

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СИНТАКСОНОМИИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

USE OF SYNTAXONOMY TO STUDY THE ANTHROPOGENIC VEGETATION DYNAMICS

© Б. М. Миркин¹, С. М. Ямалов², А. В. Баянов³, Н. М. Сайфуллина⁴
B. M. MIRKIN, S. M. YAMALOV, A. V. BAYANOV, N. M. SAYFULLINA

¹Институт биологии УНЦ РАН. 450054, Уфа, пр. Октября, 69. E-mail: geobotanika@mail.ru

²Ботанический сад-институт УНЦ РАН. 450080, Уфа, ул. Менделеева, 195/3. E-mail: geobotanika@mail.ru

³Башкирский государственный университет. 450074, Уфа, ул. Заки Валиди, 32.

E-mail: geobotanika@rambler.ru

⁴Государственный природный заповедник «Шульган-Таш». 453585, Республика Башкортостан,
пос. Иргизлы, ул. Заповедная, 14. E-mail: nauka@bashnet.ru

Описывается методика изучения сукцессий травяной растительности с использованием синтаксономии. Показана перспективность методики на примерах анализа сукцессий пастбищной дигрессии, изменений растительности под влиянием рекреации, восстановительных сукцессий на месте заброшенных населенных пунктов Южного Урала. Обсуждается возможность использования результатов анализа фитосоциологического спектра сообществ для оценки их сукцессионного статуса по соотношению в их флористическом составе видов из ценофлор классов, представляющих разные сукцессионные стадии растительности.

Ключевые слова: *методы исследования, синтаксономия, динамика растительности, фитосоциологический спектр, Южный Урал.*

Key words: *research methods, syntaxonomy, vegetation dynamics, phytosociological spectrum, South Urals.*

Номенклатура: Черепанов, 1995.

ВВЕДЕНИЕ

Создание классификации растительности на единых принципах подхода Браун-Бланке уже само по себе является научным достижением, так как позволяет выявлять бета-разнообразие для отдельных регионов и России в целом. Тем не менее, очевидно, что этого недостаточно и синтаксономия должна быть фундаментом для дальнейших исследований растительности. В настоящее время ее результаты используется, в основном, для целей инвентаризации фитоценологического разнообразия и совершенствования системы его сохранения. Она позволяет выявить редкие типы сообществ, не охваченных системой охраны, и установить степень репрезентативности сложившейся системы ООПТ в регионе.

К сожалению, результаты синтаксономического изучения растительности пока слабо используются в картографировании, так как переход от синтаксо-

нов к системе территориальных единиц для составления легенды геоботанической карты достаточно сложен. Попытки выявления территориальных единиц на основе синтаксономии в российской геоботанике единичны (например, «модель сопки» А. Ю. Королюка (2008)).

Несмотря на то, что в современной синтаксономии установлено значительное число классов серийной растительности, она достаточно редко используется для изучения сукцессий (Юнусбаев, Баширова, 2008; Кунафин и др., 2011; Уланова, 2011).

В этой статье авторы поставили задачей, опираясь на опыт, приобретенный при изучении травяной растительности Южно-Уральского региона (Ямалов и др., 2008, Ямалов, Султангареева, 2010; Ямалов, 2011), на конкретных примерах показать возможности использования синтаксономии для изучения антропогенной динамики растительных сообществ (РС).

ОСНОВНЫЕ ВАРИАНТЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СИНТАКСОНОМИИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СУКЦЕССИЙ

Использование синтаксономии при изучении сукцессий можно свести к 3 основным вариантам.

Вариант 1. Градуирование сукцессионных континуумов. В ряде случаев возможно построить сукцессионную последовательность РС с использованием их абсолютного возраста (время извержения вулкана при изучении сукцессий на остывших лавовых потоках, время отсыпки отвалов при изучении сукцессии их зарастания на техногенных субстратах, возраст залежи или вырубки, и т. д.). Эти сукцессии продолжительны, и потому получение данных на постоянных пробных площадках проводится достаточно редко. Чаще используется экстраполяция пространственных рядов во временные, т. е. геоботанические описания площадок упорядочиваются по возрасту РС. При большом числе площадок удается выявить временной континуум изменения растительности, т. е. ее хроноклин.

Хроноклин может быть проанализирован ординационными методами, которые позволяют выявить особенности изменения флористического состава, ее интенсивность, динамику синтетических показателей РС — видового богатства, проективного покрытия, высоты травостоя и др. При ординационных исследованиях, кроме того, выявляется индивидуальный характер поведения видов в ходе сукцессии. Однако, как правило, хроноклин разделяют на несколько условных стадий. Различные стадии в некоторых случаях возможно на основе доминантов, но более информативным является установление стадий-синтаксонов, которые выделяются с учетом всего флористического состава.

В силу континентальной природы сукцессионных изменений выделить синтаксоны серийной растительности с использованием классического синтаксономического анализа (т. е. установить ассоциации, субассоциации, варианты) удается сравнительно редко. Предпочтительнее неклассический синтаксономический анализ (Миркин и др., 2009а) — «дедуктивный метод» классификации К. Копеечки и С. Гейни (Кореёку, Нејну, 1974). Дедуктивным методом выделяются «базальные сообщества» (с доминантом из числа видов ценофлоры класса, к которому отнесен этот синтаксон) или «дериватные сообщества» (с доминантом из числа видов других классов или адвентивных видов). Полная синтаксономическая иерархия при этом не строится, и эти синтаксоны подчиняются сразу высшей единице — порядку или классу, или двум высшим единицам, если они представляют переход между ними. Последнее удобно использовать при синтаксономическом анализе серийной растительности. От единиц, устанавливаемых в результате дедуктивного метода классификации, отличаются традиционные «сообщества» как «предассоциации». Эти «сообщества» выделяются в том случае, если у синтаксономиста нет достаточных оснований для выделения ассоциаций. «Сообщества» встраиваются в синтаксономическую иерархию и подчиняются союзам. Они также используются при изучении сукцессий.

Примеры использования «дедуктивного метода» при синтаксономическом анализе сукцессий приводятся в следующей части статьи.

Вариант 2. Построение сукцессионных серий.

Во многих случаях не удается установить ни точный возраст серийного РС, ни интенсивность влияния фактора, вызывавшего сукцессию. Примерами таких сукцессий являются пастбищная дигрессия, изменение состава РС под влиянием рекреации или эмиссии загрязняющих веществ из атмосферы. В этом случае «конструированию» сукцессионной серии предшествует разработка синтаксономии серийных РС с использованием классического или, чаще, неклассического синтаксономического анализа. Далее из числа выделенных синтаксонов выбираются терминальные единицы, представляющие инициальную и конечную стадии сукцессии, что обычно, без риска допустить ошибку, легко выполняет любой геоботаник (ненарушенные выпасом РС и РС последних стадий пастбищной дигрессии, так называемый сбой; РС, не испытывавшие существенного влияния рекреационного фактора и вытопанные РС вследствие высокой рекреационной нагрузки и др.). Далее по сходству флористического состава синтаксонов промежуточных стадий с синтаксонами терминальных стадий «конструируется» сукцессионная серия. Поскольку число промежуточных стадий обычно не бывает большим (от 3 до 5), субъективность при упорядочении синтаксонов на градиенте сукцессии невелика.

Описанный вариант «конструирования» сукцессионных серий уходит корнями в метод упорядочения геоботанических описаний, использованный Л. Г. Раменским при составлении экологических шкал (Раменский и др., 1956) и «висконсинскую композиционную ординацию» (Василевич, 1969). В обоих случаях использовались геоботанические описания РС полярных вариантов среды. При «висконсинской ординации» положение конкретных описаний между «полюсами» определяется по коэффициентам сходства с ними. Л. Г. Раменский помещал между «полюсами» промежуточные описания до тех пор, пока картина изменения флористического состава на градиенте фактора не становилась полной.

