Неконкурентное средообразование*) и повышение *первичной биологической продукции* растительного сообщества. Таким образом, при формировании моноклимакса происходит конвергенция сукцессионных серий, пртекающих в разных местообитаниях. Однако в дальнейшем на смену такому «уни-модельному» пониманию сукцессии пришла полимодельная концепция сукцессии Дж. Кэннела и Р. Слейтера. В итоге в лексикон *науки о растительности* прочно вошли три модели автогенной сукцессии.

**Модель благоприятствования** (facilitation). Соответствует модели сукцессии по Ф. Клементсу, когда в ходе сукцессии смена

видов сопровождается постепенным улучшением условий среды (например, в ходе *сукцессии зарастания скал* сменяются лишайники, мхи, травы, кустарники, деревья).

**Модель толерантности.** В ходе сукцессии происходит ухудшение условий среды, что сопровождается поселением все более и более толерантных видов, и потому остановки сукцессии не происходит. Наиболее полно эта модель проявляется при развитии болота по ряду: низинное – переходное – верховое (смена растительности происходит под влиянием уменьшения содержания в торфе элементов минерального питания; см. *Сукцессии зарастания водоемов и формирования болот*). Этой модели соответствуют *восстановительные сукцессии в лесах*. Так, поселение ели возможно только под полог растений-нянь, создающих затенение (см. *Эффект растений-нянь*). В ходе этой сукцессии, кроме того, снижается богатство почвы. Та же закономерность наблюдается при зацементировании пашни на месте степей и лугов, когда в ходе *сукцессии на залежах* повышается уровень замкнутости растительных сообществ и обостряется конкуренция за ресурсы.

**Модель ингибирования.** В отличие от модели толерантности, ухудшение условий среды происходит «скачком» при поселении вида, ингибирующего ход сукцессии. Как правило, главными ингибиторами оказываются мхи, которые могут остановить сукцессию на пустошах и в пустыне. На послелесных пожарищах может формироваться густой покров *Polytrichum commune*, который препятствует приживанию цветковых растений. В пустыне мхи и водоросли образуют плотную корку (карахарсанг), которая также «запирает» поверхность песка от поселения цветковых растений. На пустошах олени копытами нарушают сплошной ковер мхов и дают возможность поселиться травам и вереску. В пустыне аналогичную роль играют верблюды, что позволяет прижиться саксаулу и другим пустынным цветковым растениям. В последние годы появились работы о таких «задержанных» (arrested) сукцессиях. Так, на месте заброшенных населенных пунктов в горнолесной зоне Южного Урала описана «задержанная» сукцессия вследствие массового развития *Urtica dioica* и некоторых других рудеральных видов, которые препятствуют возобновлению леса. Сообщества лугов с преобладанием разнотравья ингибируют *восстановительные сукцессии в лесах* после вырубок.

Следует отметить, что в ходе сукцессии часто происходит смена моделей – от благоприятствования к толерантности. На первых стадиях условия среды улучшаются благодаря биотической трансформации экотопа, на заключительных стадиях – ухудшаются вследствие усиления конкуренции (см. *Конкуренция видов в растительном сообществе*).

Лит.: Connell, Slatyer, 1977; Миркин, Наумова, 2012.

**ПОЛОВАЯ (ГЕНДЕРНАЯ) СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ.** У многих видов растений имеются особи разной половой принадлежности. По подсчетам Н.С. Камышева, проанализировавшего 343 семейства цветковых растений, однодомные виды составляют 58%, остальное приходится на разные варианты двудомности. Разнополость может быть выражена морфологически (на одних особях формируются только тычиночные, а на других только пестичные цветки) или физиологически (морфологически пестик и тычинки присутствуют, но в них не развиваются соответственно семязачатки, или фертильная пыльца). Обычно соотношение пестичных и тычиночных растений выражают в процентах или в долях единицы.

Наиболее часто дифференциация особей по половой структуре встречается в семействах: гвоздичные – *Caryophyllaceae*, яснотковые – *Lamiaceae*, ворсянковые – *Dipsacaceae*, колокольчиковые – *Campanulaceae*, бурачниковые – *Boraginaceae*.

Половая структура популяций лабильна и отражает эколого-фитоценотические условия, в которых они находятся. Описаны даже случаи изменения полового типа особей в зависимости от половой структуры популяции. Такое явление типично для популяций культуры тополей: из мужских растений через несколько лет у части особей наблюдается смена пола на женский. У двудомных растений разделение полов играет важную роль в поддержании генетического разнообразия и разнокачественности особей популяций.

Согласно законам генетики соотношение пестичных и тычиночных особей в популяции растений должно составлять 1 : 1. Однако в зависимости от нарушений генотипа, селективного воздействия определенных факторов только на пестичные или только на тычиночные особи это соотношение меняется и может варьировать в достаточно широких пределах. Чаще всего доля особей с пестичными и тычиночными цветками существенно отклоняется от соотношения

50% : 50% в сторону преобладания пестичных форм. Так, установлено, что у двудомных видов растений доля женских особей в популяции может колебаться от 1–10% до 50–90%, причем такие особи могут образовывать однородные скопления.

Тем не менее обычно при ухудшении условий среды доля мужских растений в популяции увеличивается. Влияние экологических условий на половую структуру популяций было установлено у двудомного растения *Valeriana simplicifolia* в Карпатах. Оптимальные условия для этого растения складываются на равнинных участках, а в горных местообитаниях доля тычиночных растений в популяции возрастает с 55 до 68%. В популяциях *Rumex acetosella* в обычные годы преобладают женские особи, а в засушливые – мужские.

Установлено, что мужские и женские особи имеют существенные экологические различия. Таким образом, разделение полов способствует дифференциации *экологических ниш* и более полному использованию генетических ресурсов.

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

**Лит.: Злобин, 2009.**

**ПОЛУСМЕН** (НС – от англ. half change) – показатель *бета-разнообразия*, мера интенсивности изменения видового состава *растительного сообщества* на градиенте *экологического фактора* или в ходе *экологической сукцессии*. Соответственно, при полной смене видового состава  $НС = 2$ .

На рис. 26 показано изменение состава растительности аласа (характерного для Центральной Якутии ландшафта) вдоль *комплексного градиента* увлажнения (от сухого, прогреваемого в верхней части склона до берега озера). Хотя на рисунке приведена лишь часть видов (их общее число примерно в 4 раза больше), он хорошо показывает, как выделяются НС. Видно, что от верхней части аласа к озеру растительные сообщества сменяются почти 4 раза. В начале градиента расположены сухие степи из ломкоколосника ситникового (*Psathyrostachys juncea*) и ковыля Крылова (*Stipa krylovii*). Далее повышается постоянство овсяницы ленской (*Festuca lenensis*) и прострела желтеющего (*Pulsatilla flavescens*) – это пояс луговых степей. Ниже этого пояса располагаются засоленные луга с бескильницей тонкоцветковой (*Puccinellia tenuiflora*) и ячменем короткоостым (*Hordeum brevisubulatum*), которые также постепенно переходят во



Рис. 26. Распределение некоторых видов аласов Центральной Якутии вдоль градиента увлажнения [по: Гоголева и др., 1987]:

1 – *Psathyrostachys juncea*, 2 – *Stipa krylovii*, 3 – *Artemisia commutata*, 4 – *Galium verum*, 5 – *Dianthus versicolor*, 6 – *Hordeum brevisubulatum*, 7 – *Puccinellia tenuiflora*, 8 – *Alopecurus arundinaceus*, 9 – *Beckmannia syzigachne*, 10 – *Phragmites australis*. Вертикальными линиями разделены НС растительности

влажные луга с лисохвостом тростниковидным (*Alopecurus arundinaceus*), бекманией восточной (*Beckmannia syzigachne*) и калужницей болотной (*Caltha palustris*). По берегу озера расположен пояс прибрежно-водных растений – рогоза широколистного (*Typha latifolia*) и тростника обыкновенного (*Phragmites australis*). Поскольку эта растительность представляет континуум, и невозможно установить, где начинается и заканчивается каждое сообщество, то на рисунке вертикальными линиями континуум разбит на отрезки, соответствующие 1 НС, с некоторой долей условности. При учете всего видового состава и количественной оценке сходства растительных сообществ границы НС можно проводить достаточно формализованно. Для приведенного континуума растительных сообществ бета-разнообразия составляет 7–8 НС.

Неудобство оценки бета-разнообразия с использованием НС заключается в том, что оно оценивается только на одном градиенте. Подход оправдан в том случае, если в растительности четко проявляется влияние одного главного комплексного градиента. В Центральной Якутии такой градиент есть – это увлажнение, с которым связано и засоление, и устойчивость к *выпасу*, и соответственно степень *пастбищной дигрессии*.

**Лит.: Наумова, Миркин, 2012.**

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ** – раздел науки о растительности, исследующий популяции растений. Это направление зародилось при изучении возрастного состава древесных растений в лесной таксации. Изучение популяций трав началось сравнительно недавно (во второй половине XX в.) благодаря Т.А. Работнову (1904–2000) и Дж. Харперу (род. 1930). Основные задачи популяционной экологии растений: оценка размера популяций (см. *Плотность популяции*) и выявление *горизонтальной структуры популяций*, изучение внутрипопуляционного разнообразия (см. *Виталитетная структура популяции*, *Возрастная структура популяции*, *Генетическая структура популяции*, *Онтогенетическая структура популяции*) и механизмов саморегуляции (см. *Самоизреживание популяции*, *Пластичность популяции*). Эта наука вносит вклад в изучение *растительных сообществ* и сохранение *биологического разнообразия*.

**Лит.: Злобин, 2009; Марков, 2012; Онипченко, 2013.**

**ПОПУЛЯЦИЯ РАСТЕНИЙ** – совокупность растений одного вида в пределах однородного местообитания, маркируемого *растительным сообществом*. По этой причине популяции растений часто называют *ценопопуляциями*.

По своему содержанию популяция растений соответствует «локальной популяции» в экологии, так как при их установлении не ставится задача выявить группы особей с одним генофондом («менделевские» популяции). Тем не менее, поскольку радиус разноса пыльцы ветром и насекомыми очень невелик (даже шмели, способные переносить пыльцу на расстояние до 3 км, предпочитают опылять растения в радиусе 0,5 м), основная часть семян также остается близ материнских растений. Поэтому популяции растений могут обладать генетическим единством. Разные популяции имеют разные размеры (см. *Размер популяции*). Большие популяции будут по размеру больше, чем «менделевские» популяции, а популяции малого размера – меньше «менделевской» популяции.

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

Популяции характеризуются внутривидовым разнообразием растений (см. *Генетическая структура популяции, Половая структура популяции, Возрастная структура популяции, Онтогенетическая структура популяции, Виталитетная структура популяции*). Все формы внутривидового разнообразия представляют континуум (см. *Концепция континуума*).

Все популяции растений в пределах *ландшафта* составляют одну метапопуляцию. Связи между популяциями одной метапопуляции могут различаться, они теснее между популяциями анемохорных ра-

стений. Кроме того, в прибрежьях рек за счет гидрохории могут формироваться линейные метапопуляции протяженностью несколько километров с тесно связанными популяциями.

Лит.: Гиляров, 1990; Злобин, 2009; Марков, 2012; Онипченко, 2013.

**ПОПУЛЯЦИЯ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ.** У сосудистых споровых растений гаметофит (заросток) и спорофит представлены независимыми организмами, которые могут рассматриваться как *когорты* (группы особей разных стадий развития). В изучение популяций споровых растений большой вклад внес литовский ботаник И. Науялис (J. Naujalis). У хвощей и папоротников заростки имеют стратегию эксплерентов (см. *стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*), и в определении их численности главенствует сопротивление среды, преодолеть которое заросткам с крайне низким биотическим потенциалом удается далеко не всегда. Их стратегия – ожидание, а поскольку длительность жизни спор, когда они способны прорасти, ограничена (по этой причине банки жизнеспособных спор возможны только в том случае, если они постоянно пополняются), то и плотность когорты заростков невелика. Она не идет в сравнение с астрономическим количеством спор, которое продуцируют спорофиты. У плаунов заростки являются эксплентами только на первых стадиях развития, а затем они проявляют стратегию пациентов. Однако плата за толерантную стадию очень велика: если для развития заростков хвощей достаточно месяцев, папоротников – двух-четырех лет, то время жизни заростка плауна может достигать двух десятилетий.

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

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

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

Спорофитные поколения всех изученных видов представляют типичные клоновые растения, размножающиеся надземными и подземными побегами. У клонов разных видов различается 5–7 виталитетно-онтогенетических фаз развития: от появления молодого растения и вплоть до деградации клона.

Когорты спорофитов часто формируют пространственные мозаики: для папоротников характерны агрегации, для плаунов – «ведьмины кольца» (особенно в лишайниковых борах), для хвощей – парциальные кусты, формирующиеся на корневищах.

Лит.: Naujalis, 1995; Миркин, Наумова, 2012.

**ПОСТПАСТБИЩНАЯ ДЕМУТАЦИЯ** – *вторичная автогенная сукцессия*, которая протекает в *растительном сообществе* пастбища после снижения *пастбищной нагрузки* или полного прекращения *выпаса*. Постпастбищная демутиация в какой-то мере представляет собой зеркальное отражение сукцессии *пастбищной дигрессии*. Скорость восстановления травостоев зависит от степени нарушенности их выпасом (чем менее нарушено сообщество, тем быстрее оно восстанавливается) и от благоприятности условий среды. К примеру, малопродуктивные степные сообщества на бедных скелетных почвах восстанавливаются медленнее, чем продуктивные сообщества на богатых почвах.

Создание условий для постпастбищной демутиации является одним из приемов *восстановительной экологии*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ** (класс *Phragmito-Magno-Caricetea*) – совокупность растительных сообществ гигрофитов в прибрежной зоне водоемов с уровнем воды до

1 м. Во второй половине лета уровень воды может снижаться до нулевого. Густые заросли гигрофитов иногда используются как естественные очистные сооружения, называемые биологическими полями. Различаются следующие сообщества гигрофитов.

**Сообщества прибрежных высокорослых гелофитов** (порядок *Phragmitetalia*). В прибрежной зоне водоемов при глубине 0,5–1 м распространены растения-амфибии, которые наполовину погружены в воду: манник гигантский (*Glyceria maxima*), камыш озерный (*Scirpus lacustris*), рогоз широколистный (*Typha latifolia*), р. узколистный (*T. angustifolia*), тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), хвощ речной (*Equisetum fluviatile*). Как правило, эти виды образуют почти одновидовые заросли. Вместе с ними единично встречаются сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*), ежовник прямой (*Spartanium erectum*), стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*).

**Сообщества нардомии гладкой** (порядок *Phragmitetalia*). Эти уникальные сообщества обычны в воде быстротекущих горных рек. Как правило, в их составе нет других видов, кроме доминанта (*Nardosmia laevigata*).

**Сообщества крупных осок** (порядок *Magno-Caricetalia*). Расположены по берегам вдоль водоемов и заливаются только в весенний период, хотя в летнее время почвы остаются переувлажненными. Основные виды – осока острая (*Carex acuta*), о. пузырчатая (*C. vesicaria*), о. береговая (*Carex riparia*). Вместе с ними могут встречаться частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), полевница побегообразующая (*Agrostis stolonifera*), канареечник тростниковидный (*Phalaroides arundinaceae*), камыш лесной (*Scirpus sylvaticus*).

Лит.: Наумова и др., 2011.

**ПРИНЦИП МНОЖЕСТВЕННОСТИ СИНТАКСОНОМИЧЕСКИХ РЕШЕНИЙ** – признание объективных предпосылок для создания нескольких равноценных вариантов *синтаксономии* для одной и той же совокупности *растительных сообществ*. Как следствие проявления этого принципа могут рассматриваться различия объемов одних и тех же синтаксонов в разных геоботанических школах, включение одного синтаксона низшего ранга в *синтаксономическую иерархию* разных высших единиц. Негативные следствия этого принципа, ведущего к разнобою в классификации, преодолева-

ются путем коллективной договоренности о следовании единой системе единиц и строгого соблюдения «правила приоритета» (см. *Фитосоциологическая номенклатура*).

Принцип множественности синтаксономических решений отражает континуальную природу растительности (см. *Концепция континуума*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ПРОЕКТИВНОЕ ПОКРЫТИЕ ВИДА** – доля поверхности почвы (в %), занятой проекциями растений. Это наиболее часто используемый показатель оценки количественной представленности вида в *растительном сообществе*. См. *Шкала Браун-Бланке*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**РАДИАЦИОННЫЕ СУКЦЕССИИ** – изменения растительности, вызванные высокими дозами радиации после взрывов ядерных бомб и аварий на атомных электростанциях. Различаются два варианта таких сукцессий: *аллогенные сукцессии* – под влиянием высоких доз радиации и *вторичные автогенные сукцессии* – при снижении уровня радиоактивного загрязнения.

Аллогенные сукцессии под влиянием высоких доз радиации [Уиттекер, 1980] были описаны в экспериментах, которые проводились Национальной Брукхавеновской лабораторией на острове Лонг (США). Установлено, что при повышении дозы радиации сукцессия является «зеркальным отражением» прогрессивной *сукцессии зарастания скал*: последовательно выпадают деревья, кустарники, травы, мхи и лишайники. Поскольку влияние убывает по мере удаления от источника, вокруг него формируются концентрические фигуры с фиксированными в пространстве стадиями сукцессии. После аварии на Чернобыльской АЭС сукцессия прошла первую стадию усыхания деревьев («бурого леса»).

Автогенные сукцессии изучались на Семипалатинском испытательном полигоне, где было произведено 480 ядерных взрывов. Восстановительные сукцессии рассмотрены на фоне снижения уровня радиации почвы, и для всех видов растений, участвующих в сукцессии, определен уровень радиорезистантности. Максимальная резистантность выявлена у полыни холодной (*Artemisia frigida*), которая открывает восстановительную сукцессию. На следующей стадии

появляются ломкоколосник ситниковый (*Psathyrostachys juncea*), гетеропappус алтайский (*Heteropappus altaicus*), ковыль сарептский (*Stipa sareptana*). В дальнейшем в состав серийных сообществ входят клоповник широколистный (*Lepidium latifolium*) и прутняк веничный (*Kochia scoparia*). На расстоянии 200 м от эпицентра взрыва присутствуют прутняк Сиверса (*Kochia sieversiana*) и полынь веничная (*Artemisia scoparia*). Сукцессия завершается полынно-типчакowo-ковыльными (ковыль волосатик – *Stipa capillata*, ковыль сарептский) группировками с участием подмаренника русского (*Galium ruthenicum*), зопника клубненосного (*Phlomis tuberosa*) и других видов разнотравья. При разном уровне радиации различается и биологическая продукция сообществ.

**Лит. : Уиттекер, 1980; Султанова, 2013.**

**РАЗМЕР ПОПУЛЯЦИИ** – количественная оценка представленности *популяции растений в растительном сообществе*. Характеризуется четырьмя параметрами: занимаемой площадью (популяционное поле), численностью, *плотностью популяции* и *фитомассой популяции*. В отличие от популяций животных, особи которых, как правило, четко разграничены, у растений это наблюдается не всегда. Поэтому при определении размера популяции первым шагом является установление счетных единиц. У растений, не имеющих вегетативного размножения, счетная единица – это индивид. У растений с вегетативным размножением за счетную единицу принимается побег (см. *Клон*).

Численность популяции – это общее число особей (или побегов у вегетативно размножающихся растений). Для оценки численности популяции нужно определить ее популяционное поле, в пределах которого проводится полный пересчет всех особей растений. Такой метод используется только для популяций редких растений, имеющих популяционные поля небольшого размера. Для массовых растений определяют среднюю плотность популяции путем пересчета особей на пробных площадках, а затем на основе этих данных находят общую численность особей в популяции умножением средней плотности на площадь популяционного поля.

Численность популяций у некоторых видов стабильна на протяжении всего вегетационного периода, но у многих видов, особенно однолетних, за счет появления молодых особей (иногда процесс появления всходов растянут на длительное время) численность популя-

ции весной, летом и осенью оказывается неодинаковой. Численность популяции в течение вегетационного периода меняется и вследствие смертности особей как по причине их старения, так и под влиянием фитофагов или других внешних воздействий. У разных видов растений численность особей в популяциях варьирует в очень широких пределах – от нескольких десятков до миллионов особей.

Лит.: Злобин, 2009; Злобин и др., 2012.

**РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА (флюктуации).** Флюктуации вызываются различными факторами, внешними и внутренними по отношению к *растительному сообществу*. Продолжительность цикла флюктуаций не превышает 10 лет (более длительные циклические изменения рассматриваются как циклические *экологические сукцессии*). Различаются следующие виды флюктуаций.

**Экотопические (климатогенные) флюктуации.** Наиболее обычный тип флюктуаций. К примеру, облик луговых сообществ в результате таких флюктуаций может изменяться до неузнаваемости. Так, 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 травостоем был представлен степными видами – типчак (*Festuca valesiaca*) и мятлик узколистный (*Poa angustifolia*). Большая часть луговых видов оставалась в покоем состоянии. Подобные флюктуационные изменения выявлены на горных лугах Южного Урала. Из 46 видов, которые были зарегистрированы на наблюдаемом участке луга, в год засухи было отмечено лишь 14, и урожайность сообщества снизилась в 10 раз.

**Пирогенные флюктуации.** Происходят в сообществах средиземноморского типа, а также в некоторых других типах сообществ, адаптированных к влиянию *пожаров*. За счет подземных органов многолетников и семян, которые заносят в почву муравьи и другие насекомые, сообщества полностью восстанавливаются за срок менее 10 лет.

**Фитоциклические флюктуации.** Связаны с особенностями биологических ритмов растений, входящих в состав сообществ. Так, дуб (*Quercus robur*) обильно плодоносит в среднем один раз в четыре года, и на следующий после этого год в напочвенном покрове сообщества будет много его всходов. Клевера (к. луговой – *Trifolium pratense*, к. горный – *Amoria montana*) обильно цветут один раз в четыре-пять лет (в т.н. клеверные годы). Именно в клеверные годы можно наблюдать формируемую клевером горным фитоэнвайроментальную мозаику (см. *Регенерационные мозаики растительного сообщества*).

**Зоогенные флюктуации.** Обусловлены массовым развитием какого-либо вида животного-фитофага (этот вид может появиться в сообществе из соседней или даже весьма удаленной экосистемы, например, прилет саранчи). Так, в широколиственных лесах непарный шелкопряд в годы массового развития уничтожает практически всю листву на деревьях, экскременты гусениц обильно удобряют почву. Это улучшение режима освещения и дополнительное питание повышает продуктивность травяного яруса в 1,5–2 раза.

Интересные зоогенные флюктуации степных сообществ наблюдали в Монголии Е.М. Лавренко и А.А. Юнатов. В отдельные годы там массово развивается полевка Брандта, которая почти полностью выедает побеги ковылей (в первую очередь ковыля Крылова, *Stipa krilovii*), но не повреждает почек возобновления, расположенных у поверхности почвы, и разрыхляет поверхность почвы. Это приводит к тому, что из почвенного банка вегетативных зачатков (см. *Резервные фонды популяций*) массово развиваются беловатые побеги востреца (*Leymus chinensis*), и степь изменяется до неузнаваемости. Однако после вспышки численности плотность популяции грызуна резко снижается, и через 4–5 лет ковыли восстанавливаются. Вострец снова становится второстепенным видом, хотя и с обильным банком вегетативных зачатков в почве.

**Антропогенные флюктуации.** Связаны с изменениями антропогенного влияния на сообщества. Например, при разном режиме выпаса может изменяться состав травостоя пастбищ. При периодическом внесении минеральных удобрений изменяется состав сообществ естественного луга (однако при регулярном внесении удобрений происходит *аллогенная сукцессия* с обеднением видового состава). Состав сообществ, расположенных в сфере влияния про-

мышленных предприятий, может изменяться под действием однократных или периодических эмиссий веществ, загрязняющих атмосферу и почву.

**Лит.: Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.**

**РАСТЕНИЯ-ПАРАЗИТЫ (голопаразиты).** Эти растения получают от растения-хозяина воду, элементы минерального питания, органические вещества и почти не имеют способности к фотосинтезу. Они прикрепляются к корням или стеблям растений-хозяев при помощи присосок (гаусторий). Для растений-паразитов характерно большое количество очень мелких семян (до 1 млн шт. на растение). Для прорастания этих семян необходимо наличие рядом корня растения-хозяина. Связь растения-паразита и растения-хозяина очень тесная – каждому виду растения-паразита соответствует свой вид растения-хозяина. Растения-паразиты снижают конкурентную способность своих хозяев и потому могут способствовать повышению *видового богатства растительных сообществ*.

По разным данным, в настоящее время известно от 390 до 600 видов растений-паразитов. В России наибольшее количество растений-паразитов входит в состав семейств заразиховых (*Orobanchaceae*) и повиликовых (*Cuscutaceae*).

**Лит.: Онипченко, 2013.**

**РАСТЕНИЯ-ПОЛУПАРАЗИТЫ.** Эти растения получают воду и питательные элементы из почвы, обладают способностью к фотосинтезу, но, кроме того, получают дополнительное питание от растений-хозяев. В отличие от растений-паразитов, растения-полупаразиты имеют широкий спектр растений-хозяев, который может насчитывать десятки и сотни видов. Общее число полупаразитных растений превышает 4000 видов, в их составе – однолетние и многолетние травы, кустарники и даже деревья.

Различают облигатные и факультативные растения-полупаразиты, вторые могут существовать самостоятельно. Примеры факультативных полупаразитов – некоторые виды рода погребок (*Rhinanthus*).

Растения-полупаразиты снижают фитомассу растений-хозяев, но их собственная фитомасса не компенсирует этих потерь. В итоге при массовом развитии растений-полупаразитов *первичная биологичес-*

кая продукция растительных сообществ снижается. Растения-полупаразиты препятствуют доминированию растений-хозяев и тем самым способствуют повышению *видового богатства растительных сообществ*.

**Лит.: Онопченко, 2013.**

**РАСТИТЕЛЬНАЯ АССОЦИАЦИЯ** – основная единица *классификации растительности (синтаксономии)*. Первое определение растительной ассоциации, предложенное К. Флао и К. Шретером (Ch. Flahault, C. Schrëter), было принято в 1910 г. на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе: «Ассоциация (Bestandtypus) представляет собой растительное сообщество определенного флористического состава с единообразными условиями местообитания и единообразной физиономией. Она является основной единицей *синэкологии*». Эту дату считают «днем рождения» фитоценологии (син. *фитоценология*) как самостоятельной науки.

Данное определение соответствовало парадигме дискретности (см: *Парадигмы науки о растительности*), так как подразумевалось, что растительная ассоциация объединяет множество дискретных и идентичных сообществ. Кроме того, авторы определения исходили из представлений об адекватности *флористического состава растительных сообществ*, физиономии – состава *доминантов* (см. *Фитоценоотипы*) и условий среды. Это не соответствует природе растительных сообществ: в одних и тех же условиях среды могут быть сообщества сходного флористического состава, но с разными доминантами, и, наоборот, сообщества с одними доминантами могут иметь разный флористический состав. Таким образом, принятие определения растительной ассоциации позволило сохраниться двум традициям классификации растительности – по доминантам и на основе флористического состава (см. «*Экология экологов*»).

В современной науке о растительности принят объем ассоциации в соответствии с *флористической классификацией*.

**Лит.: Александрова, 1969; Трасс, 1976; Миркин, Наумова, 2012.**

**РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО (син. фитоценоз)** – условно однородная в пространстве совокупность *популяций растений* (контур *растительности*), организованная влиянием *эктопа*, взаимных отношений растений и *гетеротрофов*. Растительное со-

общество – это часть растительного континуума, которая, как правило, не имеет четких границ (см. *Концепция континуума*). Растительное сообщество – автотрофный блок экосистемы (в условиях наземной растительности – *биогеоценоза*).

Растительное сообщество характеризуется:

– *составом растительного сообщества, видовым богатством растительного сообщества* и соотношением участия видов разных экологических групп, жизненных форм и ценофлор;

– *морфологической структурой растительного сообщества* (вертикальной – надземной и подземной; горизонтальной);

– *циклической изменчивостью (сезонной изменчивостью, разноточичной изменчивостью)*.

Растительные сообщества меняются в ходе *экологических сукцессий*.

Растительные сообщества являются объектом *фитоценологии*.

Лит: Lortie, 2004; Миркин, Наумова, 2012.

**РАСТИТЕЛЬНОСТЬ** – совокупность *растительных сообществ*. Противопоставляется *флоре* – совокупности видов.

Лит: Миркин, Наумова, 2012.

**РЕГЕНЕРАЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША** – это набор условий среды, позволяющий войти в *растительное сообщество* новому генету (особи семенного происхождения; см. *Плотность популяции*). Например, регенерационная ниша тополей и некоторых видов ив включает свежие влажные отложения аллювия вдоль берега реки. Если на аллювии сформируется травяной покров, то легкие семена этих растений не смогут достигнуть почвы и прорасти. Размер семян определяет характер регенерационной ниши в тропических лесах: крупносемянные виды приживаются на минеральной почве, а мелкосемянные – на разложившейся древесине.

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

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

**Лит:** Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**РЕГЕНЕРАЦИОННЫЕ МОЗАИКИ** – динамика *растительного сообщества* на уровне микрогруппировок (см. *Горизонтальная структура растительного сообщества*). Различаются следующие типы регенерационных мозаик: «*модель карусели*», *гап-мозаика*, *ветровально-почвенные комплексы*.

**Лит:** Миркин, Наумова, 2012.

**РЕЗЕРВНЫЕ ФОНДЫ ПОПУЛЯЦИЙ** – важные составляющие механизмов регулирования *плотности популяций* и обеспечения их устойчивости. Различаются следующие варианты резервных фондов: *банк семян*, *банк вегетативных зачатков*, *банк проростков*. У некоторых видов споровых растений формируются банки жизнеспособных спор. Папоротники могут формировать большие банки заростков. Так, на лугу в Швеции количество заростков достигало 56–170 тыс. на 1 м<sup>2</sup>. Банки жизнеспособных спор формируются пионерными видами мохообразных (см. *Стратегии мохообразных*).

**Лит.:** Злобин, 2009; Баишева, 2012; Онипченко, 2013.

**РЕКРЕАЦИОННЫЕ СУКЦЕССИИ** – *аллогенные сукцессии*, вызываемые влиянием отдыхающих. Часто эти сукцессии наблюдаются в лесах зеленых зон городов и в лесопарках. В табл. 18 дана общая характеристика рекреационных сукцессий лесных *растительных сообществ*.

Влияние отдыхающих на лес разнообразно: они вытаптывают растения напочвенного покрова, уплотняют почву. Меняется в первую очередь напочвенный покров. Так, в широколиственных лесах на смену типичным лесным травам, таким, как копытень европейский

## Изменение лесного сообщества в ходе рекреационной сукцессии

Признак	Стадии сукцессии		
	I	II	III
Влияние рекреации	Слабое	Среднее	Сильное
Подстилка	Сохраняется хорошо	Частично нарушена	Исчезла
Древостой	В хорошем состоянии	Снижаются приросты	Начинает усыхать
Возобновление	Представлено	Отсутствует	Отсутствует
Подлесок	Хорошо развит	Изрежен	Отсутствует
Напочвенный покров	Типичный для леса	Исчезают теневыносливые виды, появляются луговые травы	Луговые травы, приспособленные к интенсивному вытаптыванию, и рудеральные виды

(*Asarum europaeum*), купена лекарственная (*Polygonatum officinalis*), вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia*) и др., приходят луговые травы – ежа сборная (*Dactylis glomerata*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), герань луговая (*Geranium pratense*) и др. Сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*) выдерживает вытаптывание и сохраняется. При сильном рекреационном влиянии напочвенный покров начинает напоминать луговое пастбище с преобладанием низкотравья, в первую очередь подорожника среднего (*Plantago media*), одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinalis*), мятлика однолетнего (*Poa annua*). Кроме того, уничтожаются красивоцветущие растения. Особенно страдают от сбора весенние эфемероиды – ветреничка (*Anemone*), пролеска (*Scilla*), хохлатка (*Corydalis*) и др. При этом разрушается лесная подстилка, наличие которой является важным условием жизни лесного сообщества: в подстилке и непосредственно под ней расположены корни большинства травяных растений.

В целом рекреационные сукцессии по своему характеру близки к сукцессиям *пастбищной дигрессии*, так как в обоих случаях большую роль играет фактор вытаптывания.

Лит.: Флора..., 2010; Миркин, Наумова, 2012.

**РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ПОПУЛЯЦИЙ** отражают соотношение вклада вегетативного и семенного размножения в самоподдержание *популяции растений*. Дж.Ф. Грайм [Grime, 1979] выделил пять типов репродуктивных стратегий:

V-стратегия – вегетативное разрастание и размножение;

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

Bs-стратегия – самоподдержание популяции за счет *банка семян* в почве;

Bp-стратегия – самоподдержание популяции за счет *банка проростков* и ювенильных растений, которые могут длительно сохраняться в *растительном сообществе*;

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

Лит: Grime, 1979; Злобин, 2009; Миркин, Наумова, 2012.

**РУДЕРАЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ (Башкортостана)** – совокупность *рудеральных растительных сообществ*, как правило, связанных с влиянием человека. Отличия этих сообществ от *сегетальных растительных сообществ* заключаются в том, что для существования сегетальных сообществ необходимо постоянное нарушение почвы сельскохозяйственной техникой, а для формирования рудеральных сообществ необходимы однократные или периодические нарушения естественной растительности (при строительстве, пожарах и др.). Рудеральные сообщества – важный элемент растительного покрова населенных пунктов, они распространены по откосам шоссе и железных дорог и формируются на месте заброшенной пашни.

Рудеральные сообщества очень разнообразны.

*Заросли мать-и-мачехи* (класс *Stellarietea mediae*). Эти сообщества, состоящие практически из одного вида растений (*Tussilago farfara*), связаны с глинистыми склонами оврагов и речных берегов. Они снижают интенсивность эрозии, являются источником лекарственного сырья.

*Марево-лебедовый мун* (класс *Stellarietea mediae*). Эти сообщества открывают *вторичную автогенную сукцессию* после нарушений естественной растительности и состоят в основном из однолетников – мари белой (*Chenopodium album*), видов рода лебеда

(*Atriplex*), конопли сорной (*Cannabis ruderalis*), щирицы запрокинутой (*Amaranthus retroflexus*), щетинника (*Setaria viridis*) и др. Именно такие сообщества формируются на окраинах полей при их регулярном опаживании. Все эти виды являются *сегетальными сорными растениями* и потому сообщества могут быть поставщиками семян растений-засорителей. Чтобы снизить риск засорения полей, нужно ускорить прохождение этой стадии сукцессии и появление настоящих *рудеральных растений* путем подкашивания травостоя два раза в год.

**Горцово-чередовый тун** (класс *Bidentetea*). Это сообщества однолетников, которые формируются на влажных почвах по берегам рек и озер. Основу их составляют два вида череды (ч. трехраздельная – *Bidens tripartita* и ч. поникшая – *B. cernua*), водяной перец (*Polygonum hydropiper*), мята полевая (*Mentha arvensis*). Кормового значения такие сообщества не имеют, но являются «зелеными аптеками», так как входящие в их состав виды являются ценными лекарственными растениями.

**Лопушники** (класс *Artemisietea*, порядок *Artemisietalia*). Эти сообщества широко распространены на богатых почвах умеренного увлажнения по всей территории республики. В их состав входят лопух большой (*Arctium lappa*), л. паутинистый (*A. tomentosum*), полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris*), п. горькая (*A. absinthium*), пустырник пятилопастный (*Leonurus quinquelobatus*), чернокорень лекарственный (*Cynoglossum officinale*), болиголов крапчатый (*Conium maculatum*), крапива двудомная (*Urtica dioica*). Эти сообщества также представляют собой «зеленую аптеку». Поскольку у видов рода лопух заготавливаются подземные части, то при заготовке сообщества нарушаются, вследствие чего сукцессия может задерживаться на этой стадии много лет.

**Чертополоховый тун** (класс *Artemisietea*, порядок *Onopordetalia*). Этими сообществами в ходе сукцессии сменяются сообщества однолетних рудералов в степной зоне и в южной части лесостепи. В их состав входят два вида чертополоха (*Carduus thoermeri* и *C. crispus*), полынь горькая (*Artemisia absinthium*), цикорий обыкновенный (*Cichorium inthybus*), донник лекарственный (*Melilotus officinalis*), синяк обыкновенный (*Echium vulgare*), татарник колючий (*Onopordum acanthium*) и др. В составе этих сообществ много медоносных растений, зеленая мас-

са сообществ может использоваться для приготовления сеной муки.

**Полыньники** (класс *Artemisietea*, порядок *Onopordetalia*). В этих сообществах, распространенных примерно в тех же условиях, что и чертополоховые, доминирует полынь горькая (*Artemisia absinthium*) – ценное лекарственное и эфирно-масличное растение, которое не поедается на пастбищах скотом.

