

Санкт-Петербургский государственный университет
Биологический факультет
Кафедра геоботаники и экологии растений
V Всероссийская геоботаническая школа-конференция
(Санкт-Петербург, 4–9 октября 2015)



Кафедра
геоботаники
и экологии
растений СПбГУ



Династия



КОНСПЕКТЫ ЛЕКЦИЙ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ В ПЕТЕРБУРГЕ

*Под редакцией
О. И. Суминой*



ИНФОРМНАВИГАТОР

Санкт-Петербург, 2015

УДК: 574.4, 58.002

ББК 28.5

К65

К65 Конспекты лекций геоботанической школы в Петербурге.

Учебно-методическое пособие / Бебия С. М., Ганнибал Б. К., Ипатов В. С. и др.; ред. О. И. Сумина. — СПб.: Информ-Навигатор, 2015. — 88 с.

ISBN 978-5-906572-14-1

Учебно-методическое пособие объединяет конспекты лекций-докладов, прочитанных на пленарных заседаниях V Всероссийской геоботанической школы-конференции, проходившей в Санкт-Петербурге 4–9 октября 2015 года. Лекции ведущих специалистов посвящены актуальным вопросам науки о растительности и рассчитаны на широкий круг геоботаников и экологов.

Печатается при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований,
проект № 15-04-20563 г

*Печатается по рекомендации
Учебно-методической комиссии биологического факультета
Санкт-Петербургского государственного университета*

УДК: 574.4, 58.002

ББК 28.5

ISBN 978-5-906572-14-1

© Сумина О. И., ред., 2015
© Коллектив авторов, 2015
© ООО «Информ-Навигатор», 2015

СОДЕРЖАНИЕ

С. М. Бебия

Видовой и фитоценотический принципы охраны реликтовых пихтарников Кавказа (Species and phytocenotic principles of conservation of relict fir forests of the Caucasus) 4

Б. К. Ганнибал

О фитоценозе (к юбилею термина) (About a phytocoenosis (by the anniversary of the term) 13

В. С. Ипатов

О гетерогенности, квантованности и континууме растительного покрова (About heterogeneity, quantization and continuum of vegetation cover) 21

И. Б. Кучеров

Типология ареалов полизональных и плюрирегиональных видов и ее применение при ботанико-географическом анализе (Typology of distribution types of multizonal and multiregional species and its application in phytogeographical analysis)..... 32

О. И. Сумина

Сукцессии растительности и время (Successions of vegetation and time) 47

Н. Г. Уланова

Естественный распад ельников в европейской части России: причины и следствия (The natural disintegration of spruce forests in the European Russia: causes and consequences) 60

Т. К. Юрковская

Растительность на карте России (Vegetation on the map of Russia) 68

Видовой и фитоценотический принципы охраны реликтовых пихтарников Кавказа

Species and phytocenotic principles of conservation of relict fir forests of the Caucasus

С. М. Бебия

Институт ботаники Академии наук Абхазии, Сухум,
bebia_sergei@mail.ru

В практике ботанических и лесоводственных исследований изучение девственных лесов с господством пихты кавказской — *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach занимает особое место. Они представляют огромный фактический материал для познания закономерностей формирования и динамики растительного покрова всего Кавказа. В фитоценогенетическом отношении пихтарники здесь отличаются чрезвычайной оригинальностью и специфичностью. Они являются одними из наиболее высокопроизводительных и флористически богатых лесных сообществ Европы, в которых сохранились многие третично-реликтовые и эндемичные растения. Эти леса образуют характерные фитоландшафты, сходные, в известной мере, с теми, которые господствовали здесь в прошлые геологические периоды. В связи с этим проблема сохранения фитогеонофона в них приобрела особую научную и практическую значимость, особенно в эпоху глобального изменения климата.