Таким образом, «конструирование» сукцессионных серий на основе синтаксономии опирается на традиции построения экологических рядов. В сукцессионном ряду синтаксонов должна четко прослеживаться картина изменения видового состава вдоль градиента сукцессии со снижением участия видов начальной стадии (дискрайзеров) и увеличением участия видов конечной стадии (инкрайзеров). Кроме этих терминальных групп, определяющих положение синтаксонов на градиенте сукцессии, в составе серийной растительности возможно наличие группы сквозных видов с широким диапазоном распределения на градиенте сукцессии («устойчивых»), видов с модой постоянства на средней стадии сукцессии («переходных») и случайных видов. К последней группе относятся виды с невысоким постоянством, не проявившие тяготения ни к одной из стадий сукцессии.

При «конструировании» сукцессионных последовательностей на основе синтаксономии, как и при построении сукцессионного континуума, если имеются данные о возрасте РС, должно выдерживаться требование выравнивания экологических условий. РС, представляющие разные стадии сукцессии, должны находиться на одном и том же элементе рельефа, на почвах одного типа и в условиях сходного режима увлажнения.

Вариант 3. Анализ динамики фитосоциологического спектра. Каждый синтаксон флористической классификации в соответствии с подходом Браун-Бланке индицирует определенные условия среды и определенную стадию сукцессии. По этой причине группа видов, встречающихся в РС одного синтаксона с достаточно высоким постоянством (ценофлора синтаксона), является показателем условий местообитания и сукцессионного статуса этих РС. В ранее опубликованной статье (Миркин и др., 2009б) было показано, как по фитосоциологическому спектру РС (т. е. соотношению в его составе видов разных ценофлор) можно выявить факторы формирования видового богатства.

Анализ динамики фитосоциологического спектра РС является эффективным методом характеристики изменения флористического состава РС в ходе любой сукцессии. В приведенных далее примерах будет показано, что при пастбищной дигрессии и в ходе рекреационной сукцессии снижается доля видов-дискрайзеров, не устойчивых к влиянию фактора, вызвавшего сукцессию. При этом увеличивается доля видов-инкрайзеров из состава ценофлор классов растительности пастбищ, адаптированных к высокой интенсивности вытаптывания. Поскольку число видов-дискрайзеров из богатовидовых ценофлор классов луговой и степной растительности значительно больше, чем видов-инкрайзеров из ценофлор классов рудеральной растительности с бедным видовым составом, в ходе таких сукцессий происходит снижение видового богатства РС. При восстановительных сукцессиях, напротив, на смену видам-дискрайзерам из состава ценофлор классов рудеральной растительности приходят виды-инкрайзеры из ценофлор классов естественной или полустепной растительности. В этом случае число видов-инкрайзеров обычно больше, чем число видов-дискрайзеров, и потому в ходе сукцессии видовое богатство РС увеличивается.

Фитосоциологический спектр может быть построен на разных синтаксономических рангах. Опыт показывает, что оптимальным является ранг порядка (Миркин и др., 2009б). В рассматриваемых примерах использованы порядки *Molinietalia* Koch 1926, *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 и *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999 в классе *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937, а также порядки *Festucetalia valesiacaе* Br.-Bl. et R. Tx. ex Br.-Bl. 1950 и *Helictotricho-Stipetalia* Toman 1969 в классе *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et R. Tx. in Br.-Bl. 1949. Во всех остальных случаях авторы посчитали возможным использовать ранг класса.

Существует несколько вариантов построения синтаксономических спектров. Можно оценивать участие видов во всей ценофлоре, либо ограничиться только видами, входящими в «ядро» ценофлоры, т. е. в группу видов с высоким постоянством.

Авторы использовали «ядра» ценофлор с включением в их состав видов, встреченных с постоянством свыше 20 %, что позволяло снизить влияние случайных факторов. Кроме того, фитосоциологический спектр выстроен с учетом постоянства видов, которое использовалось как простейший фитоценотический коэффициент «важности». Таким образом, за 100 % принималась не число видов в ядре, а сумма баллов постоянства этих видов.

Примеры использования синтаксономии для анализа сукцессий растительности

В рассматриваемых далее примерах синтаксономического анализа пастбищной дигрессии, рекреационных и восстановительной сукцессий в таблицах и на рисунках использованы следующие сокращенные названия классов и порядков:

F-B — *Festuco-Brometea* (РС степей);
F.v. — *Festucetalia valesiacaе* (РС луговых степей);

H-S — *Helictotricho-Stipetalia* (РС настоящих степей);

M-A — *Molinio-Arrhenatheretea* (РС вторичных послелесных лугов);

Arr. — *Arrhenatheretalia* (РС настоящих лугов);

Mol. — *Molinietalia* (РС влажных лугов);

C-C — *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* (РС лесных среднегорных лугов);

P-A — *Polygono-Artemisietea* Mirkin, Sakhapov et Solomeshch in Ishbirdin et al. 1988 (РС сильно сбитых степных пастбищ);

P-P — *Polygono arenastri-Poetea annuae* Rivas-Martinez 1975 (РС сильно сбитых луговых пастбищ);

T-G — *Trifolio-Geranietea* Th. Müller 1962 (РС лесных опушек);

G-U — *Galio-Urticetea* Passarge ex Kopecky 1969 (РС нитрофитных затененных местообитаний);

Art. — *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in R. Tx. 1950 (рудеральные РС дву-многолетников);

S.m. — *Stellarietea mediae* Tx. et al. ex von R. chow 1951 (рудеральные РС однолетников).

Пример 1. Синтаксономический анализ пастбищной дигрессии

Проиллюстрируем возможности использования синтаксономии для изучения пастбищной дигрессии на примере ковыльно-разнотравных степей Зауралья.

С использованием синтаксономического анализа была построена серия из 5 синтаксонов, соответствующих 5 стадиям пастбищной дигрессии степных РС:

I стадия слабого выпаса — асс. *Amorio montanae-Stipetum zaleskii* ass. nov. prov.;

II стадия умеренного выпаса — базальное сообщество *Stipa capillata* [*Helictotricho-Stipetalia*];

III стадия сильного выпаса — базальное сообщество *Festuca pseudovina* [*Helictotricho-Stipetalia*];

IV стадия чрезмерного выпаса — асс. *Polygono avicularis-Artemisietum austriacaе* Yamalov 2008;

V стадия полного сбоя — базальное сообщество *Ceratocarpus arenarius* [*Polygono-Artemisietea austriacaе*].

Результаты синтаксономического анализа пастбищной дигрессии приведены в табл. 1.