**Донниковый мун** (класс *Artemisietea*, порядок *Onopordetalia*). Эти сообщества формируются двумя видами донника – донник белый (*Melilotus albus*) и д. лекарственный (*M. officinalis*). Вместе с ними встречаются пастернак лесной (*Pastinaca sylvestris*), горошек мышиный (*Vicia cracca*), полынь горькая (*Artemisia absinthium*). Они распространены в степной зоне на пустырях и обочинах дорог. Донники – это медоносы и ценные кормовые и лекарственные растения.

**Кострецово-пырейный мун** (класс *Agropyreteae repentis*). Эти рудеральные сообщества в ходе сукцессии приходят на смену двумноголетним «бурьянам». Они формируются на залежах возрастом 8–10 лет. Это ценные сенокосные угодья.

**Заросли крапивы** (класс *Galio-Urticetea*). Этот широко распространенный тип рудеральных сообществ связан с почвами, богатыми азотом (места хранения навоза, скотные дворы, заброшенные населенные пункты и др.). Кроме крапивы (*Urtica dioica*) в состав сообществ могут входить единично пустырник (*Leonurus quinquelobatus*), лопух паутинистый (*Arctium tomentosum*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*).

Это хронически сериальные сообщества (см. «Дедуктивный» метод классификации растительных сообществ). Крапива является сильным доминантом (проявляет вторичный тип стратегии RC), который может удерживать занятое местообитание десятки лет. Это наблюдается, например, в заброшенных населенных пунктах горнолесной зоны республики, где заросли крапивы из-за удаленности от мест содержания скота не выкашиваются и не используются для выпаса. По этой причине азот, вынесенный из почвы растениями, вновь возвращается в нее. Таким образом, крапива способна остановить восстановительную сукцессию (см. Полимоделная концепция экологических сукцессий) и препятствовать формированию луговых сообществ и восстановлению леса. Зеленая или высушен-

ная масса крапивы представляет собой ценный витаминосодержащий корм.

**Кипрейнику** (класс *Epilobietea angustifolii*). Эти красочные в период цветения кипрея (иван-чая – *Chamerion angustifolium*) сообщества развиваются в лесах на месте нарушения древостоев рубками или пожарами. Кипрейники открывают сукцессию восстановления лесов, имеют большое ресурсное значение как источники лекарственного сырья, заменителя чая и кормовая база для пчел.

Лит.: Миркин, Наумова, 2010; Наумова и др., 2011.

**РУДЕРАЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ** – растения, распространенные в условиях сильно нарушенных местообитаний. Различаются две группы рудеральных растений.

**Эксплеренты** (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*), открывающие *вторичные автогенные сукцессии* после *нарушений*. Они отличаются высокой семенной продуктивностью и имеют разнообразные приспособления для быстрого распространения. Плоды и семена многих видов имеют «летательные аппараты» для распространения ветром – одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), бодяк полевой (*Cirsium arvensis*), иван-чай (*Chamerion angustifolium*) и др. У других видов плоды имеют «липучки», с помощью которых они прикрепляются к движущимся объектам (лопух паутинистый – *Arctium tomentosum*, череда трехраздельная – *Bidens tripartita*, липучка – *Lappula squarrosa* и др.). Семена рудеральных растений, как и семена *сегетальных сорных растений*, долгое время сохраняют всхожесть и накапливаются в почве (см. *Банк семян в почве*).

**Пациенты** – виды последних стадий *аллогенных сукцессий*, например, *пастбищной дигрессии* (горец птичий – *Polygonum arenastrum*, лапчатка гусиная – *Potentilla anserina*, полынь австрийская – *Artemisia austriaca* и др.). Эти растения имеют специальные адаптивные комплексы признаков, позволяющих им выдерживать высокие пастбищные нагрузки (особая жизненная форма, характеризующаяся «прижатостью» к поверхности почвы, наличие колючек, горький вкус и др.).

В составе рудеральных растений широко представлены *адвентивные виды*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**РУДЕРАЛЬНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА** – *растительные сообщества*, которые формируются после интенсивного воздействия человека на *растительность*. Они представлены двумя основными типами.

1. Сообщества на пустырях, которые сформированы *рудеральными растениями-эксплорентами* (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*). Они представляют первые стадии *вторичных автогенных сукцессий*. Отличия рудеральных сообществ от *сегетальных растительных сообществ* заключаются в том, что если для существования сегетальных сообществ необходимо регулярное нарушение почвы сельскохозяйственной техникой, то для формирования рудеральных сообществ необходимы однократные или периодические нарушения естественной растительности (при строительстве, *пожарах* и др.). Такие сообщества – важная составляющая растительного покрова населенных пунктов. Они распространены также по откосам шоссе и железных дорог и формируются на месте заброшенной пашни (см. *Сукцессии на залежах*), на лесных вырубках и гарях (см. *Восстановительные сукцессии в лесах*).

2. Сообщества последних стадий *аллогенных сукцессий* (как правило, *пастбищной дигрессии* или *рекреационных сукцессий*). Они сформированы видами, устойчивыми к пастбищным нагрузкам и вытаптыванию. В степях – это полынь австрийская (*Artemisia austriaca*) и типчак (*Festuca valesiaca*), на лугах – горец птичий (*Polygonum arenastrum*), подорожник большой (*Plantago major*), клевер ползучий (*Trifolium repens*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*) и др.

Рудеральные сообщества являются ценными компонентами растительного покрова. Их значение заключается в следующем:

– являются «охранниками» почвы. После уничтожения естественного растительного покрова именно рудеральные растения быстро покрывают поверхность почвы зеленым ковром и препятствуют ее распылению. Эти сообщества существуют недолго и уступают место видам естественных растительных сообществ в ходе восстановительной сукцессии;

– это источник растительных ресурсов: лекарственных – полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris*), пустырник пятилопастный (*Leonurus quinquelobatus*) и др.; медоносных – чертополох курчавый (*Carduus crispus*), донник лекарственный (*Melilotus officinalis*)

и др.; кормовых – щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus*), крапива двудомная (*Urtica dioica*) и др.);

– защищают поля от насекомых вредителей. «Бурьяны», которые растут по окраинам полей, служат пристанищем для насекомых-энтомофагов, контролирующих популяции насекомых-вредителей культурных растений.

См. также *Рудеральная растительность*.

Лит.: Наумова и др., 2011; Миркин, Наумова, 2012.

**САМОИЗРЕЖИВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ** – зависимость *плотности популяции* от смертности. Характерно для популяций деревьев, у которых число особей на единице площади снижается с возрастом вследствие асимметричной *внутривидовой конкуренции*. На лесных вырубках плотность популяций молодого подроста достигает нескольких штук или даже десятков штук на 1 м<sup>2</sup>, жердняка – несколько штук, а взрослых деревьев – только 1–2 на площадке в 100 м<sup>2</sup>. Самоизреживание происходит до некоторой «конечной» плотности, при которой конкуренция между деревьями минимальна. По А.П. Шенникову (1964), «конечная» плотность спелого древостоя в хороших условиях (бонитет I) составляет у ели – 724, у сосны – 470, у дуба – 309 деревьев на 1 га; однако при худших условиях (бонитет IV–V) количество деревьев резко увеличивается и составляет, соответственно, 2095, 1310, 778. Мерой по ускорению процесса самоизреживания являются «рубки ухода» – вырубание более слабых деревьев. В агрономии нередко для получения полноценного посева используют повышенные нормы высева, а затем доводят плотность популяции культурного растения до оптимальной величины путем процедуры прореживания, которую выполняют или сельскохозяйственными машинами, или вручную. Прореживания являются стандартной процедурой для таких культур, как сахарная и столовая свекла, морковь, укроп.

Лит.: Злобин, 2009.

**САПРОТРОФЫ** – гетеротрофные организмы, потребляющие мертвую биомассу (детрит, см. *Функциональные параметры растительного сообщества*). Сапротрофы связаны с растениями отношениями комменсализма, т.е. односторонней выгоды: потребляя мертвую фитомассу, они не оказывают на растения прямого влияния. В то же время как участники круговорота веществ в *экосистеме*

сапротрофы влияют на растения через окружающую среду, поставляя в нее (в первую очередь в почвенный раствор) элементы минерального питания.

В составе сапротрофов различаются две функциональные группы – детритофаги и редуценты. Детритофаги – это в основном почвенные беспозвоночные, но иногда и крупные фитофаги, поедающие ветошь в зимнее время (например, лошади при зимней тебеневке). Они являются консументами, открывающими детритные пищевые цепи. Редуценты (грибы в лесу, бактерии во всех других экосистемах) являются деструкторами мертвого органического вещества. Разделение сапротрофов на детритофагов и редуцентов условно, так как они выступают в «одной команде» разрушения детрита: детритофаги измельчают органическое вещество, чем облегчают работу редуцентов. Кроме того, часть редуцентов поедается в живом виде вместе с детритом и они тоже становятся участниками детритных пищевых цепей.

В любой экосистеме доля органического вещества, протекающего по детритным пищевым цепям или разлагаемого редуцентами, выше, чем его потребление фитофагами как участниками пастбищных пищевых цепей. В лесах она составляет 90%, в степях – 70%, в водных экосистемах – 60%.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2005, 2011; Онипченко, 2013.**

**СЕГЕТАЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ (Башкортостана; класс *Stellarietea mediae*).** Среди видов, которые формируют *сегетальные растительные сообщества* на полях Башкортостана, можно выделить несколько групп.

1. «Всюдные» виды (эвритопы), которые являются самыми опасными засорителями. Они распространены по всей территории республики и встречаются в посевах всех культур. В этой группе преобладают многолетники с активным вегетативным размножением (вьюнок полевой – *Convolvulus arvensis*, молочай Вальдштейна – *Equisetum waldsteinii*, осот полевой – *Sonchus arvensis*, бодяк полевой – *Cirsium arvense*, фаллопия вьюнковая – *Fallopia convolvulus*, чина клубненосная – *Lathyrus tuberosus*), но есть среди них и однолетники, устойчивость которых поддерживается за счет больших банков семян в почве – марь белая (*Chenopodium album*), овсюг (*Avena fatua*), конопля сорная (*Cannabis ruderalis*), ярутка полевая (*Thlaspi arvense*).

2. Виды, встречающиеся на полях в северной части республики. В посевах всех культур встречаются хвощ полевой (*Equisetum arvense*), пикульник двурасщепленный (*Galeopsis bifida*), п. ладанниковый (*G. ladanum*), оберна хлопущка (*Oberna behen*), смолевка ночная (*Silene noctiflora*). В посевах зерновых культур встречаются неслия метельчатая (*Neslia paniculata*), горец щавелелистный (*Polygonum lapathifolium*), фиалка полевая (*Viola arvensis*), подмаренник цепкий (*Galium aparine*), звездчатка средняя (*Stellaria media*). В посевах пропашных культур часто встречается горчица полевая (*Sinapis arvensis*).

3. Виды, встречающиеся в южной части республики. Это немногочисленная группа. В посевах всех культур встречается латук татарский (*Lactuca tatarica*), на пропашных культурах – щетинник сизый (*Setaria glauca*) и щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus*).

В целом видовое богатство сеgetальных сообществ на полях в северных районах республики примерно в два раза выше, чем в южных, соответственно 16–20 и 8–12 видов на 100 м<sup>2</sup>. Это объясняется тем, что в южной части республики поля засоряются в основном «всюдными» видами, а на севере к ним добавляется значительное число сеgetальных сорных видов, которые могут расти только в условиях повышенного увлажнения.

В период экономических реформ 1990-х гг., когда снизились нормы гербицидов и стали обычными нарушения технологии земледелия (в севооборотах стало меньше многолетних трав) видовое богатство сеgetальных сообществ увеличилось на 3–5 видов на юге и на 5–10 видов на севере республики. Это связано с тем, что в состав сеgetальных сообществ внедрились рудеральные виды (см. *Сукцессии сеgetальных растительных сообществ*).

Своеобразен состав засорителей в посевах многолетних трав, в которых происходит восстановительная сукцессия, и постепенно формируются луговые или степные сообщества (см. *Сукцессии в травостоях*). Уже на третьем-пятом году посевов трав во всех районах республики появляются одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*) и полынь горькая (*Artemisia absinthium*). В южной части республики к этим видам добавляются полынь австрийская (*Artemisia austriaca*) и монашка темная (*Nonea pulla*), в северной – скерда кровельная (*Crepis tectorum*), полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris*), донник

лекарственный (*Melilotus officinalis*), чертополох курчавый (*Carduus crispus*) и звездчатка злаковая (*Stellaria graminea*).

**Лит.: Наумова и др., 2011.**

**СЕГЕТАЛЬНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА** – компоненты *агрофитоценозов*, совокупность *сегетальных сорных растений*, сформировавшаяся под влиянием эдафо-климатических условий и системы использования почв человеком в пределах более или менее однородного местообитания. Для сегетального сообщества характерна устойчивость видового состава, которое поддерживается за счет системы адаптаций сегетальных видов к условиям агрофитоценоза. Большую роль играют почвенные *банки семян* и *банки вегетативных зачатков*. Сегетальные сообщества являются объектом контроля с целью снижения засоренности до уровня порога вредоносности (т.е. уровня засоренности, экономические потери от которой не превышают затрат на контроль с использованием химических или агротехнических приемов). Изменение системы использования агрофитоценозов может вызывать *сукцессии сегетальных растительных сообществ*.

В составе сегетальных растительных сообществ преобладают виды с широкими экологическими амплитудами – эвритопы, по этой причине различия состава сегетальных сообществ на разных почвах невелики. Тем не менее есть виды сорных растений, связанные с определенным типом почвы.

Структура сегетальных сообществ – соотношение числа растений разных видов – меняется в течение сезона и в разные годы, т.е. для них характерна *сезонная изменчивость растительных сообществ* и особенно *разногодичная изменчивость растительных сообществ*. Общее количество сорных растений (засоренность посева) возрастает в годы с влажной, холодной и затяжной весной, когда задерживается развитие культурных растений, составляющих конкуренцию сорным видам.

В пропашных культурах с широкими междурядьями (картофель, сахарная свекла, кукуруза и др.), которые в течение года несколько раз обрабатываются культиваторами, повышается роль однолетних сорных растений. После каждой обработки в составе сегетального сообщества появляется много всходов однолетников из почвенного банка семян, а многолетние виды сорных растений угнетаются обра-

боткой. Под культурами сплошного сева – зерновыми (особенно озимыми), горохом, гречихой и др. – напротив, угнетаются однолетние сорные растения, но лучше развиваются многолетние сорняки, которые являются более мощными конкурентами и способны противостоять влиянию культурных растений.

Популяции всех видов сорных растений уменьшают свою численность на паровых полях, на которых не высевается культура, и почва в течение лета несколько раз обрабатывается культиваторами. Резко снижается засоренность посевов на полях, занятых посевами многолетних трав, которые являются самыми мощными конкурентами из числа возделываемых растений.

**Лит.: Наумова и др., 2011; Миркин, Наумова, 2012.**

**СЕГЕТАЛЬНЫЕ СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ** – компоненты *сегетальных растительных сообществ*, как правило, со стратегией *эксплерентов* (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*). Их постоянство поддерживается за счет *банков семян в почве* и *банков вегетативных зачатков в почве*. При высоком обилии снижают урожай культурных растений, успешно конкурируя с ними за свет и почвенные ресурсы. При невысоком обилии они могут благотворно влиять на *агрофитоценоз*: играют роль «лифта», поднимающего в горизонт распространения корней культурных растений удобрения, вымытые вглубь почвы; снижают вымывание удобрений из почвы (запасают удобрения в своих подземных органах, при перегнивании которых удобрения возвращаются в почвенный раствор); в посевах пропашных культур защищают почву от эрозии; способствуют повышению видового разнообразия энтомофагов и тем самым снижается плотность популяций насекомых-вредителей.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА** – фенологические изменения *растительных сообществ* в годичном цикле, в которых отражаются их адаптации к климату и почвенным условиям.

В состав сообщества входят виды, имеющие разные циклы сезонного развития (феноритмотипы), и в течение сезона многократно изменяется его облик – происходит смена аспектов. Например, в широколиственных лесах весной в напочвенном покрове представле-

ны эфемероиды («подснежники») – виды рода Ветреница (*Anemone*), хохлатка (*Corydalis*), гусиный лук (*Gagea lutea*), чистяк весенний (*Ficaria verna*) и др. Они отцветают до распускания листьев на деревьях. Неодновременно зацветают виды лугов и степей. В северных луговых степях на территории заповедника «Стрелецкая степь» поочередно зацветают прострел (*Pulsatilla patens*) с фиолетовыми цветками, адонис (*Adonis vernalis*) с желтыми цветками, шалфей (*Salvia pratensis*) с синими цветками и т.д. Крупный фитоценолог В.В. Алехин (1882–1946) наблюдал от 8 до 12 аспектов. Разновременность сезонного развития видов, входящих в состав сообщества, позволяет им дифференцировать экологические ниши и снизить уровень конкуренции за ресурсы.

Фенологические наблюдения являются одним из наиболее распространенных вариантов стационарных наблюдений за растительными сообществами. Строятся фенологические спектры (графические фигуры, показывающие очередность и продолжительность цветения видов, рис. 27) и кривые цветения (отражающие динамику числа цветущих видов в течение вегетационного сезона, рис. 28). Характерно, что некоторые виды вторично зацветают во второй половине лета. Такая двугоршинность является особенностью кривых цветения степных сообществ.

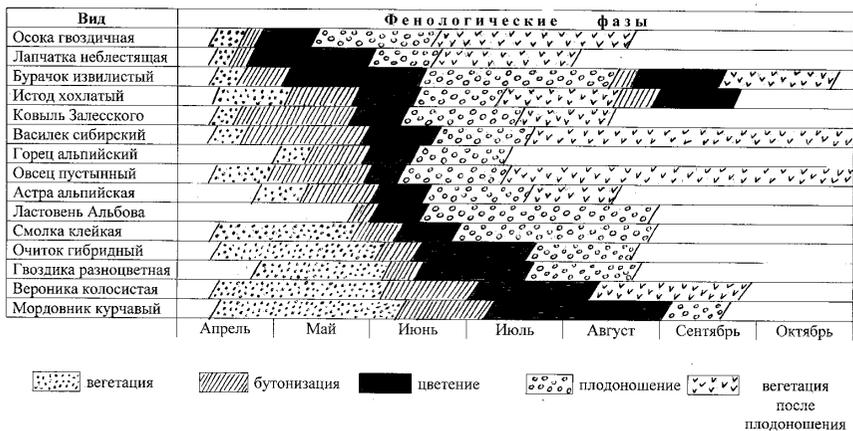


Рис. 27. Фенологический спектр степного растительного сообщества (Башкирский государственный заповедник, список видов сокращен; данные Т.В. Жирновой)

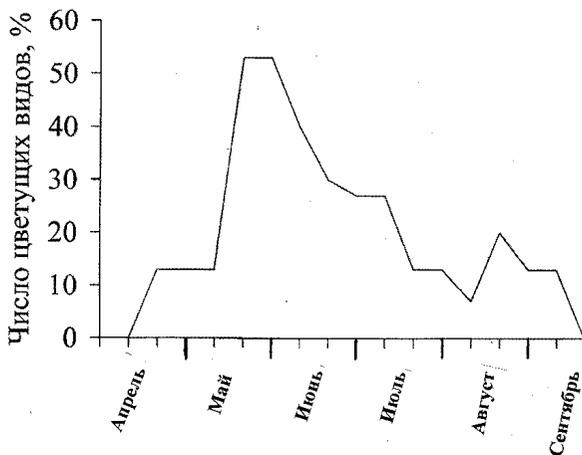


Рис. 28. Кривая цветения степного растительного сообщества (Башкирский государственный природный заповедник; данные Т.В. Жирновой)

Фенологические наблюдения необходимы при определении графиков пастбищного использования травостоев или их скашивания, так как с фенофазой растений связана их урожайность, качество корма и отавность.

Сезонная изменчивость растительных сообществ моделируется при создании *поликультур*.

Лит.: Алехин, 1986; Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**СИМФИТОСОЦИОЛОГИЯ** – раздел науки о растительности, задачей которого является выделение сигмет (типов ценохор – территориальных единиц растительности) на основе диагностических синтаксонов (типов ценомеров). Подход к установлению сигмет разработан Р. Тюксомом (R. Tüxen) в 1970-е гг.

В основе выделения сигмет, как при выделении синтаксонов (см. Синтаксономия) на аналитическом этапе и их группировании на синтетическом этапе, лежит интуиция. Однако интуиция контролируется симфитосоциологической таблицей, где вместо геоботанических описаний помещаются описания геоботанических профилей, а вместо видов – синтаксоны, количественное участие которых в слож-

нии ценохоры оценивается по пятибалльной шкале на основе глазомерной линейной таксации.

В ходе обработки таблицы выделяются сигметы – группы сходных профилей (некое подобие *фитоценонов*). Далее выполняется процедура, аналогичная синтаксономическому анализу (см. *Метод классификации растительных сообществ по Браун-Бланке*), в ходе которой устанавливаются ранги сигмет: сигма-ассоциация (*sigmetum*), сигма-субассоциация (*subsigmetum*), сигма-союз (*sigmion*), сигма-порядок (*sigmetalia*), сигма-класс (*sigmetea*). Название единицам дается по одному-двум синтаксонам, наиболее выражающим особенности сигмет (обычно доминирующим).

Приведем пример полной сигмасинтаксономии, выполненной Р. Туксеном для растительности пойм Центральной Европы. Все поймы представляют один сигма-класс, который разбит на два сигма-порядка, сигма-союзы, сигма-ассоциации и сигма-субассоциации. Эта иерархия выглядит следующим образом:

Сигма-класс *Phalarideto arundinaceae-sigmetea*

Сигма-порядок *Saliceto fragilis-sigmetalia*

Сигма-союз *Petasiteto-Saliceto fragilis-sigmion*

Сигма-ассоциация *Alneto incanae-sigmetum*

Сигма-ассоциация *Stellario-Alneto-sigmetum*

Сигма-ассоциация *Filipendulo-Geranieto palustris-sigmetum*

Сигма-союз *Saliceto triandro-viminalis-sigmion*

Сигма-ассоциация *Saliceto triandro-viminalis-sigmetum*

Сигма-субассоциация *Polygoneto hydropiperis-subsigmetum*

Сигма-субассоциация *Typisches-subsigmetum*

Сигма-субассоциация *Ranunculo-Agropyreto repentis-subsigmetum*

Сигма-порядок *Saliceto albae-sigmetalia*

Сигма-союз *Saliceto albae-sigmion*

Сигма-ассоциация *Saliceto albae-sigmetum*

В России достаточно последовательно принципы сигмасинтаксономии были использованы для типизации сложных пространственных структур типа *экологических рядов* в масштабе мезокомбинаций для

аласов Центральной Якутии [Гоголева и др., 1987] и аналогичных ландшафтов ильменей в дельте р. Волги [Голуб, Чорбадзе, 1981].

В табл. 19 приведен пример диагноза сигмасинтаксонов растительности ильменей.

Таблица 19

**Характеристика сигмет урочищ западных подстепных ильменей**

[по: Голуб, Чорбадзе, 1981]

Диагностические синтаксоны	Порядковый номер сигмет				
	1	2	3	4	5
	Число обследованных урочищ				
	10	20	10	16	14
1	2	3	4	5	6
<b>Д.с. Kochieto prostratae-sigmion</b>					
<i>Kochietum prostratae</i>	IV <sup>1-3</sup>	V <sup>1-2</sup>	IV <sup>1-2</sup>	V <sup>1-2</sup>	V <sup>1-2</sup>
<i>Anabasetum aphyllae</i>	I	II	II		II
<b>Д.с. Suaedo salsae-Halocnemetum-sigmatum</b>					
<i>Suaedo salsae-Halocnemetum</i>	V				
<i>Limonietum suffruticosi</i>	V				
<i>Suaedo-Frankenietum</i>	V				
<b>Д.с. Suaedo-Phragmiteto-sigmatum</b>					
<i>Suaedo-Phragmitetum</i>		V <sup>1-2</sup>			
<i>Alchagio-Artemisietum sentonicae</i>		IV			
<b>Д.с. Alismato-Salicornieto-sigmatum</b>					
<i>Alismato-Salicornietum</i>			V <sup>1-2</sup>		II
<b>Д.с. Phragmiteto communis-sigmatum</b>					
<i>Phragmitetum communis</i>				V <sup>2-2</sup>	I
<i>Typhaetum angustifoliae</i>				IV	
<i>Phragmito-Typhaetum laxmannii</i>		I		III	I
<b>Д.с. Phalaroido-Scirpeto-sigmatum</b>					
<i>Phalaroido-Scirpetum</i>					V
<i>Lepidio-Cynodontetum</i>					V
<i>Cynancho-Artemisietum santonicae</i>					IV
<i>Bolboschoeno-Inuletum britannicae</i>					III
<i>Bolboschoeno-Glycyrrhizetum echinatae</i>					III
<i>Polygono-Aeluropetum pungentis</i>					III
<i>Salicetum albae</i>					III
<b>Прочие синтаксоны</b>					
<i>Suaedo-Petrosimonietum</i>	V <sup>1-2</sup>	II	V <sup>1-2</sup>		II
<i>Kalidietum foliati</i>					II

1	2	3	4	5	6
<i>Plantagini-Puccinellietum giganteae</i>		II		IV	II
<i>Suaedo salsae-Salicornietum prostratae</i>	II	IV <sup>2</sup>	IV <sup>2</sup>		
<i>Elytrigio-Cynodontetum</i>		II	III	V	
<i>Salsoletum dendroidis</i>	I	I	II		IV
<i>Elaeagnetum angustifoliae</i>					III
<i>Salicetum triandrae</i>					II
<i>Salsoletum australis</i>	I	I	I		I
<i>Tamaricetum ramasissimae</i>	I	I		I	I
<i>Suaedetum salsae</i>			I		I

Примечание. Порядковые номера сигмет: 1 – *Suaedo salsae-Halocnemeto-sigmatum*, 2 – *Suaedo-Phragmiteto-sigmatum*, 3 – *Alismato-Salicornieto-sigmatum*, 4 – *Phragmiteto communis-sigmatum*, 5 – *Phalaroido-Scirpeto-sigmatum*.

У ильменей различаются пояса растительных сообществ, линейно вытянутые вдоль склонов. Сообщества разнообразны вследствие удлиненности градиента засоления почв и различий переменности увлажнения разных экотопов. В таблице приведена синтетическая характеристика пяти сигма-ассоциаций, которые объединены

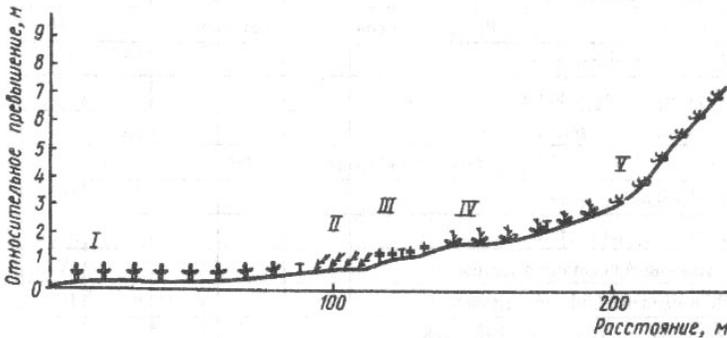


Рис. 29. Профиль через урочище со *Suaedo-Phragmiteto-sigmatum* [по: Голуб, Чорбадзе, 1991].

Ассоциации: I – *Suaedo salsae-Salicornietum prostratae*, II – *Suaedo-Phragmitetum*, III – *Suaedo-Petrosimonietum*, IV – *Alchagio-Artemisietum santonicae*, V – *Kochietum prostratae*

в один сигма-союз *Kochieto prostratae-sigmion* и рассмотрены как стадии развития растительности ильменей при их отшнуровывании от дельты Волги и уменьшении промывающего действия паводков. Этот процесс ведет к замещению высокопродуктивных зарослей тростника (*Phragmites australis*) по бережьям озер низкопродуктивными сообществами солянок на месте высохшего озера.

На рис. 29–30 проиллюстрированы сигма-ассоциации, отражающие территориальные единицы растительности, соответствующие по масштабу мезокомбинациям, а по природе – экологическим рядам.

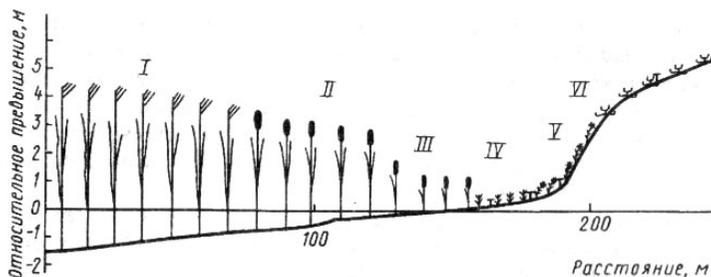


Рис. 30. Профиль через урочище со *Suaedo-Phragmiteto-sigmatum*  
[по: Голуб, Чорбадзе, 1991].

Ассоциации: I – *Suaedo salsae-Salicornietum prostratae*, II – *Suaedo-Phragmitetum*, III – *Suaedo-Petrosimonietum*, IV – *Alchagio-Artemisietum santonicae*, V – *Kochietum prostratae*

Сигмасинтаксономия отражает разнообразие растительности более информативно, чем усредненные оценки показателями *бета-разнообразия*, однако в силу сложности выполнения не нашла широкого применения в практике работы геоботаников

Лит.: Голуб, Чорбадзе, 1981; Гоголева и др., 1987; Миркин, Наумова, 2012.

**СИНАНТРОПИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ** – процесс внедрения в состав *растительных сообществ* синантропных видов (т.е. связанных с хозяйственной деятельностью человека; среди них могут быть *адвентивные виды*, в том числе *инвазивные виды*), одна из составляющих *антропогенной эволюции растительности*. Уровень синантропизации растительности оценивается по долевым участию синантропных видов в составе конкретного сообщества или

ценофлоры синтаксона. Особенно высок уровень синантропизации луговых и степных сообществ, которые подвергаются интенсивному выпасу (см. *Пастбищная дигрессия*).

Принята следующая классификация растительных сообществ по уровню синантропизации:

- слабо синантропизированные (участие синантропных видов от 11 до 30%);
- средне синантропизированные (участие синантропных видов от 31 до 50%);
- сильно синантропизированные (участие синантропных видов от 51 до 80%).
- синантропные (участие синантропных видов свыше 80%).

*Синантропные растительные сообщества* относятся к классам синантропной растительности (см. *Синтаксономия растительности Башкортостана, Синтаксономия растительности России*).

В табл. 20 приведены 10 ассоциаций растительных сообществ с разным уровнем синантропизации из нескольких классов растительности.

Таблица 20

**Пример оценки уровня синантропизации растительных сообществ  
разных ассоциаций растительности Башкортостана**  
(по Л.М. Абрамовой)

№	Ассоциация	Класс	Источник	Число описаний	Объем ценофлоры	Уровень синантропизации, %
1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Lathyro–Lactucetum tataricae</i>	<i>Stellarietea mediae</i>	Миркин и др., 1985	30	67	93
2	<i>Leonuro–Urticetum dioicae</i>	<i>Artemisietea vulgaris</i>	Ишбирдин и др., 1988	10	63	83
3	<i>Melilotetum albi-officinalis</i>	<i>Artemisietea vulgaris</i>	Ишбирдин и др., 1988	10	61	75
4	<i>Poo pratensis–Plantaginetum majoris</i>	<i>Polygono arenastri–Poetea annuae</i>	Ишбирдин и др., 1986	20	48	67

1	2	3	4	5	6	7
5	<i>Bidentetum tripartitae</i>	<i>Bidentetea tripartitae</i>	Ишбирдин и др., 1986	10	54	43
6	<i>Rorippo sylvestris–Agrostietum stoloniferae</i>	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	Ишбирдин и др., 1988	10	44	41
7	<i>Loto–Agrostietum tenuis</i>	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	Хазиахметов и др., 1989	20	138	29
8	<i>Astragalo cicer–Poetum angustifoliae</i>	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	Ямалов и др., 2000	18	142	28
9	<i>Caricetum vesicariae</i>	<i>Phragmiti-Magnocaricetea</i>	Григорьев, Соломещ, 1987	11	41	7
10	<i>Serratulo coronatae–Bistortetum majoris</i>	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	Ямалов, 2000	10	82	6

Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Проблемы..., 2012.

**СИНАНТРОПНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ** – виды, которые распространяются или повышают свое обилие под влиянием человека. К синантропным видам относятся *рудеральные растения* и *сегетальные сорные растения*. В их составе могут быть аборигенные виды, которые устойчивы к влиянию человека (например, виды родов подорожник – *Plantago* и одуванчик – *Taraxacum*, устойчивые к сильному выпасу), и *адвентивные виды* (в том числе *инвазивные виды*). Процесс повышения участия синантропных видов в составе *растительных сообществ* называется *синантропизацией растительности*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**СИНАНТРОПНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА** – *растительные сообщества*, сформировавшиеся под влиянием человека. Различаются *рудеральные растительные сообщества* и *сегетальные растительные сообщества*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**СИНДРОМ АДАПТИВНЫХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ** – комплекс признаков, отражающих приспособленность вида к *экотопу* (рис. 31). Разные синдромы адаптивных признаков характерны для

Экологические факторы			
Увлажнение	Богатство почвы	Засоление почвы	Свет
<b>ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРМИНАЛЬНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП</b>			
<p><b>Гидрофиты</b></p> <p>Развитая аэренхима, редукция механических и проводящих тканей, слабо развитая корневая система и др. Примеры: <i>Nuphar</i>, <i>Potamogeton</i>, <i>Lemna</i></p>	<p><b>Эутрофы</b></p> <p>Крупные растения, листья крупные однолетние и др. Примеры: <i>Dactylis glomerata</i>, <i>Festuca pratensi</i></p>	<p><b>Галофиты</b></p> <p>Суккулентные или ксероморфные черты, высокое осмотическое давление клеточного сока и др. Примеры: <i>Salicornia europaea</i>, <i>Salsola</i>, <i>Suaeda</i></p>	<p><b>Гелиофиты</b></p> <p>Некрупные листья компасной ориентации, световая структура ассимиляционных тканей листа и др. Примеры: большинство луговых и степных трав</p>
<p><b>Ксерофиты</b></p> <p>Сильно развиты корневая и водопроводящая системы, мощные покровные ткани с толстой кутикулой и опушением, суккулентность и др. Примеры: <i>Stipa</i>, <i>Haloxylon</i></p>	<p><b>Олиготрофы</b></p> <p>Мелкие многолетние листья, перед опадением которых минеральные элементы перекачиваются в живые части растений Примеры: <i>Oxycoccus</i>, <i>Nardus</i>, <i>Sphagnum</i></p>	<p><b>Гликофиты</b></p> <p>Мезоморфные черты, невысокое осмотическое давление клеточного сока, и др. Примеры: большинство травянистых растений, кустарников, деревьев</p>	<p><b>Сциофиты</b></p> <p>Листовые пластинки тонкие, темно-зеленые, структура ассимиляционных тканей теневая, листовая мозаика и др. Примеры: <i>Asarum europaeum</i>, <i>Paris quadrifolia</i></p>

Рис. 31. Примеры адаптивных синдромов растений некоторых экологических групп (сверху – при максимальном, снизу – при минимальном значении фактора)

разных экологических групп. Изучение адаптивных синдромов – одна из главных задач аутэкологии.

Лит.: Виноградова и др., 2010; Миркин, Наумова, 2012.

**СИНЕРГИЗМ** – гипотетический вариант отношений взаимного благоприятствования видов в *растительном сообществе*, за счет которого повышается его продуктивность (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*) и устойчивость. Идея синергизма в отношениях между видами (без использования этого термина) была популярна у русских ученых в конце XIX – начале XX веков (К.Ф. Кесслер, Н.Я. Данилевский, П.А. Кропоткин) как антиномия учению Ч. Дарвина о борьбе за существование. Как синергизм можно рассматривать коадаптационную гипотезу, которая была распространена в советской геоботанике в 1930–1960-е гг., хотя понятие «синергизм» также не использовалось. В соответствии с этой гипотезой при развитии растительных сообществ происходит взаимное приспособление видов друг к другу, и даже возможен «отбор второго порядка», в ходе которого сохраняются наиболее удачные ансамбли видов. Коадаптационная гипотеза была важной составляющей парадигмы органицизма (см. *Парадигмы науки о растительности*). Однако она не получила подтверждения в практике научных исследований: не было выявлено ни одной пары видов (за исключением паразитов и их хозяев), которые не встречались бы друг без друга. Стало очевидным, что разные виды приходят в состав растительного сообщества по-разному и сосуществуют благодаря расхождению по *экологическим нишам* или в соответствии с моделью нейтральности (см. *Полимодельная концепция экологических сукцессий*).