Отличительной особенностью пихтовых лесов Кавказа, как отмечено, является значительное богатство флористического состава. В них произрастает около 60 видов древесно-кустарниковых и около 150 травянистых растений. Флорогенетическим анализом установлено, что в дендрофлоре пихтарников реликты составляют 68 %, колхидские эндемы — 29 %, кавказские эндемы — около 25 % (табл. 1). Такое высокое содержание реликтовых и эндемичных элементов, несомненно, свидетельствует не только о древнем автохтонном формировании их основного флористического ядра,

но и позволяет утверждать, что и в целом нетронутые пихтовые ценозы здесь сохранили черты реликтовости. Такое положение обусловлено биоэкологией пихты, природными условиями произрастания пихтарников и закономерностями лесообразовательного процесса в них.

В настоящее время пихта кавказская является одной из важнейших древесных пород, образующих высокопродуктивные леса на значительной площади горных экосистем Кавказа. Площадь лесов с ее господством составляет около 320 тыс. га.

Однако возрастающие масштабы иррационального хозяйственного освоения в течение длительного периода времени (более 200 лет) привели к значительному расстройству и снижению производительности лесов с господством пихты кавказской, сокращению их площади, а также к ослаблению ценотической позиции многих реликтов и эндемов в них (Алтухов, Литвинская, 1979; Бебия, 2002). Достаточно отметить, что из 59 видов деревьев и кустарников, произрастающих в пихтовых лесах Кавказа, 6 видов были отнесены к категории редких, исчезающих и занесены в Красную Книгу СССР (1984). Это: *Taxus baccata*, *Buxus colchica*, *Ruscus colchica*, *Staphylea colchica*, *Sorbus caucasica*, *S. graeca*. Однако как показали наши последующие исследования, этот список далеко не полный. К примеру, число древесных растений пихтарников Кавказа, нуждающихся в особом охранном статусе, к настоящему времени достигло 20 видов (табл. 1). Среди них 75 % видов являются реликтами третичного периода. Колхидские и кавказские эндеми составляют по 40 % соответственно. Все 20 видов относятся по происхождению к Средиземногорной флористической области по А. А. Колаковскому (2002) с горной экологией. Среди них, согласно шкалам категорий риска, принятых в Красной книге МСОП (The IUCN Plant Red Data Book, 2000) и Красной книге РСФСР (1988), жизненный статус 4 древесных растений отмечен нами как уязвимый вид — V (2), 10 видов — как неопределенный по статусу — I (4), 5 — как редкий вид — R (3) и 1 вид — как Ex (0) — по-видимому, исчезнувший вид, нахождение которого в пих-

Таблица 1

Древесные растения пихтарников Кавказа, нуждающиеся в особом охранном статусе

№ п/п	Наименование древесных растений		Релик- ты	Географические элементы			Жизнен- ный статус
	Латинское	Русское		Колхидские эндемы	Кавказские эндемы	Средизем- ногорные	
1	<i>Acer sosnowskii</i> Doluch.	Клен Сосновского	+	+		+	V (2)
2	<i>Betula litwinowii</i> Doluch.	Береза Литвинова	+		+		I (4)
3	<i>Viburnum colchicum</i> Pojark.	Самшит колхидский	+	+		+	R (3)
4	<i>Castanea sativa</i> Mill.	Каштан посевной	+			+	I (4)
5	<i>Daphne caucasica</i> Pall.	Волчник кавказский			+	+	Ex (0)
6	<i>Juniperus oxycedrus</i> L.	Можжевельник красный	+			+	I (4)
7	<i>Lonicera caucasica</i> Pall.	Жимолость кавказская			+	+	I (4)
8	<i>Rhus caucasica</i> Fed.	Груша кавказская	+		+	+	R (3)
9	<i>Quercus iberica</i> Stev.	Дуб иберийский	+		+	+	V (2)
10	<i>Rhamnus imeretina</i> Booth	Жостер имеретинский	+	+		+	I (4)
11	<i>Ruscus colchicus</i> P. F. Yeo	Иглица колхидская	+	+		+	I (4)
12	<i>Sorbus boissieri</i> Schneid.	Рябина Буазье			+	+	I (4)
13	<i>S. caucasica</i> Zinserl.	Рябина кавказская			+	+	R (3)
14	<i>S. migarica</i> Zinserl.	Рябина мигарийская		+		+	R (3)
15	<i>Staphylea colchica</i> Stev.	Клекачка колхидская	+	+		+	V (2)
16	<i>Swida koenigii</i> (C. K. Schneid.) Pojark. Ex Grossh.	Свидина Кенига	+	+		+	I (4)
17	<i>Taxus baccata</i> L.	Тис ягодный	+			+	V (2)
18	<i>Tilia caucasica</i> Rupr.	Липа кавказская	+		+	+	I (4)
19	<i>T. ledebourii</i> Borb.	Липа Ледбура	+	+		+	R (3)
20	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	Ильм голый	+			+	I (4)
Итого: видов/%			15/75	8/40	8/40	20/100	