От I стадии к V происходит смена первичных доминантов (*Stipa zaleskii*) вторичными доминантами — плотнокустовыми злаками (*Stipa capillata*, *Festuca pseudovina*), а затем рудеральным устойчивым к выпасу многолетником *Artemisia austriaca*. На заключительной стадии сукцессии доминирование переходит к однолетнику-рудералу *Ceratocarpus arenarius*, который поселяется вследствие

Таблица 1

Динамика флористического состава при пастбищной дигрессии ковыльно-разнотравных степей
The dynamics of the floristic composition under pasture digression in the feather-mixed grass steppes

Стадии дигрессии ОПП, %	Фитосоциологический статус	I	II	III	IV	V
Число описаний		75	70	65	50	20
Среднее число видов		80	45	30	22	7
I	2	3	4	5	6	7
Устойчивые виды						
<i>Festuca pseudovina</i>	H-S	V	V ²⁻⁴	V ²⁻⁴	V	V
<i>Elytrigia repens</i>	?	V	IV	V	V	IV
Виды дискрайзеры						
<i>Plantago urvillei</i>	F.v.	V	IV	V	II	I
<i>Phlomis tuberosa</i>	F.v.	V	IV	III	III	I
<i>Carex supina</i>	H-S	IV	V	III	II	I
<i>Achillea nobilis</i>	Art.	IV	IV	III	IV	II
<i>Caragana frutex</i>	F.v.	IV	IV	III	II	I
<i>Potentilla impolita</i>	Art.	IV	V	.	II	II
<i>Poa transbaicalica</i>	H-S	III	IV	III	II	I
<i>Carex pediformis</i>	H-S	III	V	III	IV	II
<i>Cerastium arvense</i>	H-S	II	II	+	.	I
<i>Fragaria viridis</i>	F.v.	V	IV	III	+	.
<i>Thalictrum minus</i>	F.v.	V	IV	I	+	.
<i>Phleum phleoides</i>	F.v.	V	III	II	I	.
<i>Amoria montana</i>	F.v.	V	IV	II	II	.
<i>Thymus marschallianus</i>	H-S	V	III	II	I	.
<i>Stipa pennata</i>	F.v.	V	+	+	I	.
<i>Artemisia sericea</i>	H-S	IV	IV	+	III	.
<i>Potentilla humifusa</i>	H-S	IV	III	III	II	.
<i>Seseli libanotis</i>	F.v.	IV	II	II	+	.
<i>Artemisia armeniaca</i>	F.v.	IV	III	II	II	.
<i>Veronica spicata</i>	F.v.	IV	III	II	II	.
<i>Medicago romanica</i>	F.v.	IV	III	IV	II	.
<i>Filipendula vulgaris</i>	F.v.	IV	III	I	+	.
<i>Sanguisorba officinalis</i>	?	IV	II	I	+	.
<i>Inula hirta</i>	F.v.	IV	II	III	I	.
<i>Galium boreale</i>	M-A	IV	II	+	+	.
<i>Verbascum phoenicium</i>	H-S	III	III	II	II	.
<i>Hieracium virosum</i>	H-S	III	III	II	+	.
<i>Centaurea scabiosa</i>	F.v.	III	II	II	+	.
<i>Dianthus versicolor</i>	F.v.	II	II	II	+	.
<i>Eremogone longifolia</i>	F.v.	III	II	I	I	.
<i>Lupinaster pentaphyllum</i>	F.v.	II	II	II	I	.
<i>Falcaria vulgaris</i>	H-S	II	II	+	I	.
<i>Gentiana cruciata</i>	F.v.	II	I	+	+	.
<i>Salvia stepposa</i>	H-S	V	III	.	+	.
<i>Rumex thyrsoflorus</i>	M-A	II	+	.	I	.
<i>Rosa majalis</i>	F.v.	II	+	.	+	.
<i>Trommsdorffia maculata</i>	F.v.	V	II	II	.	.
<i>Gypsophila altissima</i>	F.v.	V	II	III	.	.
<i>Scorzonera purpurea</i>	F.v.	IV	II	I	.	.
<i>Campanula sibirica</i>	F.v.	IV	IV	II	.	.
<i>Helictotrichon schellianum</i>	F.v.	IV	I	II	.	.
<i>Onosma simplicissima</i>	H-S	IV	III	+	.	.
<i>Koeleria cristata</i>	F.v.	IV	III	I	.	.
<i>Aster alpinus</i>	H-S	IV	I	+	.	.
<i>Artemisia commutata</i>	H-S	IV	II	+	.	.
<i>Genista tinctoria</i>	F.v.	IV	+	+	.	.
<i>Pulsatilla patens</i>	F.v.	IV	+	I	.	.
<i>Polygala comosa</i>	F.v.	IV	+	+	.	.
<i>Senecio jacobaea</i>	F.v.	III	II	III	.	.
<i>Spiraea crenata</i>	H-S	III	III	+	.	.
<i>Astragalus danicus</i>	F.v.	III	II	+	.	.
<i>Erysimum hieracifolium</i>	H-S	III	I	I	.	.
<i>Euphorbia subcordata</i>	H-S	III	II	I	.	.
<i>Artemisia pontica</i>	F.v.	III	II	+	.	.
<i>Adonis wolgensis</i>	H-S	II	I	+	.	.
<i>Stipa zalesskii</i>	H-S	V ¹⁻⁴	III	.	.	.
<i>Galium tinctorium</i>	F.v.	V	II	.	.	.
<i>Adonis vernalis</i>	F.v.	IV	I	.	.	.
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	F.v.	IV	+	.	.	.
<i>Pedicularis uralensis</i>	F.v.	III	I	.	.	.
<i>Primula macrocalyx</i>	T-G	III	I	.	.	.
<i>Bromopsis inermis</i>	M-A	II	II	.	.	.
<i>Echinops ritro</i>	H-S	II	II	.	.	.
<i>Centaurea marschalliana</i>	H-S	II	II	.	.	.

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
<i>Allium strictum</i>	F.v.	II	I	.	.	.
<i>Centaurea ruthenica</i>	F.v.	III	.	+	.	.
<i>Campanula bononiensis</i>	T-G	II	.	+	.	.
<i>Solidago virgaurea</i>	T-G	II	.	+	.	.
<i>Calamagrostis epigeios</i>	?	IV
<i>Helictotrichon desertorum</i>	H-S	IV
<i>Campanula wolgensis</i>	F.v.	III
<i>Hieracium echtioides</i>	H-S	II
<i>Silene baschkirorum</i>	H-S	II
<i>Xanthoselinum alsaticum</i>	H-S	II
<i>Dianthus deltooides</i>	M-A	II
<i>Scorzonera stricta</i>	H-S	II
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	M-A	II
<i>Artemisia latifolia</i>	F.v.	II
<i>Poa angustifolia</i>	F.v.	II
<i>Myosotis popovii</i>	F.v.	II
<i>Thesium refractum</i>	F.v.	II
<i>Euphorbia subtilis</i>	H-S	II
<i>Filipendula stepposa</i>	F.v.	II
<i>Galatella angustissima</i>	F.v.	II
<i>Hylotelephium stepposum</i>	H-S	II
<i>Lathyrus pisiformis</i>	M-A	II
<i>Nonea rossica</i>	Art.	II
<i>Pimpinella saxifraga</i>	M-A	II
<i>Potentilla goldbachii</i>	M-A	II
<i>Scutellaria supina</i>	F.v.	II
<i>Serratula coronata</i>	M-A	II
<i>S. gmelinii</i>	M-A	II
<i>Aconogonon alpinum</i>	M-A	II
<i>Silene nutans</i>	F.v.	II
<i>Tragopogon orientalis</i>	F.v.	II
<i>Viola rupestris</i>	F.v.	II
Переходные виды						
<i>Stipa capillata</i>	F.v.	III	V ²⁻⁴	V	III	I
<i>Achillea millefolium</i>	Art.	III	IV	IV	V	II
<i>Artemisia austriaca</i>	P-A	II	III	IV	V ²⁻⁴	III
<i>Berteroa incana</i>	Art.	I	II	IV	V	IV
<i>Thymus bashkiriensis</i>	H-S	+	IV	III	I	I
<i>Festuca valesiaca</i>	F.v.	I	IV	V	II	I
<i>Veronica prostrata</i>	H-S	II	III	III	III	I
<i>Silene chlorantha</i>	F.v.	II	III	III	+	.
<i>Artemisia absinthium</i>	Art.	r	+	II	II	.
<i>Veronica incana</i>	H-S	II	II	III	+	.
<i>Seseli ledebourii</i>	H-S	r	III	II	.	.
<i>Linaria vulgaris</i>	Art.	I	II	II	.	.
<i>Koeleria sclerophylla</i>	H-S	.	I	II	+	.
<i>Potentilla arenaria</i>	F.v.	.	II	III	I	.
<i>Nonea pulla</i>	Art.	.	II	II	III	.
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	H-S	.	II	II	+	.
<i>Conyza canadensis</i>	Art.	.	II	II	I	.
<i>Agropyron cristatum</i>	P-A	.	+	II	I	I
<i>Hieracium cymosum</i>	H-S	.	IV	.	I	.
<i>Plantago major</i>	P-P	.	+	II	.	.
Виды инкрайзеры						
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	P-A	.	.	.	I	V ³⁻⁴
<i>Lappula squarrosa</i>	S.m.	I	I	.	II	V
<i>Taraxacum officinale</i>	P-P	II	II	III	III	IV
<i>Convolvulus arvensis</i>	S.m.	.	I	II	II	I
<i>Carduus thoermeri</i>	Art.	.	II	II	II	II
<i>Lepidium ruderales</i>	P-A	.	.	+	III	IV
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	P-P	.	.	.	III	III
<i>Polygonum aviculare</i>	P-P	.	.	.	III	III
<i>Descurainia sophia</i>	P-A	.	.	+	II	I
<i>Sisymbrium loeselii</i>	S.m.	II
Случайные виды						
<i>Androsace septentrionalis</i>	H-S	II	+	II	+	.
<i>Eryngium planum</i>	F.v.	r	+	I	+	.
<i>Medicago falcata</i>	F.v.	.	II	.	II	II
<i>Melilotus officinalis</i>	Art.	+	+	II	.	.
<i>Plantago media</i>	M-A	+	I	.	II	.
<i>Vincetoxicum albowianum</i>	F.v.	I	II	I	.	.
<i>Viola canina</i>	?	r	II	+	.	.
<i>Cynoglossum officinale</i>	Art.	.	II	.	I	.
<i>Tanacetum millefolium</i>	H-S	.	II	+	.	.
<i>Scorzonera hispanica</i>	?	.	II	+	.	.
<i>Stellaria graminea</i>	M-A	+	II	.	.	.
<i>Eremogone koriniana</i>	H-S	I	II	.	.	.