В современной литературе возможность проявления синергизма в растительном сообществе рассматривается достаточно часто, однако доказательства существования этого феномена приведено очень немного. Например, в экстремальных условиях арктических пустынь выживание видов растений в сообществе происходит за счет «коллективного улучшения» условий среды. Представления о синергизме как о всеобщем законе эволюции сообществ развивал Г.А. Заварзин (1933–2012), однако они приложимы в основном к микробным сообществам. В растительных сообществах значительно шире представлены односторонние положительные влияния видов друг на друга (см. *Эффект растений-нянь*).

Лит.: Линник, 2012; Миркин, Наумова, 2012.

**СИНТАКСОН** – тип *растительного сообщества* определенного синтаксономического ранга (см. *Синтаксономическая иерархия*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**СИНТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ИЕРАРХИЯ** – субординационная последовательность единиц *классификации растительных сообществ*, в которой каждая единица нижестоящего ранга может быть подчинена только одной вышестоящей единице. Синтаксономическая иерархия может быть построена на разных принципах (см. *Доминантная классификация растительных сообществ*, *Флористическая классификация растительных сообществ*).

При флористической классификации растительных сообществ, которая используется наиболее часто, синтаксономическая иерархия имеет следующий вид.

**Класс** – совокупность сообществ сходного флористического состава, в которых доминируют виды одной *жизненной формы*. По своему объему классы приближаются к *типам растительности* доминантной классификации. Например, *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 – тайга, *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 – неморальные широколиственные леса, *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 – вторичные послелесные луга.

**Порядок** – экологический или реже географический вариант класса, который отличается по видовому составу и условиям местообитаний. Например, в классе *Molinio-Arrhenatheretea* различаются порядки *Galietales veri* Mirkin et Naumova 1986 – остепненные луга с участием степных видов, *Arrhenatheretalia* Pawłowski et al. 1928 – настоящие луга, *Molinietalia* Köch 1926 – влажные луга с участием гигрофильных видов крупных осок из порядка *Magno-Caricetalia* Pignatti 1953. В классе *Vaccinio-Piceetea* различаются порядки *Pinetalia sylvestris* Oberd. 1957 – сухие сосновые леса, *Piceetalia excelsae* Pawłowski et al. 1928 – влажные еловые леса, *Lathyro humilis-Laricetalia cajanderi* Ермаков, Cherosov et Gogoleva 2002 – лиственничные леса северо-востока России с участием ксеромезофитов.

**Союз** – флористически и экологически обособленный вариант порядка. Например, в порядке *Pinetalia sylvestris* союз *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962 объединяет сухие зелено-

мошные леса, а союз *Cladonio stellaris–Pinion sylvestris* К.-Lund ex Ermakov et Morozova 2011 – сухие лишайниковые боры; в порядке *Galietales veri* союз *Trifolion montani* Naumova 1986 объединяет остепненные луга лесостепной и степной зон Восточной Европы и Западной Сибири, а союз *Scabioso ochroleucae–Poion angustifoliae* Bulokhov 2001 – остепненные суходольные луга южной части лесной зоны.

**Ассоциация** – флористически и физиономически отличные варианты союза. Например, союз *Trifolion montani* включает ассоциации *Aegopodio–Alopecuretum pratensis* Solomeshch et al., 1994 (последелесные луга с участием сныти) и *Drabo sibiricae–Primuletum macrocalycis* Yamalov in Yamalov et Kucherova 2009 (луга теплых лесных опушек).

**Субассоциация и вариант** – выделяются внутри ассоциации по различиям флористического состава, отражающим особенности условий среды.

**Фация** – выделяется внутри ассоциации по доминантам (см. *Фитоценоотипы*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**СИНТАКСОНОМИЧЕСКАЯ КОРРЕКЦИЯ** – изменение структуры *синтаксономии* и состава *диагностических видов* синтаксонов в ходе развития синтаксономии. Необходимость такой коррекции возникает при включении в синтаксономию новых единиц, представляющих растительность регионов, ранее синтаксономически неизученных. Так, в результате изучения растительности России синтаксономической коррекции подверглись диагностические комбинации видов большинства классов, установленных в Центральной Европе, – *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, *Quercus–Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937, *Festuco–Brometea* Br.-Bl. et R. Tx. in Br.-Bl. 1949 и др. (см. *Синтаксономия растительности России*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**СИНТАКСОНОМИЧЕСКИЙ КОНТИНУУМ** – наличие переходов между *синтаксонами*, что привело к формулированию *принципа множественности синтаксономических решений*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ** – универсальная мера оценки *бета-разнообразия растительных сообществ*. В зависимости от размера территории и ее экологической контрастности эта оценка возможна на любом синтаксономическом уровне – от высших единиц (классов) до низших (вариантов ассоциаций или фаций). Недостатком этого подхода является неизбежность субъективизма (см. *Флористическая классификация растительных сообществ*).

В табл. 21 приведен пример оценки синтаксономического разнообразия растительных сообществ четырех особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Башкортостана: Башкирского государственного природного заповедника (БГПЗ), Государственного природного заповедника «Шульган-Таш» (Ш-Т), Южно-Уральского государственного природного заповедника (ЮУГПЗ) и Национального парка «Башкирия» (НП).

Таблица 21

**Структура синтаксономического разнообразия растительности  
четырех ООПТ РБ**

Синтаксономический ранг	Число синтаксонов в ООПТ			
	ЮУГПЗ	БГПЗ	Ш-Т	НП
Класс	12	7	5	9
Порядок	14	8	9	13
Союз	18	10	13	14
Ассоциация	31	16	22	30

Самое высокое бета-разнообразие на уровне ассоциаций выявлено в ЮУГПЗ и НП. В первом случае это связано с удлинённостью высотного ряда (на территории ЮУГПЗ наблюдается ряд вертикальной поясности от тундровидных сообществ и бореальной тайги до неморальных лесов), во втором – с увеличением разнообразия растительных сообществ под влиянием антропогенных факторов и формированием *синантропных растительных сообществ*.

Более полно синтаксономическое разнообразие отражается синтаксономическими спектрами, которые показывают соотношение числа ассоциаций разных классов в составе растительности (табл. 22).

Методы оценки бета-разнообразия растительности на основе использования синтаксономии хорошо раскрывают специфику растительности конкретных районов.

**Синтаксономические спектры растительности четырех ООПТ РБ**  
(доля ассоциаций разных классов в растительности, %)

Класс	ООПТ			
	ЮУГПЗ	БГПЗ	Ш-Т	НП
<i>Quercio-Fagetea</i>	19	6	27	30
<i>Brachypodio-Betuletea</i>	10	25	14	7
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	16	13	-	3
<i>Vaccinietea uliginosi</i>	3	-	-	-
<i>Alnetea glutinosae</i>	7	6	-	3
<i>Festuco-Brometea</i>	-	19	9	20
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	3	25	36	17
<i>Oxycocco-Sphagnetea</i>	6	-	-	-
<i>Sceuchzerio-Caricetea fuscae</i>	7	-	-	-
<i>Caricetea curvulae</i>	10	-	-	-
<i>Loiseleurio-Vaccinietea</i>	10	-	-	-
<i>Mulgedio-Aconietea</i>	3	-	-	-
<i>Phragmiti-Magnocaricetea</i>	6	6	14	10
<i>Polygono arenastri-Poetea annuae</i>	-	-	-	3
<i>Galio-Utricetea</i>	-	-	-	7
Общее число ассоциаций (100%)	31	16	22	30

Лит.: Мартыненко и др., 2003, 2005; Флора..., 2008, 2009; Миркин, Наумова, 2012.

**СИНТАКСОНОМИЯ** – результат классификации растительных сообществ. Построение синтаксономии возможно с использованием доминантной классификации растительных сообществ. Однако в настоящее время синтаксономия, как правило, строится с использованием принципов флористической классификации растительных сообществ. При разработке правил построения такой синтаксономии использовался опыт таксономии (системы классификации на уровне организмов). Однако специфика растительного сообщества как объекта классификации потребовала коренного пересмотра методологии классификации. Различия теоретических установок синтаксономии и таксономии показаны в табл. 23.

**Сравнение теоретических установок таксономии растений  
и синтаксономии**

Признак	Таксономия	Синтаксономия
1	2	3
Объект классификации	Реально существующие особи растений или их части у вегетативноподвижных видов	Растительные сообщества – условно ограниченные и условно однородные части континуума
Признаки классификации	<b>Основные:</b> строение генеративных органов, вегетативные признаки (включая габитус растения). <b>Дополнительные:</b> условия местообитания, тип растительного сообщества, географический район	<b>Основные:</b> флористический состав и физиономия. <b>Дополнительные:</b> 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 растительных сообществ
Задача установления основной классификационной единицы	Биологические виды – группы репродуктивно изолированных растений с общим генофондом, морфологическим и экологическим сходством в пределах четко очерченного ареала. Таксономические виды – условно однородные и часто интерградирующие группы популяций растений 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 экологической сукцессии в условно однородных местообитаниях и в пределах условно очерченного ареала

1	2	3
Охват классификацией разнообразия объектов	Полный. Каждый экземпляр относится к тому или иному таксономическому виду, реже он рассматривается как гибрид между двумя видами	Неполный. Часть растительных сообществ синтаксономически интерпретируется, т.е. рассматривается как переход между синтаксонами
Принцип построения классификационной иерархии	Генетический и морфологический	Экологический (флористический и физиономический) и синдинамический
Выраженность архетипа (набора признаков, общих для единиц классификации)	Более или менее четкая. Архетипы низших рангов включают большинство признаков архетипов высших рангов, число различающихся признаков архетипа по этой причине тем больше, чем ниже таксономический ранг	Как правило, нечеткая, особенно у синтаксонов высшего ранга. Включение признаков архетипов высших единиц в архетипы низших рангов неполное, зависимость возрастания числа признаков архетипа при понижении синтаксономического ранга прослеживается не всегда
Жесткость иерархической системы	Достаточно 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. Действует принцип множественности синтаксономических решений. Доля синтаксонов, которые с равным основанием можно отнести к двум или даже нескольким вышестоящим единицам, велика. Синтаксономическое скольжение достаточно обычно

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**СИНТАКСОНОМИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАШКОРТОСТАНА.** Развитие синтаксономии растительности Башкортостана, как и *синтаксономии растительности России*, приходится на 1980-2000-е гг. В последнем «Продромусе растительных сообществ Рес-

публики Башкортостан» [Ямалов и др., 2012] приведены синтаксоны 35 классов и входящих в их состав порядков, союзов, подсоюзов и ассоциаций (их общее число 315).

В табл. 24 указано число ассоциаций в каждом классе (общее число и число новых единиц) и фамилии основных синтаксономистов, опубликовавших работы о растительности этих классов. Очевидно, что традиционные ассоциации представляют классы экстраэональной растительности – водных макрофитов и синантропных сообществ. Во всех прочих классах преобладают новые ассоциации, отражающие своеобразие растительности Башкортостана.

Таблица 24

**Структура синтаксономии растительности Башкортостана**  
(на 2011 г.; общее число ассоциаций / число новых синтаксонов)

Класс	Количество ассоциаций	Основные синтаксономисты
1	2	3
<b>Водная и прибрежно-водная растительность</b>		
<i>Lemnetea</i> R. Tx. ex de Bolòs et Masclans 1955	9/0	З.Б. Бактыбаева, Я.М. Голованов, И.Н. Григорьев, С.С.Петров, А.И. Соломещ, S.Klotz, U.Köck
<i>Potametea</i> Klika 1941	21/0	Я.М. Голованов, И.Н. Григорьев, С.С.Петров, А.И. Соломещ, S.Klotz, U. Köck
<i>Phragmiti-Magnocaricetea</i> Klika 1941	28/2	З.Б. Бактыбаева, И.Н. Григорьев, С.С.Петров, А.И. Соломещ, С.М. Ямалов, S.Klotz, U.Köck
<i>Littorelletea</i> R. Tx. 1947	1/0	А.И.Соломещ, S.Klotz, U.Köck
<i>Isoeto-Nanojuncetea</i> Br.-Bl. et R.Tx. ex Westhoff et al. 1946	1/1	А.И. Соломещ
<b>Синантропная растительность</b>		
<i>Bidentetea tripartitae</i> R.Tx., Lohmeyer et Preising 1950	1/0	Л.М. Абрамова, Я.М. Голованов, А.Р. Ишбирдин, Г.Я. Суюндукова, С.М. Ямалов
<i>Secalietea</i> R. Tx., Lohmeyer et Preising 1950	7/7	Л.М. Абрамова, Б.М. Миркин, К.М. Рудаков, Г.Я. Суюндукова, Э.Ф. Шайхисламова, С.М. Ямалов

1	2	3
<i>Chenopodietea</i> Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952	20/1 5	А.Р. Ишбирдин, Л.М. Ишбирдина, Б.М. Миркин, М.Т. Сахапов, А.И. Соломещ, Г.Я. Суюндукова, С.М. Ямалов
<i>Artemisietea vulgaris</i> Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951	17/1 4	Л.М. Абрамова, А.Р. Ишбирдин, Л.М. Ишбирдина, Б.М. Миркин, К.М. Рудаков, М.Т. Сахапов, А.И. Соломещ, Г.Я. Суюндукова, С.М. Ямалов
<i>Galio-Urticetea</i> Passarge ex Kopecký 1969	7/6	Р.Ш. Кашапов, Н.М. Сайфуллина, Р.М. Хазиахметов, С.М. Ямалов, S.Klotz, U.Köck
<i>Agropyretea repentis</i> Oberd. et al. 1967	3/3	А.Р. Ишбирдин, Б.М. Миркин, М.Т. Сахапов, Г.Я. Суюндукова, С.М. Ямалов
<i>Polygono arenastri-Poetea annuae</i> Rivas-Martinez 1975 corr. Rivas-Martinez et al. 1991	11/3	А.Р. Ишбирдин, Л.М. Ишбирдина, Б.М. Миркин, М.Т. Сахапов, А.И. Соломещ, Г.Я. Суюндукова, С.М. Ямалов, S.Klotz, U.Köck
<i>Polygono-Artemisietea austriacae</i> Mirkin, Sakhapov et Solomeshch in Mirkin et al. 1986	4/4	Л.М. Абрамова, Б.М. Миркин, М.С. Сайтов, М.Т. Сахапов, А.И. Соломещ, С.М. Ямалов
<i>Urtico-Sambucetea</i> Doing 1962 em Passarge 1968	1/0	А.Р. Ишбирдин, Л.М. Ишбирдина
<i>Robinietea</i> Jurko ex Hadač et Sofron 1980	1/1	А.Р. Ишбирдин, Л.М. Ишбирдина
Растительность засоленных почв		
<i>Thero-Salicornietea</i> Tx. in Tx. et Oberd. 1958	4/3	В.Б. Голуб, Д.Н. Карпов, Т.М. Лысенко, Н.А. Юрицина
<i>Scorzonero-Juncetea gerardii</i> Golub et al. 2001	9/9	В.Б. Голуб, Д.Н. Карпов, Т.М. Лысенко, S. Klotz, U. Köck
<i>Festuco-Puccinellietea</i> Soóex Vicherek 1973	14/1 4	В.Б. Голуб, Д.Н. Карпов, Т.М. Лысенко, Б.М. Миркин,
Луговая растительность		
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> R. Tx. 1937	43/3 5	А.В. Баянов, И.Н. Григорьев, Р.Ш. Кашапов, Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ, Л.А. Султангареева, А.А. Филинов, С.М. Ямалов, S.Klotz, U. Köck
<i>Trifolio-Geranietea sanguinei</i> Th. Müller 1962	3/3	С.В. Кучерова, С.М. Ямалов, S. Klotz, U. Köck

1	2	3
Степная растительность		
<i>Festuco-Brometea</i> Br.-Bl. et R. Tx. in Br.-Bl. 1949	26/2 6	А.В. Баянов, Т.В. Жирнова, М.С. Сайтов, А.И. Соломещ, Л.А. Султангареева, С.М. Ямалов, R. Schubert
Аркто-альпийская и наскальная растительность		
<i>Montio-Cardaminetea</i> Br.-Bl. et R. Tx. 1943	2/1	Э.З. Баишева, А.И. Соломещ
<i>Caricetea curvulae</i> Br.-Bl. 1948	4/4	А.Р. Ишбирдин, Р.Ю. Муллагулов
<i>Loiseleurio-Vaccinietea</i> Eggler 1952	3/2	А.Р. Ишбирдин, Р.Ю. Муллагулов
<i>Mulgedio-Aconitetea</i> Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944	5/5	А.Р. Ишбирдин, А.А. Мулдашев, Р.Ю. Муллагулов, С.М. Ямалов
Лесная растительность		
<i>Quercu-Fagetea</i> Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937	28/2 7	О.Ю. Жигунов, В.Б. Мартыненко, А.И. Соломещ, Л.А. Султангареева, Н.И. Федоров, П.С. Широких, R. Schubert
<i>Vaccinio-Piceetea</i> Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939	14/4	С.Н. Жигунова, В.Б. Мартыненко, А.И. Соломещ, П.С. Широких
<i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i> Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991	10/1 0	В.Б. Мартыненко, А.И. Соломещ, П.С. Широких
<i>Salicetea purpureae</i> Moor 1958	3/2	А.И. Соломещ, Р.М. Хазиахметов
Болотная растительность		
<i>Oxycocco-Sphagnetea</i> Br.-Bl. et R. Tx. ex Westhoff et al. 1946	1/1	А.Р. Ишбирдин, Р.Ю. Муллагулов
<i>Alnetea glutinosae</i> Br.-Bl. et R. Tx. ex Westhoff et al. 1946	3/2	В.Б. Мартыненко, А.И. Соломещ, Р.М. Хазиахметов
<i>Vaccinietea uliginosi</i> Lohmeyer et Tx. in Tx. 1955	1/0	И.Н. Григорьев, В.Б. Мартыненко, А.И. Соломещ,
Моховая растительность		
<i>Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae</i> Philippi 1956	4/0	Э.З. Баишева, А.И. Соломещ
<i>Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis</i> Jezek et Vondráček 1962	5/3	Э.З. Баишева
<i>Hylocomietea splendentis</i> Marstaller 1992	1/0	Э.З. Баишева
<i>Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis</i> Mohan 1978	6/2	Э.З. Баишева

Лит.: Наумова и др., 2011; Ямалов и др., 2012.

## СИНТАКСОНОМИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РОССИИ.

В продромус высших единиц растительности России (от класса до подсоюза включительно, см. *Синтаксономическая иерархия*), который составлен Н.Б. Ермаковым в 2011 году, включено 80 классов, 169 порядков, 377 союзов и 46 подсоюзов.

### Список классов растительности России

#### ВОДНАЯ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

***CLADOPHORETEA GLOMERATAE*** Bobrov, Kipriyanova et Chemeris 2005

Сообщества макроскопических зеленых нитчатых и желто-зеленых сифоновых водорослей как прикрепленных ко дну, так и свободно плавающих, образующих скопления (маты) в толще или на поверхности воды, встречающиеся в пресных или солоноватых водах.

***LEMANEETEA*** Weber-Oldecop 1974

Сообщества пресноводных красных макроводорослей.

***LEMNETEA*** Tx. 1953

Сообщества свободно плавающих на поверхности и в толще стоячих водоемов неукореняющихся растений (плейстофитов).

***CHARETEA FRAGILIS*** Fukarek ex Krausch 1964

Сообщества с доминированием харовых водорослей (*Charophyta*).

***POTAMETEА PECTINATI*** Klika in Klika et Novák 1941

Сообщества укореняющихся плавающих или погруженных водных растений в мезотрофных и евтрофных водоемах.

***UTRICULARIETEА INTERMEDIO-MINORIS*** Pietsch 1965

Сообщества погруженных в воду неукорененных хищных растений.

***MONTIO-CARDAMINETEA*** Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Сообщества родников, ключей и горных ручьев, часто с доминированием мохообразных.

***LITTORELLETEA*** Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Произрастающие под водой сообщества мелководий пресноводных озер на песчаных, галечниковых или торфянистых субстратах.

***ISOETO-NANO-JUNCETEА*** Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. et al. 1952

Пионерные сообщества эфемерных растений периодически затапливаемых песчано-илистых местообитаний.

***CRYPsidetea aculeatae*** Vicherek 1973

Пионерные сообщества с преобладанием однолетников в периодически затопляемых местообитаниях с очень изменчивым режимом увлажнения и засоления верхнего слоя почвы.

***PHRAGMITO-MAGNO-CARICETEa*** Klika in Klika et Novák 1941

Сообщества укорененных возвышающихся над водой растений берегов и прибрежной зоны водоемов, сообщества болотистых лугов и травяных болот.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МОРСКИХ МЕЛКОВОДИЙ,  
ПРИБРЕЖНЫХ МОРСКИХ ЗАИЛЕННЫХ РАВНИН,  
СОЛОНОВАТЫХ ВОДОЕМОВ И ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ  
ЗАСОЛЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

***ZOSTERETEa MARINAE*** Pignatti 1953

Травянистая растительность морских мелководий.

***RUPPIETEa MARITIMAE*** J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964

Погруженная укорененная эугалинная растительность морских побережий и соленых озер.

***THERO-SALICORNIETEa*** Tx. in Tx. et Oberd. 1958

Пионерные сообщества однолетних суккулентных галофитов на засоленных периодически затопляемых местообитаниях.

***SALICORNIETEa FRUTICOSAE*** Br.-Bl. et Tx. ex A. Bolós y Vayreda 1950

Флористически бедные сообщества с доминированием кустарничковых и полукустарничковых (хамефитов и нано-фанерофитов) суккулентных гипергалофитов, распространенные на территории Евразии и Северной Африки.

***JUNCETEa MARITIMI*** Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952

Маршевые луга, постоянно и переменно влажные, на глинистых или песчаных заиленных субстратах слабонаклонных морских берегов, обычно выше линии средних приливов, и заболоченные галофитно-луговые сообщества побережий внутренних соленых озер.

***BOLBOSCHOENETEa MARITIMI*** Vicherek et Tüxen 1969 ex Tüxen & Hüllbusch 1971

Сообщества водоемов с солоноватой водой, по пониженным местам берегов лиманов, рек с переменным увлажнением в лесостепной и степной зонах.

**SAGINETEA MARITIMAE** Westhoff et al. 1962

Эфемерная растительность приморских и континентальных нарушенных засоленных местообитаний.

**FESTUCO-PUCCINELLIETEA** Soó ex Vicherek 1973

Галофитно-степные сообщества на солонцовых почвах внутренних районов Евразии.

**SCORZONERO-JUNCETEA GERARDII** Golub et al. 2001

Галофитные влажные луга внутренних районов Восточной Европы и Северной Азии.

**SAKILETEA MARITIMAE** Тх. et Preising ex Br.-Bl. et Тх. 1952

Пионерная галофитно-нитрофильная растительность однолетников на рыхлых песчаных и галечниковых субстратах аккумулятивных форм Атлантического, Средиземноморского и Азово-Черноморского побережий.

**ACHNATHERETEA SPLENDENTIS** Mirkin et al. 1988

Сообщества с доминированием чия на слабо засоленных местообитаниях континентальных районов степной зоны южной Сибири и Монголии.

**HONCKENYO-ELYMETEA ARENARII** Тх. 1966

Растительность песчаных, галечных и гравийных пляжей, береговых валов и дюн, обогащенных органическим детритом, распространенная преимущественно на побережьях северных морей.

**AMMOPHILETEA** Br.-Bl. et Тх. ex Westhoff et al. 1946

Прибрежно-дюнная растительность морских побережий Европы, Прикаспия, Северной Америки.

**NERIO-TAMARICETEA** Br.-Bl. et O. Bolòs 1958

Галерейные леса и долинные кустарниковые сообщества аридных и субаридных районов Южной Европы и Центральной Азии, приуроченные к экотопам с близким залеганием грунтовых вод и различной степенью засоленности почвы.

## БОЛОТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

**SCHEUCHZERIO-CARICETEA FUSCAE** Тх. 1937

Олиго-мезотрофные и мезотрофные торфяные болота с преобладанием мелких осок и мохообразных.

**OXYCOCCO-SPHAGNETEA** Br.-Bl. et Тх. ex Westhoff et al. 1946

Голарктические олиготрофные кустарничково-сфагновые верховые и переходные болота и заболоченные пустоши.

***ALNETEA GLUTINOSAE*** Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Низинные эутрофные черноольховые, пушистоберезовые заболоченные леса и заросли ивовых кустарников на торфянистой почве.

## РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТРЕЩИН СКАЛ, ОСЫПЕЙ И ГАЛЕЧНИКОВ

***ASPLENIETEA TRICHOMANIS*** (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934)  
Oberd. 1977

Растительные сообщества и группировки на скалах (на скальных поверхностях, «стенках», в расщелинах и трещинах) гор и выходов коренных пород Евразии, Северной Африки и Гренландии.

***THLASPIETEA ROTUNDIFOLII*** Br.-Bl. 1948

Открытые сообщества каменистых осыпей и галечникового аллювия.

## АРКТО-АЛЬПИЙСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

***MULGEDIO-ACONITETEA*** Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944

Евросибирские субальпийские и субарктические высокотравные луга, редколесья и заросли кустарников.

***BETULO ERMANII-RANUNCULETEA ACRIS*** Suzuki-Tokio 1964

Высокотравные и кустарниковые субальпийские сообщества приокеанических районов северо-восточной Азии.

***SALICETEA HERBACEAE*** Br.-Bl. 1948

Арктоальпийские приснеговые сообщества кустарничковых ив, осоково-мелкотравных и моховых сообществ на кислых олиготрофных субстратах.

***CARICI RUPESTRIS-KOBRESIETEA BELLARDII*** Ohba 1974

Арктоальпийские кустарничковые и злаково-осоковые хионофобные тундры, луга и пустоши на малоснежных местообитаниях.

***LOISELEURIO-VACCINIETEA*** Eggler ex Schubert 1960

Арктоальпийские эрикоидно-кустарничковые и кустарниково-кустарничковые сообщества Евразии и Северной Америки.

***RHODIOLETEA QUADRIFIDAE*** Hilbig 2000

Сообщества осыпей высокогорного пояса гор южной Сибири и Монголии.

***JUNCETEA TRIFIDI*** Hadač in Klika et Hadač 1944

Ацидофильные альпийские луга северной Евразии.

## ЛУГА, СТЕПИ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛЕСНЫХ ОПУШЕК

### ***MOLINIO-ARRHENATHERETEA*** Tx. 1937

Вторичные послелесные луга умеренной зоны Западной Евразии на достаточно богатых незасоленных почвах.

***CALAMAGROSTETEA LANGSDORFFII*** Mirkin in Achtjamov et al. 1985

Восточноазиатские сообщества болотистых пойменных лугов со стабильным дополнительным грунтовым увлажнением, смягчающим негативное воздействие периодов дефицита влаги, свойственных муссонному режиму климата.

***ARUNDINELLO ANOMALAE-AGROSTETEA TRINII*** Ermakov et Krestov 2009

Восточноазиатские сообщества в разной степени остепненных суходольных и долинных внепойменных лугов и луговых степей, формирующихся в местообитаниях с переменным режимом атмосферного увлажнения муссонного климата и с выраженным дефицитом влаги в вегетационный период.

### ***FESTUCO-BROMETEA*** Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947

Ксеротермные и гемиксеротермные степи западной Палеарктики.

***HELIANTHEMO-THYMETEA*** Romashchenko, Didukh et Solomakha 1996

Ксеро- и мезоксеротермные вечнозеленые кустарничковые сообщества обычно с доминированием видов *Lamiaceae* на сухих каменистых незасоленных и бедных нитратами кальцефильных почвах в юго-западной части Центральной Русской возвышенности.

### ***FESTUCETEA VAGINATAE*** Soy ex Vicherek 1972

Континентальные псаммофитные степи и сухие луга

### ***KOELERIO-CORYNEPHORETEA*** Klika in Klika et Novák 1941

Пионерная растительность на сухих слабо развитых песчаных почвах и выходах кислых горных пород.

### ***CALLUNO-ULICETEA*** Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Пустошные луга на бедных кислых почвах равнинных и низкогорных районов Европы.

### ***TRIFOLIO-GERANIETEA SANGUINEI*** T. Müller 1962

Луговые сообщества лесных опушек и редколесий.

### ***CLEISTOGENETEA SQUARROSAE*** Mirkin et al. 1992

Степи Восточной Сибири, Центральной и Восточной Азии.

***STIPETEA GLAREOSAE-GOBICAE* Hilbig 2000**

Опустыненные степи Центральной Азии.

***ARTEMISIO SANTOLINIFOLIAE-BERBERIDETEA SIBIRICAE* Ermakov, Chytrý et Valachovič 2006**

Горные сообщества каменистых осыпей степного и лесостепного поясов Центральной и Северной Азии.

***BROMETEA KOROTKYI* Hilbig et Korolyuk 2000**

Ксерофитные песчаные степи Убсу-Нурской котловины.

**БОРЕАЛЬНЫЕ И ГЕМИБОРЕАЛЬНЫЕ СВЕТЛОХВОЙНЫЕ  
И МЕЛКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА**

***PYROLO-PINETEA* Korneck 1974**

Евросибирские (суб)континентальные термофильные сосновые леса Центральной Европы, юга Восточной Европы и Западной Сибири на песчаных отложениях и обнажениях коренных пород.

***VACCINIO-PICEETEA* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939**

Хвойные таежные леса Евразии на кислых почвах.

***BRACHYPODIO PINNAT-BETULETEA PENDULAE* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991**

Мелколиственно-светлохвойные смешанные и мелколиственные мезофильные травяные леса, широко распространенные в умеренно континентальных гумидных и умеренно гумидных климатических условиях Южной Сибири.

***RHYTIDIO RUGOSI-LARICETEA SIBIRICAE* Korotkov et Ermakov 1999**

Мезоксерофитные, крио-мезоксерофитные и ксерофитные светлохвойные гемибореальные леса ультраконтинентального климатического сектора Восточной, Южной Сибири и Монголии.

**ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ, ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ  
ЛЕСА И КУСТАРНИКОВЫЕ СООБЩЕСТВА УМЕРЕННОЙ  
ЗОНЫ**

***RHAMNO-PRUNETEA* Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tx. 1962**

Производная кустарниковая растительность и естественные кустарниковые сообщества, окаймляющие массивы широколиственных лесов

***QUERCO-FAGETEA*** Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937

Широколиственные и хвойно-широколиственные мезофитные леса умеренной зоны западной Палеарктики.

***QUERCETEA PUBESCENTIS*** Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959

Термофильные дубравы южной Европы

***QUERCETEA ROBORIS*** Br.-Bl. ex Oberd. 1957

Ацидофитные дубовые и дубово-сосновые леса Европы на бедных почвах.

***QUERCO MONGOLICAE-BETULETEA DAVURICAE*** Ermakov et Petelin in Ermakov 1997

Континентальные лиственные ксеромезофильные травяные леса Дальнего Востока.

***QUERCETEA MONGOLICAE*** Song ex Krestov et al. 2006

Умеренные и холодно-умеренные влажные широколиственные и хвойно-широколиственные леса материковой части Восточной Азии.

ПЕТРОФИТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ  
СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО ТИПА

***ONOSMO POLYPHYLLAE-PTILOSTEMONETEA*** Korzhenevskii 1990

Петрофитные сообщества с преобладанием многолетних трав и полукустарничков (средиземноморская гаррига) Крыма и черноморского побережья Кавказа.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПУСТЫНЬ

***ARTEMISIETEA LERCHIANAE*** Golub 1994

Арало-каспийские пустыни.

АНТРОПОГЕННАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

***POLYGONO ARENASTRI-POETEA ANNUAE*** Rivas-Martinez 1975 corr. Rivas-Martinez et al. 1991

Обогащенные терофитами антропогенные сообщества устойчивых к вытаптыванию и перевыпасу растений.

***STELLARIETEA MEDIAE*** Tx. et al. ex von Rochow 1951

Сорная растительность однолетников пропашных культур, садов и сообщества, представляющие начальные стадии восстановительных сукцессий после нарушений

**ARTEMISIETEA VULGARIS** Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951

Рудеральные сообщества высокорослых двулетних и многолетних видов.

**POLYGONO-ARTEMISIETEA AUSTRIACAE** Mirkin et al. in Ishbirdin et al. 1988

Устойчивые к вытаптыванию и выпасу сообщества низкорослых ксерофитных растений степной зоны Евразии.

**GALIO-URTICETEA** Passarge ex Кореџký 1969

Высокотравные естественные и антропогенные нитрофильные сообщества затененных местообитаний – лесных опушек, пойм рек, ручьев, лесопарков и скверов Евразии.

**EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII** Тх. et Preising ex von Rochow 1951

Пионерная высокотравная растительность на кислых почвах лесных опушек, ветровалов, вырубок и гарей Евразии.

**BIDENTETEA TRIPARTITAE** Тх. 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.

**ORYZETEA SATIVAE** Miyawaki 1960

Сорная растительность рисовых полей.

**PUCCINELLIO-HORDEETEA JUBATI** Mirkin in Gogoleva et al. 1987

Рудеральные сообщества солонцеватых почв Восточной Сибири.

**MATRICARIO-POETEA ARCTICAE** Ishbirdin 2002

Антропогенные и эрозиофильные сообщества Арктики и Гипоарктики.

## АЗОНАЛЬНЫЕ ПОЙМЕННЫЕ И ЗАБОЛОЧЕННЫЕ ЛЕСА И СООБЩЕСТВА КУСТАРНИКОВ

**SALICETEA PURPUREAE** Moor 1958

Пойменные прирусловые ивово-тополевые леса и кустарниковые сообщества Западной Евразии.

***SALICETEA SCHEWERINII*** Achtyamov 2001

Прирусловые ивовые, чозениевые и тополевые леса Дальнего Востока, викарирующие по отношению к *Salicetea purpureae*.

***POPULETEA LAURIFOLIO-SUAVEOLENTIS*** Hilbig 2000

Пойменные тополевые леса степной зоны южной Сибири и Центральной Азии

СООБЩЕСТВА БРИОФИТОВ

***PLATYHYPNIDIO-FONTINALIETEA ANTIPYRETICAE***

Philippi 1956

Водные и прибрежноводные сообщества мохообразных ручьев равнинных и субальпийских регионов Европы

***CLADONIO DIGITATAE-LEPIDOZIETEA REPTANTIS*** Ježek et Vondráček 1962

Моховые сообщества, развивающиеся на гнилой древесине, а также на основаниях стволов живых деревьев.

***FRULLANIO DILATATAE-LEUCODONTETEA SCIUROIDIS*** Mohan 1978

Эпифитные бриосообщества, развивающиеся на стволах живых деревьев преимущественно с нейтральной реакцией коры.

***HYLOCOMIETEA SPLENDENTIS*** Marstaller 1992

Моховые сообщества, развивающиеся на валеже в лесных фитоценозах.

Лит.: Ермаков, 2012.

**СИНУЗИЯ** – часть *растительного сообщества*, обособленная морфологически, фитоценологически, экологически и биологически. Синузии могут быть выделены только в лесах, при этом их объемы совпадают с ярусами (см. *Структура растительного сообщества*). В современной науке о растительности понятие «синузия» используется крайне редко.

Лит.: Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**СИНЭКОЛОГИЯ** – раздел экологии об отношениях сообществ (в том числе *растительных сообществ*) с условиями среды. В состав синэкологии входят многие разделы *фитоценологии*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ И.Г. СЕРЕБРЯКОВА.** Система построена на эколого-морфологическом принципе: учитывается облик (габитус) растения, включая надземные и подземные органы. Общая структура системы следующая. Все разнообразие форм растений разбивается на 4 отдела: древесные растения, полудревесные растения, наземные травы, водные травы. Соответственно, каждый отдел разбит на типы (их общее число 8) – деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички, поликарпические травы, монокарпические травы, земноводные травы, планктонные и водные травы. Каждый тип, в свою очередь, разделен на множество более мелких единиц. В табл. 25 приведены типы жизненных форм.