тарниках не подтверждено за последние 50 лет. Безусловно, все эти виды должны быть внесены в региональные Красные книги, и должны быть разработаны системы мероприятий по их сохранению.

В эколого-ценотическом отношении пихта кавказская — горная лесообразующая древесная порода. В целом, по всему ареалу пихта растет вместе с буком. На западе она встречается как примесь к буковым лесам, к востоку доля пихты увеличивается, в центральной части ареала формируются чистые пихтовые леса. В восточной части ареала она растет совместно с елью. При этом доля участия пихты в сообществе постепенно убывает по направлению к востоку. Кроме бука и ели в пихтовых лесах сопутствующими породами являются клены: остролистный (*Acer platanoides*), явор (*A. pseudoplatanus*), Траутфеттера (*A. trautvetteri*); ильм голый (*Ulmus glabra*), липа кавказская (*Tilia begoniifolia*), тис ягодный (*Taxus baccata*), сосна Коха (*Pinus kochiana*), дуб иберийский (*Quercus iberica*), дуб скальный (*Q. petraea*), береза Литвинова (*Betula litwinowii*), береза повислая (*B. pendula*) и др. Почти все эти породы — реликты, многие из них — эндемы. Экологические факторы и биоэкологические особенности пород определяют характер взаимоотношения и сопроизрастания пихты с сопутствующими породами. Так, пихтовые леса приурочены к районам, характеризующимся большим количеством осадков и повышенной влажностью воздуха. Поэтому пихтарники распространены в основном по бассейнам рек. В то же время пихта, бук и ель обладают рядом общих биоэкологических черт. Их длительное сосуществование привело к созданию устойчивых смешанных буково-пихтовых, елово-пихтовых лесов, которые характеризуются многими общими экологическими, ценотическими чертами и флористическим составом, поэтому на южном и северном макросклонах Западного Кавказа пихта образует как чистые, так и смешанные с буком и елью насаждения высокой производительности. По флористическому составу пихтовые леса ближе к буковым, чем к еловым. К примеру, такие типологические эдификаторы, как рододендрон

понтийский (*Rhododendron ponticum*), лавровишня лекарственная (*Laurocerasus officinalis*), падуб колхидский (*Ilex colchica*), черника кавказская (*Vaccinium arctostaphylos*), характерные для пихтовых, буково-пихтовых и буковых лесов, практически не встречаются в еловых лесах. Общность фитоценотического состава пихтовых и буковых лесов превышает 70%.

Будучи холодоустойчивой породой, пихта произрастает до границы субальпийского пояса. С приближением к нему в составе пихтовых лесов существенную роль начинают играть бук, клены (остролистный, явор, Траутфеттера), береза Литвинова, рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*). На южном макросклоне, по склонам южных и восточных румбов, на маломощных щебнистых почвах пихта в смеси с сосной Коха, дубом иберийским и осинкой (*Populus tremula*) образует отдельные низкобонитетные группировки. В суховатых условиях местопроизрастания лучше, чем пихта, возобновляются грабинник восточный (*Carpinus orientalis*), ильм голый, а на свежих и влажных почвах — граб кавказский (*Carpinus betulus*), ольха клейкая (*Alnus glutinosa*); формируются группировки из лиственных пород. Пихта может произрастать на среднеувлажненных почвах, но избыточного увлажнения почв не переносит. На таких участках пихту могут сменить ольха, граб, реже — бук.