нарушения дернины выпасом и соответственно снижения уровня замкнутости РС. В ходе сукцессии падает проективное покрытие и уменьшается число видов. Во флористическом составе количество устойчивых видов ограничено, преобладают дискрайзеры, представленные степными видами класса *Festuco-Brometea*. При этом число инкрайзеров (видов, адаптированных к высоким пастбищным нагрузкам) невелико. В составе этой группы виды-пастбишники классов *Polygono-Poetea* и *Polygono-Artemisietea*, а также однолетники-рудералы класса *Stellarietea mediae*. Вследствие различия в соотношении числа дискрайзеров и инкрайзеров происходит снижение видового богатства.

Обращает на себя внимание гетерогенность группы «переходных» видов, в составе которой и доминант II стадии сукцессии *Stipa capillata* и доминант IV стадии — *Artemisia austriaca*.

Более наглядное представление об этой сукцессии дает рис. 1, на котором показана динамика фитосоциологического спектра сообществ. Не трудно видеть, что при пастбищной дигрессии резко уменьшается доля видов луговых степей порядка *Festucetalia valesiaca*. В то же время доля видов настоящих степей *Helictotricho-Stipetalia* изменяется в меньшей степени, что позволяет говорить о ксерофитизации РС вдоль градиента пастбищной нагрузки. Резко увеличивается доля видов класса степных пастбищ *Polygono-Artemisietea*. Участие рудеральных видов из класса *Artemisietea vulgaris* возрастает вплоть до IV стадии, а затем снижается.

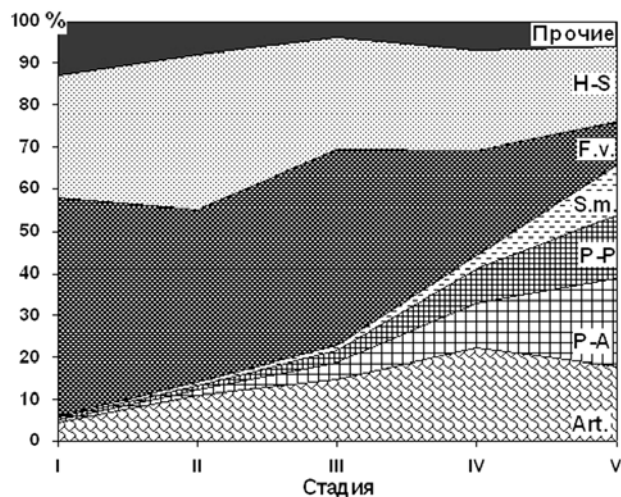


Рис. 1. Динамика фитосоциологического спектра при пастбищной дигрессии ковыльно-разнотравных степей

The dynamics of the phytosociological spectrum under pasture dregression in the feather-mixed grass steppes

Примечание. В состав прочих видов также включены виды, аффиинные классу *Trifolio-Geranietea*.

Примечание к табл. 1. Стадиям дигрессии соответствуют следующие синтаксоны: I — асс. *Amorio montani-Stipetum zaleskii*; II — базальное сообщество *Stipa capillata* [*Helictotricho-Stipetalia*]; III — базальное сообщество *Festuca pseudovina* [*Helictotricho-Stipetalia*]; IV — асс. *Polygono avicularis-Artemisietum austriacae*; V — базальное сообщество *Ceratocarpus arenarius* [*Polygono-Artemisietea austriacae*].

В табл. 1–4: сокращенные названия классов и порядков даны в тексте на с. 137; «?» — неопределенный фитосоциологический статус.

Пример 2. Синтаксономический анализ рекреационной сукцессии лугового сообщества

Возможности синтаксономического анализа рекреационных сукцессий травяных РС покажем на примере влияния вытаптывания в рекреационной зоне Национального парка «Башкирия» (табл. 2).

5 стадий рекреационной деградации лугового РС были представлены следующими синтаксонами:

I стадия — сообщество *Nepeta pannonica-Lathyrus litvinovii*;

II стадия — асс. *Agrostio tenuis-Festucetum pratensis* Yamalov 2005;

III стадия — базальное сообщество *Poa pratensis* [*Cynosurion*];

IV стадия — асс. *Poa pratensis-Plantaginatum majoris* Ishbirdin et al. 1988;

V стадия — асс. *Plantagini-Polygonetum avicularis* (Knapp 1945) Passarge 1964.

Принципиальная схема рекреационной сукцессии совпадает с аналогичными изменениями растительности при сукцессии пастбищной дигрессии. В 2 раза снижается проективное покрытие и более чем в 2 раза — видовое богатство. Отличие заключается лишь в том, что в луговых серийных РС отсутствуют четко выраженные доминанты, подобные ковылям и типчаку в степях. Группа устойчивых видов также немногочисленна, в ее составе один луговой вид (*Poa pratensis*), вид лесных опушек (*Veronica chamaedrys*) и 2 рудеральных вида пастбищ (*Achillea millefolium*, *Taraxacum officinale*). Преобладают дискрайзеры, инкрайзеров немного, все они представляют класс *Polygono-Poetea* и на заключительной стадии сукцессии становятся доминантами. Синтаксоны двух последних стадий характерны для луговых пастбищ, испытывающих высокие нагрузки в окрестностях населенных пунктов.