Таблица 25

**Система жизненных форм растений И.Г. Серебрякова (фрагмент)**

Тип жизненной формы	Определение	Примеры
1	2	3
Деревья	Растения высотой более 5 м, длительность жизни десятки и сотни лет	Дуб ( <i>Quercus robur</i> ), липа ( <i>Tilia cordata</i> ), ель ( <i>Picea obovata</i> ), сосна ( <i>Pinus sylvestris</i> )
Кустарники	Растения с одревесневшим стеблем и высотой до 5 м, длительность жизни 10–20 лет	Бересклет бородавчатый ( <i>Euonymus verrucosa</i> ), лещина ( <i>Corylus avellana</i> ), жимолость ( <i>Lonicera tatarica</i> )
Кустарнички	Растения высотой до 50 см, длительность жизни 10–20 лет	Брусника ( <i>Vaccinium vitis-idaea</i> ), черника ( <i>Vaccinium myrtillus</i> ), клюква ( <i>Oxycoccus microcarpus</i> )
Полукустарники	Растения, у которых древесными являются только подземные части и основания побегов, основная часть травянистая и ежегодно отмирает	Ракитник ( <i>Cytisus ruthenicus</i> ), дрок красильный ( <i>Genista tinctoria</i> ), многие виды полыни ( <i>Artemisia</i> )
Однолетние травы	Травянистые растения с длительностью жизни не более 1 года	Ярутка полевая ( <i>Thlaspi arvense</i> ), щетинник сизый ( <i>Setaria viridis</i> ), марь белая ( <i>Chenopodium album</i> )

1	2	3
<p>Многолетние травы:</p> <p>а) стержнекорневые и кистеко­рневые</p> <p>б) дерновинные: – рыхлокустовые</p> <p>– плотнокустовые</p> <p>в) корневищные – длиннокорневищные</p> <p>– короткокорневищные</p> <p>г) с ползучими побегами</p>	<p>Корневая система стержнево­го или кистевого вида</p> <p>Число побегов не превышает 50, они собраны в рыхлый куст</p> <p>Многочисленные побеги собраны в плотный куст, их число может достигать нескольких сотен</p> <p>Корневища длинные (более 5 см)</p> <p>Корневища короткие (менее 5 см)</p> <p>Надземные ползучие побеги могут быть длинными или короткими</p>	<p>Кровохлебка лекарственная (<i>Sanguisorba officinalis</i>), герань луговая (<i>Geranium pratense</i>), щавель конский (<i>Rumex confertus</i>)</p> <p>Овсяница луговая (<i>Festuca pratensis</i>), ежа сборная (<i>Dactylis glomerata</i>), типчак (<i>Festuca valesiaca</i>), ковыль (<i>Stipa</i>), щучка дернистая (<i>Deschampsia cespitosa</i>)</p> <p>Кострец безостый (<i>Bromopsis inermis</i>), пырей ползучий (<i>Elytrigia repens</i>), Полевица гигантская (<i>Agrostis gigantea</i>), мятлик луговой (<i>Poa pratensis</i>)</p> <p>Клевер ползучий (<i>Trifolium repens</i>), будра плющевидная (<i>Glechoma hederacea</i>), вербейник монеточный (<i>Lysimachia nummularia</i>)</p>
Водные травы	Макрофиты: плейстофиты, гидатофиты, гелофиты	Ряска малая ( <i>Lemna minor</i> ), кувшинка ( <i>Nymphaea</i> ), рдест ( <i>Potamogeton</i> ), сусак зонтичный ( <i>Butomus umbellatus</i> )

Лит.: Серебряков, 1962; Жмылев и др., 2005.

**СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ К. РАУНКИЕРА.** Эта система была создана в начале XX в. и неоднократно изменялась и дополнялась другими исследователями, однако сохранялся основной принцип выделения типов *жизненных форм*: учитывалось положение зимующих органов с почками возобновления относительно поверхности почвы.

Различаются пять типов жизненных форм (рис. 32):

– 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 толь-

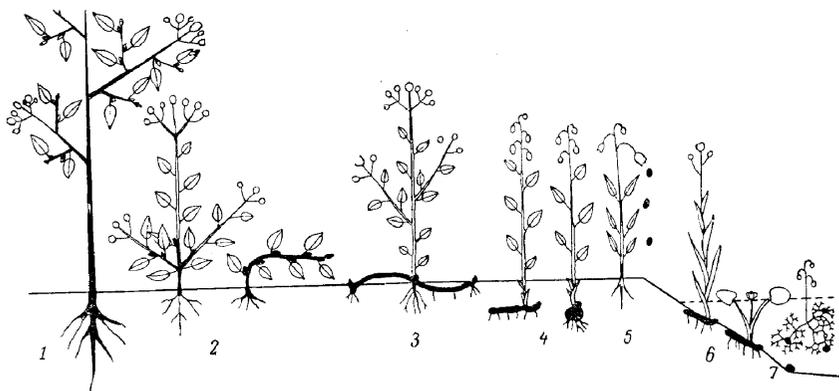


Рис. 32. Жизненные формы растений по К. Раункиеру: 1 – фанерофит; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофит; 4 – геофиты; 5 – терофит; 6, 7 – гидрофиты (черным выделены зимующие части)

ко нижние части ветвей, а верхушки отмирают – раkitник (*Cytisus ruthenicus*), дрoк красильный (*Genista tinctoria*), некоторые виды полыни (*Artemisia*);

– гемикриптофиты (от геми – полу, криптоc – скрытый). Почки возобновления находятся у поверхности почвы. К ним относится 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 большие 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 гидрофиты с зимующими органами на дне водоемов (все виды *макрофитов*);

– 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 glauca*), марь белая (*Chenopodium album*) и др.

Система жизненных форм растений К. Раункиера наиболее эффективно используется при сравнении разных *типов растительности* (биомов, см. табл. 26).

Таблица 26

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

Биом	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	27
Пустыня	0	4	17	6	73

Детальный вариант системы жизненных форм на основе принципов К. Раункиера составлен Д. Мюллер-Дембуа (D. Müller-Dombois) и Х. Элленбергом (H. Ellenberg): каждый тип разбит на варианты жизненных форм, составляющих иерархию из пяти уровней.

**Лит.: Горышина, 1969; Уиттекер, 1980; Жмылев и др., 2005.**

**СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА** – представленность в *растительном сообществе* видов растений (список видов). Характеризуется показателем *видового богатства растительного сообщества* и спектрами видового состава, которые строятся так же, как при изучении состава флор (см. *Методы анализа состава флоры*).

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**СОХРАНЕНИЕ ФИТОРАЗНООБРАЗИЯ.** Система сохранения *фиторазнообразия* является одновременно и системой сохранения *биоразнообразия*.

Существуют три основных подхода к сохранению фиторазнообразия, которые могут быть реализованы на уровне видов и на уровне сообществ (табл. 27):

Таблица 27

**Формы и уровни сохранения фиторазнообразия**

Форма сохранения	Уровень охраны	
	популяционно-видовой	сообществ и экосистем
Рациональное использование	Экологическое нормирование использования популяций ресурсных растений	Экологическое нормирование использования естественных сообществ и экосистем (определение предельно допустимых пастбищной нагрузки, лесосеки, сброса загрязняющих веществ в водные экосистемы и др.).
Собственно охрана	Составление Красной книги. Запрет на использование охраняемых видов. Сохранение видов в ботанических садах. Создание банков генов	Составление Зеленой книги. Организация охраняемых природных территорий. Мониторинг флоры в охраняемых территориях
Восстановление	Реинтродукция редких видов в природные экосистемы	Восстановление нарушенных сообществ

**рациональное использование.** Виды и сообщества, в состав которых они входят, используются в режиме неистощительного (рационального) природопользования, девиз которого – «Охраняй используя и используй охраняя». Рациональное использование подчиняется экологическим нормативам, т.е. предельно допустимым антропогенным нагрузкам, которые не подрывают самовосстановительного потенциала популяций и сообществ;

**охрана в узком смысле.** Запрещается использование охраняемых видов и сообществ;

**восстановление популяций и сообществ.** Этот подход в последнее время активно развивается в рамках *восстановительной экологии*.

Разделение «охраны в узком смысле» и «рационального использования» относительно. На территориях с мягкой охраной (в национальных и природных парках, в буферных зонах заповедников) организуется экологический туризм. На территории парков создаются агрозоны, где пашня и естественные кормовые угодья используются в экологически безопасном режиме: на пашне возделываются сельскохозяйственные культуры без использования пестицидов; пастбища используются для коневодства. При этом сохраняются закрытые зоны, в которые вход туристам полностью запрещен.

Стирание грани между охраной и рациональным использованием является современной парадигмой охраны биоразнообразия («вместо охраны природы от человека – охрана природы для человека»). Без этого невозможно увеличивать площадь охраняемых природных территорий (ОПТ). Встраивание системы охраны биоразнообразия в социально-экономическое развитие регионов снимает накал отношений между местным населением и администрацией ОПТ.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2004; Тишков, 2013.**

**СРЕДЫ ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ** – главные варианты условий среды, в которых обитают растения (табл. 28).

Таблица 28

**Сравнение сред жизни растений**

Характеристика	Среды жизни			
	водная	почвенная	наземно-воздушная	организменная
Плотность	Высокая	Сравнительно высокая	Низкая	Высокая
Разнообразие условий среды	Низкое	Умеренно высокое	Высокое	Очень низкое
Лимитирующие факторы	Содержание кислорода, ЭМП, свет, содержание токсичных солей, рН, давление водяного столба	Вода, ЭМП, токсичные соли, кислород, рН	Вода, температура, гравитация, свет	Иммунный ответ хозяина
Основные группы растений	Планктон – парящие организмы (микроскопические водоросли), макрофиты (сосудистые растения в водоемах)	Корни сосудистых растений, заростки споровых растений (хвощей, плаунов, папоротников), протонемы и ризоиды мхов	Разнообразные растения, в первую очередь цветковые и голосеменные, а также папоротники, плауны, хвощи, мхи и лишайники	Растения-паразиты и полупаразиты
Разнообразие видов	Невысокое	Высокое	Высокое	Низкое

Лит.: Миркин, Наумова, 2005, 2011.

**СТЕПИ (Башкортостана; класс *Festuco-Brometea*)** – травяные *растительные сообщества* ксерофитов. Для них характерна фенологическая пауза во второй половине лета, когда вследствие засухи прекращается рост растений. В конце лета – начале осени степь вновь оживает, и растения активно растут (см. *Сезонная изменчи-*

вость растительного сообщества). Основу степных растительных сообществ составляют дерновинные злаки – типчак (*Festuca valesiaca*), овсяница ложноовечья (*F. pseudovina*), ковыли (*Stipa*), овсец пустынный (*Helictotrichon desertorum*). На фоне злаков разнообразны и обильны виды разнотравья – вероника колосистая (*Veronica spicata*), подмаренник настоящий (*Galium verum*), василистник малый (*Thalictrum minus*), полынь шелковистая (*Artemisia sericea*), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), зопник клубненосный (*Phlomooides tuberosa*), шалфей степной (*Salvia stepposa*) и бобовых – клевер горный (*Amoria montana*), люцерна румынская (*Medicago romanica*), виды родов остролодочник (*Oxytropis*) и астрагал (*Astragalus*). В состав степных сообществ могут входить кустарники – карагана кустарниковая (*Caragana frutex*), спирея городчатая (*Spiraea crenata*), миндаль низкий (*Amygdalus nana*), вишня кустарниковая (*Cerasus fruticosa*) и др. Видовое богатство растительных сообществ степей может достигать 80–100 видов на 100 м<sup>2</sup>.

Степи представляют растительные сообщества G-B модели (см. Полимодельная концепция организации растительных сообществ). Обязательным условием их существования является умеренный выпас крупных фитофагов (в прошлом – тарпанов и сайгаков, в настоящее время – скота) или сенокосение. При отсутствии выпаса или сенокосения степи деградируют – зарастают кустарниками и корневищными злаками (пыреем ползучим – *Elytrigia repens*, вейником наземным – *Calamagrostis epigeios* и др.).

В XVIII–XIX вв. большая часть равнинных степей на черноземах была освоена в пашню, значительная часть степей была уничтожена в 1960-х гг. при освоении целинных земель. В настоящее время степи сохранились только на землях, непригодных для пахотного использования. Основные массивы степей расположены в Зауралье, в Предуралье они встречаются небольшими участками по южным склонам. В настоящее время площадь степей вновь начала увеличиваться за счет выведения из пахотного использования низкопродуктивных земель. На таких участках степи восстанавливаются в ходе сукцессии на залежи или сукцессии в травосмесях.

Различаются следующие основные варианты степей.

**Типичные степи.** Эти сообщества расположены в степной зоне и по южным склонам в южной части лесостепной зоны. Основу травостоев составляют дерновинные злаки – ковыль Залесского (*Stipa*

zalesskii), ковыль красивейший (*S. pulcherrima*), овсец пустынный (*Helictotrichon desertorum*), типчак (*Festuca pseudovina*), с которыми сочетается степное разнотравье – лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), подмаренник русский (*Galium rutchenicum*), вероника колосистая (*Veronica spicata*) и др., а также бобовые – виды родов астрагал (*Astragalus*) и остролодочник (*Oxytropis*), эспарцет сибирский (*Onobrychis sibirica*), люцерна (*Medicago romanica*), клевер горный (*Amoria montana*). В южной части Зауралья снижается участие разнотравья и появляется ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana*).

**Северные степи.** В лесостепной зоне, особенно в северной части Зауралья и на Северо-Востоке республики с ковылями перистым (*Stipa pennata*) и узколиственным (*Stipa tirsia*) и типчаком (*Festuca valesiaca*) сочетаются виды не только степного разнотравья – адонис весенний (*Adonis vernalis*), прозанник крапчатый (*Trommsdorfia maculata*), василек шероховатый (*Centaurea scabiosa*), но и лугового разнотравья – нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*), а также бобовых – горошек мышиный (*Vicia cracca*), клевер луговой (*Trifolium pratense*) и др.

Большая часть северных и особенно типичных степей связана с неразвитыми скелетными почвами. Поэтому в их составе обычны петрофиты – онома простейшая (*Onosma simplicissima*), астра альпийская (*Aster alpinus*), мордовник Мейера (*Echinops meyeri*), полынь замещающая (*Artemisia commutata*), василек сибирский (*Centaurea sibirica*), виды рода чабрец (*Thymus*), бурачок извилистый (*Alyssum tortuosum*) и др. На выходах горных пород в южной части степной зоны распространены горноколосник (*Orostachys spinosa*) и гвоздика иглолистная (*Dianthus acicularis*).

Кроме того, в южной части степной зоны Башкортостана на солонцовых черноземах встречаются **солонцовые степи (класс Festuco-Puccinellietea)**, для которых характерны кермек Гмелина (*Limonium gmelinii*) и полынь Лерха (*Artemisia lerchiana*). Поскольку над солонцовым горизонтом имеется слой незасоленной почвы, то в состав солонцовых степей могут входить обычные степные виды. При этом чем глубже расположен солонцовый горизонт, тем разнообразнее состав степного сообщества.

**Рациональное использование степей.** В 1970–1980-е гг. значительная часть степных сообществ республики была нарушена ин-

тенсивным *выпасом*, что привело к развитию *пастбищной дигрессии* и доминированию в сообществах типчака, полыни австрийской (*Artemisia austriaca*), ковыля-волосатика (*Stipa capillata*). В 1990-е гг. вследствие снижения поголовья скота и увеличения площади естественных кормовых угодий за счет выведения из использования малопродуктивной пашни ситуация улучшилась, и начался процесс восстановления степей – *постпастбищная демультификация*.

Для рационального использования степей нужно регулировать пастбищные нагрузки (измеряются численностью поголовья скота на 1 га пастбища). Количество пасущегося скота не должно превышать пастбищную емкость (предельно допустимое поголовье скота на 1 га пастбища) степи, что позволит сообществам восстанавливаться после каждого стравливания.

**Лит.: Наумова и др., 2011.**

**СТРАТЕГИИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ.** Все культурные растения и *сегетальные сорные растения* относятся к эксплерентам (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*). Н.И. Вавилов считал, что культурные растения – выходцы из среднегорного пояса, где их предки произрастали на осыпях. В этих условиях многолетники жить не могут, и выживают лишь однолетние растения-эксплеренты, успевающие дать семена до следующего акта нарушения сообщества новой порцией осыпного материала.

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

Высокопродуктивные культурные растения для возделывания требуют очень больших затрат энергии (на обработку почвы, полив, удобрение, защиту от вредителей и сорняков и т. д.). Это направление селекции на повышение эксплерентности было особенно характерно для периода зеленой революции, которая прошла в странах тропического и субтропического пояса в 1960–1970-х гг. и позволила резко увеличить сбор зерна, но нанесла существенный ущерб состоянию окружающей среды.

С 1980-х гг. получила распространение адаптивная селекция, задачей которой является восстановление у культурных растений свойств патиентности и виолентности (т.е. переход от создания «сортов-рекордсменов» к «сортам-труженикам»). Это позволяет возделывать новые сорта с меньшими затратами энергии, так как растения могут переносить засуху, устойчивы к грибным болезням, отрастают при поедании части их листовой массы *фитофагами*, способны конкурировать с *сегетальными сорными растениями*. Свой вклад в повышение адаптивности растений вносит биотехнология: получение генетически модифицированных растений (ГМР).

**Лит.: Жученко, 1988; Миркин, Наумова, 2012.**

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

В соответствии с *системой стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма* мохообразные могут быть отнесены к категориям эксплерентов (например, *Leptobryum pyriforme*, *Tortula truncata*, *Funaria hygrometrica*) и патиентов (*Grimmia pulvinata*, *Andreaea rupestris*). Для значительного числа видов характерна вторичная стратегия пациент-эксплерент.

В настоящее время бриологи используют систему жизненных стратегий бриофитов, одним из ключевых критериев которой является их реакция на изменения окружающей среды [Баишева, 2012]. Учитываются такие признаки, как продолжительность жизни гаметофита, размер спор и величина репродуктивного усилия. Обобщенная характеристика типов стратегий этой системы дана в табл. 29. Среди эпифитов и эпиксиллов преобладают виды со стратегией колонистов и челноков, среди эпигейных и эпилитных видов – многолетние стайеры. Среди печеночников преобладают виды со стратегией челноков.

**Лит.: Баишева, 2012.**

Сравнительная характеристика типов стратегий мохообразных  
[по: Байшева, 2012.]

Признак	Типы стратегий							доминанты	стайеры	доминанты
	беженцы	колонисты		челноки			многoletние			
		истинные	пионерные	однолетние	краткоживущие	многoletние				
Размер спор, <i>мкм</i>	менее 20	менее 20	менее 20	25-50 (200)	25-50 (100)	более 25	менее 20	более 20	более 20	
Продолжительность жизни	короткая (до 1 года)	средняя	длинная	короткая (до 1 года)	средняя	длинная	длинная	длинная	длинная	
Интенсивность спороношения	высокая	высокая	высокая	высокая	высокая	высокая	низкая	низкая	низкая	
Наличие органов вегетативного размножения	нет	есть	есть	нет	нет	иногда есть	нет	нет	нет	
Представленность в субстратных группах										
эпифиты	-	-	-	-	-	+++	-	-	-	
эпиксилы	-	+	-	-	-	+	+	+	-	
эпигей	+++	+++	-	+++	+++	-	+++	+++	+++	
эпилиты	-	+	+++	-	-	-	+	+	-	
Пример	<i>Funaria hygrometrica</i>	<i>Bryum argenteum</i>	<i>Andreaea rupestris</i>	<i>Physcomitrium pyriforme</i>	<i>Tayloria Splachnoides</i>	<i>Orthotrichum speciosum</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>	<i>Sphagnum spp.</i>	

**СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ Л.Г. РАМЕНСКОГО – ДЖ.Ф. ГРАЙМА.** Эта система отражает адаптации растений к условиям разной степени благоприятности и нарушениям. При выделении типов стратегий Грайм большое внимание уделял показателю относительной скорости роста – отношению прироста фитомассы за единицу времени к уже накопленной фитомассе (RGR – relative growth rate). Различаются три первичных типа стратегий и четыре *вторичных типа стратегий*. Кроме того, некоторые виды растений обладают свойством *пластичности стратегий*.

В углах «треугольника» (рис. 33) расположены три первичных типа стратегий (они охарактеризованы в табл. 30):

**тип С** (от англ. competitor – конкурент) – виолент, силовик, «лев». Это мощные растения, чаще деревья, кустарники или высокие травы (например, *Phragmites australis*). Виоленты обладают запасом питательных веществ, позволяющим быстро разворачивать листья, высокой относительной 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 (засуха, засоление, дефицит света или ресурсов минерального питания, холодный климат и т. д.). Пациенты обладают низкой относительной скоростью роста. Они формируют сообщества S-модели (см. *Полимодельная концепция организации растительных сообществ*). В силу низкого уровня конкуренции в этих сообществах объемы реализованной и фундаментальной экологических ниш у пациентов совпадают;

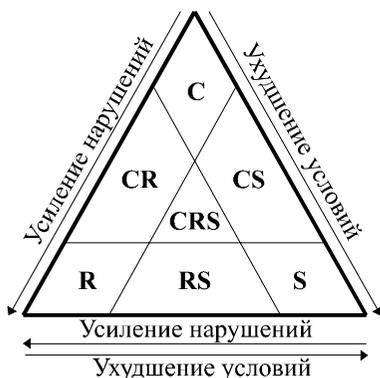


Рис. 33. Система типов стратегий растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма

Усиление нарушений

Ухудшение условий

Усиление нарушений

Ухудшение условий

С

CR

CS

CRS

R

RS

S

**тип R** (от англ. ruderal – сорный) – эксплерент, рудерал, «шакал».

## Сравнительная характеристика типов стратегий растений

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

Это растения, обладающие слабой конкурентной способностью и произрастающие в нарушенных местообитаниях (пустыри, обочины дорог, пахотные земли и др.). Они обладают высокой морфологической пластичностью и могут иметь карликовую форму (см. *Пластичность популяций*). Эксплеренты могут входить и в состав некоторых ненарушенных сообществ, в которых используют временно появляющиеся свободные ресурсы. Так, в лесу весенние *эфмероиды* используют ресурсы света до распускания листьев на деревьях. В пустыне однолетники-эфмеры 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 эфмероиды) или *банка семян* (пустынные эфмеры). К эксплерентам относится большин-

ство культурных растений (см. *Стратегии культурных растений*). В силу низкой конкурентной мощности видов реализованная ниша эксплерентов приближается к нулю.

**Лит.: Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.**

**СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ ДЖ. МАКЛИОДА – Э. ПИАНКИ.** По способу выживания растения разделяются на «пролетариев» и «капиталистов» (McLeod, 1884; по: Hermy, Stieperaere, 1985). Растения-«капиталисты» затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, они уходят под зиму с капиталом фитомассы многолетних тканей древесных стволов и ветвей, корневищ, клубней, луковиц и пр. Растения-«пролетарии» зимуют в стадии семян, т.е. без «капитала», а вся энергия затрачивается на размножение. Макклиод считал, что «пролетарии» – это, как правило, ветроопыляемые растения, а «капиталисты» – насекомоопыляемые. Однако имеется значительное число «капиталистов» с ветроопылением (хвойные, ковыли в степях и др.) и, наоборот, часть «пролетариев» опыляется насекомыми (сорные и рудеральные виды из семейства Brassicaceae). Тем не менее именно ветроопыление большинства *инвазивных видов* позволяет им заселять антропогенно нарушенные местообитания, где состав насекомых-опылителей может быть резко обеднен. Повышение доли ветроопыляемых растений, видимо, можно рассматривать как один из параметров для оценки интенсивности процесса *синантропизации растительности*.

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

**Лит.: Пианка, 1981; Миркин, Наумова, 2012.**

**СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА (синморфология)** – характер распределения фитомассы в *растительном сообществе*. Различаются *вертикальная структура растительного сообщества*, *горизонтальная структура растительного сообщества*. Кроме того, как структура рассматриваются *регенерационные мозаики растительных сообществ* и *циклическая изменчивость растительных сообществ*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**СУКЦЕССИИ В ТРАВΟΣМЕСЯХ.** Травосмеси (*поликультуры* многолетних трав) используются для улучшения кормовых угодий, создания газонов, задернения промышленных отвалов. Поскольку невозможно создать искусственные *растительные сообщества*, равновесные с окружающей средой, в травосмеси с момента ее создания начинается *вторичная автогенная сукцессия*. Эта сукцессия может быть подразделена на три стадии:

1) инициальная стадия с господством эксплерентов (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*). Под влиянием обработки почвы из *почвенного банка семян* и вегетативных зачатков развиваются сеgetальные виды (см. *Сеgetальные растительные сообщества*) и рудеральные виды (см. *Рудеральные растительные сообщества*). Продолжительность стадии – один-два года. При очень высоких нормах высева культурных трав (например, в практике газонного хозяйства) эта стадия может быть купирована;

2) стадия с доминированием высеянных трав (период продуктивного долголетия травосмеси). Продолжительность этой стадии зависит от степени соответствия высеянных видов условиям почвы, климата и режима удобрений и может составлять от одного-двух до десяти и более лет. Продление этой стадии является конечной целью работ луговодов по оптимизации состава травосмесей. В многовидовой травосмеси состав доминантов на этой стадии последовательно меняется (рис. 34).

В приведенном примере в ходе сукцессии на стадии доминирования высеянных трав последовательно сменяли друг друга клевер, рыхлокустовые злаки и корневищный злак кострец безостый;

3) стадия внедрения спонтанных видов (луговых и степных). Сукцессия на этой стадии напоминает *сукцессию на залежах*, протекающую «под покровом многолетних трав».

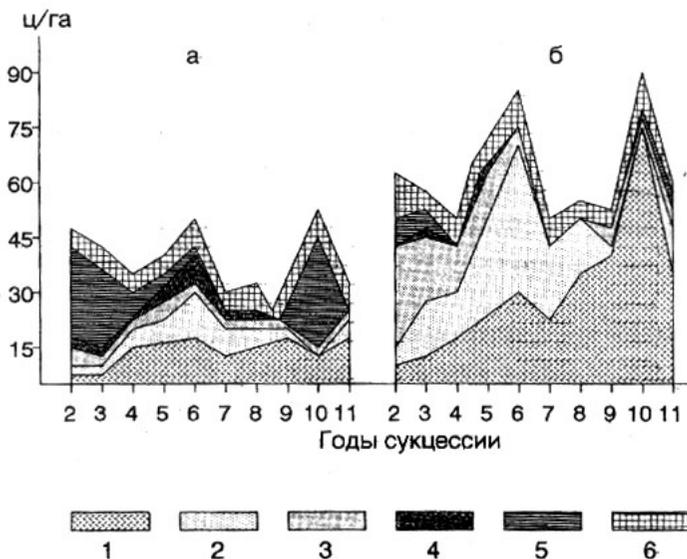


Рис. 34. Пример сукцессии в травсмеси: 1 – коострец безостый, 2 – ежа сборная, 3 – овсяница луговая, 4 – люцерна желтая, 5 – клевер луговой, 6 – тимофеевка луговая; а – контроль, б – удобрение ( $N_{60}P_{60}K_{60}$ )

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**СУКЦЕССИИ ЗАРАСТАНИЯ ВОДОЕМОВ И РАЗВИТИЯ БОЛОТ.** При зарастании водоема, когда его чаша заполняется отмирающими растениями и повышается уровень дна, условия для роста растений улучшаются в соответствии с моделью благоприятствования (см. *Полимодельная концепция экологической сукцессии*), и на смену плавающим *макрофитам* (плейстофитам и гидатофитам) приходят высокие полупогруженные растения – гелофиты. Часто в процессе зарастания озера участвуют сплавины – ковры растительности, плавающие на воде и качающиеся под ногами. Постепенно озеро полностью зарастает и превращается в низинное (эвтрофное) болото, на котором начинается процесс накопления торфа и поселяются осоки, ивы (*Salix cinerea*) и ольха черная (*Alnus glutinosa*; рис. 35).

В дальнейшем сукцессия протекает в соответствии с моделью толерантности. Год от года мощность слоя торфа увеличивается, и

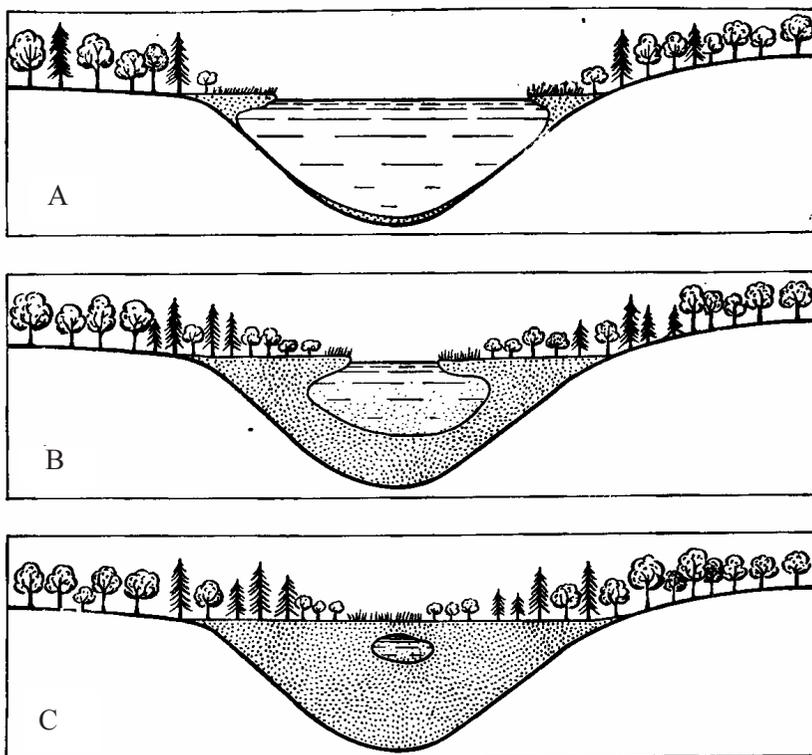


Рис. 35. Сукцессия зарастания озера и формирования болота [по: Уиттекер, 1980]  
А, В, С – стадии сукцессии

корни растений уже не достигают почвы. Растения переходят на питание за счет торфа. Минерализация торфа происходит медленно и не до конца, и потому каждому новому поколению растений достается все меньше элементов минерального питания. На смену растениям, требовательным к условиям питания, приходят виды, приспособленные к росту в условиях ограниченных минеральных ресурсов – береза пушистая (*Betula pubescens*), вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*), и формируется переходное (мезотрофное) болото.

При дальнейшем нарастании торфяного слоя условия питания еще больше ухудшаются, все болото покрывается сфагновыми мхами, и переходное болото превращается в верховое (олиготрофное) болото.

На нем появляется толерантная карликовая форма сосны (*Pinus sylvestris* f. *pumila*), а также клюква (*Oxycoccus palustris*) и другие растения из семейства вересковых – багульник болотный (*Ledum palustre*), болотный мирт (*Chamaedaphne calyculata*), подбел (*Andromeda polifolia*). Полный сукцессионный ряд наблюдается только в зоне тайги, в более южных районах сукцессия достигает только стадии низинного болота.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**СУКЦЕССИИ ЗАРАСТАНИЯ СКАЛ.** В ходе этих сукцессий смена видов связана с постепенным улучшением условий среды, то есть соответствует модели благоприятствования (см. *Полимоделная концепция экологической сукцессии*). Именно такие сукцессии изучал Ф. Клементс, сформулировавший концепцию моноклимакса (см. *Концепция климакса в растительности*). В процессе зарастания скал он выделял стадии накипных лишайников, кустистых лишайников и мхов, трав, кустарников, деревьев. Растения (и, разумеется, связанные с ними гетеротрофные организмы) в ходе этой сукцессии преобразуют горную породу и создают *почву*. По мере улучшения условий среды возрастает биологическая продуктивность (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*), усложняется структура (появляется ярусность) и повышается *видовое богатство растительного сообщества*. В ходе сукцессии возрастает *конкуренция видов в растительном сообществе*, вследствие чего модель благоприятствования сменяется моделью толерантности.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**СУКЦЕССИИ НА ДЮНАХ.** На приморских или приречных отложениях песка происходит *экологическая сукцессия*, снижающая уровень подвижности субстрата, вегетативно-подвижные злаки и осоки сменяются кустарниками и деревьями. Хорошо изучены сукцессии зарастания дюн у озера Мичиган (США). Установлены три стадии сукцессии: пионерная – сообщества с доминированием злака *Ammophila breviligulata* (100 лет), вечнозеленые кустарники и дерновинные злаки (300 лет), сосновый лес из *Pinus banksiana* и *P. strobus* (650 лет), климаксовый лес из *Quercus velutina*.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.**

**СУКЦЕССИИ НА ЗАЛЕЖАХ** – восстановительные сукцессии (см. *Вторичные автогенные сукцессии*), протекающие на заброшенных пахотных землях. В период реформ 1990-х гг., когда за счет исключения малопродуктивных земель сократилась площадь пашни, увеличилась площадь залежных земель.

В ходе сукцессии наблюдаются три основных стадии:

1) формирование сообщества *сегетальных сорных растений*, которые разрастаются после устранения культурного растения и прекращения обработки почвы. Эта скоротечная стадия существует 2–3 года;

2) формирование сообщества *рудеральных растений*, семена которых заносятся ветром или имеются в *банке семян в почве*. Стадия имеет продолжительность 5–10 лет;

3) внедрение в состав сообщества выходцев из степной и луговой растительности. В лесной зоне происходит возобновление видов деревьев из числа вторичных пород (береза, осина, ива, ольха и др.). Продолжительность стадии составляет 20–30 лет в зависимости от наличия источников семян.

В ходе сукцессии происходит снижение участия видов-эксплерентов (см. *Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма*) с широкими экологическими амплитудами и замещение их видами *вторичных типов стратегий* (CRS, RS, RC), обладающими более узкими экологическими амплитудами. По этой причине в разных природных зонах на инициальных стадиях сукцессии сообщества имеют сходный видовой состав, однако на более поздних стадиях происходит их дивергенция.

Лит.: *Succession...*, 1990; *Santana et al.*, 2010; Миркин, Наумова, 2012.

### **СУКЦЕССИИ НА ЗАСТЫВШИХ ЛАВОВЫХ ПОТОКАХ.**

На ранних стадиях *экологическая сукцессия* протекает быстро и в соответствии с моделью благоприятствования (см. *Полимодельная концепция экологической сукцессии*). В теплом климате основными преобразователями среды являются бобовые, в первую очередь из рода люпин (*Lupinus*). На поздних стадиях сукцессия замедляется и вследствие возрастания *конкуренции видов в растительном сообществе* и затенения напочвенного покрова деревьями соответствует модели толерантности.

На вулканогенных поверхностях Камчатки характер сукцессии на лавовых потоках определяется количеством вулканического пепла (тефры), высотой над уровнем моря, интенсивностью процессов эрозии и удаленностью от источников семян. Сукцессия проходит стадии пионерных видов трав, мохово-лишайниковых сообществ, редколесий с *Populus suaveolens* и леса с доминированием *Larix cajanderi* и *Betula ermanii*. Продолжительность сукцессии составляет от 150 до 1000 и более лет в зависимости от высоты над уровнем моря.

В холодном климате (например, на лавовых потоках в Исландии) процесс протекает крайне медленно при участии цианобактерий и мхов.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Кораблев, Нешатаева, 2013.**

**СУКЦЕССИИ НА ОБНАЖАЮЩЕМСЯ ДНЕ АРАЛЬСКОГО МОРЯ.** Разрушение экосистемы Аральского моря вследствие чрезмерно высокого водозабора из питающих его рек (Сырдарья, Амударья) происходит в течение последних 50 лет. Уровень моря упал более чем на 20 м, и образовалась обширная пустыня Аралкум площадью более 50 тыс. км<sup>2</sup>. Сформировалась обширная арена для протекания сукцессий – зарастание бывшего дна моря сообществами сосудистых растений. Сукцессия – трехфазная. На первой фазе, продолжающейся около 10 лет, изменения растительности связаны с аллогенными причинами – промыванием песчаных субстратов. В это время формируются сообщества однолетних солянок – лебеды Фомина (*Atriplex fominii*), солероса европейского (*Salicornia europaea*), шведки (*Suaeda acuminata*) и др. На второй стадии начинается автогенный процесс, и формируются сообщества из многолетних солянок – джужгуна (*Calligonum*) и аристиды перистой (*Aristida pennata*). На третьей стадии формируются сообщества кустарников – саксаула (*Haloxylon aphyllum*), селитрянки (*Nitraria schoeberi*), поташника (*Kalidium foliatum*) и эфедры (*Ephedra lomatolepis*) и др. Кроме биотических факторов (особенностей биологии и экологии видов), на характер сукцессии влияет эоловый фактор – накопление песка на поверхности субстрата.

**Лит.: Вухер, Брекле, 2003.**

**СУКЦЕССИИ НА ОБНАЖЕННЫХ ТЕХНОГЕННЫХ СУБСТРАТАХ.** Если порода пригодна как субстрат для жизни рас-

тений, то процесс протекает аналогично *сукцессии зарастания скал*. Если порода не пригодна для существования растений, то человек, руководствуясь принципами *восстановительной экологии*, ускоряет сукцессию в соответствии с моделью благоприятствования (см. *Полимодельная концепция экологической сукцессии*): покрывает поверхность породы слоем гумусированной почвы или торфа, вносит удобрения и высевает травосмесь (последнее практиковали американские экологи при восстановлении растительности после нефтяных разработок на Аляске).

Лит.: Сумина, 2013.

**СУКЦЕССИИ НА СУБСТРАТАХ, ОБРАЗУЮЩИХСЯ ПРИ ТАЯНИИ ЛЕДНИКОВ.** В XIX в. эти сукцессии в Арктике изучал К. Бэр. В последние годы получены новые данные о таких сукцессиях в Норвегии и Исландии, а также в горных системах Центральной Европы. В связи с потеплением климата эти процессы ускорились. В Альпах сукцессии протекают быстро за счет подъема вверх видов из *растительных сообществ* высотных поясов, расположенных ниже. Это ведет к повышению *видового богатства растительных сообществ*.