На глубоких свежих почвах пологих склонов пихта развивает толстый, но короткий стержневой корень, который начинает разветвляться примерно с уровня 0,2 м, образуя мощную горизонтальную систему боковых корней. Корни проникают до глубины 1,3 м. От всей их массы не более половины приходится на глубину до 0,5 м, примерно треть — на глубину 0,5–0,9 м. Лишь около 20% корней распространено на глубине 0,9–1,3 м. В этих же условиях местопроизрастания бук развивает более поверхностную, чем у пихты, корневую систему. Глубина проникновения корней бука составляет всего 0,6 м. Примерно три четверти массы корней расположены на глубине до 0,3 м, а остальные приходятся на глубину 0,3–0,6 м (Бебия, 2002). Из этого следует, что пихта и бук являют-

ся взаимодополняющими породами по отношению к почвенным условиям. На глубоких почвах сопроизрастание бука с пихтой вполне закономерно. Пихта обладает относительно более глубокой корневой системой и более глубоким размещением биологически активных корней, чем бук. Эти породы, осваивая разные горизонты почвы, могут формировать смешанные буково-пихтовые леса с древостоями высокой производительности; сопроизрастание двух мощных эдификаторов носит устойчивый характер. Кроме того, пихта в таких древостоях ветроустойчива. С этой точки зрения интересны также исследования Я. А. Сабана (1982). По его данным, буково-пихтовые древостои Карпат биологически более устойчивы и продуктивны, чем чистые буковые и чистые хвойные. Обращает на себя внимание то, что в буково-пихтовом лесу пихта лучше возобновляется под пологом бука, чем под пихтой.

В более сухих условиях местопроизрастания (в пихтарнике овсяницево), на менее мощных, скелетированных почвах пихта развивает сравнительно неглубокую, поверхностную корневую систему. Хотя корни проникают в почву до 1,1 м глубины, основная биологически активная масса их сосредоточена на глубине 0,5 м. Обычно формируются чистые пихтовые древостои, иногда с единичной примесью дуба скального, сосны Коха — на северном макросклоне и дуба иберийского, сосны Коха — на южном. В таких почвенных условиях пихта бывает ветровальной, особенно в чрезмерно изреженных рубками древостоях. На таких участках позиция пихты ослаблена по сравнению с сопутствующими лиственными породами (дуб, ильм, клен).

На состояние лесов и лесного хозяйства, кроме антропогенных факторов и неэффективного управления лесами, серьезное влияние стало оказывать и глобальное изменение климата. По прогнозам ученых к концу текущего столетия климат Земли потеплеет на 4–9 °С (Швиденко и др., 2014). Последствия такого потепления никто сегодня не может предсказать. Наблюдаются увеличение и интенсивность годовых осадков, сильно засушливыми стали месяцы июль, август и сентябрь. Влияние изменения климата на

растительность пихтарников Кавказа ощущается уже сегодня, оно обусловило начало усыхания пихтовых лесов как на южном, так и на северном макросклоне Большого Кавказа.

Никто не знает, какими адаптационными возможностями обладают основные лесообразующие древесные породы и формируемые ими биогеоценозы. К отрицательным факторам влияния на экосистему водосборного бассейна реки Мзымта и Сочинского региона, где сосредоточены немалые площади пихтовых лесов, следует отнести также и строительство, несмотря на категорические возражения ученых, специалистов-экологов, Олимпийского комплекса на обширной территории.

Включение вида растений в список Красной книги еще не означает, что он будет сохранен в природе. Известно, что вид, с биологической точки зрения, лучше всего можно сохранить *in situ* — в условиях его естественного произрастания, в тех биогеоценозах, в которых он произрастает или которые он образует. Сохранение биологических видов может быть обеспечено при условии охраны и мониторинга таких экосистем. Однако при доминирующем потребительском, хищническом способе природопользования, в частности вырубке лесов в горах Кавказа, говорить о сохранении генетического фонда основных лесообразующих древесных пород не приходится.

Проблема рационального использования и сохранения биоразнообразия растительных ресурсов и, в первую очередь, сохранения генофонда уникальной дендрофлоры нашей планеты на современном этапе природопользования с учетом изменения климата, стала чрезвычайно острой и актуальной. Перед ботаниками и лесоводами возникла новая, архисложная глобальная задача. К сожалению, мировая цивилизация сегодня не готова решать ее. Современная наука пока не способна прогнозировать, тем более смоделировать, каковы последствия глобального изменения климата, так как недостаточно изучен биолого-экологический потенциал адаптации видов древесных растений к изменениям климата *ex situ*.