Картина изменения состава РС четко отражается фитосоциологическим спектром (рис. 2). На рисунке очевидно различное отношение к сукцессии видов лесных среднегорных лугов порядка *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* и типичных луговых видов порядка *Arrhenatheretalia*. Первые быстро исчезают, а вторые сохраняются до последних стадий, хотя и снижают долю участия на последней стадии сукцессии. На заключительных стадиях резко возрастает участие видов класса луговых пастбищ *Polygono-Poetea*.

Пример 3. Синтаксономический анализ восстановительной сукцессии

При изучении восстановительных сукцессий, как уже отмечалось, удается датировать РС, представляющие разные стадии процесса. На основе экстраполяции пространственного ряда во временной строится хроноклин. Рассматриваемый пример представляет достаточно редкий вариант

Таблица 2

Динамика флористического состава при рекреационной сукцессии лугов
The dynamics of the floristic composition of meadows under recreation succession

Стадия сукцессии	Фитосоциологический статус	I	II	III	IV	V
ОПП, %		95	83	62	54	47
Число описаний		21	14	6	5	9
Среднее число видов		65	39	21	11	10
1	2	3	4	5	6	7
Устойчивые виды						
<i>Poa pratensis</i>	Arr.	IV	V	V ¹⁻³	V ²⁻³	V ¹⁻³
<i>Veronica chamaedrys</i>	T-G	V	IV	V	IV	IV
<i>Achillea millefolium</i>	Art.	V	V	IV	IV	IV
<i>Taraxacum officinale</i>	P-P	III	V	V	IV	IV
Виды дискрайзеры						
<i>Dactylis glomerata</i>	Arr.	V	III	III	III	III
<i>Elytrigia repens</i>	?	V	V	IV	I	I
<i>Trifolium medium</i>	T-G	V	III	I	I	I
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	Arr.	V	III	III	I	I
<i>Alchemilla</i> sp.	T-G	IV	III	III	I	I
<i>Agrostis tenuis</i>	Arr.	II	IV	I	I	I
<i>Festuca pratensis</i>	Arr.	IV	.	III	II	II
<i>Phleum pratense</i>	Arr.	IV	V	III	I	.
<i>Trifolium pratense</i>	Arr.	IV	III	IV	.	.
<i>Fragaria viridis</i>	F-B	V	V	I	.	.
<i>Potentilla goldbachii</i>	Arr.	V	II	I	.	.
<i>Primula macrocalyx</i>	T-G	V	II	I	.	.
<i>Stellaria graminea</i>	Arr.	IV	V	II	.	.
<i>Aegopodium podagraria</i>	G-U	IV	+	II	.	.
<i>Galium album</i>	Arr.	III	IV	II	.	.
<i>Vicia sepium</i>	G-U	III	II	I	.	.
<i>Sanguisorba officinalis</i>	?	II	I	I	.	.
<i>Thalictrum simplex</i>	C-C	V	III	.	.	.
<i>Vicia cracca</i>	Arr.	IV	III	.	.	.
<i>Veronica spicata</i>	F-B	II	I	.	.	.
<i>Hypericum perforatum</i>	T-G	V	IV	.	.	.
<i>Lathyrus pratensis</i>	Arr.	V	I	.	.	.
<i>Veronica teucrium</i>	T-G	V	III	.	.	.
<i>Viola collina</i>	T-G	V	+	.	.	.
<i>Origanum vulgare</i>	T-G	V	+	.	.	.
<i>Leucanthemum vulgare</i>	Arr.	IV	II	.	.	.
<i>Knautia arvensis</i>	T-G	IV	II	.	.	.
<i>Filipendula vulgaris</i>	F-B	IV	III	.	.	.
<i>Bromopsis inermis</i>	Arr.	IV	+	.	.	.
<i>Phleum phleoides</i>	F-B	IV	+	.	.	.
<i>Heracleum sibiricum</i>	G-U	IV	+	.	.	.
<i>Amoria montana</i>	F-B	III	II	.	.	.
<i>Hieracium umbellatum</i>	Arr.	III	II	.	.	.
<i>Trommsdorffia maculata</i>	F-B	III	+	.	.	.
<i>Pulmonaria mollis</i>	C-C	III	+	.	.	.
<i>Rhinanthus vernalis</i>	?	III	+	.	.	.
<i>Cirsium setosum</i>	S.m.	II	II	.	.	.
<i>Viola tricolor</i>	S.m.	II	II	.	.	.
<i>Senecio jacobaea</i>	F-B	II	II	.	.	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	B-B	V
<i>Stachys officinalis</i>	T-G	V	.	I	.	.
<i>Bistorta major</i>	C-C	V
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	T-G	V
<i>Geranium pseudosibiricum</i>	C-C	V
<i>Galium boreale</i>	Arr.	V
<i>Dracocephalus ruyschiana</i>	C-C	V
<i>Nepeta pannonica</i>	T-G	IV
<i>Carex muricata</i>	Arr.	IV
<i>Lathyrus litvinovii</i>	B-B	IV
<i>Bupleurum longifolium</i>	C-C	IV
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	C-C	IV
<i>Lathyrus pisiformis</i>	C-C	IV
<i>Aconogonon alpinum</i>	C-C	IV
<i>Solidago virgaurea</i>	T-G	IV
<i>Campanula persicifolia</i>	T-G	IV
<i>Inula aspera</i>	T-G	III
<i>Silene nutans</i>	F-B	III
<i>Calamagrostis epigeios</i>	?	III
<i>Verbascum nigrum</i>	Art.	III
<i>Filipendula ulmaria</i>	Mol.	III
<i>Crepis sibirica</i>	C-C	II

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
Переходные виды						
<i>Potentilla impolita</i>	Art.	r	V	III	III	III
<i>Plantago media</i>	Arr.	III	V	V	.	.
<i>Prunella vulgaris</i>	P-P	I	IV	V	.	.
<i>Geum urbanum</i>	G-U	I	IV	III	.	.
<i>Arctium tomentosum</i>	Art.	+	I	I	.	.
<i>Leontodon autumnalis</i>	P-P	.	IV	IV	I	I
<i>Artemisia absinthium</i>	Art.	.	IV	IV	I	I
<i>Cichorium intybus</i>	Art.	.	IV	III	.	.
<i>Euphorbia virgata</i>	Art.	.	III	I	.	.
<i>Berteroa incana</i>	Art.	.	III	I	.	.
<i>Convolvulus arvensis</i>	S.m.	.	III	I	.	.
<i>Medicago lupulina</i>	P-P	.	II	IV	.	.
<i>Agrimonia asiatica</i>	T-G	I	IV	.	.	.
<i>Astragalus cicer</i>	F-B	r	III	.	.	.
<i>Picris hieracioides</i>	Art.	r	II	.	.	.
<i>Carex contigua</i>	Arr.	r	II	.	.	.
<i>Echium vulgare</i>	Art.	r	II	.	.	.
<i>Inula britannica</i>	P-P	.	II	.	.	.
<i>Arctium lappa</i>	Art.	.	II	.	.	.
<i>Dracocephalus thymiflorum</i>	Art.	.	II	.	.	.
Виды инкрайзеры						
<i>Amoria repens</i>	P-P	r	III	V ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻³
<i>Plantago major</i>	P-P	.	IV	V	V ²⁻³	V ²⁻⁴
<i>Polygonum aviculare</i>	P-P	.	+	II	IV	V ²⁻⁴
Случайные виды						
<i>Carduus crispus</i>	Art.	.	III	.	II	II
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	P-P	.	.	II	I	I
<i>Polygala comosa</i>	F-B	II	+	.	.	.
<i>Adonis vernalis</i>	F-B	r	.	I	.	.
<i>Glechoma hederacea</i>	G-U	II	III	.	.	.
<i>Poa annua</i>	P-P	.	.	III	.	.