Лит.: Jurasinski, Kreyling, 2007; Erschbamer et al., 2008; Robbins, Matthews, 2009; Миркин, Наумова, 2012.

**СУКЦЕССИИ СЕГЕТАЛЬНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ.** Эти *аллогенные сукцессии* протекают под влиянием смены возделываемых культур, типов севооборотов и режима контроля популяций *сегетальных сорных растений*. Под влиянием интенсивного химического контроля состав сорных видов обедняется за счет выпадения видов, не устойчивых к действию гербицидов (в основном из числа двудольных растений).

При снижении уровня агротехники происходит обратный процесс обогащения видового богатства *сегетальных растительных сообществ*, который можно рассматривать как *вторичную автогенную сукцессию*. Это можно было наблюдать в России в период экономических реформ 1990-х гг., когда снизились дозы удобрений и пестицидные нагрузки, а на смену отвальной обработке почвы повсеместно пришла более экономичная «безотвалка». Нормой стало нарушение севооборотов и повышение в них доли прибыльных культур –

пшеницы, сахарной свеклы, подсолнечника и др. Например, в Зауралье Башкортостана за 20 лет (1990–2010 гг.) число видов в посевах яровых культур в южной части увеличилось с 8,1 до 12,6, а в северной – с 14,5 до 15,8 на 100 м<sup>2</sup>. Установлено две причины этого явления:

– произошло расширение амплитуды распределения большинства сеgetальных видов по эдафо-климатическому градиенту с севера на юг (виды стали входить в состав более широкозонального ряда сообществ) и агроценоотическому градиенту (с градациями: пары и пропашные культуры, яровые, озимые, многолетние травы). Таким образом, различия видового состава сеgetальных сообществ в разных широтных зонах и на разных стадиях севооборота стали менее существенными;

– снижение уровня контроля состава сеgetальных сообществ привело к внедрению в них видов-апофитов рудеральной ориентации и даже выходцев из луговых и степных растительных сообществ.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**СУКЦЕССИОННАЯ СИСТЕМА** – совокупность *экологических сукцессий* (первичных и вторичных, автогенных и аллогенных), связанных с одним синтаксоном (ассоциацией, союзом, порядком, классом; см. *Синтаксономия*) или одним природным районом. Сукцессионной системе соответствует один климакс (см. *Концепция климакса*). Понятие было предложено С.М. Разумовским при описании концепции моноклимакса. И.Б. Кучеров использовал его в контексте концепции поликлимакса.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ** – единицы, которые используются в картографии растительности. (См. *Ценохоры*).

**ТИПЫ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ ПО И. ХАНСКИ.** Фитоценоотическая активность вида – это его потенциальная возможность расселяться и проявлять свойства *фитоценоотипов* разного ранга. Чем шире экологическая амплитуда вида при его доминировании (в стабильных или нарушенных местобитаниях), тем он считается фитоценоотически более активным.

Показатели активности вида в той или иной мере суммируют постоянство и массовость вида в разных типах *растительных сообществ* (т. е. его эколого-фитоценотический ареал).

Удачным вариантом оценки фитоценотической активности является подход И. Хански (I. Hanski), который разделил все виды на четыре типа (табл. 31).

Таблица 31

**Схема, показывающая принцип разделения видов по И. Хански**

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

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

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

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

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

Система Хански «работает» только в условиях умеренно нарушенной растительности. При значительных нарушениях на большой площади происходит «урбанизация» растительности, и «горожане» выходят на положение «центральных» видов. Эта система неприменима и в условиях растительности пустынь, где отсутствуют доминанты («центральные» виды).

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ТИПЫ ЦЕНОХОР ПО МАСШТАБУ (протяженности в пространстве).** Различаются ценохоры четырех уровней:

– микрокомбинации (от нескольких метров до десятков метров).  
Примеры: *растительность* небольшой карстовой воронки, *экологический ряд* растительных сообществ от вершины гривы к логу в речной пойме;

– мезокомбинации (от сотен метров до нескольких тысяч метров). Примеры: растительность небольшой поймы, экологический ряд растительных сообществ побережья озера;

– макрокомбинации (от нескольких километров до десятков километров). Примеры: растительность крупной поймы шириной больше 3 км, растительность одной горы;

– мегакомбинации (от десятков до сотен километров и более). Примеры: растительность горной системы, растительность *ландшафтов* климатически однородной территории. Эти единицы уникальны и потому используются не при картировании, а при районировании растительности.

Сочетания растительности масштаба микрокомбинаций могут входить в состав мезокомбинаций, масштаба мезокомбинации – в состав макрокомбинаций и т.д.

**Лит.: Грибова, Исаченко, 1972.**

**ТИПЫ ЦЕНОХОР ПО ПРИРОДЕ ОРГАНИЗУЮЩИХ ФАКТОРОВ.** Различаются три типа сочетаний *растительных сообществ* по природе организующих их факторов:

– *экологические ряды*, т.е. сочетания сообществ, которые упорядочены вдоль *комплексного градиента*, опосредованного в пространстве. Например, явления вертикальной зональности в горах, пояса растительности на аласах (Якутия), в ильменах (дельта р. Волги) и др. В этих *ландшафтах* в депрессии расположено озеро, от которого по направлению к возвышенным частям ландшафта изменяются увлажнение и засоление почвы и, соответственно, состав сообществ;

– *серии*, т.е. сочетания сообществ, также упорядоченных вдоль пространственных градиентов, но при условии, что эти ряды являются стадиями *экологической сукцессии*, фиксированными в пространстве. Пример – поясность вдоль берега зарастающего озера (см. *Сукцессии зарастания водоемов и развития болот*). Серией является и растительность речной поймы, где разные сообщества представляют разные стадии развития речной долины. Таким образом, серия – это экологический ряд, но не каждый экологический ряд – это серия. Например, пояса растительности в горах, в котловинах аласов или ильменей не переходят друг в друга;

– комплексы, т.е. сочетания растительности, в которой разные сообщества хаотично чередуются в пространстве. Например, пятнистость растительности на степных участках, где перемежаются пятна солонцовых почв с разной мощностью надсолонцового горизонта. Классический пример комплекса – чередование белополынников (*Artemisia lerchiana*) и чернополынников (*Artemisia pauciflora*) в Прикаспийской низменности, связанное с микрорельефом и пятнистым распределением солей в почве. Комплексы формируются на склонах гор из-за чередования почв разной мощности.

Лит.: Грибова, Исаченко, 1972.

**ТОПОКЛИН** – клинальная схема изменения растительности вдоль пространственных градиентов (высотного, широтного, местного превышения), результат *ординации*. Для построения топоклин необходим массовый материал (*геоботанические описания*, представляющие *растительность* на всем пространственном градиенте), на основе которого определяется постоянство видов в разных классах градиента. Различают *высотные топоклины*, *широтные топоклины* и топоклины на градиентах местного превышения. Кроме того, для построения топоклин растительности гор может использоваться *метод секущихся трансект*.

Пример топоклина по градиенту местного превышения (высоты над уровнем межени в пойме р. Волги) приведен в статье *Методы выделения экологических групп растений*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ТРАНСБИОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВИДОВ В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ** – *взаимные отношения видов в растительном сообществе*, которые осуществляются через посредников, в качестве которых могут выступать растения, *микоризные грибы*, *азотфиксирующие микроорганизмы*, реже животные.

**Посредники – растения.** Ель влияет на мхи (*Pleurozium schreberi* и др.) через посредника – кислицу (*Oxalis acetosella*). Когда в эксперименте обрубались корни ели и кислица получала возможность без конкуренции захватить большее количество почвенных ресурсов, она подавляла мхи, которые практически выпадали из *растительного сообщества*. В то же время в еловом лесу без об-

резки корней (на контроле) разрастание кислицы сдерживалось конкуренцией с елью, корни которой расположены в том же приповерхностном слое почвы, что и у кислицы [Работнов, 1998].

Дуб влияет через сныть (*Aegopodium podagraria*) на эфемероиды (виды родов *Anemone*, *Corydalis*, *Scilla*). В период вегетации эфемероидов листья на деревьях еще не распустились, но летом они через режим освещенности влияют на распределение сныти. Сныть начинает вегетировать рано, и потому на осветленных участках леса, где меньше затеняющее влияние дуба, она подавляет эфемероиды (Т.К. Горышина). В Швеции установлено, что ольха серая (*Alnus incana*), которая плохо поедается фитофагами, снижает поедание растущих рядом деревьев ольхи черной (*A. glutinosa*).

**Посредники – микоризные грибы.** Микоризы разных растений одного вида и разных видов могут формировать микоризные сети, по которым происходит переток элементов питания от одного растения к другому. В то же время микоризы многолетних растений могут подавлять однолетние растения (см. *Микоризные грибы*).

**Посредники – азотфиксирующие микроорганизмы.** Растения, симбиотически связанные с *азотфиксирующими микроорганизмами*, например бобовые, оказывают положительное влияние на другие виды растений (в первую очередь на злаки), улучшая условия обеспечения азотом.

**Посредники – животные.** *Фитофаги* способствуют сохранению в растительном сообществе медленно растущих и плохо поедаемых растений за счет активного выедания их конкурентов из числа быстрорастущих хорошо поедаемых растений.

Известны и «экзотические» варианты таких отношений. Например, отношения муравьев с одним из видов тропических деревьев Амазонии – *Duroia hirsuta*. Обычно тропические леса отличаются очень высоким *видовым богатством растительных сообществ* – на одном гектаре можно насчитать десятки и даже сотни видов деревьев. Однако местное население давно знало о «чертовых садах», где растет только *Duroia*. Оказалось, что «садоводами» являются муравьи, которые живут в полостях стеблей дерева и, чтобы жилищ было больше, уничтожают все другие виды деревьев, впрыскивая в жилки их листьев муравьиную кислоту, которая действует как сильный гербицид.

**Лит.: Работнов, 1998; Горышина, 1969; Онинченко, 2013.**

**ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ.** Абсолютное большинство растений – автотрофы, однако есть некоторое количество растений-гетеротрофов, которые являются паразитами. Примеры – заразиха (*Orobanche*), повилика (*Cuscuta*), петров крест (*Lathraea*), встречающиеся в средней полосе России. В тропических лесах обитает растение-паразит с гигантскими цветками – раффлезия (*Rafflesia*). Они утратили способность к фотосинтезу и питаются за счет растений-хозяев, с которыми связаны присосками.

Кроме паразитов существуют полупаразиты, которые более многочисленны. В средней полосе России они представлены видами семейства норичниковые (*Scrophulariaceae*), наиболее известный род – погребок (*Rhinanthus*), виды которого при массовом развитии снижают урожайность лугов в 2–3 раза. В южной части Европы и Северном Кавказе распространен полупаразит омела (*Viscum album*), живущий на ветвях деревьев.

Полупаразиты сочетают автотрофное питание и паразитирование на корнях (или ветвях) растений-хозяев. При этом если каждый вид растений-паразитов имеет своего «персонального» хозяина, то число видов-хозяев для одного вида полупаразита исчисляется десятками и сотнями. В этом случае нет необходимости в тонком подстраивании метаболизма хозяина и полупаразита, как при абсолютном паразитизме, полупаразит получает от растения-хозяина только неспецифические элементы питания.

Кроме того, есть растения-хищники, дополняющие свое автотрофное питание мелкими животными, которые служат источником азота: росянка (*Drosera*), пузырчатка (*Utricularia*) и др.

**Лит.: Горышина, 1969; Онипченко, 2013.**

**ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ** – раздел науки о растительности, который имеет задачей характеристику экологических факторов (элементарных составляющих среды обитания) и сред жизни (главных совокупностей факторов среды, которые составляют основу жизни особей растений, популяций растений и растительных сообществ). В отличие от географических наук, исследующих окружающую среду (климатологии, геоморфологии, почвоведения и др.), факториальная экология рассматривает все факторы среды в преломлении через их влияние на растения. Особое внима-

ние факториальная экология уделяет *лимитирующим факторам* и *комплексным градиентам* среды.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2005, 2011, 2012.**

**ФИЗИОГНОМИКА** – раздел *науки о растительности*, который исследует морфологические особенности растений, определяющие внешний облик (*синморфологию*) всего *растительного сообщества*, в той или иной мере отражающий условия среды. Вклад в физиогномику внес натуралист Древней Греции Теофраст (первые представления о *жизненных формах растений*). В XIX в. подходы физиогномики развивали А. Гумбольдт (A. Gumboldt), А. Гризебах (A. Grisebach) и Е. Варминг (E. Warming).

Р. Уиттекер различал два основных подхода в физиогномике – выделение *жизненных форм растений* и *форм роста растений*. В отечественной литературе понятие «форма роста» не используется, в обиходе только понятие «жизненная форма». Эти понятия считал синонимами Ж. Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet). Тем не менее в современной науке о растительности представления о жизненных формах и формах роста в значительной мере дивергировали по содержанию. Это во многом связано с работами Я. Баркмана (J. Barkman), который считал, что жизненная форма отражает адаптацию организма к определенному типу местообитаний, а система форм роста имеет морфологические посылки и свободна от требований соответствовать определенному комплексу условий среды. Несмотря на горячую защиту Баркманом «рафинированно морфологической» системы форм роста, она не стала популярной. Наиболее часто используются *система жизненных форм растений К. Раункиера* (C. Raunkiaer) и *система жизненных форм растений И.Г. Серебрякова*.

В последние годы появились понятия «*функциональные типы растений*» и «*функциональные группы растений*», которые являются вариантами *жизненных форм растений*, отражающими физиологические особенности растений и их роль в растительных сообществах.

Физиогномика тесно связана с проблемой *классификации растительных сообществ*. Так, типы жизненных форм используются как критерии при выделении высших единиц *физиономической классификации растительности* (см. также *Биом*).

**Лит.: Уиттекер, 1980.**

**ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ** – область влияния растения на среду. Понятие было предложено А.А. Урановым (1901–1974). Размер фитогенного поля и степень влияния на среду обитания зависят от вида растения, размера особи, ее жизненного и возрастного состояния. Размер фитогенных полей по радиусу у трав измеряется в сантиметрах, у деревьев достигает нескольких метров. Один вид растений в разных частях своего ареала формирует фитогенные поля разного размера: они увеличиваются в области эколого-фитоценотического оптимума и уменьшаются в периферической части распределения вида по градиентам условий среды.

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

Лит.: Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**ФИТОМАССА ПОПУЛЯЦИИ** – суммарный вес всех особей *популяции растений*. Фитомасса популяции равна произведению численности особей на их средний вес. Фитомасса популяции определяется по-разному в зависимости от *жизненной формы* растений. Для трав применяют метод укусов, когда на пробных площадках размером 0,1–1 м<sup>2</sup> срезают весь травостой на уровне почвы, разбирают его по видам растений, взвешивают и далее методом пересчета определяют фитомассу каждого из видов растений на единицу площади, а при необходимости вычисляют фитомассу того или иного вида растения в целом на площадь *растительного сообщества*. В лесных сообществах используется метод модельных деревьев. Такие деревья, типичные для данного сообщества по размеру, спиливают, разделяют на фракции: ствол, боковые ветки, листья, и затем прямым взвешиванием (фитомасса ствола чаще определяется пересчетом на основании объема ствола по специальным таблицам) оцени-

вают вес каждой фракции и вес растения в целом. Общую фитомассу популяции находят пересчетом на основании средней численности деревьев на 1 га.

От величины фитомассы популяции зависит ее роль в растительном сообществе (см. *Фитоценоотипы*).

**Лит.: Злобин, 2009; Злобин и др., 2012.**

**ФИТОРАЗНООБРАЗИЕ** – разнообразие растительного мира, включающее внутрипопуляционное разнообразие особей, разнообразие *популяций растений*, *альфа-разнообразие* растительных сообществ, *бета-разнообразие растительных сообществ*, гамма-разнообразие растительности (см. *Флора*). Основными параметрами оценки фиторазнообразия являются *видовое богатство растительного сообщества*, *синтаксономическое разнообразие*, флора. В соответствии с экологическим постулатом «разнообразие порождает разнообразие» с фиторазнообразием связано разнообразие гетеротрофной биоты.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ФИТОСОЦИОЛОГИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА** – система «имен», которые присваиваются *синтаксонам*, входящим в *синтаксономическую иерархию*. Фитосоциологическая номенклатура строится по подобию с таксономической номенклатурой. Как и в таксономической номенклатуре в фитосоциологической номенклатуре разные классификационные ранги обозначаются окончаниями. Однако если при наименовании таксона указывается автор, то при наименовании синтаксона, кроме автора, указывается еще и дата его установления. Последнее связано с большей условностью синтаксонов по сравнению с таксонами, недостаточной четкостью критериев их различения и потому возможностью появления разных названий для одного и того же типа *растительного сообщества* и одного названия для разных типов растительных сообществ (см. *Принцип множественности синтаксономических решений*). Указание даты позволяет определить приоритетное название. В табл. 32 приведены примеры названий синтаксонов для двух типов растительности – лесной и луговой.

Правила использования фитосоциологической номенклатуры регулируются «Кодексом фитосоциологической номенклатуры» (опуб-

**Пример фитосоциологической номенклатуры  
для двух типов растительности**

Синтаксономический ранг	Окончание	Пример	
		лесная растительность	луговая растительность
Класс	-etea	<i>Quercus-Fagetum</i> Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937	<i>Molinio-Arrhenatheretum</i> R. Tx. 1937 em R. Tx. 1970
Порядок	-etalia	<i>Abietetalia sibiricae</i> Ermakov 2006	<i>Galietalia veri</i> Mirkin et Naumova 1986
Союз	-ion	<i>Aconitum septentrionalis-Piceetum obovatum</i> Martinenko et al. 2008	<i>Trifolium montani</i> Naumova 1986
Подсоюз	-enion	<i>Aconitum septentrionalis-Piceenion obovatum</i> Martinenko et al. 2008	—
Ассоциация	-etum	<i>Cerastium pauciflorum-Piceetum obovatum</i> Martinenko et al. 2008	<i>Filipendula vulgaris-Dactyletum glomeratum</i> Dymina 1989
Субассоциация	-etosum	<i>C. p.-P. o. pulmonarietosum mollis</i> Martinenko et al. 2008	<i>typica</i> Dymina 1989
Вариант	—	<i>Larix sukaczewii</i>	<i>Stipa pennata</i>

ликано 3-е издание, Вебер и др., 2005). Краеугольные положения «Кодекса»: охрана приоритетов синтаксонов, использование *номенклатурных типов (геоботанических описаний)* – для ассоциаций и субассоциаций, ассоциаций – для союзов и подсоюзов, союзов – для порядков, порядков – для классов) и требование документировать любое синтаксономическое решение фитосоциологическими таблицами, включающими полные геоботанические описания.

**Лит.: Вебер и др., 2005.**

**ФИТОСОЦИОЛОГИЧЕСКИЙ СПЕКТР** – долевое (или процентное) соотношение представленности в составе *растительного сообщества* или *флоры* видов, связанных с разными синтаксонами (т.е. входящих в состав их *ценофлор*). Это один из наиболее информативных критериев оценки видовой *состава растительного сообщества*. Например, представленность в составе лугового сообщ-

щества видов порядков *Molinietalia* (влажные луга), *Arrhenatheretalia* (настоящие луга), *Galietaalia veri* (остепненные луга) и *Festucetalia valesiacaе* (луговые степи) свидетельствует об остропеременном режиме увлажнения, а участие видов классов синантропной растительности (*Polygono arenastri–Poetea annuae*, *Artemisietea vulgaris*) – о степени антропогенного влияния и отражает уровень *синантропизации растительности*.

Сложность фитосоциологического спектра может возрастать под влиянием *экотонного эффекта*. На рис. 36 показано изменение фитосоциологического спектра сообществ неморальных лесов Южно-Уральского региона на градиенте теплообеспеченности, который суммирует влияние высоты над уровнем моря и экспозиции.

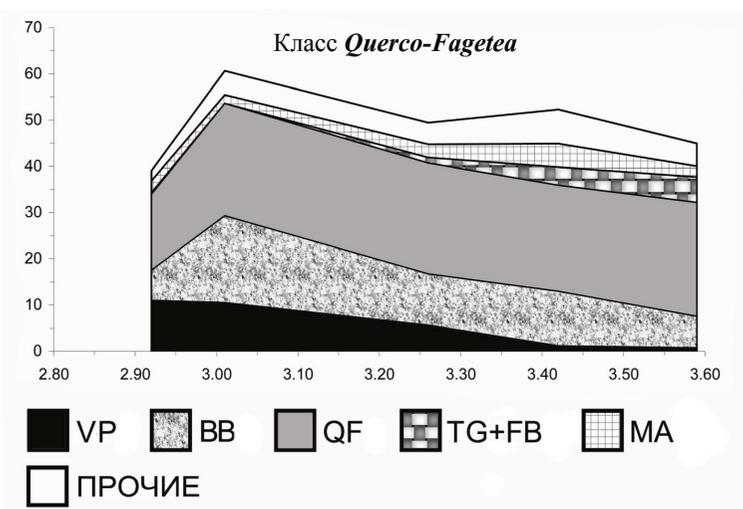


Рис. 36. Изменение видового богатства и фитосоциологического спектра сообществ класса *Quercus-Fagetea* вдоль градиента теплообеспеченности (по Е. Ландольту; VP – *Vaccinio-Piceetea*, BB – *Brachypodio-Betuletea*, QF – *Quercus-Fagetea*, TG – *Trifolio-Geranietea*, MA – *Molinio-Arrhenatheretea*)

При повышении теплообеспеченности снижается вклад видов класса *Vaccinio-Piceetea* (бореальные леса) и увеличивается доля видов гемибореальных лесов класса *Brachypodio-Betuletea*, неморальных лесов класса *Quercus-Fagetea* и «нелесных» видов классов

*Trifolio-Geranietea* (сообщества ксеротермных опушек) и *Festuco-Brometea* (луговые степи).

Лит.: Мартыненко, 2013; Миркин и др., 2013.

**ФИТОФАГИ** – животные, консументы первого порядка, потребляющие живую фитомассу (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*). Фитофаги играют большую роль в жизни любого *растительного сообщества*, но особенно важны для сообществ G-B-модели – степей и саванн (см. *Полимоделная концепция организации растительных сообществ*). При этом в естественных сообществах между растениями и фитофагами формируется *экологическое равновесие*, и далеко не всегда хорошо поедаемое растение проигрывает в конкуренции малопоедаемому. В саваннах, в которых обитают крупные фитофаги (антилопы, жирафы, зебры и др.), хорошо поедаемые растения имеют высокую скорость отрастания и быстро восстанавливаются. Растения с медленным ростом защищены от фитофагов колючками, жестким опушением, горьким вкусом и т.д., и поедаются плохо.

Отношения между растениями и фитофагами носят характер коллективных – «диффузных» коадаптаций («команды к команде»), которые обеспечивают формирование пищевых сетей и возможность быстрого переключения фитофагов с питания растениями одного вида на другой, что способствует гибкому регулированию состава *экосистем*.

Тем не менее любое экологическое равновесие между растениями и фитофагами возможно только в том случае, если наличествует третье звено в пищевой цепи – хищник или паразит (см. *Патогены*), контролирующей плотность популяций фитофага. Попытки создать экологическое равновесие между растениями и фитофагами-оленьями при исключении хищников (отстреле волков на плато Кебаб в США) или при заселении оленьями островов Северного Ледовитого океана, на которых нет хищников, заканчивались крахом популяций фитофагов. Размножившись в соответствии с экспоненциальным законом роста популяций, олени уничтожали растительный покров, после чего резко снижалась их численность.

В то же время фитофаги могут вызывать флюктуации (с повышением роли однолетников или корневищных видов) в естественных сообществах и вызывать сукцессии даже при отсутствии выпаса

домашних животных. Так, в Финляндии увеличение числа диких оленей со 100 до 280 тысяч (1900–1992 гг.) привело к уменьшению роли лишайников и усилению замоховелости за счет разрастания *Pleurozium* и *Dicranum*. Вследствие разрушения лишайникового покрова меняется режим увлажнения почвы, что способствует ее дальнейшему иссушению.

Исключение или резкое изменение влияния фитофагов может привести к деградации некоторых типов сообществ. Известны последствия снижения влияния фитофагов на экосистемы саванн Африки. Под влиянием вируса «коровьей чумы» (rinderpest), который первоначально вызвал болезни у домашнего скота, а затем поразил многие виды диких крупных копытных животных, резко снизилась нагрузка фитофагов на растительность саванны, и в первую очередь на древесно-кустарниковый компонент и его отношения с травяным покровом. Кустарники и деревья стали бурно разрастаться, подавляя травы, что усилило последствия *пожаров*, которые при таком сомкнутом древесном пологе стали более частыми. После пожаров деревья отрастали плохо и замещались кустарниками, корневища которых позволяли им сохраняться во время пожара.

Только в 1970-е гг., когда удалось снять влияние на экосистемы вируса, вылечив от болезни домашний скот, поставивший паразита популяциям диких животных через выделения слюны на пастбищах, где их выпас чередовался, процесс был остановлен. Плотность популяций веткоядных (броузеров) восстановилась, и соответственно стал восстанавливаться баланс между древесно-кустарниковым и травяным компонентами экосистемы саванны.

В Зауралье Башкортостана в 1990–2000-е гг. вследствие снижения поголовья скота на многих участках, удаленных от населенных пунктов, снизилось обилие ковылей, разрослись степные кустарники и корневищные злаки, особенно вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*).

При отсутствии выпаса (или имитирующего его сенокосения) вторичные послелесные луга зарастают лесом.

Таким образом, в естественных экосистемах растения адаптированы к влиянию фитофагов, которые не нарушают ни взаимоотношений растений друг с другом, ни экологического равновесия экосистем.

**Лит.: Риклефс, 1979; Eskelinen, Oksanen, 2006; Malcolm et al., 2009; Kambatuku et al., 2011; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.**

**ФИТОХОРИЯ** – контур растительности одной *территориальной единицы*. Выделяются фитохории, соответствующие ценохорам разного масштаба (см. *Типы ценохор по масштабу*) и организованных разными факторами (см. *Типы ценохор по природе организующих факторов*). Элементарной фитохорией является контур *растительного сообщества*.

Лит.: Грибова, Исаченко, 1972; Миркин, Наумова, 2012.

**ФИТОЦЕНОЛОГИЯ (син. фитосоциология)** – наука в составе междисциплинарного комплекса «*Наука о растительности*». Датой «рождения» фитоценологии считается 1910 г., когда на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе было принято определение *растительной ассоциации*. Фитоценология исследует *растительные сообщества* – модели организации растительных сообществ (см. *Поли모델ная концепция организации растительных сообществ*), *межвидовые взаимоотношения растений*, влияние *гетеротрофов*, *состав растительных сообществ*, *морфологическую структуру растительных сообществ*, *циклические формы динамики (сезонная изменчивость растительного сообщества, разногодичная изменчивость растительного сообщества, экологические сукцессии)*. Центральный раздел фитоценологии – *классификация растительных сообществ (синтаксономия)*.

Лит.: Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**ФИТОЦЕНОТИПЫ** – типы видов по роли в организации *растительных сообществ*. В.Н. Сукачев (1880–1967) различал эдификаторы (доминанты), созидфикаторы (содоминанты), ассектаторы (второстепенные виды). Понятия «фитоценотип» и «*эколого-фитоценотические стратегии растений*» перекрываются, но не идентичны, и дополняют друг друга. Фитоцено типы отражают отношения видов внутри конкретного растительного сообщества, а типы стратегий – генетически предопределенный тип поведения, определяющий роль в растительном сообществе в зависимости от всего комплекса *экологических факторов* (и биотических, и абиотических). В экстремальных условиях, когда растительные сообщества разорваны, и их фитоцено типический режим ослаблен, выделять фитоцено типы неправомерно.

Лит.: Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012.

**ФЛОРА** (син. гамма-разнообразие) – список видов растений на определенной территории. Различают три вида флор.

**Региональная флора** – совокупность видов растений на определенной территории, размер которой исследователь определяет сам. Возможно изучение флоры двора, населенного пункта сельского типа, административного района, города, области, республики, страны, континента. Это наиболее традиционный вид флористических исследований, который позволяет осуществлять биомониторинг – наблюдение за состоянием видов регионов и составлять *Красные книги*.

**Конкретная флора** – флора экологически однородной *фитоохории* крупного масштаба, отражающая «действительно существующие комплексы видов растений». Понятие предложил А.И. Толмачев и развили Б.А. Юрцев и Л.И. Малышев. Величина территории, соответствующая конкретной флоре, может составлять от 100 км<sup>2</sup> в Арктике до 1000 км<sup>2</sup> в тропиках. Метод конкретных флор был популярен в советской флористике в 1970–1980 гг., в последние годы в России он используется редко в связи с трудностью определения территории, соответствующей конкретной флоре.

**Парциальная флора** – фракция флоры, соответствующая группе *эктопов* определенного ранга экологической однородности (например, флора болот, флора меловых обнажений, флора пастбищ и др.). Надежную основу для выделения парциальных флор дает подход Браун-Бланке (см. *Флористическая классификация растительных сообществ*), позволяющий устанавливать *ценофлоры* как совокупности видов, встречающихся в *геоботанических описаниях* одного синтаксона (см. *Синтаксономия*) ранга ассоциации, союза, порядка или класса.

Разработан ряд *методов анализа состава флор*, а также оценки факторов формирования флоры (см. *Количественная флористика*).

**Лит.:** Толмачев, 1986; Юрцев, Камелин, 1991.

**ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (подход Браун-Бланке)** – наиболее распространенный подход к классификации *растительных сообществ*, представляющий «южную традицию» (см. «*Экология экологов*»). Принципы этого подхода были разработаны швейцарским фитосоциологом Ж. Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet) в 1920-е гг. и на их основе в 1930-е гг. были консолидированы классификационные подходы

фитосоциологов Европы. В 1950-е гг. на использование этого подхода перешли фитосоциологи Японии, а в 1980-е гг. – России (см. *Синтаксономия растительности России*). «Временной лаг» распространения подхода в России был связан с особенностями «идеологического климата» в СССР, где флористический подход считался «буржуазным». Распространение подхода Браун-Бланке связано с рядом его бесспорных достоинств:

**последовательный редукционизм.** В логике подхода заложены возможности классифицирования любой растительности вне зависимости от того, дискретна она или непрерывна (см. *Концепция континуума*), так как на всех этапах классификационной процедуры последовательно выбраковываются переходные и редко встречающиеся комбинации видов (см. *Метод классификации растительных сообществ по Браун-Бланке*);

**высокая информативность синтаксонов,** которые отражают главные факторы организации растительных сообществ – экологические условия местообитания и сукцессионный статус (см. *Экологические сукцессии*);

**гибкость критериев классификации.** Флористические критерии могут дополняться физиономическими критериями. Так, доминанты учитываются на рангах класса, ассоциации и более дробных единиц, в особенности фации. Роль физиономических критериев различается в разных типах растительных сообществ. Так, в мало-видовых сообществах пустынь и водных *макрофитов* ассоциации практически соответствуют «формациям» доминантной классификации. Кроме того, при классификации учитываются экотоп и географическое положение растительного сообщества;

**открытость системы, преемственный характер развития классификации.** При развитии синтаксономии возможны любые ее дополнения без разрушения созданной ранее *синтаксономической иерархии*: встраивание новых синтаксонов в уже существующую иерархию, дополнение ее новыми высшими единицами. При этом старое и новое в классификации взаимодействуют, так как меняются оценки диагностической значимости видов, уточняются объем и структура синтаксонов (проводится *синтаксономическая коррекция*);

**использование интеллектуального потенциала исследователя.** Использование интуиции («имплицитного» знания) делает подход Браун-Бланке привлекательным, так как позволяет проявиться

творческой индивидуальности синтаксономиста. Он должен быть наделен и «синтаксономическим тактом» – способностью принимать синтаксономические решения и оценивать правомочность таких решений, принятых коллегами. При этом интуиция исследователя постоянно контролируется правилами классификации;

**развитая система номенклатуры** (см. *Фитосоциологическая номенклатура*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ФУНДАМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША** – это генетически обусловленный объем *экологической ниши*, которую может занять популяция взрослых растений при отсутствии конкуренции. Часть фундаментальной ниши, которую занимает *популяция растений* при наличии конкуренции с прочими видами, называется реализованной нишей. Фундаментальные ниши, как правило, широкие, и в ботанических садах при отсутствии конкуренции (см. *Конкуренция видов в растительном сообществе*) успешно выращиваются растения из разных районов земного шара. Но они нуждаются в защите от более конкурентоспособных в данных условиях видов местной флоры.

Классическими примерами, показывающими различия фундаментальной и реализованной ниш, являются опыты Х. Элленберга по удобрению естественных луговых *растительных сообществ* и искусственных чистых посевов тех видов, которые слагают эти сообщества [Работнов, 1998]. При внесении минеральных удобрений на луга лесной зоны, которые сформировались после расчистки леса на бедных подзолистых почвах, из травостоя выпадают типичные для таких лугов полевица тонкая (*Agrostis tenuis*), овсяница красная (*Festuca rubra*), душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*), и разрастаются бывшие ранее второстепенными видами с небольшой долей количественного участия в травостое ежа сборная (*Dactylis glomerata*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*) и пырей ползучий (*Elytrigia repens*). Однако и полевица тонкая, и душистый колосок в искусственном чистом посеве положительно отзываются на внесенные удобрения, и их урожайность увеличивается в 2–4 раза.

Причины этого феномена заключаются в том, что при отсутствии конкуренции виды бедных лесных почв хорошо растут в условиях богатого минерального питания, а при наличии конкуренции они вы-

тесняются злаками богатых почв. Таким образом, их фундаментальная ниша охватывает и бедные, и богатые почвы, а реализованная – только бедные почвы, на которых они, вследствие биологических и экологических особенностей, являются сильными конкурентами.

Интересный пример различий фундаментальных и реализованных ниш описан в высокогорной растительности Кавказа [Онипченко, 2011]. Растения экстремальных условий лишайниковых пустошей и снежников (вегетационный период у этих сообществ ограничивается двумя месяцами) при пересадке в более благоприятные условия альпийских лугов и защите от конкуренции резко увеличивали свои размеры, так как их фундаментальная ниша охватывает и благоприятные условия. В экстремальных условиях лежит их реализованная ниша, в которую они из более благоприятных экотопов «выдавливаются» конкурентами.

Соотношение объемов фундаментальной и реализованной ниш является одной из важных составляющих *эколого-фитоценологических стратегий* растений. Чем выше виолентность вида, тем ближе объем его реализованной ниши к объему фундаментальной. У чистых виолентов эти ниши совпадают, в этом случае формируются практически одновидовые сообщества. Если в этих сообществах участвуют другие виды, то они представлены пациентами с низким обилием, которые не вносят существенного вклада в процесс формирования *первичной биологической продукции*. Примерами таких одновидовых сообществ растений-виолентов являются мертвопокровные буквые леса, заросли тростника в плавнях дельт рек, впадающих в Черное, Каспийское и Аральское моря.

Аналогичная закономерность имеет место у пациентов: чем вид лучше адаптирован к экстремальным условиям (и чем условия более экстремальны), тем ближе объемы реализованной и фундаментальной ниш, так как в сообществах пациентов конкуренции, как правило, нет (сообщества аридных и арктических пустынь, злостных солончаков, сильно затемненных расщелин скал и т.д.).

При повышении эксплерентности у видов с *вторичными типами стратегий* расхождение объемов фундаментальной и реализованной ниш увеличивается, а у «чистых» эксплерентов реализованная ниша вообще равна нулю, так как они не в состоянии конкурировать с видами, в стратегическом арсенале которых есть свойство виолентности (см. также *Стратегии культурных растений*).

**Лит.: Работнов, 1998; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.**

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ** – наиболее дробные системы *функциональных типов растений*, создаваемые для отдельных регионов. К примеру, в тундрах как функциональные группы выделены осоки, разнотравье, листопадные кустарники, злаки, вечнозеленые кустарники, мхи, лишайники, листопадные деревья, вечнозеленые деревья, а в саваннах – вечнозеленые деревья, листопадные деревья с узкими листьями, листопадные деревья с широкими листьями, хамефиты, геофиты, многолетние узколистные злаки, многолетние широколистные злаки, многолетние злаки с переходным типом листа, однолетние злаки, однолетнее разнотравье.

По своему содержанию это понятие в какой-то мере отражает низшие единицы иерархии *жизненных форм растений* (однолетние, двулетние и многолетние травы), типы *эколого-фитоценологических стратегий растений* (рудеральная, смешанная стратегия CRS и др.) и *экологические группы растений*, связанные с разными типами местообитаний (см. *Экотоп*), а также с разными стадиями антропогенных сукцессий (см. *Экологические сукцессии*).

Как функциональные группы могут рассматриваться *ценофлоры* высших единиц *флористической классификации растительности*.