На Кавказе глобальное потепление климата и локальные климатические флуктуации могут привести к смещению вертикальных

поясов, к изменению сукцессионных процессов на уровне популяций, экосистем, к сокращению и потере автохтонного эндемичного ядра генофонда реликтовой дендрофлоры. К примеру, пихта кавказская, реликт третичного периода, эндемичный вид Западного Кавказа, умеренно холодолюбивый мезофит, образует реликтовые фитоландшафты на отметках 900–1800 м над уровнем моря. В последние годы в связи с глобальным потеплением климата, жизненная позиция этого вида, как отмечалось выше, стала заметно ухудшаться. По всему ареалу ее распространения в девственных насаждениях наблюдается усыхание деревьев приспевающего и спелого возрастов в среднем до 5–7% на 1 га. При дальнейшем потеплении и гумидизации климата может произойти значительное сокращение ареала пихты на Кавказе и поднятие границ пояса лесов вверх к субальпийскому поясу. При ксерофитизации, аридизации климата может произойти сокращение пояса лесов по вертикали, исчезновение пихтовых лесов и самого вида пихта кавказская.

Становится очевидной необходимость новых исследований и разработки более эффективных методов сохранения генетического потенциала редких и исчезающих видов растений и их сообществ. В этом плане всестороннее изучение потенциала биоэкологических свойств и характера распространения сохранившихся видов древней флоры и уникальных растительных сообществ Кавказа, в том числе пихтовых, поможет проследить исторический путь их развития в целом, а также возможности адаптации к современным глобальным изменениям климатических условий и разработать более эффективные системы мероприятий по их сохранению.

В качестве практических мер по охране древесных растений, нуждающихся в особом охранном статусе в пихтарниках Кавказа, предлагается:

- проведение систематизации и составление кадастра всех редких сообществ пихтовых лесов, мест произрастания редких реликтовых и эндемичных видов дендрофлоры с установлением их эколого-биологических, фитоценологических особенностей и жизненного статуса с целью их дальнейшей охраны;

- организация постоянного мониторинга и контроля за состоянием и динамикой сообществ в связи с изменением климата планеты;
- создание новых особо охраняемых природных территорий и объявление их объектами природного наследия международного значения;
- создание единых международных норм функционирования ООПТ в рамках Кавказа и обеспечение строгого их выполнения на местах;
- обеспечение эффективных способов финансирования работ на охраняемых территориях за счет государственного бюджета, частного бизнеса и общественных фондов;
- разработка и проведение мероприятий по содействию естественному и искусственному возобновлению всех лесобразующих видов в естественных условиях их произрастания;
- размножение в питомниках редких и исчезающих видов растений и введение их в культуру *in situ*.

Литература

- Алтухов М. Д., Литвинская С. А. Охрана растительного мира на Северо-Западном Кавказе. Краснодар, 1979. 189 с.
- Бебия С. М. Пихтовые леса Кавказа. М., 2002. 270 с.
- Колаковский А. А. Средиземногорная область — арена эволюции флоры северного полушария. Сухум, 2002. 83 с.
- Красная книга СССР. Том второй. М., 1984. 478 с.
- Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.
- Сабан Я. А. Экология горных лесов. М., Лесная промышленность, 1982. 549 с.
- The IUCN Plant Red Data Book. Morges: IUCN, 2000. 540 p.