Примечание. Стадиям сукцессии соответствуют: I — сообщество *Nepeta pannonica*–*Lathyrus litvinovii*, II — асс. *Agrostio tenuis*–*Festucetum pratensis*, III — базальное сообщество *Poa pratensis* [*Cynosurion*], IV — асс. *Poo pratensis*–*Plantaginetum majoris*, V — асс. *Plantagini*–*Polygonetum avicularis*.

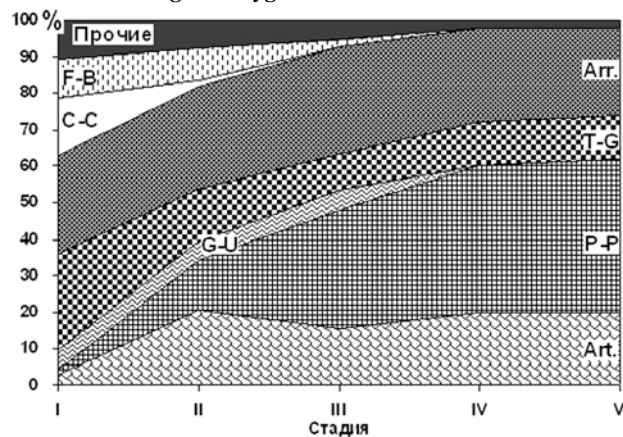


Рис. 2. Динамика флористического состава при рекреационной сукцессии лугов

The dynamics of the phytosociological spectrum of meadows under recreation succession

Примечание. В состав прочих видов входят виды аффилированные классам *Chenopodietea*, *Brachypodio-Betuletea*.

изучения сукцессий — восстановление растительности на месте заброшенных населенных пунктов. На территории горно-лесной зоны Южного Урала (пояс широколиственных лесов) в течение последних 60 лет население уходило из малых деревень в большие села или уезжало в город. Н. М. Сайфуллиной (2006) в 2000–2002 гг. была описана растительность на месте деревень, заброшенных 20–60 лет назад. В последние 20 лет процесс за-

брасывания поселений прекратился, и потому у авторов отсутствовала возможность проследить закономерности изменения состава РС на инициальной стадии сукцессии. Синтаксономия этих сообществ была подробно охарактеризована ранее (Ямалов и др., 2008).

Изученные восстановительные сукцессии значительно отличались от типичного процесса лесовосстановления в лесной зоне со стадиями: высокотравье, вторичный лес с *Betula pendula* и *Populus tremula*, лес с доминированием первичных пород. Вследствие высокой нитрификации почв пионером сукцессии становился агрессивный вид *Urtica dioica* (представляет стратегию РС, т. е. эксплерент-виолент), который при отсутствии хозяйственного использования травостоя удерживает свои позиции на протяжении нескольких десятков лет. В таких случаях цикл азота приобретает замкнутый характер — потребленный растениями азот возвращается в почву после их отмирания. Возобновления деревьев не наблюдается, и внедрение других видов трав из числа луговых и рудеральных происходит крайне медленно. Эта сукцессия соответствует модели ингибирования (Connell, Slatyer, 1977) или «задержанной» (arrested) сукцессии (Kulmatiski, 2006; Sonnier et al., 2010).

Ситуация меняется, если территория заброшенной деревни используется как сенокос или, особенно, как пастбище. В этом случае с отчуждаемой фитомассой из почвы выносятся азот, и крапива теряет свои ценогические позиции. Кроме того, при пастбищном использовании на восстановительную сукцессию налагается сукцессия пастбищной дигрессии и происходит отбор видов, толерантных к пастбищным нагрузкам.

В табл. 3 и 4 показаны 2 варианта восстановительной сукцессии: при отсутствии использования и при выпасе.

Стадии восстановительной сукцессии при залежном варианте представлены следующими синтаксонами в соответствии с возрастом сообществ:

I стадия (возраст сообществ менее 30 лет) — базальное сообщество *Urtica dioica* [*Galio-Urticetea*];

II стадия (возраст сообществ 30–45 лет) — базальное сообщество *Elytrigia repens–Urtica dioica* [*Artemisietea vulgaris/Galio-Urticetea*];

III стадия (возраст сообществ свыше 45 лет) — базальное сообщество *Chaerophyllum prescottii* [*Artemisietea vulgaris/Galio-Urticetea*].

На всех трех стадиях отмечается высокое постоянство *Urtica dioica*, которая, как отмечалось, ингибирует восстановительную сукцессию. При этом на первых двух стадиях она является доминантом. На третьей стадии доминантом становится также рудеральный вид *Chaerophyllum prescottii*, видовое богатство увеличивается с 6 до 20, но в фитосоциологическом спектре преобладают рудеральные виды классов *Galio-Urticetea*, *Artemisietea vulgaris* и *Stellarietea mediae*. Внедрение луговых видов класса *Molinio-Arrhenatheretea* происходит очень медленно, и их постоянство остается невысоким.

По-иному выглядит сукцессия при пастбищном использовании травостоя. Стадии восстановительной сукцессии представлены уже другими синтак-

Таблица 3

Динамика флористического состава при восстановительной сукцессии на месте заброшенных населенных пунктов (залежный вариант)
The dynamics of floristic composition under restoration succession on the place of abandoned villages (former agricultural variant)

Стадия сукцессии	Фитосоциологический статус	I	II	III
ОПП, %		90	85	100
Число описаний		7	22	10
Среднее число видов		6	16	20
Устойчивые виды				
<i>Urtica dioica</i>	G-U	V ⁴⁻⁵	V ²⁻³	V
<i>Arctium tomentosum</i>	Art.	IV	IV	IV
<i>Cuscuta europaea</i>	G-U	IV	III	IV
Виды дискрайзеры				
<i>Convolvulus arvensis</i>	S.m.	III	III	+
<i>Cannabis ruderalis</i>	S.m.	II	II	.
Виды инкрайзеры				
<i>Elytrigia repens</i>	?	III	V ¹⁻³	V
<i>Dactylis glomerata</i>	Arr.	III	IV	V
<i>Chaerophyllum prescottii</i>	G-U	I	III	V ¹⁻³
<i>Artemisia vulgaris</i>	Art.	I	I	V
<i>Conium maculatum</i>	G-U	I	III	IV
<i>Bunias orientalis</i>	Art.	I	III	IV
<i>Heracleum sibiricum</i>	G-U	I	+	IV
<i>Poa pratensis</i>	Arr.	I	II	III
<i>Bromopsis inermis</i>	Arr.	I	I	III
<i>Silaum silaus</i>	S.m.	I	r	III
<i>Cirsium setosum</i>	S.m.	.	III	V
<i>Leonurus quinquelobatus</i>	G-U	.	V ¹⁻³	IV
<i>Geranium pratense</i>	Arr.	.	I	IV
<i>Galium aparine</i>	G-U	.	IV	III
<i>Glechoma hederacea</i>	G-U	.	II	III
<i>Geum urbanum</i>	G-U	.	II	III
<i>Galeopsis bifida</i>	G-U	.	III	III
<i>Vicia sepium</i>	G-U	.	+	III
<i>Angelica archangelica</i>	G-U	.	r	III
<i>Aegopodium podagraria</i>	G-U	.	r	III
<i>Carduus acanthoides</i>	Art.	.	III	II
<i>Vicia cracca</i>	Art.	.	r	II
<i>Pheleum pratense</i>	Art.	.	.	III
Случайные виды				
<i>Taraxacum officinale</i>	P-P	I	II	.