Лит.: Peterson et al., 2007 ; Liira et al., 2008; Миркин, Наумова, 2012.

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПАРАМЕТРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА.** *Растительные сообщества* – это трофический блок продуцентов *экосистемы*, деятельность которого связана с *гетеротрофами* (консументами, редуцентами). Главными функциональными параметрами растительного сообщества являются чистая *первичная биологическая продукция* (ЧПБП) и фитомасса.

**Фитомасса** – это запас (количество) живого органического вещества растений на единицу площади. Поскольку длительность жизни разных растений различна, то фитомасса может быть больше ЧПБП (в лесах – в 50 раз, в степи – в 3–5 раз) или равна ей (в *агрофитоценозах* однолетних растений). В сообществах автотрофного планктона (водоросли и цианобактерии) запас биомассы во много раз меньше, чем величина ЧПБП, которая образуется в результате жизнедеятельности многих поколений продуцентов (фитомасса – это масса организмов одного поколения).

В структуре фитомассы различают фитомассу надземной и подземной частей растительного сообщества. В большинстве случаев подземная фитомасса превышает надземную, причем у луговых сообществ в 3–10 раз, у степных в 5–7, у пустынных в 20–100 раз. Исключение составляют леса, где надземная фитомасса значительно превышает подземную. В агрофитоценозах надземная и подземная фитомасса могут быть примерно равными.

Наряду с живой фитомассой учитывается мертвая фитомасса (мортмасса, детрит) – лесная подстилка, ветошь (степной войлок) и др.

Количественные характеристики функциональных параметров растительных сообществ разных биомов различаются (табл. 33).

Таблица 33

**Сравнение некоторых функциональных параметров растительных сообществ широколиственных лесов, степей и тундр**  
[по: Мордкович, 2005, с дополнениями]

Параметр	Тип растительного сообщества		
	широколиственный лес	степь	тундра
Условия среды			
Среднегодовое количество осадков, мм	600	400	200
Среднегодовая температура	0°C	+5°C	–10°C
Продолжительность вегетационного периода, дни	150	200	90
Функциональные параметры			
ЧПБП, г/м <sup>2</sup> /год	1000	1200	150
Живая фитомасса, г/м <sup>2</sup>	50 000	3500	1500
Мертвая фитомасса (детрит)	1000	500	2000
Отношение ЧПБП/запас живой фитомассы	1:50	1:4	1:10
Отношение надземной фитомассы к подземной	3:1	1:10	1:1
Отношение живой фитомассы к мертвой	50:1	7:1	1:1,5

Величина ЧПБП у лесных и степных растительных сообществ сходная, но в тундре она на порядок ниже вследствие холодного климата. Еще более существенно различается запас живой фитомассы.

Он особенно велик в лесном сообществе за счет древесины стволов, умеренно высок в степи за счет многолетних корней. В тундре он меньше и формируется за счет многолетних одревесневших побегов кустарничков. Запас детрита в лесу умеренный (учитывается только «быстрый» детрит – опад листьев и небольших веточек, фитомасса стволов не учитывается), а в тундре, где процесс его разрушения замедленный, максимальный. Меньше всего детрита в степи, где его не только активно разрушают сапротрофы, но и поедают фитофаги в зимний период и во время летней засухи.

Наглядны аллометрические показатели функционирования растительных сообществ, которые показывают отношение одного параметра к другому. Отношение запаса фитомассы к ЧППП максимально в лесу и минимально в степи. Тундра занимает промежуточное положение, так как значительную часть фитомассы составляют одревесневшие побеги и многолетние листья. В составе фитомассы степи преобладают корни (говорят, что степь «закопана в почву» и подобна «лесу вверх ногами»), в лесу – надземная фитомасса, в тундре эти показатели равны. Отношение живой фитомассы к мертвой максимальное значение имеет в лесу, хотя и в степи за счет многолетних корней живой фитомассы больше, чем мертвой. В тундре в силу уже отмеченной замедленности процесса разложения детрита его накапливается больше, чем имеется живой фитомассы.

**Лит.: Мордкович, 2005; Базилевич, Титлянова, 2008; Миркин, Наумова, 2012.**

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ РАСТЕНИЙ** – наиболее интегрированный вариант системы *жизненных форм растений* с особым акцентом на признаки, отражающие особенности физиологии (метаболизма) растений: *первичная биологическая продукция, индекс листовой поверхности, скорость роста, сезонная ритмика, адаптация к стрессам и нарушениям* и т. д.

Система функциональных типов растений берет свое начало от работ Е. Варминга (E. Warming) и ориентирована на установление ограниченного числа типов жизненных форм как доминантов *биомов*. Система по своему содержанию значительно перекрывается с системой *эколого-фитоценологических стратегий растений*. Она используется, в первую очередь, при аэрокосмическом мониторинге.

Один из примеров систем функциональных типов растений – классификация Р. Немейни (R. Nemanu) и С. Ранинга (S. Running), которые предложили разделить все деревья и кустарники всего на четыре типа: широколиственные вечнозеленые, широколиственные листопадные, иглолистные вечнозеленые и иглолистные листопадные. Далее эти четыре типа подразделены на подтипы по климату. Так, вечнозеленые широколиственные деревья подразделены на тропические мангровые, тропические и субтропические сезонные, субтропические дождевые, умеренно- субполярные дождевые, широколиственные склерофитные районов с зимними дождями и т. д. Несмотря на кажущуюся примитивность, эта система оказалась хорошо работающей, так как выделенные на ее основе биомы различаются по таким существенным характеристикам, как *индекс листовой поверхности*, продуктивность и запас биомассы (см. *Функциональные параметры растительного сообщества*), эвапотранспирация.

Лит.: Вох. 1996; Nemanu, Running, 1996; Флора..., 2008; Миркин, Наумова, 2012.

**ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА (Башкортостана).** Эти леса объединены в порядок *Abietalia sibiricae* класса *Quercus-Fagetea*, который представляет переход от типичных *широколиственных лесов* к *хвойным зеленомошным лесам* класса *Vaccinio-Piceetea*.

В горнолесной зоне Башкортостана хвойно-широколиственные леса распространены в верхней части пояса *широколиственных лесов* у границы с *хвойными зеленомошными лесами* («тайгой»). Обычны они и для северной части Предуралья (особенно типичны для Уфимского плато). Среди доминантов этих лесов – ель (*Picea obovata*) и пихта (*Abies sibirica*), к которым примешиваются липа (*Tilia cordata*) и береза повислая (*Betula pendula*). В напочвенном покрове к видам широколиственных лесов добавляются выходцы из тайги – кислица (*Oxalis acetosella*), ожика волосистая (*Luzula pilosa*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), ортилия однобокая (*Orthilia secunda*), осока пальчатая (*Carex digitata*). Появляются зеленые мхи – плевроций (*Pleurozium*), гилокомиум (*Hylocomium*), дикранум (*Dicranum*) и др.

Лит.: Наумова и др., 2011; Мартыненко, 2013.

**ХВОЙНЫЕ ЗЕЛЕНОМОШНЫЕ ЛЕСА (Башкортостана, класс *Vaccinio-Piceetea*).** Эти леса располагаются в верхней части лесного пояса и являются аналогами тайги, расположенной севернее границы Башкортостана. В этих лесах положительно связаны степень увлажнения и богатства почвы: самые сухие почвы бедны элементами минерального питания, самые влажные – богаты.

Доминантами являются ель (*Picea obovata*), пихта (*Abies sibirica*), сосна (*Pinus sylvestris*), лиственница (*Larix sibirica*), береза повислая (*Betula pendula*), береза пушистая (*B. pubescens*). Для этих лесов характерен сомкнутый ковер зеленых мхов (*Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*), к которым в условиях крайней сухости могут примешиваться лишайники (*Cladonia*). Обычны кустарнички – черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*V. vitis-idaea*), линнея северная (*Linnaea borealis*), из трав – кислица (*Oxalis acetosella*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), ожика волосистая (*Luzula pilosa*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*), грушанка малая (*Pyrola minor*), ортилия однобокая (*Orthilia secunda*).

По характеру увлажнения леса делятся на три группы.

**Типичные зеленомошные леса на умеренно богатых почвах.** В этих лесах наиболее полно представлена рассмотренная выше группа видов зеленых мхов, кустарничков и трав хвойных лесов.

**Сухие зеленомошно-лишайниковые хвойные леса на бедных почвах.** Это лишайниковые боры с доминированием сосны и реже – ели. В напочвенном покрове снижается участие трав и зеленых мхов и широко представлены виды лишайников из рода кладония (*Cladonia*).

**Влажные зеленомошные леса на богатых почвах.** В этих лесах к типичным таежным видам добавляются виды широколиственных лесов – сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), чина весенняя (*Lathyrus vernus*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*), бор развесистый (*Milium effusum*), копытень европейский (*Asarum europaeum*). Обычно присутствуют рябина (*Sorbus aucuparia*), вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*), костяника (*Rubus saxatilis*), малина (*R. idaeus*) и земляника лесная (*Fragaria vesca*).

Лит.: Флора..., 2008; Наумова и др., 2011; Мартыненко, 2013.

**ХРОНОКЛИН** – результат *градиентного анализа растительности* вдоль оси сукцессионного времени. Представляется в форме таблиц и графиков изменения флористического состава, *видового богатства растительных сообществ*, проективного покрытия сообществ и входящих в их состав отдельных групп видов, а также изменения *фитосоциологического спектра растительных сообществ*.

Для упорядочения видов вдоль сукцессионного градиента используются два основных подхода:

– построение сукцессионных рядов по данным о конкретном возрасте сообществ (изучение *сукцессий на застывших лавовых потоках, восстановительных сукцессий в лесах, сукцессий на залежи* и др.). Если разные стадии сукцессии разобщены в пространстве, то проводится экстраполяция пространственных рядов во временные;

– использование метода *экологических рядов*, когда в качестве терминальных *синтаксонов* выбираются единицы инициальной и конечной стадий *сукцессии*, между которыми по сходству флористического состава располагаются синтаксоны промежуточных стадий (см. *Пастбищная дигрессия*).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ЦЕНОФЛОРА** – список видов растений, зарегистрированных в *геоботанических описаниях* одного *синтаксона*. Возможно установление ценофлор разного синтаксономического ранга (см. *Синтаксономия*) – от субассоциации до класса. Вследствие наличия синтаксономического континуума (см. *Концепция континуума*) ценофлоры разных синтаксонов перекрываются, причем «верность» видов своей ценофлоре повышается при увеличении их постоянства. Список ценофлоры может быть полным или сокращенным за счет исключения видов с низким постоянством (как правило, ниже 20%). Сокращенные списки ценофлор имеют большую экологическую определенность за счет исключения случайных видов.

Объем ценофлоры зависит не только от *видового богатства растительных сообществ*, но и от количества описаний, которые использованы для ее установления. Особенно существенно количество описаний влияет на полный список видов ценофлоры, на сокра-

ценный список оно влияет в меньшей степени. Характеристика ценофлор некоторых ассоциаций лесной и луговой растительности приведена в табл. 34. См. также *Методы анализа состава флоры*.

Таблица 34

**Видовое богатство и объем ценофлор некоторых ассоциаций лесной, степной и луговой растительности Национального парка «Башкирия»**

Ассоциация	Число описаний	Видовое богатство	Объем ценофлоры
<b>Леса</b>			
<i>Ceraso fruticis – Pinetum sylvestris</i>	15	49,3	231
<i>Brachypodio pinnati – Tiliatum cordatae</i>	32	37,5	221
<i>Tilio cordatae – Pinetum sylvestris</i>	22	50,4	193
<i>Crepido sibiricae – Alnetum incanae</i>	21	42	229
<i>Asaro europaei – Piceetum obovatae</i>	14	53,1	308
<b>Степи</b>			
<i>Amygdalo nanae – Stipetum pennatae</i>	22	56,4	205
<i>Fragaria viridis – Caraganelum fruticis</i>	5	27,8	71
<i>Hedysaro argyrophylli – Centauretum sibiricae</i>	17	45,9	118
<i>Stipa pennatae – Amygdaletum nanae</i>	5	28,4	68
<b>Луга</b>			
<i>Agrostio tenuis – Festucetum pratensis</i>	14	38,6	119
<i>Poo pratensis – Plantaginetum majoris</i>	5	10,6	23

**Лит.: Флора и растительность Национального..., 2010; Миркин, Наумова, 2012.**

**ЦЕНОХОРЫ** (территориальные единицы растительности) – сочетания *растительных сообществ*, организованные закономерностями строения *ландшафтов*. В основе выделения ценохор лежит «вторичная классификация», в которой признаками являются *синтаксоны*, а объектами – сочетания растительных сообществ. При выделении ценохор ставится задача отразить природу сочетаний растительных сообществ и их масштаб. По этой причине система ценохор опирается на две независимых и пересекающихся классификации: по природе объединения в ценохоры сообществ разных синтаксонов (см. *Типы ценохор по природе организующих факторов*) и по протяженности в пространстве (см. *Типы ценохор по масштабу*). См. также *Симфитосоциология*.

Отражение ценохор на картах растительности тесно смыкается с ландшафтоведением и физической географией в широком смысле, а контуры карты становятся индикаторами ландшафтных единиц.

Лит.: Грибова, Исаченко, 1972; Юрцев, Камелин, 1991; Миркин, Наумова, 2012.

**ЦИКЛИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА** – обратимые изменения *растительных сообществ* под влиянием изменения условий среды – суточных, сезонных, разногодичных. Такие обратимые изменения можно рассматривать как структуру растительных сообществ во времени. Кроме того, на циклическую изменчивость сообществ влияют ритмы развития отдельных видов (периодичность цветения, плодоношения и др.).

На наземные сообщества суточные ритмы оказывают сравнительно небольшое влияние. Так, у некоторых растений в течение суток изменяется угол наклона листьев (молокан таратский – *Lactuca tatarica*, виды рода клевер – *Trifolium*. 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. По этой причине в туранговых лесах днем нет тени. У лотоса (*Nelumbium cocciferum*) листья в ночное время лежат на поверхности воды, а в дневные часы поднимаются над ней.

Значительно большее значение для наземных растительных сообществ имеют *сезонная изменчивость растительного сообщества* и *разногодичная изменчивость растительного сообщества*.

Циклические изменения растительных сообществ обратимы. Однако обратимость никогда не бывает полной, что позволяет говорить о флюктуационном континууме (см. *Концепция континуума*): состояния сообществ в сходные по климату годы похожи, но не идентичны. В каждый год и в каждый сезон этого года сообщество неповторимо.

Лит.: Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА** (неморальные леса Башкортостана, класс *Quercus-Fagetea*). Эти леса распространены в

лесной зоне Предуралья и по западному склону Уральских гор. За Уралом широколиственных лесов нет, их замещают *березово-сосновые леса* сибирского типа. Основными доминантами широколиственных лесов являются липа мелколистная (*Tilia cordata*), клен остролиственный (*Acer platanoides*) и дуб черешчатый (*Quercus robur*). В этих лесах представлены деревья второй величины – рябина (*Sorbus aucuparia*), черемуха (*Padus avium*) и калина (*Viburnum opulus*), а также кустарники – жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum*) и бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*).

В напочвенном покрове обычны сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), фиалка удивительная (*Viola mirabilis*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*), чина весенняя (*Lathyrus vernus*), подмаренник душистый (*Galium odoratum*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), купена многоцветковая (*Polygonatum multiflorum*), вороний глаз (*Paris quadrifolia*), бор развесистый (*Milium effusum*), гравилат городской (*Geum urbanum*). Для этих лесов характерны весенние *эфмероиды* – ветреничка лютичная (*Anemonoides ranunculoides*), в. алтайская (*A. altaica*), хохлатка (*Corydalis halleri*), гусиный лук (*Gagea lutea*), чистяк весенний (*Ficaria verna*).

Различаются несколько вариантов широколиственных лесов.

**Типичные широколиственные леса.** Самый распространенный вариант, в составе которого встречаются уже перечисленные виды деревьев, кустарников и трав.

**Остепненные дубняки.** Распространены по южным склонам гор. В напочвенном покрове к типичным видам широколиственных лесов добавляются травы-ксерофиты, характерные для степей и остепненных лугов – зопник клубненосный (*Plomoides tuberosa*), жабрица порезниковая (*Seseli libanotis*), василистник малый (*Thalictrum minus*), чистец лекарственный (*Stachys officinalis*), горошек заборный (*Vicia sepium*). Обычны кустарники – роза майская (*Rosa majalis*), чилига (*Caragana frutex*), вишня степная (*Cerasus fruticosa*).

**Ольховые уремы.** В этом варианте широколиственных лесов, связанных с переувлажненными почвами, доминирует ольха серая (*Alnus incana*), вместе с которой постоянно встречается черемуха (*Padus avium*). Для напочвенного покрова характерны крапива (*Urtica dioica*), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), звездчатка лесная (*Stellaria nemorum*), недоспелка копьевидная (*Cacalia hastata*) и

разные виды осок. Эти уремы распространены в поймах малых рек в горно-лесной зоне.

Лит.: Мартыненко, 2005, 2013; Флора..., 2010; Наумова и др, 2011.

**ШИРОТНЫЙ ТОПОКЛИН** – клинальная схема изменения растительности вдоль широтного градиента. Пример широтного топоклина приведен на рис. 37, из которого видно, что принятая в бо-

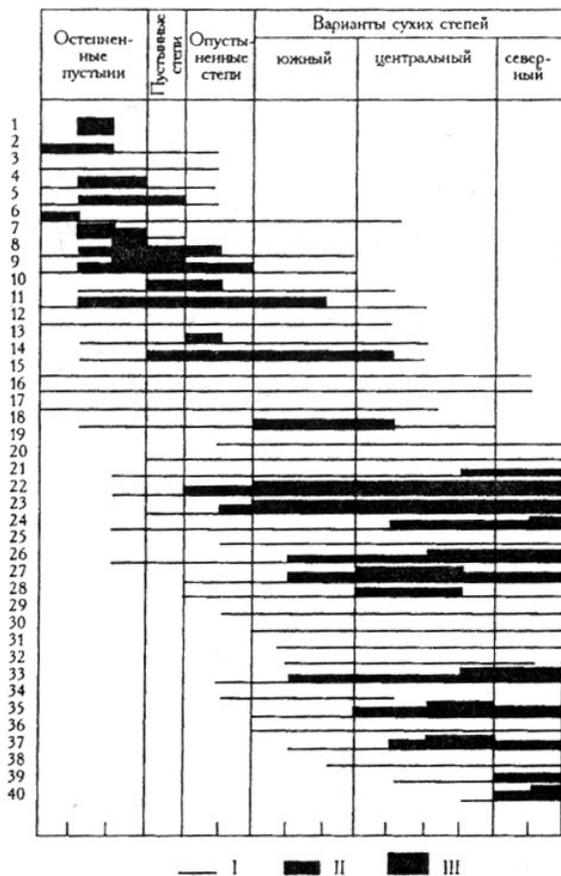


Рис. 37. Широтный топоклин диапазона пустыня – степь в Центральной Монголии:

I – постоянство видов от 5 до 49%, II – от 50 до 79%, III – от 80 до 100%; каждое деление оси топоклина соответствует 25 км; 1 – *Brachanthemum gobicum*, 2 – *Salsola passerina*, 3 – *Zygophyllum xanthoxylon*, 4 – *Z. rosovii*, 5 – *Anabasis brevifolia*, 6 – *Reaumuria*

танической географии система деления растительности пустынь и степей на зоны и подзоны – относительна, так как видовой состав на этом градиенте меняется постепенно и представляет собой топографический континуум (см. *Концепция континуума*).

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ШКАЛА БРАУН-БЛАНКЕ.** При *геоботаническом описании растительного сообщества* для количественной оценки представленности видов растений оценивают *проективное покрытие вида*. На основе оценок проективного покрытия разработана шкала Браун-Бланке:

г – вид чрезвычайно редок, покрытие незначительное;

+ – вид редок и имеет малое проективное покрытие;

1 – особей вида много, но покрытие невелико или особи разрежены, но покрытие большое;

2 – число особей вида велико, проективное покрытие 5–25%;

3 – число особей вида любое, проективное покрытие 25–50%;

4 – число особей вида любое, проективное покрытие 50–75%;

5 – число особей вида любое, проективное покрытие более 75%.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ЭВОЛЮЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ.** Процесс постепенных изменений *растительных сообществ*, в результате которого формируются новые типы растительных сообществ (в отличие от *экологических сукцессий*, в ходе которых новых типов растительных сообществ не возникает). В соответствии со сменой *парадигм науки о растительности* представления об эволюции растительных сообществ претерпели существенные изменения.

---

*soongorica*, 7 – *Potania mongolica*, 8 – *Cleistogenes songorica*, 9 – *Stipa gobica*, 10 – *Iris bungei*, 11 – *Allium mongolicum*, 12 – *Bassia dasyphylla*, 13 – *Lagochilus ilicifolius*, 14 – *Allium polyrrhizum*, 15 – *Ptilotrichum canescens*, 16 – *Krascheninnikovia ceratoides*, 17 – *Peganum nigellastrum*, 18 – *Convolvulus ammannii*, 19 – *Achnatherum splendens*, 20 – *Haplophyllum dauricum*, 21 – *Caragana leucophloea*, 22 – *Cleistogenes squarrosa*, 23 – *Stipa krylovii*, 24 – *Artemisia frigida*, 25 – *Dontostemon integrifolius*, 26 – *Heteropappus hispidus*, 27 – *Carex duriuscula*, 28 – *Caragana pygmaea*, 29 – *Chamaerhodos erecta*, 30 – *Serratula centauroides*, 31 – *Sibbaldianthe adpressa*, 32 – *Potentilla bifurca*, 33 – *Agropyron cristatum*, 34 – *Artemisia sieversiana*, 35 – *Elymus chinensis*, 36 – *Bupleurum bicaule*, 37 – *Koeleria cristata*, 38 – *Cymbaria dahurica*, 39 – *Poa attenuata*, 40 – *Caragana microphylla*

При парадигме дискретности эволюция растительности трактовалась как процесс сопряженного изменения видов и их коадаптации в определенные ансамбли (см. *Синергизм*). Континуалисты отказались от этой модели эволюции и заменили ее новой моделью, названной сеткообразной эволюцией (Р. Уиттекер). Суть модели сеткообразной эволюции заключается в следующем: все виды растительного сообщества эволюционируют более или менее независимо: каждый приходит в сообщество своим путем и по-своему уходит из него. Коадаптируют только виды, связанные тесными трофическими связями (например, хозяин и его паразит). В соответствии с этой моделью растительное сообщество должно восприниматься как сечение через пучок сближенных эволюционных трендов видов. Впрочем, возможно формирование факультативных коадаптаций и между некоторыми видами растений, например растениями-нянями и их подопечными (см. *Эффект растений-нянь*).

Процесс эволюции природных растительных сообществ медленный, протекающий в масштабе десятков тысяч лет. Значительно быстрее протекают процессы *антропогенной эволюции растительности*.

Лит.: Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 2012.

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША** – совокупность занимаемого растением пространства, потребностей в ресурсах, временного ритма «работы по профессии», а также отношений с другими видами организмов. Ю. Одум назвал экологическую нишу профессией вида в *экосистеме*. Понятие ниши имеет «внутренний дуализм»: с одной стороны, ниша – это свойство вида, определяемое *стратегией растения*, но с другой – это экологическое пространство, которое вид занимает в *экосистеме*.

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

– разный тип распределения корневых систем. Так, в пустыне Гоби имеются уникальные *растительные сообщества* из *Phragmites australis* и *Haloxylon ammodendron*. Первый вид – гигрофит-фреатофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8-10 м, второй – типичное пустынное дерево с более мелким укоренением в сухих горизонтах почвы. В высокогорьях Кавказа описаны сообщества пустошей, где лишайники занимают самый верхний слой почвы и используют как источник воды и минеральных элементов атмосферные осадки, а в более глубоком горизонте расположена сплошная «сетка» из корней злаков [Онипченко, 2011];

– разное время вегетации. В состав сообществ входят виды, различающиеся по сезонному развитию (см. *Сезонные изменения растительных сообществ*). В период цветения и плодоношения растениям требуется больше ресурсов, и цветение в разное время снижает конкуренцию;

– разная требовательность к свету. В лесу одни виды приурочены к затененным местам (копытень европейский – *Asarum europaeum*, вороний глаз – *Paris quadrifolia*), а другие – к светлым прогалинам (ежа сборная – *Dactylis glomerata*). Виды подлеска (рябина – *Sorbus aucuparia*, лещина – *Corylus avellana*, бересклет – *Euonymus verrucosa*) довольствуются меньшим количеством света, чем виды высокого древесного яруса;

– разная требовательность в элементах минерального питания. Бобовые могут практически не получать азота из почвы, так как в их корнях живут азотфиксирующие бактерии, снабжающие растения азотом. Для них необходимо содержание в почвенном растворе фосфора, калия и микроэлементов. Злакам и видам разнотравья необходим минеральный азот;

– разные консортивные связи растений (см. *Консорция*). Растения различаются по взаимоотношениям с *животными-опылителями*, *микоризными грибами*, *фитофагами* и по отношению к другим биотическим факторам, которые определяют состав растительного сообщества.

Различаются *фундаментальная экологическая ниша*, реализованная и *регенерационная экологическая ниша*.

Дифференциация экологических ниш – важный механизм снижения конкуренции между видами в растительном сообществе. См. также *Поликультура*.

**Лит.: Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980; Работнов, 1992, 1998; Миркин, Наумова, 2005, 2011, 2012; Онипченко, 2013.**

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ** – совокупности видов со сходным отношением к условиям среды и сходным *синдромом адаптивных признаков*. В силу индивидуальности экологии видов (см. *Индивидуалистическая гипотеза*) выделение экологических групп является редукцией, а масштаб установления групп выбирается из прагматических посылок. 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 группы (гидрофиты, мезофиты, ксерофиты);
- пять групп (гидрофиты, гигрофиты, мезофиты, мезоксерофиты, ксерофиты);
- восемь групп (гидрофиты, гигрофиты, гигромезофиты, мезофиты, ксеромезофиты, мезоксерофиты, ксерофиты, пустынные ксерофиты).

В большинстве случаев по каждому фактору устанавливаются 2–3 экологические группы:

- по фактору богатства почвы – эутрофы, мезотрофы, олиготрофы;
- по обеспеченности светом – сциофиты, гелиофиты;
- по фактору засоления почвы – гликофиты, мезогалофиты, галофиты.

Выделяются также некоторые другие экологические группы: нитрофилы – растения, связанные почвами, богатыми азотом; ацидофилы – растения кислых почв; кальцефилы – растения карбонатных почв; псаммофилы – растения песков; и другие.

Используется несколько *методов выделения экологических групп растений*.

Лит.: Горышина, 1979; Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ** – постепенные изменения *растительных сообществ*, как правило, необратимые, которые вызываются внутренними (*автогенные сукцессии*) или внешними (*аллогенные сукцессии*) причинами. Возможны также обратимые сукцессии, подобные *разногодичной изменчивости растительного сообщества*, но продолжительностью цикла более 10 лет. Изменения с более коротким циклом рассматриваются как флуктуации, т.е. *разногодичная изменчивость растительного сообщества*. Классификация типов сукцессий приведена в табл. 35.

## Классификация сукцессий растительных сообществ

Вариант	Типы и подтипы сукцессий			
	автогенные		аллогенные	
	син-генез	эндо-экогенез	гейто-генез	голо-генез
По масштабу времени				
Быстрые (десятилетия)	+		+	+
Средние (столетия)		+	+	+
Медленные (тысячелетия)		+		+
Очень медленные (десятки тысяч лет)		+		+
По истории				
Первичные	+	+		
Вторичные	+	+		
По характеру изменения структуры и функции				
Прогрессивные (повышаются видовое богатство и продуктивность)	+	+	+	+
Регрессивные (снижаются видовое богатство и продуктивность)	+	+	+	+
По антропогенности				
Природные	+	+	+	+
Антропогенные	+	+	+	+

Автогенные сукцессии разделяются на сингенез (изменения под влиянием взаимоотношений растений) и эндоэкогенез (изменения в результате биотического преобразования экотопа, см. *Неконкурентное средообразование*). Они могут быть *первичными автогенными сукцессиями* – зарастание свободных местообитаний и *вторичными автогенными сукцессиями* – восстановление сообществ после нарушений. Аллогенные сукцессии разделяются на гейтогенез – изменения отдельных сообществ (см. *Пастбищная дигрессия, Рекреационные сукцессии*) и гологенез – изменения крупных *фитохорий* ландшафтов под влиянием изменения климата, строительства водохранилищ и др. Как правило, аллогенные сукцессии являются антропогенными (связаны с влиянием человека). Антропогенными могут быть и автогенные сукцессии восстановления растительных сообществ после *нарушений*, вызванных хозяйственной деятельностью человека.

**Лит.: Миркин, Наумова, 2012.**

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ** – элементарные составляющие среды обитания растений (табл. 36). Совокупность экологических факторов, влияющих на состав *растительного сообщества*, называется *эктопом*. Группа экологических факторов, которые сопряженно влияют на растения, называется *комплексным градиентом*. В составе экологических факторов выделяются *лимитирующие факторы*. См. также *Среды жизни*.

Таблица 36

**Классификация экологических факторов**

Группа факторов среды	Характер влияния на растения	Причины, порождающие фактор		
		абиотические	биотические	антропогенные
1	2	3	4	5
Ресурсы (потребляются растениями), а также другие организмы, содействующие их жизнедеятельности	Прямое, снабжают организмы веществом и энергией, способствуют размножению и распространению	Вода, свет, углекислый газ, элементы минерального питания, кислород, пространство	Опылители, распространители диаспор, микоризные грибы, биологические азотфиксаторы; для растений-паразитов – ткани разных растений-хозяев.	Минеральные и органические удобрения, азот кислотных дождей; для гидрофитов – элементы минерального питания в промышленных, коммунальных и сельскохозяйственных стоках
Условия – не потребляются растениями, но необходимы для их жизни	Прямое – непосредственно влияют на растения	Температура, pH среды; для наземных растений – атмосферное давление, гравитация, ветер, пожары; для водных – давление водяного столба, прозрачность воды, течение	Конкуренты, фитофаги, паразиты, мутуалы (микоризные грибы, азотфиксирующие бактерии); растения, преобразующие среду, в первую очередь деревья; биота, участвующая в почвообразова-	Изменение климата, химическое, физическое (электромагнитное, шумовое, радиационное) и биологическое (привнесение чужеродных организмов) загрязнение сред жизни, разрушение экосистем, сбор растений, заготовка древесины, выпас

1	2	3	4	5
			тельном процессе	
	Косвенное – влияют на растения через прямые факторы	Экспозиция склона, высота над уровнем моря, географическая широта, удаленность от океана, механический состав почвы	Уплотнение почвы крупными фитофагами; влияние через посредников: подавление конкурентов, мутуалов и паразитов	Строительство водохранилищ, формирование антропогенных ландшафтов при горных разработках и строительстве городов, создании дорог и т.д.

Лит.: Горышина, 1979; Работнов, 1985; Миркин, Наумова, 2005, 2011.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ** – количественные оценки отношения видов растений к *экологическим факторам* на основе учета их положений в *экологических рядах*. Подход уходит корнями в работы Дж. Иверсена (Iversen, 1936). Шкалы могут быть оптимумными (*экологические шкалы Э. Ландольта, экологические шкалы Х. Элленберга*) или амплитудными, когда устанавливается диапазон распределения вида на градиенте (*экологические шкалы Л.Г. Раменского*).

На основе экологических шкал проводится оценка экологии отдельных видов, выделение *экологических групп* и характеризуется экология *растительных сообществ* по тем экологическим факторам, которые трудно измерить прямым путем.

Оценка условий среды по экологическим шкалам в настоящее время проводится с использованием компьютерных программ и баз данных, которые включают экологические оценки видов. В этом случае амплитудные шкалы преобразовываются в оптимумные (т.е. учитывается середина диапазона распределения вида), что снижает их эффективность.

Лит.: Булохов, 2004; Миркин, Наумова, 2012.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ Л.Г. РАМЕНСКОГО.** Эти шкалы амплитудные, они показывают диапазоны распределения видов («от» и «до») на градиентах *экологических факторов* при раз-

ном проективном покрытии. Использовано пять градаций покрытия: m – массово (более 8%), с – обильно (2,5–8%), n – умеренно (0,3–2,5%), p – мало (0,1–0,2%), s – единично.

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

Для европейской части СССР шкалы были составлены на основе 20 тысяч описаний для 1400 растений. Эта титаническая работа (компьютеров в то время еще не было, и вся обработка выполнялась вручную) была проведена в довоенный период, но опубликовать шкалы удалось лишь в 1956 г. уже после смерти Л.Г. Раменского.

Количество градаций (ступеней) по пяти факторам следующее: увлажнение – 120; богатство и засоление почвы – 30; переменность водного режима – 20; аллювиальность – 10; пастбищная дигрессия – 10.

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

Пример экологической характеристики вида по шкалам Л.Г. Раменского приведен в табл. 37.

Таблица 37

**Экологическая характеристика *Alopecurus pratensis*  
по шкалам Л.Г. Раменского**

Шкалы	Степень обилия (проективное покрытие)				
	массово, более 8%	обильно, 2,5–8%	умеренно, 0,3–2,5	мало, 0,2–0,1%	единично
Увлажнение	66–77	61–84	54–87	53–89	-95
Богатство почвы	12–17	10–18	9–29	8–21	7–23
Пастбищная дигрессия	1–2	1–5	1.7	1–8	1–9
Переменность увлажнения	10–15	–	9–17	6–18	–
Аллювиальность	-8	-9	1–10	1–10	–

Шкалы могут использоваться для выделения *экологических групп* видов. Так, к примеру, по оси увлажнения Раменский объединил 120 ступеней в 12 более крупных градаций, по приуроченности к которым несложно выделить следующие экологические группы:

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

При оценке экологии *растительного сообщества* установление среднего балла по экологическим факторам проводится так называемым методом ограничительных ступеней, который подробно описан в книге Л.Г. Раменского. Суть этого метода сводится к тому, что из всего списка видов отбираются виды-детерминанты (индикаторы), которые индицируют факторы среды краями своих экологических амплитуд. Для «влажных» видов индикаторную роль играют верхние пределы распространения по градиенту увлажнения, для «сухих» видов, напротив, нижние пределы. Для определения среднего балла по растительному сообществу Раменский считал достаточным по этим критериям отобрать из полного списка по 10 видов для каждого фактора (по пять из числа индицирующих границей «от» и по пять – «до»).

Шкалы Раменского, видимо, являются лучшими для экологической оценки травяной растительности Восточной Европы, однако они имеют недостатки:

- во-первых, шкалы грешат ложной точностью, так как количество градаций слишком велико, и ошибка определения положения сообщества на оси увлажнения может составить 3–5 баллов, а на оси богатства почвы – 2–3 балла;

• во-вторых, градации покрытия чрезмерно дробные и не могут быть установлены при полевом обследовании. Кроме того, в результате *сезонной изменчивости растительных сообществ*, а также *разногодичной изменчивости растительных сообществ* покрытие вида существенно меняется. Поэтому достаточно использовать не более трех градаций обилия: m, n и p. В *экологических шкалах Э. Ландольта* и *экологических шкалах Х. Элленберга* вообще учитывается только факт присутствия вида. Усовершенствование шкал Л.Г. Раменского, которое выполнил Д.Н. Цыганов (1983), не сделало их более точными.

Ученик Раменского И.А. Цаценкин составил экологические шкалы для других районов СССР – Средней Азии, Алтая и Урала, Кавказа, Карпат и Балкан, Памира. Однако методический уровень составления этих шкал был невысок, и потому они практически не использовались. В настоящее время по методике Раменского, но с использованием компьютерных технологий, А.Ю. Королук составил экологические шкалы для растительности Сибири.

Лит.: Раменский и др., 1956; Булохов, 2004.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ Э. ЛАНДОЛЬТА.** В этих шкалах используется пять ступеней для каждого фактора: увлажнения F (в случае переменного увлажнения к баллу добавляется буква «w»), богатства почвы азотом (N), засоления (S), кислотности почвы (R), теплообеспеченности (T), континентальности (K), гумусированности почвы (H), структурности почвы (D), освещенности (L).

В табл. 38 показаны оценки экологии девяти луговых видов по шкалам Е. Ландольта.

Опыт использования шкал Е. Ландольта уфимскими геоботаниками показал, что они хорошо «работают» при анализе горной растительности Южно-Уральского региона, которая по своему характеру близка к аналогичной растительности Центральной Европы. На рис. 38 показано положение сообществ трех классов растительности лесов Южного Урала – неморальных (*Quercus-Fagetum*, QF), бореальных (*Vaccinio-Piceetum*, VP) и гемибореальных (*Brachypodio-Betuletea*, BB) в пространстве экологических факторов теплообеспеченности (этот фактор суммирует влияние высоты над уровнем моря и экспозиции) и увлажнения. Использование шкал Е. Ландольта позволило проиллюстрировать четкие различия экологии трех классов растительности лесов.