О фитоценозе (к юбилею термина)

About a phytocoenosis (by the anniversary of the term)

Б. К. Ганнибал

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург,
gannibal46@yandex.ru

В научной области, именуемой фитоценологией, да и геоботанике в целом, «фитоценоз» общепризнан понятием коренным, что вполне логично. В 2015 г. исполняется 100 лет этому термину, а честь его введения в науку, напомним, принадлежит замечательному ботанику, «натуралисту в линневском смысле» И. К. Пачоскому. В 1915 г. появилась и работа В. Н. Сукачева «Введение в учение о растительных сообществах» с самым широким обсуждением российской истории фитосоциологии (на Западе она возникла самостоятельно в 1917 г.), как в то время именовалась современная фитоценология, и основных ее проблем, в том числе терминологических. В 1921 г. в г. Херсоне вышел в свет первый в мире учебник «Основы фитосоциологии» И. К. Пачоского. Но уже через год В. Н. Сукачев представляет на суд читателя стостраничную книгу «О растительных сообществах (Введение в фитосоциологию)». Так рождалась наука фитоценология, которую Т. А. Работнов (1978) определил предельно просто как науку о фитоценозах. В отношении ключевых понятий «фитоценоз» и «растительное сообщество», до сих пор используемых большинством геоботаников в качестве синонимов, в 1932 г. целым коллективом ученых (среди них были В. В. Алехин, Б. Н. Городков, Б. А. Келлер, Е. М. Лавренко, С. Я. Соколов, В. Н. Сукачев, Ю. Д. Цинзерлинг, А. П. Шенников и др.) при составлении «Программы для геоботанических исследований», приоритетным был признан «фитоценоз». В результате первая дискуссия по содержанию этого термина, состоявшаяся в СССР в 1934 г., называлась «Что такое фитоценоз». К обсуждению «основного понятия» науки о растительности геоботаники возвра-

щались позднее еще не раз, и не только в нашей стране (Миркин, Наумова, 1998, 2012).

Учитывая довольно резкую в наше время смену поколений в геоботаническом сообществе, представляется полезным вернуться, как говорят, «к истокам», проговорив и переосмыслив некоторые базовые понятия и существующие противоречия в их понимании. Это важно и для правильной оценки того, что мы, часто не задумываясь, привычно описываем, анализируем, систематизируем; для оценки того, насколько наши усилия помогают раскрывать природу растительных сообществ и дают основание делать прогнозы, и вообще для понимания того, насколько актуальна современная наука о растительности.

Проблему фитоценоза иногда сравнивают с «Дракулой» (по: Миркин, Наумова, 1998, 2012), имея в виду с одной стороны, схоластичность, а значит и бесполезность разговоров на эту тему, а с другой — неизбежность бесконечного к ней возвращения, как некий «рок и проклятие» науки. Но если ученые постоянно к ней возвращаются, «значит это кому-нибудь нужно». У каждого нового поколения (дискуссии 1930-х, 60-х, 90-х гг. ...), вероятно, была потребность определиться с точкой отсчета, с базовыми понятиями. Другие науки тоже не стоят на месте, и периодически приходится соотносить свое понимание мира с их достижениями. Да и наступит же когда-нибудь время создания теории фитоценологии, когда без четкого понятийного аппарата обойтись не удастся. Отмечая стадийность развития науки вообще, и оценивая перспективы развития собственно геоботаники, Х. Х. Трасс (1976) полагал, что она находится, в лучшем случае, только на пятой стадии из десяти, а «разработка теорий и закономерностей» геоботаники еще далеко впереди. Однако с той поры прошло 40 лет.

Существовало множество определений фитоценоза, но, пренебрегая частностями, все их разнообразие может быть представлено четырьмя или пятью вариантами, в которых доминирует один из основных признаков — структурный, функциональный, экологический, временной или системный:

- фитоценоз как совокупность растительных объектов, будь то сами растения, виды или видовые популяции, как форма совместного обитания растений, как устойчивая их структура;
- фитоценоз как совокупность взаимодействующих между собой единиц — растений или каких-то других объектов, как устойчивая и воспроизводимая система отношений между ними;
- фитоценоз как растительная однородность, обусловленная однородностью условий среды, как функция свойств экотопа;
- фитоценоз как состояние в ряду сменяющихся (разной продолжительности) этапов развития растительности или сукцессионное целое;
- фитоценоз как биотическая система.

В определении В. Н. Сукачева объединяются три основные требования к фитоценозу, которыми ограничивались до 70-х годов прошлого века и другие геоботаники (временной аспект, как правило, выносился «за скобки»), поэтому в литературе чаще ссылаются именно на это определение, а точнее, на один из многочисленных вариантов, предлагавшихся академиком в течение всей его жизни. Сам он постоянно искал наиболее ёмкую формулу, пытаясь, вероятно, учесть критические замечания коллег. Но и сейчас многие из нас, наверняка, готовы задать вопросы, теперь уже самим себе, по каждой из позиций пространственных определений тех лет.