Примечание. Стадиям сукцессии соответствуют: **I** — базальное сообщество *Urtica dioica* [*Galio-Urticetea/Artemisietea vulgaris*]; **II** — базальное сообщество *Elytrigia repens–Urtica dioica* [*Artemisietea vulgaris/Galio-Urticetea*]; **III** — базальное сообщество *Chaerophyllum prescottii* [*Artemisietea vulgaris/Galio-Urticetea*]

сонами:

I стадия (возраст сообществ менее 30 лет) — базальное сообщество *Conium maculatum–Urtica dioica* [*Galio-Urticetea/Molinio-Arrhenatheretea*];

II стадия (возраст сообществ 30–45 лет) — базальное сообщество *Deschampsia cespitosa* [*Molinio-Arrhenatheretea/Artemisietea vulgaris*];

III стадия (возраст сообществ свыше 45 лет) — базальное сообщество *Amoria repens* [*Molinio-Arrhenatheretea/Polygono-Poetea*].

За счет подавления доминанта *Urtica dioica* уже на первой стадии видовое богатство достигает 30, на второй стадии возрастает до 41, но при сильном выпасе оно снижается до 23. Таким образом, эта сукцессия иллюстрирует «гипотезу умеренных нарушений» (intermediate disturbance hypothesis), в соответствии с которой при умеренных нарушениях видовое богатство РС возрастает, при сильных — снижается (Vonlanthen et al., 2006; Peterson et al., 2007; Rixen et al., 2007; и др.). Фитосоциологический спектр существенно отличается от описанного ранее залежного варианта сукцессии: в ви-

Таблица 4

Динамика флористического состава при восстановительной сукцессии на месте заброшенных населенных пунктов (пастбищный вариант)
The dynamics of floristic composition under restoration succession on the place of abandoned villages (pasture variant)

Стадия сукцессии	Фитосоциологический статус	I	II	III
ОПП, %		75	85	80
Число описаний		35	20	11
Среднее число видов		30	41	23
I	2	3	4	5
Устойчивые виды				
<i>Veronica chamaedrys</i>	T-G	IV	V	V
<i>Achillea millefolium</i>	Art.	V	V	IV
<i>Poa pratensis</i>	Arr.	IV	V	IV ¹⁻²
<i>Artemisia absinthium</i>	Art.	IV	IV	III
<i>Dactylis glomerata</i>	Arr.	IV	IV	III
<i>Arctium tomentosum</i>	Art.	IV	II	IV
<i>Artemisia vulgaris</i>	Art.	II	I	II
<i>Cynoglossum officinale</i>	Art.	II	I	II
<i>Barbarea vulgaris</i>	?	II	I	II
Виды дискрайзеры				
<i>Elytrigia repens</i>	?	V ¹⁻³	V ¹⁻³	III
<i>Urtica dioica</i>	G-U	V ¹⁻³	III	II
<i>Leonurus quinquelobatus</i>	G-U	V ¹⁻²	III	I
<i>Carduus acanthoides</i>	Art.	IV	V	II
<i>Bunias orientalis</i>	Art.	IV	III	II
<i>Glechoma hederacea</i>	G-U	IV	IV	II
<i>Geum aleppicum</i>	G-U	III	III	II
<i>Geranium pratense</i>	Arr.	III	II	+
<i>Lathyrus pratensis</i>	Arr.	II	II	+
<i>Poa transbaicalica</i>	F-B	II	+	+
<i>Carduus crispus</i>	Art.	II	r	+
<i>Melandrium album</i>	Art.	II	I	+
<i>Conium maculatum</i>	G-U	V ¹⁻³	.	II
<i>Galeopsis bifida</i>	G-U	V	II	.
<i>Chaerophyllum prescottii</i>	G-U	III	III	.
<i>Cirsium setosum</i>	S.m.	III	II	.
<i>Convolvulus arvensis</i>	S.m.	II	II	.
<i>Galium aparine</i>	G-U	II	II	.
<i>Cuscuta europeae</i>	G-U	II	r	.
Переходные виды				
<i>Deschampsia cespitosa</i>	Mol.	I	V ¹⁻³	+
<i>Linaria vulgaris</i>	Art.	II	V	+
<i>Stellaria graminea</i>	Arr.	III	IV	II
<i>Agrimonia asiatica</i>	T-G	III	IV	II
<i>Primula macrocalyx</i>	T-G	I	IV	+
<i>Trifolium medium</i>	T-G	I	IV	+
<i>Plantago media</i>	Arr.	II	IV	III
<i>Verbascum nigrum</i>	Art.	III	IV	I
<i>Fragaria viridis</i>	F-B	III	IV	II
<i>Geum urbanum</i>	G-U	III	IV	II
<i>Veronica teucrium</i>	T-G	I	III	+

Продолжение таблицы 4

1	2	3	4	5
<i>Festuca pratensis</i>	Arr.	II	III	I
<i>Pimpinella saxifraga</i>	Arr.	II	III	I
<i>Viola hirta</i>	T-G	II	III	I
<i>Phleum pratense</i>	Arr.	II	III	II
<i>Vicia sepium</i>	G-U	II	III	II
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	Arr.	+	III	+
<i>Carex contigua</i>	Arr.	I	III	+
<i>Berteroa incana</i>	Art.	+	II	+
<i>Potentilla goldbachii</i>	Arr.	+	II	+
<i>Ranunculus acris</i>	Mol.	+	II	I
<i>Galium album</i>	Arr.	+	II	I
<i>Phlomis tuberosa</i>	F-B	I	II	+
<i>Origanum vulgare</i>	T-G	II	III	.
<i>Hypericum perforatum</i>	T-G	I	III	.
<i>Veronica spicata</i>	F-B	+	III	.
<i>Galium boreale</i>	Arr.	r	III	.
<i>Cichorium intybus</i>	Art.	I	II	.
<i>Echium vulgare</i>	Art.	I	II	.
<i>Aegopodium podagraria</i>	G-U	I	II	.
<i>Stachys officinalis</i>	T-G	r	II	.
<i>Rumex acetosella</i>	Arr.	+	II	.
<i>Clinopodium vulgare</i>	T-G	.	III	.
<i>Omalothea sylvatica</i>	T-G	.	II	.
<i>Galium verum</i>	F-B	.	II	.
Виды инкрайзеры				
<i>Taraxacum officinale</i>	P-P	III	IV	V ¹⁻³
<i>Amoria repens</i>	P-P	II	II	V ¹⁻³
<i>Plantago major</i>	P-P	I	III	V ¹⁻³
<i>Trifolium pratense</i>	Arr.	III	III	IV
<i>Potentilla impolita</i>	Art.	II	V	IV
<i>Alchemilla sp.</i>	T-G	II	IV	IV
<i>Prunella vulgaris</i>	P-P	I	III	IV
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	P-P	r	r	IV
<i>Polygonum aviculare</i>	P-P	+	+	IV
<i>Potentilla anserina</i>	P-P	+	I	II
<i>Carum carvi</i>	Arr.	+	I	II
<i>Crepis tectorum</i>	S.m.	.	r	II
<i>Stellaria media</i>	S.m.	r	.	II
<i>Lepidothea suaveolens</i>	P-P	.	.	II
<i>Poa angustifolia</i>	F-B	.	.	II
Случайные виды				
<i>Cerastium holosteoides</i>	Arr.	I	II	II
<i>Tripleurospermum perforatum</i>	S.m.	I	r	II
<i>Viola tricolor</i>	S.m.	II	+	II

Примечание. Стадиям сукцессии соответствуют: I — базальное сообщество *Conium maculatum-Urtica dioica* [*Galio-Urticetea/Molinio-Arrhenatheretea*]; II — базальное сообщество *Deschampsia cespitosa* [*Molinio-Arrhenatheretea/Trifolio-Geranietea/Artemisieteae vulgaris*]; III — базальное сообщество *Amoria repens* [*Molinio-Arrhenatheretea/Plantagineae majoris*].