**Экологическая характеристика некоторых луговых видов растений  
по шкалам Э. Ландольта [Landolt, 1979]**

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

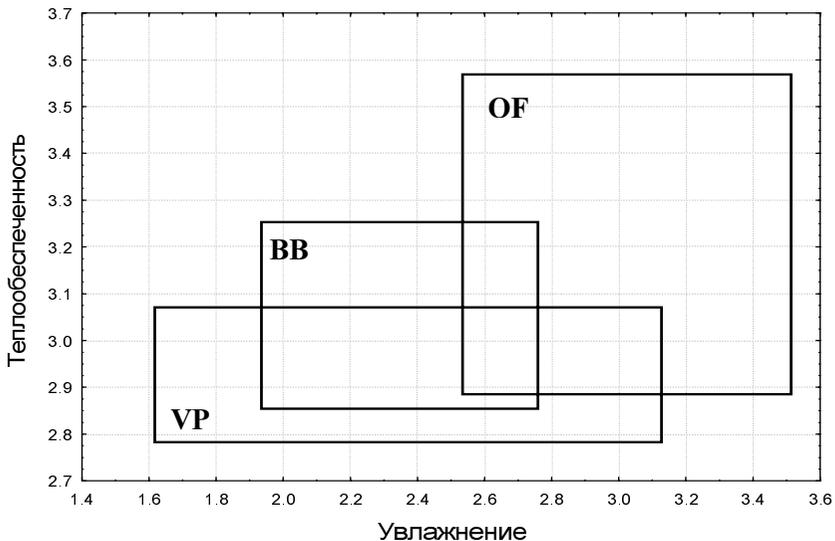


Рис. 38. Экологические ареалы трех классов растительности лесов Южного Урала в осях градиентов факторов увлажнения и теплообеспеченности, оцененных по шкалам Э. Ландольта [по: Мартыненко, 2009]

Класс *Quercus-Fagetea* имеет наибольший диапазон распространения по фактору теплообеспеченности, так как его сообщества спускаются по градиенту высоты над уровнем моря ниже, чем сообщества двух других классов. При максимальном значении теплообес-

печенности неморальные леса представлены остепненными вариантами сообществ, в состав которых входят степные виды и виды ксеротермных опушек.

Класс *Vaccinio-Piceetea* имеет наименьшую амплитуду распространения по фактору теплообеспеченности, так как его сообщества встречаются в узком диапазоне высот в поясе горной тайги. В то же время сообщества этого класса имеют максимальную амплитуду распространения по фактору увлажнения (от сухих лишайниковых боров до влажных приручейных ельников).

Класс *Brachypodio-Betuletea* замещает неморальные леса в условиях более континентального климата восточного макросклона Южного Урала. Распространение его сообществ характеризуется наименьшими диапазонами по обоим ведущим комплексным градиентам.

Лит.: Landolt, 1979.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ Г. ЭЛЛЕНБЕРГА** – оптимумные шкалы, разработанные для растительности Центральной Европы. Они позволяют оценивать отношение видов (и *растительных сообществ*) к шести факторам (табл. 39):

Таблица 39

**Характеристика некоторых видов травянистых растений по шкалам Х. Элленберга** (С – световое число, В – увлажнение, К – кислотность, N –обеспечение почвы азотом)

Вид	Шкала			
	С	В	К	N
<i>Alopecurus pratensis</i>	6	6	6	7
<i>Amaranthus retroflexus</i>	8	4	7	7
<i>Artemisia absinthium</i>	9	4	7	8
<i>Bidens cernua</i>	8	9	7	9
<i>Bromopsis inermis</i>	8	4	8	5
<i>Caltha palustris</i>	7	9	–	6
<i>Carex acuta</i>	7	9	6	4
<i>Cichorium inthybus</i>	9	4	8	5
<i>Deshampsia caespitosa</i>	6	7	–	3
<i>Koeleria delavignei</i>	8	6	7	5
<i>Melilotus alba</i>	9	3	7	4
<i>Phalaroides arundinacea</i>	7	8	7	7
<i>Trifolium montanum</i>	8	3	8	2
<i>Thalictrum minus</i>	6	3	8	3
<i>Oxalis acetosella</i>	1	5	4	6

шкала светочувствительности (световое число, С) – 9 градаций (1 – теневые, 9 – полностью световые виды);

шкала теплолюбивости (температурное число, Т) – 9 градаций (1 – виды высокогорий, 9 – виды экстремально теплых местообитаний);

шкала океаничности (континентальности, ОК) – 9 градаций (1 – эвокеанические виды, 9 – эвконтинентальные виды);

шкала влажности (В) – 12 градаций (1 – виды самых сухих мест, 12 – погруженные водные виды);

шкала кислотности почвы (К) – 9 градаций (1 – виды сильно кислых почв, 9 – виды щелочных почв);

шкала обеспеченности почвы минеральным азотом (N) – 9 градаций (1 – виды очень бедных азотом почв, 9 – виды почв, сверхбогатых азотом).

Эти шкалы успешно используются и в европейской части России (например, А.Д. Булоховым и его учениками).

**Лит.: Ellenberg, 1979; Булохов, 2004.**

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ РЯД** – упорядоченная последовательность *растительных сообществ* или *синтаксонов* (см. *Синтаксономия*) вдоль градиента *экологического фактора* (чаще – *комплексного градиента*). Возможно два варианта построения экологических рядов:

– по учетам изменения растительных сообществ в природе. Например, вдоль склона или на градиенте увлажнения в прибрежно-водной растительности от берега к центру водоема. При континуальном изменении характера растительности такие экологические ряды называются катенами;

– по результатам синтаксономического анализа растительности. Выбираются синтаксоны, связанные с полярными вариантами условий среды (например, самых сухих и самых влажных), и между ними по сходству флористического состава помещаются два-пять (чаще три) промежуточных синтаксонов. Риск допустить ошибку при этом сравнительно невелик, так как выбор терминальных синтаксонов не представляет сложности, как и размещение промежуточных синтаксонов.

Подобным образом составляются сукцессионные ряды при построении *хроноклинов*. В качестве полярных синтаксонов берутся типы сообществ инициальной и конечной стадий *экологической сукцессии*.

Экологические ряды используются при *градиентном анализе растительности* и при построении системы *территориальных единиц растительности*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ** – природная система регулирования состояния взаимодействующих экологических единиц (особей в *популяции растений*, популяций в *растительном сообществе*, растений и *гетеротрофов – фитофагов, патогенов, животных-опылителей, животных-распространителей плодов* и др.) и условий среды. Экологическое равновесие – основа устойчивости популяций, сообществ и *экосистем*. Сохранение экологического равновесия – центральная задача при разработке *системы сохранения фиторазнообразия*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ЭКОЛОГИЯ** – комплекс наук, исследующих различные аспекты взаимоотношений живых организмов и условий среды. Несмотря на то, что термин «экология» получил хождение в конце XIX в. после того, как его предложил Э.Геккель (1866), исследования по различным аспектам экологии уходят корнями в античные времена. В XVIII-XIX вв. предтечами экологии были К. Линней, А. Лавуазье, Ж.-Б. Ламарк, А. Гумбольдт, Т. Мальтус, Ч. Дарвин.

В первой половине XX в. («золотого века» теории экологии) были сформулированы все основные теоретические положения:

главный закон *аутэкологии* – об экологической индивидуальности видов (Л.Г. Раменский, Г. Глизон; см. *Индивидуалистическая гипотеза*);

концепция *экосистемы* (А. Тенсли, Р. Линдеман);

концепция *экологической сукцессии* и *концепция климакса в растительности* (Ф. Клементс, Р. Уиттекер);

концепция *экологической ниши* (Ч. Элтон, Дж. Хатчинсон);

теория *конкуренции* (Г.Ф. Гаузе, Д. Тилман);

учение о популяциях (Р. Перль, Дж. Харпер; Т.А. Работнов);

концепция стратегий поведения организмов (Л.Г. Раменский, Р. Макартур, Е. Уилсон, Дж. Грайм);

учение о *биосфере* (П. Тейяр де Шарден, В.И. Вернадский, Дж. Лавлок).

Во второй половине XX в. интересы значительной части экологов переключились на изучение отношений человека и окружающей среды. В состав экологии сегодня входят десятки взаимодействующих наук, которые объединяются в три раздела:

общая экология (разделяется на *аутэкологию* и синэкологию – экологию популяций и сообществ);

прикладная экология (науки о технологии природопользования и сохранения биоразнообразия);

социальная экология (науки об отношениях общества и природы, включая концепцию устойчивого развития).

В состав экологии входит *наука о растительности*.

**Лит.: Риклефс, 1979; Одум, 1986; Бигон и др., 1989; Миркин, Наумова, 2005; 2011.**

**«ЭКОЛОГИЯ ЭКОЛОГОВ»** – положение о том, что характер *растительности* влияет на выбор критериев *классификации растительности* (Р. Уиттекер). Исследователи лесов (фитоценологи Скандинавии, России и Северной Америки) представляют «северную традицию» классификации по доминантам, а исследователи травяно-кустарниковых сообществ юга Европы (Франция, Италия, Швейцария) – «южную традицию» классификации на основе флористического состава. В рамках «южной традиции» возник подход Браун-Бланке (см. *Флористическая классификация растительных сообществ*). «Северной традиции» классификации по доминантам придерживаются фитоценологи США и Канады.

**Лит.: Whittaker, 1962.**

**ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ** – интегральная эколого-биологическая характеристика видов растений, которая отражает способ выживания в условиях разных *эктопов*, разных *растительных сообществ* и разных режимов влияния экзогенных *нарушений*. Знание стратегий видов и учет соотношения числа видов с разными стратегиями в растительном сообществе (стратегический спектр) лежат в основе различения моделей организации растительных сообществ (см. *Полимоделная концепция организации растительных сообществ, Стратегии культурных растений, Стратегии мохообразных, Стратегии*

растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма, Стратегии растений МакЛиода – Пианки, Типы фитоценотической активности растений по И. Хански).

Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

**ЭКОСИСТЕМА** – совокупность организмов и условий среды, связанных потоками вещества и энергии, центральное понятие *экологии*, предложенное А.Тенсли. Экосистема – безранговое понятие, и к числу экосистем могут быть отнесены муравейник, участок леса, озеро, водосбор, материк, биосфера.

Основой функционирования экосистем является постоянное поступление энергии, используемой однократно и постепенно рассеиваемой при дыхании живых организмов и разложении *детрита* (мертвого органического вещества). *Растительное сообщество* – блок продуцентов в фототрофных экосистемах. На рис. 39 приведена схема потоков энергии, а на рис. 40 – круговорота веществ в экосистеме. Круговорот веществ осуществляется при участии *гетеротрофных организмов* – консументов (потребителей органического вещества – *фитофагов*, зоофагов, детритофагов) и редуцентов (деструкторов органического вещества). От *первичной биологической продукции* растительных сообществ зависит продуктивность гетеротрофных компонентов экосистемы (вторичная биологическая продукция).

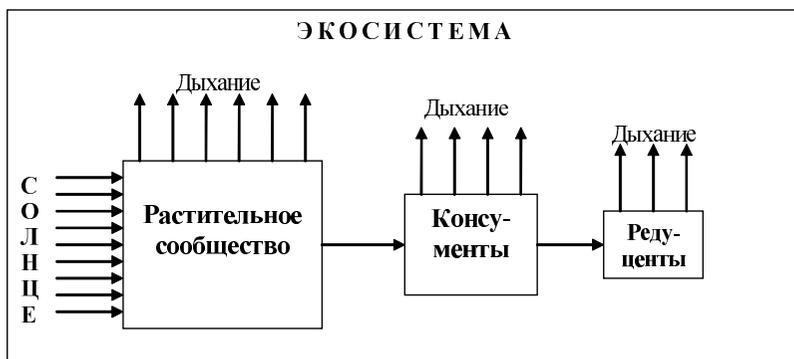


Рис. 39. Участие растительного сообщества в потоке энергии, протекающем через экосистему

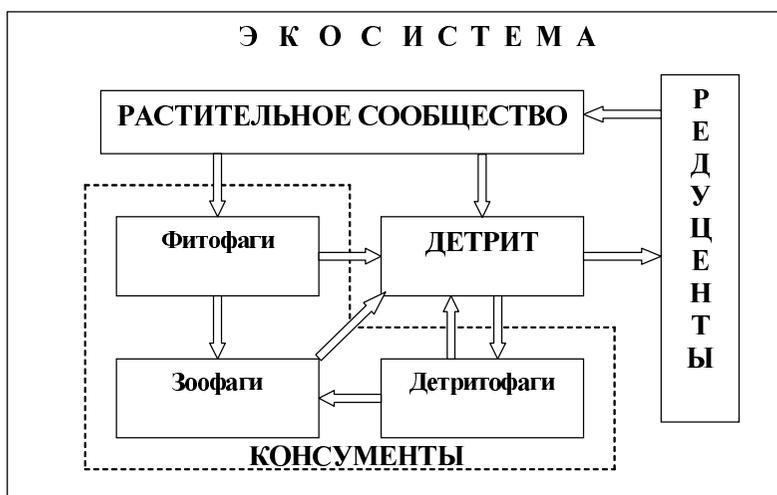


Рис. 40. Участие растительного сообщества в круговороте веществ в экосистеме

Лит.: Риклефс, 1979; Одум, 1986; Бигон и др, 1989; Миркин, Наумова, 2005, 2011; Онипченко, 2013.

**ЭКОТОННЫЙ ЭФФЕКТ** – повышение *видового богатства растительных сообществ* вследствие перекрытия экологических диапазонов распространения *ценофлор* двух или трех классов растительности (см. *Синтаксономия*), расположенных рядом на *комплексных градиентах среды* или *экологической сукцессии*. Экотонным эффектом объясняется более высокое видовое богатство:

- сообществ хвойно-широколиственных лесов по сравнению с хвойными и широколиственными лесами в европейской части России;

- сообществ луговых степей, что связано с перекрытием экологических амплитуд видов с разным отношением к фактору увлажнения вследствие переменности водного режима;

- лесных сообществ Южно-Уральского региона в результате перекрытия видовых комбинаций неморальных, гемибореальных и бореальных лесов. В составе этих сообществ на 10-20 видов больше, чем у их равнинных аналогов.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012; Мартыненко, 2013.

**ЭКОТОП** – совокупность абиотических факторов среды для жизни растений. Это абиотическая матрица, которая во многом определяет характер *растительного сообщества*. Экотоп складывается из многих *экологических факторов*, таких как увлажнение и богатство почвы элементами минерального питания, pH почвенного раствора, засоление почвы, обеспечение светом и др. С разными экотопами связаны виды разных *экологических групп*.

Лит.: Миркин, Наумова, 2012.

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ФИТОЦЕНОЛОГИЯ** – раздел науки о растительности, задачей которого является выявление закономерностей организации *растительных сообществ* (см. *Полиmodelьная концепция организации растительных сообществ*) с использованием экспериментов. Достаточно полный обзор исследований по этой проблеме был дан Т.А. Работновым, который подчеркнул вклад в развитие экспериментальных исследований Ч. Дарвина, Н.Ф. Леваковского, Ф. Клементса, Х. Элленберга, Д. Тилмана и др. В СССР большой вклад в развитие экспериментальной фитоценологии внесли В.Н. Сукачев и А.П. Шенников.

По Т.А. Работнову, основными направлениями исследований в области экспериментальной фитоценологии являются изучение:

- консортивных связей растений с *гетеротрофами* (*микоризными грибами, микроорганизмами-азотфиксаторами, животными, растениями-паразитами и растениями-полупаразитами*);
- взаимных отношений между растениями (*конкуренции видов в растительном сообществе, аллелопатии, флористической ненасыщенности растительных сообществ, включая опыты с трансплантацией растений из других сообществ и реципрокные пересадки*);
- *экологических сукцессий* растительных сообществ, включая *сукцессии в травосмесях и в агростепях* (см. *Восстановительная экология*).

В настоящее время фундаментальные исследования режима взаимоотношений в растительных сообществах проводятся под руководством профессора В.Г. Онипченко группой ученых из МГУ и ряда других научных учреждений. В качестве основных «подопытных» сообществ выбрано четыре различающихся по экологии фитоценоза высокогорий Кавказа на территории Тебердинского государственного заповедника: альпийская лишайниковая пустошь, злаковник с до-

минированием овсяницы пестрой, высокотравный луг и сообщество снежников (участков, на которых длительное время сохраняется снежный покров). Для того чтобы выявить закономерности организации разных типов растительных сообществ, было выполнено несколько экспериментов:

**реципрокная пересадка видов из одного растительного сообщества в другое.** Было установлено, что чем менее благоприятны условия среды, тем важнее для растительного сообщества прямое влияние *экотопа*. И напротив, чем благоприятнее условия, тем выше роль взаимных отношений растений. Виды, перемещенные из сообществ экстремальных условий в более благоприятные условия, чаще реагировали на новые условия положительно, а виды, пересаженные из благоприятных условий в неблагоприятные, росли плохо;

**удаление видов-доминантов из растительного сообщества.** Удаление доминантов (см. *Фитоценоотипы*) из растительных сообществ экстремальных условий оказывало сравнительно слабое влияние, так как состав этих сообществ контролируется экотопом. Однако в сомкнутых сообществах альпийского высокотравья изъятие доминантов оказывало существенное влияние за счет смягчения режима конкуренции: большинство видов повышало свое обилие;

**затенение растительных сообществ.** Эксперимент с затенением показал, что снижение освещенности отрицательно влияет на все виды, но более устойчивыми оказались виды снежников, которые адаптированы к длительному пребыванию под снегом;

**изменение режима минерального питания (внесение удобрений) в растительном сообществе.** В лишайниковых пустошах на крайне бедных почвах равновесие между сосудистыми растениями и лишайниками достигается путем разделения *экологических ниш*: лишайники, не имеющие корней и потому находящиеся на «атмосферном питании», не конкурируют с сосудистыми растениями (злаками), обладающими густыми корневыми системами и использующими почвенные ресурсы. Однако при улучшении условий минерального питания экологическое равновесие нарушается, и злаки начинают подавлять лишайники.

Уникальные эксперименты по выявлению влияния минеральных удобрений и полива на сообщества пустынных степей Центральной Монголии были выполнены Н.Н. Слемневым и Т.И. Казанцевой [Казанцева, 2009]. Эксперимент позволил выявить различия эколого-фи-

тоценотических стратегий (см. *Стратегии растений* Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма) пустынных и степных растений. При резком увеличении количества ресурсов пустынное растение баглур (*Anabasia brevifolia*), у которого как у типичного пациента объемы реализованной и фундаментальной экологических ниши совпадают, практически не повышало продуктивность. Адаптированные к экстремальным условиям растения не могли освоить дополнительные ресурсы. В то же время степное растение ковыль гобийский (*Stipa gobica*) с вторичной стратегией CRS увеличивало продуктивность в 5–7 раз. Это объясняется тем, что реализованная и фундаментальные ниши у этого вида различаются по объему, и потому при улучшении условий обеспечения ресурсами растения имели возможность резко расширить объем реализованной ниши.

Лит.: Работнов, 1998; Alpine..., 2004; Казанцева, 2009; Онипченко, 2013.

**ЭЛЕКТРОННЫЕ ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ БАЗЫ ДАННЫХ<sup>2</sup>.** Появление информационных технологий в науке о растительности позволило создавать электронные базы данных для хранения коллекций геоботанических описаний. Базы данных создаются как с использованием стандартных программ, таких как Microsoft Access, Microsoft Excel или MySQL, так и на основе специальных систем управления базами данных, предназначенных для фитосоциологических исследований. К последним относятся, например, такие, как TURBOVEG и BIOTABase.

При Международной ассоциации по изучению растительности (International Association for Vegetation Science, IAVS) организована постоянно действующая рабочая группа, занимающаяся проблемами эоинформатики. Сайт этой группы в Интернете <http://www.bio.unc.edu/faculty/peet/vegdata/resources.htm>.

В августе 2010 г. был подготовлен общемировой каталог геоботанических баз данных (GIVD), информация о котором помещена на сайте <http://www.givd.info>. В середине 2011 г. на нем было зарегистрировано 136 баз данных из 104 стран. Из этого каталога следует, что наибольшее число геоботанических описаний, внесенных в компьютерные базы данных, находится в США – 2 108 439. В Европе лидером являются Нидерланды – 638 001 описаний. Большое число

---

<sup>2</sup> Статья написана В.Б. Голубом.

описаний внесено в базы данных Новой Зеландии (468 000), Франции (195 481), Германии (182 560), Чехии (159 363), Испании (99 193), Великобритании (93 988). В России в компьютерных базах было зарегистрировано 21 604 геоботанических описаний.

Впрочем, в последние годы в России ситуация меняется, и число компьютерных баз данных и накопленных в них геоботанических описаний растет. Так, на 2012 г. в GIVD были включены базы данных А.Ю. Королюка и др. (30 611), В.Б. Голуба и др. (16 745), Т.М. Лысенко (4 500), В.Б. Мартыненко (2 270), Ю.А. Семенищенкова (2 000), С.М. Ямалова (1 929) и др.

*Классификации растительных сообществ*, появившиеся в последнее десятилетие, базируются на использовании больших баз данных геоботанических описаний. Примерами могут служить опубликованные в последние 20 лет обзоры растительности Англии, Голландии, немецкой области Мекленбург – Верхняя Померания, а также четырехтомный проект «Растительность Республики Чехии».

**ЭНДОФИТЫ** – организмы, живущие внутри тела растений (как правило, грибы). Они обычны в стеблях злаков, но имеются и у многих двудольных растений. Растения одного вида бывают населены несколькими видами эндофитов. Эндофиты могут быть паразитами или мутуалами. В первом случае злаки не формируют соцветий. При мутуализме эндофитные грибы защищают растение-хозяина от патогенов и насекомых-фитофагов. Эндофиты могут повышать устойчивость растений к засухе, жаре, низкой освещенности и дефициту элементов минерального питания в почве. Количество эндофитов в растениях снижается по градиенту от тропиков к тундрам.

**Лит.: Онипченко, 2013.**

**ЭПИФИТЫ** – организмы (растения и лишайники), связанные контактными взаимоотношениями с растениями-форофитами, которые используются ими как субстрат для поселения. Элементы минерального питания эпифиты получают из воды, стекающей по стволам. Эпифиты в меньшей степени, чем паразиты, но влияют на форофиты: затеняют их, а при большой биомассе приводят к обламыванию ветвей.

Эпифиты из числа сосудистых растений распространены преимущественно в тропиках. Так, А.К. Еськов, изучавший структуру эпифитных синузий тропического леса на о. Фу-Куок (Южный Вьетнам),

выделил три ярусные синузии эпифитов: комлевые эпифиты, среднествольные эпифиты, эпифиты кроны. В естественных ненарушенных сообществах преобладают эпифиты из числа орхидных, в нарушенных – папоротники. При антропогенных нарушениях первыми выпадают эпифитные орхидеи нижней синузии.

Эпифиты из числа мхов и лишайников встречаются как в тропических лесах, так и в лесах умеренной широты.

Лит.: Байшева, 2012; Еськов, 2013; Онипченко, 2013.

**ЭРГАЗИОФИТЫ (беглецы из культуры)** – это опасные *адвентивные виды*, которые часто становятся *инвазивными видами* и вытесняют виды местной флоры. Эргазиофиты являются результатом неудачной интродукции. В.Г. Онипченко в качестве примера опасного эргазиофита приводит *Myrica faya*. Этот актиноризный (см. *Микроорганизмы-азотфиксаторы*) кустарник был завезен с Канарских островов на Гавайи. Благодаря симбиозу с актиномицетом кустарник обладает высоким потенциалом освоения бедных субстратов, таких, как застывшие лавовые потоки (см. *Суццессии на застывших лавовых потоках*). Вид стремительно расселялся и увеличивал площадь своих популяций. Впервые он был отмечен в 1961 г., в 1965 г. его заросли имели площадь 600 га, в 1985 – 12 тыс. га. Также быстро расселяется в Центральной Европе недотрога железконосная (*Impatiens glandulifera*), завезенная с Гималаев как декоративное растение. Недотрога вытесняет местные виды из влажных местообитаний. Удручающие результаты дало расселение водного гиацинта (*Eichornia crassipes*) в водоемах субтропиков и тропиков. Вид был завезен аквауристами. Гиацинт образует сплошные зарослиматы в водоемах, вытесняя виды мстной флоры и нанося ущерб популяциям рыб. Эргазиофитом является «вездесущий» клен американский (*Acer negundo*).

Лит.: Виноградова и др., 2010; Онипченко, 2013.

**ЭФЕМЕРОИДЫ** – многолетние растения с коротким вегетационным периодом, эксплеренты. Они уходят от конкуренции в *растительных сообществах* за счет укороченного вегетационного периода, который проходят при ослаблении режима *взаимных отношений видов в растительном сообществе*. Распространены в лесах, где активно вегетируют весной до распускания листьев на деревьях: виды

родов ветреничка (*Anemonoides*), пролеска (*Scilla*), хохлатка (*Corydalis*), чистяк (*Ficaria*), гусиный лук (*Gagea*) и др.

**Лит.: Горышина, 1969.**

**ЭФФЕКТ ГРУППЫ** – проявление *синергизма* в *популяциях растений* в ювенильном периоде. В дальнейшем эффект группы сменяется отношениями внутривидовой конкуренции, и вступают в силу механизмы регулирования *плотности популяции* – *самоизреживание популяции* и *пластичности популяции*. Причины эффекта группы изучены недостаточно, однако большинство исследователей склоняется к тому, что ювенильные особи положительно влияют друг на друга за счет изменения условий среды (повышение температуры при высокой плотности группы проростков). Кроме того, в группе складываются благоприятные условия для формирования системы отношений *мутуализма* с ризосферными грибами и другими микроорганизмами. На основе эффекта группы была сформулирована «теория» Т.Д. Лысенко об отсутствии внутривидовой конкуренции и разработаны методы гнездовой посадки дуба, кукурузы и других культур. Эти методы не оправдали себя, так как после кратковременного периода проявления эффекта группы начиналась острая конкуренция, что приводило к угнетению растений.

**Лит.: Марков, 2012.**

**ЭФФЕКТ РАСТЕНИЙ-НЯНЬ** – отношения комменсализма, т.е. одностороннее положительное влияние одного вида на другой в *растительном сообществе*. Основные каналы влияния растений-нянь на подопечных следующие.

Содействие развитию ювенильных особей:

– в лесах возобновление видов деревьев, всходы которых не выдерживают прямого солнечного освещения. Так, в роли растений-нянь для ели (*Picea*) выступают виды из родов береза (*Betula*), ольха (*Alnus*), ива (*Salix*);

– в луговых травостоях при отсутствии *нарушений* (т.е. без наличия регенерационных *экологических ниш*) взрослые растения благоприятствуют развитию всходов;

– в североамериканских пустынях растения-няни из семейств сложноцветные (*Asteraceae*) и губоцветные (*Lamiaceae*) создают условия для жизни ювенильных особей кактусов. Эти суккуленты,

обладая фотосинтезом типа САМ, «не потеют» и на открытом солнце гибнут вследствие перегревания, причем особенно страдают ювенильные особи колонновидных кактусов.

Создание новых экологических ниш:

– на болотах многие кочкообразующие виды осок создают ниши для луговых растений. Такую же роль играет ольха черная, вокруг стволов которой также формируются кочки;

– на лугах в пойме реки Амур старые растения вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorfii*) образуют кочки, которые становятся экологическими нишами для заселения более сухолюбивых видов растений. В результате формируется мозаичность растительного покрова (см. *Горизонтальная структура растительного сообщества*).

**Содействие опылению растений:** растение-няня мальпигия (*Malpighia glabra*) способствует опылению орхидного онцидиум (*Oncidium cosymbephorum*). Цветки няни похожи на цветки подопечного растения, но отличаются большей привлекательностью для опылителей в силу образования маслянистых выделений.

**Создание островков плодородия.** Бобовые растения улучшают условия снабжения азотом для других видов. К примеру, в условиях субаридного климата тропиков Мексики растения-няни из семейства бобовые (Fabaceae) – церцидиум (*Cercidium praecox*) и прозопис (*Prosopis laevigata*) создают островки плодородия, в которых формируются благоприятные условия для подопечных видов.

**Улучшение условий увлажнения (гидравлический лифт).** В условиях пустынь глубокоукореняющиеся растения-няни поднимают воду в приповерхностные слои, причем растения-няни с фотосинтезом  $C_4$  выделяют воду в почву в ночные часы, а суккуленты с фотосинтезом САМ – в дневные.

Эффект положительного влияния растений-нянь проявляется на ранних этапах жизни подопечных, по мере взросления которых отношения с нянями обычно сменяются конкуренцией.

Лит.: Luyez, Valdivia, 2007; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013.

---

## ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллин М.Р., Миркин Б.М.* Опыт создания «агростепей» в Башкирском степном Зауралье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. № 5. С. 77–90.
- Аверинова Е.А.* Травяная растительность бассейна реки Сейм (в пределах Курской области). Брянск: РИО БГУ, 2010. 351 с.
- Акатов В.В.* Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп, 1999. 114 с.
- Александрова В.Д.* Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Алехин В.В.* Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. М.: Изд-во МГУ, 1986. 213 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
- Башиева Э.З.* Особенности стратегий мохообразных // Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. С. 51–57.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.
- Бобровский М.В.* Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2010. 359 с.
- Браун Л.* Как избежать климатических катастроф?: План Б 4.0: спасение цивилизации. М.: Эксмо, 2010. 416 с.
- Булохов А.Д.* Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск: Изд-во БГУ, 2004. 245 с.
- Булохов А.Д., Соломещ А.И.* Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск: Изд-во БГУ, 2003. 359 с.
- Вальтер Г.* Общая геоботаника / пер. с нем. М.: Мир, 1982. 261 с.
- Вебер Х.Э., Моравец Я., Терийя Ж.-П.* Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 3-е изд / перевод И.Б. Кучерова; редактор перевода А.И. Соломещ // Растительность России. СПб., 2005. № 7. С. 3–38.

*Веселкин Д.В.* Микоризообразование детерминирует конкурентноспособность растений и их позиции в сукцессионных сменах // Современная ботаника в России. Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013). Т. 2. С. 176–177.

*Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В.* Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 494 с.

*Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А., Мяло Е.Г.* Биогеография с основами экологии. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 408 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. / Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов / отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.

*Вухреп В., Брекле З.-В.* Псаммофитная сукцессия на юго-восточном побережье Аральского моря // Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). Спб., 2003. С. 145–152.

*Гилларов А.М.* Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.

*Гилларов А.М.* В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 5. С. 386–401.

*Гоголева П.А., Кононов К.Е., Миркин Б.М., Миронова С.И.* Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Якутии. Иркутск, 1987. 176 с.

*Голуб В.Б.* Опыт использования градиентного анализа при обработке результатов эколого-ботанического профилирования // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 257–261.

*Голуб В.Б., Чорбадзе Н.Б.* Сигма-синтаксоны урочищ западных подstepных ильменей дельты Волги // Биологические науки. 1981. № 1. С. 124–133.

*Голуб В.Б., Сорокин А.Н., Гречушкина Н.А.* Выделение новых ассоциаций и субассоциаций с ограниченным варьированием флористического состава // Растительность России, 2012. Т. 21. С. 124–134.

*Горьшина Т.К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав (исследования по экологии, физиологии и фитоценологии). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. 232 с.

*Горьшина Т.К.* Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 368 с.

*Грибова С.А., Исаченко Т.И.* Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 137–330.

*Дзыбов Д.С.* Агростепи. Ставрополь: АГРУС, 2010. 256 с.

*Евстигнеев О.И.* Нерусско-Деснянское полесье: история природопользования. Брянск, 2009. 139 с.

*Ермаков Н.Б.* Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.

*Ермаков Н.Б.* Ординация бореальной растительности Алтае-Саянской горной области // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.). Т. 2. СПб., 2011. С. 336–338.

*Ермаков Н.Б.* Продромус высших единиц растительности России // Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. С. 377–483.

*Еськов А.К.* Зависимость видового состава и структуры эпифитных сообществ от типа растительности (на примере лесов о. Фу-Куок, Южный Вьетнам) // Современная ботаника в России. Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013). Т. 2. С. 214–215.

*Жильев Г.Г.* Жизнеспособность популяций. Львов, 2005. 304 с.

*Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Картухина Е.А., Баландин С.А.* Биоморфология растений. Иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с.

*Жукова Л.А.* Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1987. Т. 44. № 3. С. 361–374.

*Жученко А.А.* Адаптивный потенциал культурного растения. Кишинев: Штиинца, 1988. 767 с.

Зеленая книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране) / под ред. А.Д. Булохова, 2012. Брянск: ГУП «Брянск. обл. полигр. объединение». 144 с.

Зеленая книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества, 1996. Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН. 396 с.

*Злобин Ю.А.* Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.

*Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.* Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.

*Зыбалов В.С., Миркин Б.М.* Управление функцией агроценозов. Роль промежуточных посевов и поликультур // Сельскохозяйственная биология. 2002. № 1. С. 3–10.

*Ишмуратова М.М., Набиуллин М.И., Суюндуков И.В., Ишибирдин А.Р.* Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа: Гилем, 2010. 176 с.

*Казанцева Т.И.* Продуктивность зональных растительных сообществ степей и пустынь Гобийской части Монголии. М.: Наука, 2009. 336 с.

*Кораблев А.П., Нешатаева В.Ю.* Особенности первичных сукцессий на шлако-пепловых отложениях в лесном поясе плато Толбачинский дол (Камчатка) // Современная ботаника в России. Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013). Т. 2. С. 239–243.

*Лапина Е.Д.* Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск, 2010. 186 с.

*Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 185 с.

*Линник Ю.В.* Русская биология // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. Т. 6. М.: ГЕОС, 2012. С. 59–75.

*Марков М.В.* Популяционная биология растений. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 387 с.

*Мартыненко В.Б.* Синтаксономия коренных зональных лесов Южно-Уральского региона и их горных аналогов // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2-х кн. Кн. 2. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. С. 67–128.

*Мартыненко В.Б., Соломец А.И., Жирнова Т.В.* Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа: Гилем, 2003. 203 с.

*Мартыненко В.Б., Ямалов С.М., Жигунов О.Ю., Филинов А.А.* Растительность государственного природного заповедника «Шульган-Таш». Уфа: Гилем, 2005. 272 с.

*Матвеева Н.М.* Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Биологическое разнообразие и принципы его сохранения. Уфа: РИО БашГУ, 2004. 124 с.

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Основы общей экологии. М.: Университетская книга, 2005. 240 с.

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Экология растений Башкортостана. Уфа: Китап, 2010. 248 с.

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Проблемы, понятия и термины современной экологии: Словарь-справочник. Уфа: АН РБ, Гилем, 2010. 400 с.

*Миркин, Б. М., Наумова Л.Г.* Краткий курс общей экологии. Ч. I, II. Экология экосистем и биосферы. [Электронный ресурс]: учебник. Уфа: Изд-во БГПУ, 2011. (Электронное издательство «Vagant»: <http://ivagant.ru/catalog/product/bm-mirkin-lg-naumova-kratkii-kurs-obschei-ekologii-chast-ii-ekologiya-ekosistem-i-biosferi-28557/>)

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.

*Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Широких П.С.* Экологические закономерности видового богатства лесов Южно-Уральского региона //Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2-х кн. Кн. 2. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2013. С. 129–151.

*Миркин Б.М., Ямалов С.М., Баянов А.В., Сайфуллина Н.М.* Использование синтаксономии для изучения антропогенной динамики растительности // Растительность России. СПб., 2012. № 21. С. 135–143.

*Мордкович В.Г.* Основы биогеографии. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2005. 236 с.

*Морозов Г.Ф.* Избранные труды (Классики отечественного лесоводства). М.: ВНИИЛМ, 2004. 416 с.

*Наумова Л.Г., Миркин Б.М., Мулдашев А.А., Мартыненко В.Б., Ямалов С.М.* Флора и растительность Башкортостана: учеб. пособие. Уфа: Изд-во БГПУ, 2011. 174 с. (Электронное издательство «Vagant»: <http://ivagant.ru/catalog/product/lg-naumova-bm-mirkin-aa-muldashev-vb-martinenko-sm-yamalov-flora-i-rastitelnost-baschkortostana-28400/>).

*Одум Ю.* Экология: В 2-х т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

*Онипченко В.Г.* Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2011. С. 86–155.

*Онипченко В.Г.* Функциональная фитоценология: Синэкология растений. М.: КРАСАНД, 2013. 576 с.

*Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

*Примак Р.Б.* Основы сохранения биоразнообразия. М.: Изд-во научного и учебно-методического центра, 2002. 256 с.

Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: материалы IV Международной научной конференции / под ред. Барановой О.Г. и Пузырева А.Н. Москва; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2012. 248 с.

*Прохоров В.Н., Ламан Н.А., Шашко К.Г., Кравченко В.М.* Физиолого-экологические основы оптимизации продукционного процесса агрофитоцено-

зов (поликультура в растениеводстве). Минск: Право и экономика, 2005. 370 с.

*Путенихин В.П.* Фенетический анализ популяций хвойных лесообразующих пород // Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. С. 111–118.

*Работнов Т.А.* Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1992. 350 с.

*Работнов Т.А.* Экспериментальная фитоценология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1998. 240 с.

*Работнов Т.А.* Экология луговых трав. М.: МГУ, 1985. 176 с.

*Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антитин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

*Раменский Л.Г.* Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.

*Реймерс Н.Ф.* Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.

*Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

*Семенщиценок Ю.А.* Фитоценологическое разнообразие Судость-Деснянского муждуречья. Брянск: РИО БГУ, 2009. 400 с.

*Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.; Л.: Наука, 1962. 378 с.

*Султанова Б.М.* Трансформация растительности Семипалатинского испытательного полигона // Современная ботаника в России. Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013). Т. 2. С. 318–320.

*Сумина О.И.* Зарастание карьеров как натурная модель формирования растительного покрова расчлененного ландшафта // Современная ботаника в России. Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти 16–22 сентября 2013). Т. 2. С. 320–321.

*Тишков А.А.* Актуальная биогеография как методологическая основа сохранения биоразнообразия // Вопросы географии. Сб. 134. Актуальная биогеография. М.: Издательский дом «Кодекс», 2012. С. 15–57.

*Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1974. 244 с.

*Толмачев А.И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука СО, 1986. 196 с.

*Трасс Х.Х.* Геоботаника: история и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 257 с.

*Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

*Фегри К., ван дер Пейл Л.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 379 с.

*Федоров Н.И.* Фенетический анализ популяций комплексов близкородственных видов рода *Delphinium* на Южном Урале // Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. С. 118–123.

*Федоров Н.И., Жигунова С.Н., Михайленко О.И.* Методологические основы оптимизации ресурсного использования лекарственной флоры Южного Урала. М.: Наука, 2013. 212 с.

Флора и растительность Южно-Уральского государственного заповедника / отв. ред. Б.М. Миркин. Уфа: Гилем, 2008. 528 с.

Флора и растительность Национального парка «Башкирия» (синтаксономия, антропогенная динамика, экологическое зонирование) / под ред. Б.М. Миркина. Уфа: АН РБ, Гилем, 2010. 512 с.

*Юрцев Б.А.* Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7–20.

*Шмидт В.М.* Статистические методы сравнительной флористики. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1980. 176 с.

*Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.

*Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Баишева Э.З., Баянов А.В.* Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 100 с.

*Янбаев Ю.А., Редькина Н.Н.* Вклад популяционной генетики в развитие системы охраны видов растений // Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. С. 106–111.

Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Ed. V.G. Onipchenko. Geobotany 29. Dordrecht/Boston/London: Kluwer Acad. Publ. 2004. 409 p.

*Arnan X., Rodrigo A., Retana J.* Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness // J. Veget. Sci. 2007. Vol. 18. P. 111–122.

Biological invasions. A global perspective. SCOPE 37. Eds. Drake J.A., Mooney H.A., di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmanek M., Williamson M. Chichester: John Wiley & Sons, 1989. 525 p.

Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Eds. F. di Castri, A.J.Hansen, M.Debussche. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1990. 428 p.

*Bishop C.L., Wardell-Johnson G.W., Williams M.R.* Community-level changes in *Banksia* woodland following plant pathogen invasion in the Southwest Australian Floristic Region // *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21. № 5. P. 888–898.

*Box E.O.* Plant functional types and climate at the global scale // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 3. P. 309–320.

*Connell J.H., Slatyer R.O.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *Amer. Natur.* 1977. V. 3. № 982. P.1119- 1144.

*de Römer A.H., Kneeshaw D.D., Bergeron Y.* Small gap dynamics in the southern boreal forest of eastern Canada: Do canopy gaps influence stand development? // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. P. 815–826.

*Ellenberg H.* Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. 2 Aufl. // *Scirpta geobot.* 1979. V. 9. S. 1–106.

*Erschbamer B., Schlag R.N., Winkler E.* Colonization processes on a central Alpine glacier foreland // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 6. P. 855–862.

*Eskelinen A., Oksanen J.* Changes in the abundance, composition and species richness of mountain vegetation in relation to summer grazing by reindeer // *J. Veget. Sci.* 2006. Vol. 17. P. 245–254

*Gálhidy L., Mihók B., Hagyó A.* et al. Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest // *Plant Ecol.* 2006. V. 183. № 1. P. 133–145.

*Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. Chichester: J. Wiley publ. 1979. 222 pp.

*Jurasinski G., Kreyling J.* Upward shift of alpine plants increases floristic similarity of mountain summits // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. № 5. P. 711–718.

*Kambatuku J.R., Cramer M.D., Ward D.* Savanna tree-grass competition is modified by substrate type and herbivory // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 2. P. 225–237.

*Kent M.* Vegetation description and data analysis: a practical approach. 2<sup>nd</sup> ed. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. 415 p.

*Kopečky K., Hejny S.* A new approach to the classification of antropogenic plant commuities // *Vegetatio.* 1974. V. 29. P. 17–20.

*Landolt E.* Okologische zeigerwerte zur Schweizer Flora // *Veroff. Geobot. Inst. ETH Stiff. Rübel.* 64. Zurich, 1979. P. 1–208.

*Lepš J.* Effect of plant species richness on invasibility of experimental plant communities // *Plant Ecol.* 2008. V. 198. № 2. P. 253–263.

*Li J.-H., Fang X.-W., Jiam J.-J., Wang G.* Effect of legume species introduction to early abandoned field on vegetation development // *Plant Ecol.* 2007. V. 191. № 1. P. 1–9.

*Liira J., Schmidt T., Aavik T. et al.* Plant functional group composition and large-scale species richness in European agricultural landscapes // *J. Veget. Sci.* 2008. V. 19. № 1. P. 3–14.

*Lodge D.M.* Biological invasions: lessons for ecology // *Trends in Ecol. Evol.* 1993. V. 8. P. 133–137.

*Lonsdale W.M.* Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility // *Ecology.* 1999. V. 80. № 5. P. 1522–1536.

*Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P. et al.* Rethinking plant community theory // *Oikos.* 2004. V. 107. № 2. P. 433–438.

*Lypetz R.P., Valdivia S.* The importance of shrub cover for four cactus species differing in growth form in an Andean semi-desert // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. P. 263–270

*MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory on island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 pp.

*Malcolm D., Coupe J.N.S., Cahill J.F.Jr.* Limited effects of above- and belowground insects on community structure and function in a species-rich grassland // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 1. P. 121–129.

*Malyshev L.I.* Some quantitative approaches to problems of comparative floristics // *Quantitative approaches to phytogeography.* Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1991. P. 15–33.

*Malyshev L., Nimis P.L., Bolognini G.* Essays on the modelling of spatial floristic diversity in Europe: British isles, West Germany and East Europe // *Flora.* 1994. V. 189. P. 79–88.

*Mangan S.A., Schnitzer S.A., Herre E.A. et al.* Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest // *Nature.* 2010. V. 466. № 5. P. 752–755.

*Måren I.E., Vandvik V.* Fire and regeneration: the role of seed banks in the dynamics of northern heathlands // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 5. P. 871–888.

*McIntosh R. H.A.* Gleason “individualistic ecologist” 1882–1975. His contribution to ecological theory // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1975. V. 102. P. 263–273.

*McIntosh R.P.* The continuum continued: John T. Curtis’ influence on ecology // *John T. Curtis. Fifty years of Wisconsin plant ecology.* Madison: Publ. of Wisconsin Acad. of Sci., Arts and Letters. 1993. P. 95–122.

*Mirkin B.M.* Wich plant communities do exist? // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 9. P. 283–284.

*Naujalis J.* Sporiniai induociai kaip augalu bendriju komponentai. Vilnius: Baltic ECO leidybos centras, 1995. 295 p.

*Nemany R., Running S.W.* Implementation of a hierarchical global vegetation classification in ecosystem function models // *J. Veget. Sci.* 1996. V. 7. № 3. P. 337–346.

*Peper J., Jansen F., Pietzsch D., Manthey M.* Patterns of plant species turnover along grazing gradients // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 3. P. 457–466.

*Peterson D. W., Reich P.B., Wrage K.J.* Plant functional group responses to fire frequency and tree canopy cover gradients in oak savannas and woodlands // *J. Veget. Sci.* 2007. V. 18. № 1. P. 3–12.

*Pezzani F., Montana C., Guevara R.* Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two-phase mosaic in the Chihuahuan Desert // *Mycorrhiza*. 2006. V. 16. № 4. P. 285–295.

*Püschel D., Rydlova J., Vosatka M.* Mycorrhiza influences plant communities structure in succession on spoil banks // *Basic Appl. Ecol.* 2007. V. 8. № 6 P. 510–520.

*Raffaele E., Veblen Th.T., Blackhall M., Tercero-Bucardo N.* et al. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. № 1. P. 59–71.

*Reiné R., Chocarro C., Fillat F.* Spatial patterns in seed bank and vegetation of semi-natural mountain meadows // *Plant Ecol.* 2006. V. 186. № 1. P. 151–160.

*Robbins J.A., Matthews J.A.* Pioneer vegetation on glacier forelands in southern Norway: emerging communities? // *J. Veget. Sci.* 2009. V. 20. № 5. P. 889–902.

*Rout M.E., Callaway R.M.* An invasive plant paradox // *Science*. 2009. V. 324. P. 734–735.

*Santana V.M., Baeza M.J., Marrs R.H., Vallejo V.R.* Old-field secondary succession in SE Spain: can fire divert it? // *Plant Ecol.* 2010. V. 211. № 2. P. 337–349.

*Shaffer G.P., Gosselink J.G., Hoepfner S.S.* The Mississippi river alluvial plain // *The world's largest wetlands. Ecology and conservation*. Cambridge: Univ. Press. 2005. P. 272–315.

*Sileshi G.W., Arshad M.A., Konatü S., Nkunika Ph.O.Y.* Termite-induced heterogeneity in African savanna vegetation: mechanisms and patterns // *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21. № 5. P. 923–937.

*Sosa B., Brazeiro A.* Positive ecosystem engineering effects of the ant *Atta vollenweideri* on the shrub *Grabowskia duplicata* // *J. Veget. Sci.* 2010. V. 21. № 3. P. 597–605.

Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. Dordrecht: Kluwerpubl., 1990. 160 pp.

*Tichý L.* JUICE, software for vegetation classification // *J. Veget. Sci.* 2002. V. 13. P. 451–453.

*Tilman D.* Resource competition and community structure. Princeton: Princeton Univ. Press, 1982. 296 pp.

*Tilman D.* Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton: Princeton Univ. Press. 1988. 360 pp.

*Whittaker R.H.* Classification of natural communities // *Bot. rev.* 1962. V. 28. P. 1–239.

---



## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Автогенные сукцессии (см. Экологические сукцессии) 238
- Агрофитоценоз 5
- Агрофитоценология 5
- Агроценоз 6
- Агроэкология 6
- Агроэкосистема 7
- Адвентивные виды 9
- Алас (см. *Полусмен*) 131
- Аллелопатические мозаики (см. Горизонтальная структура растительного сообщества) 49
- Аллелопатия 10
- Аллогенные сукцессии 11
- Альфа-разнообразие 11
- Антропогенная эволюция растительности (см. Эволюция растительных сообществ) 12, 235
- Антропогенные сукцессии (см. Экологические сукцессии) 238
- Ареал вида 12
- Архетип синтаксона 13
- Аспект (см. Сезонная изменчивость растительного сообщества) 156
- Ассектатор (см. Фитоценоотипы) 220
- Ассиметричная конкуренция (см. Конкуренция видов в растительном сообществе) 77
- Ассоциативная азотфиксация (см. Микроорганизмы-азотфиксаторы) 103
- Ассоциация (см. Растительная ассоциация) 143
- Аутэкология 14
- Ацидофилы (см. Синдром адаптивных признаков растений) 165
- Базальное сообщество (см. «Дедуктивный метод» классификации растительных сообществ) 54

- Банк вегетативных зачатков в почве 15
- Банк спор (см. Резервные фонды популяций) 145
- Банк проростков 16
- Банк семян в почве 16
- Березово-сосновые леса 17
- Бета-разнообразии растительных сообществ 18
- Биогеографические координаты (см. Географические типы ареалов) 44
- Биогеоценоз 18
- Биологическая продуктивность растительного сообщества (см. Функциональные параметры растительного сообщества) 225
- Биологические поля (см. Прибрежно-водная растительность) 136
- Биологическое разнообразие 18
- Биом 19
- Болота (Башкортостана) 19
- Бонитет (см. Самоизреживание популяции) 152
- Ветошь (см. Функциональные параметры растительного сообщества) 225
- Вертикальная структура растительного сообщества 21
- Вертикальный континуум (см. Вертикальная структура растительного сообщества) 21
- Верховое (олиготрофное) болото (см. Болота) 19
- Ветровально-почвенный комплекс 23
- Взаимные отношения видов в растительном сообществе 23
- Видовое богатство растительного сообщества 24
- Виолентность (см. Конкурентная мощность вида) 76
- Виоленты (см. Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма) 197
- Виталитетная структура популяции 26
- Внутривидовая конкуренция (см. Самоизреживание популяции) 152
- Водная растительность 29
- Возрастная структура популяции 30
- Восстановительная экология 31
- Восстановительные сукцессии (см. Вторичные автогенные сукцессии) 34
- Восстановительные сукцессии в лесах 33
- Вторичные автогенные сукцессии 34
- Вторичные типы стратегий растений 35

Выпас 35  
Высокогорные луга (см. Луга) 87  
Вытаптывание (см. Рекреационные сукцессии) 145  
Высотный топоклин 35  
Галофиты (см. Синдром адаптивных признаков растений) 165  
Гамма-разнообразии (см. Флора) 221  
Гап-мозаика 36  
Гейтогенез (см. Экологические сукцессии) 238  
Гелофиты (см. Макрофиты) 91  
Гемибореальные леса (см. Березово-сосновые леса) 17  
Гемикриптофиты (см. Система жизненных форм растений К. Раункиера) 187  
Гендерная структура популяции (см. Половая структура популяции) 130  
Генет (см. Плотность популяции) 122  
Генетическая структура популяции 37  
Генетически модифицированные растения (см. Стратегии культурных растений) 194  
Геномный анализ популяции (см. Генетическая структура популяции) 37  
Геоботаника (см. Наука о растительности) 106  
Геоботаническое описание растительного сообщества 39  
Географические типы ареалов 44  
Географические элементы 46  
Геофит (см. Система жизненных форм растений К. Раункиера) 187  
Гетеротрофные организмы (влияние на растительные сообщества) 46  
Гидатофит (см. Макрофиты) 91  
Гидрофит (см. Система жизненных форм растений К. Раункиера) 187  
Гильдия 47  
Гипотеза умеренных нарушений (см. Нарушения) 106  
Гологенез (см. Экологические сукцессии) 238  
Голопаразиты (см. Растения-паразиты) 142  
Горизонтальная структура популяций 47  
Горизонтальная структура растительного сообщества 49  
Градиентный анализ растительности 51  
Градиенты видового богатства растительных сообществ 53  
Группа ассоциаций (см. Доминантная классификация растительных сообществ) 57

- Группа формаций (см. Доминантная классификация растительных сообществ) 57
- «Дедуктивный» метод классификации растительных сообществ 54
- Дериватное сообщество (см. «Дедуктивный» метод классификации растительных сообществ) 54
- Детерминант (см. Диагностические виды) 56
- Детрит (см. Функциональные параметры растительного сообщества) 225
- Детритная пищевая цепь (см. Сапротрофы) 152
- Детритофаги (см. Сапротрофы) 152
- Диагностические виды 56
- Динамика растительности 57
- Дискрайзеры (см. Пастбищная дигрессия) 117
- Дискретность (см. Парадигмы науки о растительности) 115
- Дифференциация экологических ниш (см. Экологическая ниша) 236
- Дифференциация экологических ниш в искусственных растительных сообществах (см. Поликультура) 125
- Дифференцирующие виды (см. Диагностические виды) 56
- Диффузная конкуренция (см. Конкуренция видов в растительном сообществе) 77
- Доминантная классификация растительных сообществ 57
- Доминанты (см. Фитоценоотипы) 220
- Дриады (см. Гап-мозаика) 36
- «Еловая догма» в фитоценологии 58
- Животные-инженеры 59
- Животные-опылители 60
- Животные-распространители плодов 61
- Жизненная форма растений 63
- Зависимость плотности популяции от смертности (см. Самоизреживание популяции) 152
- Зеленая книга 63
- Зеленая революция (см. Стратегии культурных растений) 194
- Злаковники 64
- Изоферментный анализ популяции (см. Генетическая структура популяции) 37
- Инвазибельность растительных сообществ 64
- Инвазивные виды 64

Инвазионная популяция (см. Онтогенетическая структура популяции) 110

Индекс виталитета ценопопуляции (см. Виталитетная структура популяции) 26

Индекс листовой поверхности 66

Индивидуалистическая гипотеза (см. Концепция континуума) 66, 81

Инкрайзеры (см. Пастбищная дигрессия) 117

Катена (см. Экологический ряд) 247

Класс ассоциаций (см. Доминантная классификация растительных сообществ) 57

Класс постоянства видов (см. Метод классификации растительных сообществ по Браун-Бланке) 92

Класс формаций (см. Доминантная классификация растительных сообществ) 57

Классификация растительных сообществ 66

Классический синтаксономический анализ (см. Метод классификации растительных сообществ по Браун-Бланке) 92

Климакс (см. Концепция климакса в растительности) 79

Климакс-континуум (см. Концепция климакса в растительности) 79

Клон 67

Клон генетический (см. Генетическая структура популяции) 37

Клон морфоструктурный (см. Клон) 67

Клоновые мозаики (см. Горизонтальная структура растительного сообщества) 49

Коадаптационная гипотеза (см. Синергизм) 166

Когорта 69

Кодекс фитосоциологический (см. Фитосоциологическая номенклатура) 215

Колины (см. Аллелопатия) 10

Количественная флористика 69

Комменсализм (см. Сапротрофы) 152

Комплексный градиент 71

Комплексы (см. Типы ценохор по природе организующих факторов) 209

«Компьютерные» методы классификации растительности 73

Конкретная флора (см. Флора) 221

Конкурентная мощность вида 76

Конкурентное исключение (см. Конкуренция видов в растительном сообществе) 77

- Конкуренция видов в растительном сообществе 77
- Консорция 79
- Контагиозное распределение популяции (см. Горизонтальная структура популяций) 47
- Контактные взаимные отношения растений 79
- Концепция климакса в растительности 79
- Концепция континуума 81
- Коренное улучшение (см. Луга) 87
- Космополитный ареал (см. Географические типы ареалов) 44
- К-отбор (см. Стратегии растений Дж. Мак-Лиода – Э. Пианки) 199
- Кривая «число видов/площадь» 83
- Криптофит (см. Система жизненных форм растений К. Раункиера) 187
- К-отбор (см. Стратегии растений Дж. Мак-Лиода – Э. Пианки) 199
- Ксерофиты (см. Синдром адаптивных признаков растений) 165
- Ландшафт 85
- Леса 85
- Лесная подстилка (см. Функциональные параметры растительного сообщества) 225
- Лианы 86
- Лимитирующие факторы 86
- Ложноинвазионная популяция (см. Онтогенетическая структура популяции) 110
- Локальная популяция (см. Популяция растений) 134
- Луга 87
- Макрокомбинации (см. Типы ценохор по масштабу) 208
- Макрофиты 91
- Мегакомбинации (см. Типы ценохор по масштабу) 208
- Мезокомбинации (см. Типы ценохор по масштабу) 208
- Мезотоп (см. Аутэкология) 14
- Мезофиты (см. Синдром адаптивных признаков растений) 165
- Мелколиственные леса 92
- Метапопуляция (см. Популяция растений) 134
- Метод генетических маркеров (см. Генетическая структура популяции) 37
- Метод классификации растительных сообществ по Браун-Бланке 92
- Метод пробных площадок (см. Плотность популяции) 122
- Метод секущихся трансект 96

Метод укусов (см. Фитомасса популяции) 214  
Методы анализа состава флоры 96  
Методы выделения экологических групп растений 99  
Микогетеротрофы (см. Микоризные грибы) 101  
Микоризные грибы 101  
Микрогруппировки (см. Горизонтальная структура растительного сообщества) 49  
Микрокомбинации (см. Типы ценохор по масштабу) 208  
Микроорганизмы-азотфиксаторы 103  
Микросайт 105  
Миниатюризация (см. Пластичность популяции) 121  
Минимальный ареал растительного сообщества (см. Кривая «число видов/площадь») 83  
Минимальный ареал флоры (см. Количественная флористика) 69  
Модели организации растительных сообществ (см. Полиmodelьная концепция растительного сообщества) 126  
Модель благоприятствования (см. Полиmodelьная концепция экологических сукцессий) 128  
Модель ингибирования (см. Полиmodelьная концепция экологических сукцессий) 128  
«Модель карусели» 105  
Модель нейтральности 105  
Модель толерантности (см. Полиmodelьная концепция экологических сукцессий) 128  
Модельные деревья (см. Фитомасса популяции) 214  
Мозаичность (см. Горизонтальная структура растительного сообщества) 49  
Моноклимакс (см. Концепция климакса в растительности) 79  
Мортмасса (см. Функциональные параметры растительного сообщества) 225  
Мутуализм 106  
Надземная структура растительного сообщества (см. Вертикальная структура растительного сообщества) 21  
Нарушения 106  
Наука о растительности 106  
Неклассический синтаксономический анализ (см. «Дедуктивный» метод классификации растительных сообществ) 54  
Неконкурентное средообразование 108

- Неполночленность растительного сообщества 110
- Непрерывность (см. Концепция континуума) 81
- Низинное болото (см. Болота) 19
- Низинные луга (см. Луга) 87
- Номады (см. Гап-мозаика) 36
- Номенклатурный тип (см. Фитосоциологическая номенклатура) 215
- Нормальная популяция (см. Онтогенетическая структура популяции) 110
- Обзорная синоптическая таблица (см. Метод классификации растительных сообществ по Браун-Бланке) 92
- Обилие вида 110
- Олиготрофы (см. Синдром адаптивных признаков растений) 165
- Онтогенетическая структура популяции 110
- Онтогенетический спектр популяции (см. Онтогенетическая структура популяции) 110
- Организмизм (см. Парадигмы науки о растительности) 115
- Ординация 112
- Островной эффект 115
- Отавность (см. Пастбищная дигрессия) 117
- Относительная скорость роста (см. Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма) 197
- Панмиксия (см. Генетическая структура популяции) 37
- Парадигмы науки о растительности 115
- Паразиты (см. Патогены) 119
- Парциальная флора (см. Флора) 221
- Пастбищная дигрессия 117
- Пастбищная емкость (см. Степи) 191
- Пастбищная нагрузка (см. Пастбищная дигрессия) 117
- Пастбищная пищевая цепь (см. Сапротрофы) 152
- Пациент (см. Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма) 197
- Патогены 119
- Первичная биологическая продукция 120
- Первичные автогенные сукцессии 121
- Первичные типы стратегий (см. Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма) 197
- Перевыпас 121
- Переходное болото (см. Болота) 19

- Пирогенные сукцессии (см. Восстановительные сукцессии в лесах) 33
- Пищевая цепь (см. Фитофаги, Патогены) 218, 119
- Пищевая сеть (см. Консорция, Фитофаги) 79, 218
- Плавни (см. Функциональные параметры растительного сообщества) 225
- Пластичность популяции 121
- Пластичность стратегий растений 121
- Плейстофит (см. Макрофиты) 91
- Плотность популяции 122
- Поверхностное улучшение (см. Луга) 87
- Подземная структура растительного сообщества (см. Вертикальная структура растительного сообщества) 21
- Подстилка (см. Функциональные параметры растительного сообщества) 225
- Подход Браун-Бланке (см. Флористическая классификация растительных сообществ) 221
- Пожары 124
- Пойменные леса 124
- Пойменные луга (см. Луга) 87
- Поликлимат (см. Концепция климата в растительности) 79
- Поликультура 125
- Полимодельная концепция растительного сообщества 126
- Полимодельная концепция экологических сукцессий 128
- Половая (гендерная) структура популяции 130
- Полупаразиты (см. Трофические отношения между растениями) 212
- Полусмен 131
- Популяционная экология растений 133
- Популяционное поле (см. Размер популяции) 139
- Популяции споровых растений 135
- Популяция растений 134
- Постпастибищная демутиация 136
- Порядок (см. Фитосоциологическая номенклатура) 215
- Прибрежно-водная растительность 136
- Принцип Гаузе (см. Конкуренция видов в растительном сообществе) 77
- Принцип множественности синтаксономических решений 137

- Пробная площадь (см. Геоботаническое описание растительного сообщества) 39
- Продромус растительности Башкортостана (см. Синтаксономия растительности Башкортостана) 172
- Продромус растительности России (см. Синтаксономия растительности России) 176
- Проективное покрытие вида 138
- Протокооперация (см. Животные-опылители) 60
- Равнинные луга (см. Луга) 87
- Радиационные сукцессии 138
- Размер популяции 139
- Разногодичная изменчивость растительного сообщества 140
- Рамет (см. Плотность популяции) 122
- Растения-няни (см. Эффект растений-нянь) 257
- Растения-паразиты 142
- Растения-полупаразиты 142
- Растения-хищники (см. Трофические отношения между растениями) 212
- Растительная ассоциация 143
- Растительное сообщество 143
- Растительность 144
- Реализованная экологическая ниша (см. Фундаментальная экологическая ниша) 223
- Регенерационная экологическая ниша 144
- Регенерационные мозаики (растительных сообществ) 145
- Региональная флора (см. Флора) 221
- Регрессивная популяция (см. Онтогенетическая структура популяции) 110
- Регулярное распределение популяций (см. Горизонтальная структура популяций) 47
- Редуценты (см. Сапротрофы) 152
- Резервные фонды популяций 145
- Рекреационные сукцессии 145
- Репродуктивные стратегии популяций 147
- Ризосфера (см. Микроорганизмы-азотфиксаторы) 103
- Рудеральная растительность 147
- Рудеральные растения 150
- Рудеральные растительные сообщества 151

г-отбор (см. Стратегии растений Дж. Мак-Лиода – Э. Пианки) 199  
Самоизреживание популяции 152  
Сапротрофы 152  
Сегетальная растительность 153  
Сегетальные растительные сообщества 155  
Сегетальные сорные растения 156  
Сезонная изменчивость растительного сообщества 156  
Секвенирование геномов (см. Генетическая структура популяции) 37  
«Семенной дождь» (см. Банк семян в почве) 16  
Серии (см. Типы ценохор по природе организующих факторов) 209  
Сигмасинтаксономия (см. Симфитосоциология) 158  
Сигмета (см. Симфитосоциология) 158  
Симбиоз (см. Микроорганизмы-азотфиксаторы) 103  
Симбиотическая азотфиксация (см. Микроорганизмы-азотфиксаторы) 103  
Симметричная конкуренция (см. Конкуренция видов в растительном сообществе) 77  
Симфитосоциологическая таблица (см. Симфитосоциология) 103  
Симфитосоциология 158  
Синантропизация растительности 162  
Синантропные виды растений 164  
Синантропные растительные сообщества 164  
Сингенез (см. Экологические сукцессии) 238  
Синдинамика (см. Динамика растительности) 57  
Синдром адаптивных признаков растений 165  
Синергизм 166  
Синморфология (см. Структура растительного сообщества) 200  
Синтаксон 167  
Синтаксономическая иерархия 167  
Синтаксономическая коррекция 169  
Синтаксономический анализ (см. Метод классификации растительных сообществ по Браун-Бланке) 92  
Синтаксономический континуум 168  
Синтаксономическое разнообразие 169  
Синтаксономия 170  
Синтаксономия растительности Башкортостана 172  
Синтаксономия растительности России 176  
Синузия 184

- Синэкология 184
- Система жизненных форм растений И.Г. Серебрякова 185
- Система жизненных форм растений К. Раункиера 187
- Система полезных симбиотических связей (см. Агроценоз) 6
- Случайное распределение популяции (см. Горизонтальная структура популяций) 47
- Солончаковатые луга (см. Луга) 87
- Состав растительного сообщества 189
- Сохранение фиторазнообразия 189
- Созидфикатор (см. Фитоценоотипы) 220
- Союз (см. Фитосоциологическая номенклатура) 215
- Сплавина (см. Болота) 19
- Справочный гербарий (см. Геоботаническое описание растительного сообщества) 39
- Среднегорные луга (см. Луга) 87
- Среды жизни растений 191
- Стенопот (см. Аутэкология) 14
- Степи 191
- Степной войлок (см. Функциональные параметры растительного сообщества) 225
- Стихийная эволюция растительности (см. Эволюция растительных сообществ) 235
- Стратегии культурных растений 194
- Стратегии мохообразных 195
- Стратегии растений Дж. Мак-Лиода – Э. Пианки 199
- Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма 197
- Структура растительного сообщества 200
- Структура растительного сообщества во времени (см. Циклическая изменчивость растительного сообщества) 232
- Субассоциация (см. Фитосоциологическая номенклатура) 215
- Сукцессии в травосмесях 200
- Сукцессии зарастания водоемов и развития болот 201
- Сукцессии зарастания скал 203
- Сукцессии на дюнах 203
- Сукцессии на залежи 204
- Сукцессии на застывших лавовых потоках 204
- Сукцессии на обнажающемся дне Аральского моря 205
- Сукцессии на обнаженных техногенных субстратах 205

Сукцессии на субстратах, образующихся при таянии ледников 206  
Сукцессии сеgetальных растительных сообществ 206  
Сукцессионная система 207  
Суходольные луга (см. Луга) 87  
Счетная единица популяции (см. Размер популяции) 139  
Тайга (см. Хвойные зеленомошные леса) 229  
Терофит (см. Система жизненных форм растений К. Раункиера) 187  
Территориальные единицы растительности (см. Ценохоры) 207, 231  
Тип растительности (см. Доминантная классификация растительных сообществ) 57  
Типический отбор (см. Метод классификации растительных сообществ по Браун-Бланке) 92  
Типы фитоценотической активности растений по И. Хански 207  
Типы ценохор по масштабу 208  
Типы ценохор по природе организующих факторов 209  
Топоклин 210  
Трансбиотические отношения (см. Неконкурентное средообразование) 108  
Трансбиотические отношения видов в растительном сообществе 210  
Трансформеры (см. Инвазивные виды) 64  
Трейд-офф (см. Плотность популяции) 122  
Трофические отношения между растениями 212  
Урочище (см. Ландшафт) 85  
Устойчивое развитие (см. Биологическое разнообразие) 18  
Фанерофит (см. Система жизненных форм растений К. Раункиера) 187  
Факториальная экология 212  
Фация (см. Ландшафт) 85  
Фен (см. Генетическая структура популяции) 37  
Феноритмотипы (см. Сезонная изменчивость растительного сообщества) 156  
Физиогномика 213  
Физиономическая классификация (см. Классификация растительных сообществ) 66  
Фитогенное поле 214  
Фитомасса популяции 214  
Фитомасса растительного сообщества (см. Функциональные параметры растительного сообщества) 225

- Фиторазнообразие 215
- Фитосоциологическая номенклатура 215
- Фитосоциологический спектр 216
- Фитосоциология (см. Фитоценология) 220
- Фитофаги 218
- Фитохория (син. Территориальные единицы растительности) 220
- Фитоценоз (см. Растительное сообщество) 143
- Фитоценология 220
- Фитоценоз (см. Метод классификации растительных сообществ по Браун-Бланке) 92
- Фитоценоотипы 220
- Фитоэнvironmentальные мозаики (см. Горизонтальная структура растительного сообщества) 49
- Флора 221
- Флористическая классификация растительных сообществ 221
- Флористическая насыщенность растительного сообщества (см. Видовое богатство растительного сообщества) 24
- Флористическая ненасыщенность растительного сообщества, Флористическое богатство (см. Видовое богатство растительного сообщества) 24
- Флюктуации (см. Разногодичная изменчивость растительного сообщества) 140
- Формация (см. Доминантная классификация растительных сообществ) 57
- Формула древостоя (см. Геоботаническое описание растительного сообщества) 39
- Форофит (см. Контактные взаимные отношения видов растений) 79
- Фреатофит (см. Вертикальная структура растительного сообщества) 21
- Фундаментальная экологическая ниша 223
- Функциональные группы растений 225
- Функциональные параметры растительного сообщества 225
- Функциональные типы растений 227
- Хамефит (см. Система жизненных форм растений К. Раункиера) 187
- Характерные виды (см. Диагностические виды) 56
- Хвойно-широколиственные леса 228
- Хвойные зеленомошные леса 229
- Холизм (см. Парадигмы науки о растительности) 115

Хроноклин 230  
Целенаправленная эволюция растительности (см. Эволюция растительных сообществ) 235  
Ценоклин (см. Градиентный анализ растительности) 51  
Ценомеры (см. Симфитосоциология) 158  
Ценопопуляция (см. Популяция растений) 134  
Центробежная модель организации растительности (см. Конкурентная мощность вида) 76  
Ценофлора 230  
Ценохоры 231  
Циклическая изменчивость растительного сообщества 232  
Численность популяции (см. Размер популяции) 139  
Широколиственные леса 232  
Широтный топоклин 234  
Шкала Браун-Бланке 235  
Эвапотранспирация (см. Функциональные типы растений) 227  
Эволюция растительных сообществ 235  
Эвритоп (см. Аутэкология) 14  
Эдификатор (см. Фитоценоотипы) 220  
Экоклин (см. Градиентный анализ растительности) 51  
Экологическая ботаника (см. Наука о растительности) 106  
Экологическая валентность вида (см. Аутэкология) 14  
Экологическая геномика (см. Генетическая структура популяции) 37  
Экологическая ниша 236  
Экологические группы растений 238  
Экологические катастрофы (см. Инвазивные виды) 64  
Экологические ряды (см. Типы ценохор по природе организующих факторов) 209  
Экологические сукцессии 238  
Экологические факторы 240  
Экологические шкалы 241  
Экологические шкалы Л.Г. Раменского 241  
Экологические шкалы Э. Ландольта 244  
Экологические шкалы Х. Элленберга 246  
Экологический ряд 247  
Экологическое равновесие 248  
Экология 248  
«Экология экологов» 249

Эколого-физиономическая классификация растительных сообществ (см. Доминантная классификация растительных сообществ) 57

Эколого-фитоценотические группы (см. Методы выделения экологических групп растений) 99

Эколого-фитоценотические стратегии растений 249

Экосистема 250

Экотип (см. Генетическая структура популяции) 37

Экотон (см. Экотонный эффект) 251

Экотонный эффект 251

Экотоп 252

Экспериментальная фитоценология 252

Эксплерент (см. Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма) 197

Экстразональные местообитания (см. Ареал вида) 12

Электронные геоботанические базы данных 254

Эндемичный ареал (см. Географические типы ареалов) 44

Эндифиты 255

Эндозоогенез (см. Экологические сукцессии) 238

Эпипаразиты (см. Микоризные грибы) 101

Эпифиты 255

Эргазиофиты 256

Эфемероиды 256

Эффект группы 257

Эффект растений-нянь 257

Ярусность (см. Вертикальная структура растительного сообщества) 21

## СОДЕРЖАНИЕ

ОТ АВТОРОВ .....	3
СЛОВАРЬ .....	176
ЛИТЕРАТУРА .....	259
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ .....	269

**Для заметок**

*Научное издание*

**Миркин Борис Михайлович, Наумова Лениза Гумеровна**

**КРАТКИЙ ЭНЦИКЛОПЕДИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ  
НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ**

Редактор: *Е.Р. Малая*

Технический редактор: *М.М. Мустафин*

Компьютерная верстка: *А.Л. Гаделова*

Подписано в печать 24.03.2014. Формат 60x84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офисная «Снегурочка».

Гарнитура «Таймс». Печать на ризографе. Усл. печ.л. 16,7. Уч.-изд.л. 16,1.

Тираж 500 экз. Заказ № 24

Издательство «Гилем» НИК «Башкирская энциклопедия»  
450006, г. Уфа, ул. Революционная, 55. Тел.: (347) 250-06-72, 250-06-80, 273-05-93  
gilem\_anrb@mail.ru, gilem@bashenc.ru, pr@bashenc.ru

Отпечатано на оборудовании издательства «Гилем» НИК «Башкирская энциклопедия»  
450006, г. Уфа, ул. Революционная, 55. Тел.: (347) 250-06-72, 250-06-80, 273-05-93  
gilem\_anrb@mail.ru, gilem@bashenc.ru, pr@bashenc.ru

Переплетные работы выполнены в ГУП РБ «Уфимский полиграфкомбинат»  
450001, г. Уфа, пр. Октября, 2. Тел.: (347) 223-77-01, 223-97-00