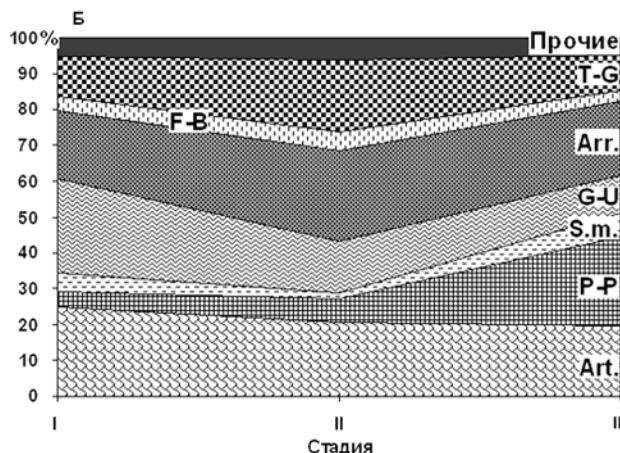
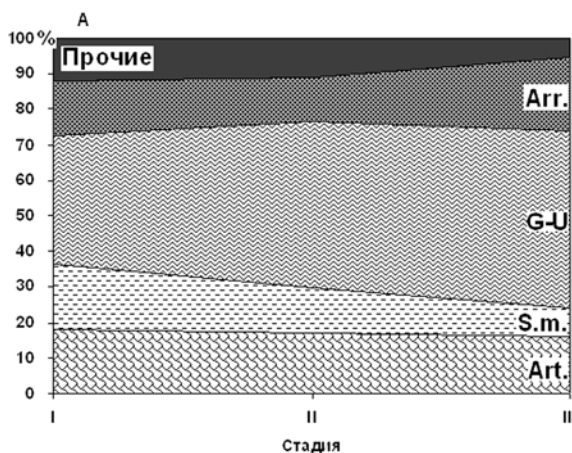


Рис. 3. Динамика флористического состава при восстановительной сукцессии на месте заброшенных населенных пунктов. А — пастбищный вариант; Б — залежный вариант

The dynamics of floristic composition under restoration succession on the place of abandoned villages (A — pasture variant; Б — former agricultural variant)

Примечание. В состав прочих видов также входят виды, аффинные классам *Chenopodietea*, *Festuco-Brometea* и порядку *Molinietalia*.

довом составе преобладание переходит к видам класса *Molinio-Arrhenatheretea*, которые формируют группу устойчивых видов. На третьей стадии сукцессии доминируют виды класса *Polygono-Poetea*, характерные для РС, подвергающихся высоким пастбищным нагрузкам.

Различие двух вариантов восстановительной сукцессии особенно наглядны на рис. 3, где показаны фитосоциологические спектры. Если при задержанном «задержанном» варианте сукцессии (рис. 3, А) изменений фитосоциологического спектра практически не происходит, то во втором пастбищном варианте (рис. 3, Б) очевидно повышение роли видов-пастбищников класса *Polygono-Poetea*. Кроме того, с I стадии сукцессии большее участие в составе РС принимают виды лугов порядка *Arrhenatheretalia*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой статье авторы хотели показать принципиальные подходы использования синтаксономии для изучения динамики растительности, проиллюстрировав их достаточно схематичными примерами. Анализ фитосоциологического спектра может быть эффективным инструментом при экологическом мониторинге изменений растительности под влиянием антропогенных или природных факторов.

* * *

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 11-04-97008-р_поволжье_а и №10-04-00334-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевич В. И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л. 232 с.
- Королюк А. Ю. 2008. Модель сопки — метод анализа структуры растительного покрова // Растительность России. № 13. С. 117–122.
- Кунафин А. М., Широких П. С., Мартыненко В. Б. 2011. Оценка эффективности восстановительной сукцессии после рубок с использованием фитосоциологических спектров // Изв. Самарского НЦ РАН. Т. 13. № 5(2). С. 86–89.
- Миркин Б. М., Мартыненко В. Б., Ямалов С. М., Наумова Л. Г. 2009а. Теория и практика принятия решений при классическом и неклассическом синтаксономическом анализе // Растительность России. № 14. С. 142–151.
- Миркин Б. М., Ямалов С. М., Баянов А. В., Наумова Л. Г. 2009б. Вклад метода Браун-Бланке в объяснение причин видового богатства растительных сообществ // Журн. общ. биол. Т. 70. № 4. С. 285–295.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижигов О. Н., Антипин Н. А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с.
- Сайфуллина Н. М. 2006. Восстановительные сукцессии растительности на территории заброшенных деревень горно-лесной зоны Республики Башкортостан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 24 с.
- Уланова Н. Г. 2011. Синтез типологии лесов, эколого-ценотической и эколого-флористической классификаций растительности сплошных вырубок еловых лесов южной тайги европейской части России // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.). СПб. Т. 1. С. 275–278.
- Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- Юнусбаев У. Б., Баширова Э. И. 2008. Динамика степей Зауралья под влиянием выпаса // Синантропная растительность Зауралья и горно-лесной зоны Республики Башкортостан: фиторекультивационный эффект, синтаксономия, динамика. Уфа. С. 227–255.
- Ямалов С. М. 2011. Синтаксономия и динамика травяной растительности Южно-Уральского региона: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа. 32 с.
- Ямалов С. М., Султангареева Л. А. 2010. Синтаксономия и характеристика растительности. Травяная растительность // Флора и растительность Национального парка «Башкирия». Уфа. С. 157–240.
- Ямалов С. М., Суяндукова Г. Я., Юнусбаев У. Б. 2008. Синтаксономия сообществ пастбищ // Синантропная растительность Зауралья и горно-лесной зоны Республики Башкортостан: фиторекультивационный эффект, синтаксономия, динамика. Уфа. С. 121–157.
- Connell J. H., Slatyer R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. Vol. 3. N 982. P. 1119–1144.
- Kopecký K., Hejny S. 1974. A new approach to the classification of antropogenic plant communities // Vegetatio. Vol. 29. N 1. P. 17–20.
- Kulmatiski A. 2006. Exotic plants establish persistent communities // Plant Ecol. Vol. 187. N 2. P. 261–275.
- Peterson D. W., Reich P. B., Wrage K. J. 2007. Plant functional group responses to fire frequency and tree canopy cover gradients in oak savannas and woodlands // J. Veg. Sci. Vol. 18. N 1. P. 3–12.
- Rixen C., Haag S., Kulakowski D., Bebi P. 2007. Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt // J. Veg. Sci. Vol. 18. P. 735–742.
- Sonnier G., Shipley B., Navas M.-L. 2010. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities // J. Veg. Sci. Vol. 21. N 6. P. 1014–1024.
- Vonlanthen C. M., Kammer P. M., Eugster W., Bühler A., Veit H. 2006. Alpine vascular plant species richness: the importance of daily maximum temperature and pH // Plant Ecol. Vol. 184. N 1. P. 13–25.

Получено 17 апреля 2012 г.

SUMMARY

Method of studying of herbaceous vegetation succession with the usage of vegetation syntaxonomy is described. A prospect of the method is shown by given examples of analysis of pasture digression, recreation succession of meadow communities and succession under the influence of reestablishing successions on the place of ghost villages in the Southern Urals. Possibility of application of the results of phytosociological spectra analysis for evaluation of succession status of plant communities is discussed. The analysis of phytosociological spectra might be an effective instrument for ecological monitoring of vegetation.