Стоит особо сказать о понимании фитоценоза представителями «организмического» подхода, при котором «основной объект» фитоценологии рассматривается как участок растительного покрова, устроенный по определенному закону. Интересно, что сам В. Н. Сукачев в 1930-е годы предлагал объединить все силы для выяснения такого закона (или внутренней сущности фитоценоза). Вероятно, речь идет об одном и том же — о поиске какого-то универсального фактора организации. Но есть ли у растительных сообществ эта «сущность» и правит ли ими высший объединяющий растения закон? Вопрос риторический, оставшийся, надеемся, в уходящем прошлом.

Ряд специалистов, которые пытались наполнить содержание фитоценоза многими и определенными признаками, априори полагая «контур» однородным, вероятно, путали свою теоретическую задачу с проблемой выделения фитоценоза в природной обстановке. Это, безусловно, важная, но иная практическая задача. И здесь следовало бы понимать отличие «реально существующих сочетаний растений» от абстрактных категорий, формируемых исследователем. Существует представление (в теоретическом плане) о фитоценозе как элементарной (более неделимой) единице растительности (Ипатов, Кирикова, 1997) и сходное по звучанию, но иное по смыслу понимание его как низшей, основной, но конкретной единицы растительного покрова, анонсируемое А. А. Корчагиным (1976), как в те годы общепринятое. Довольно четко разделяют эти понятия М. Kent и Р. Cosser (1992), отмечая, что в реальности мы выделяем сообщества, как определенные композиции видов и стадии развития, в то время как фитоценоз (plant community) есть фундаментальная концепция науки о растительности.

Кстати, далеко не все авторы признают за фитоценозом признак однородности. К ним, в частности, относятся В. И. Василевич, В. С. Ипатов, А. А. Ниценко. Одни говорят о варьирующем характере состава и обилия видов, другие предлагают различать однородные, мозаичные и клинальные контуры растительности, а А. А. Корчагин (1976) вообще утверждает, что «каждое естественное сложившееся сообщество никогда не бывает абсолютно однородным, гомогенным на всем занимаемом им пространстве». Ряд специалистов склонны под фитоценозом понимать всякую конкретную группировку растений в пределах одного местообитания, не упоминая о какой бы то ни было однородности. Во всех этих случаях в явной или неявной форме за фитоценозом признается только наличие внутренних взаимосвязей и зависимость от экотопа. Значительная часть критериев фитоценоза, упомянутых выше, подверглась испытанию или потеряла свое значение с появлением концепции континуума растительности. Новой модели эти признаки оказались не нужны. При этом представления о дискретности

растительного покрова как иной его модели пока никто не отмечал. Научные миротворцы начали говорить о единстве прерывности и непрерывности, об отсутствии фундаментальных противоречий между разными подходами, тогда как это просто две модели одного явления.

В последнее время вышли в свет два отечественных учебных пособия (Ипатов, Кирикова, Мирин, 2010; Онипченко, 2014), авторы которых, признавая фитоценоз основным понятием и объектом изучения, представляют его молодому поколению хотя и по-разному, но в основном через параметры его выделения в растительном покрове, а не в качестве теоретической конструкции. Так, преподаватели Санкт-Петербургского университета привычно говорят о контуре растительности определенного строения и определяют фитоценоз как минимальный представительный участок растительного покрова, где его параметры варьируют по определенному закону. Здесь уместно вспомнить и соответствующую этому пониманию фразу В.И. Василевича (1983, с. 40): «фитоценоз в общем случае — не система взаимодействующих растений, а контур, характеризующийся определенным сходством растительности в разных его частях». В другой книге, нынешний руководитель кафедры геоботаники Московского университета, не приводя своего, оригинального определения, склоняется к прагматическому пониманию фитоценоза Б.М. Миркиным как любого условно однородного контура растительности. Очевидно, что для автора книги обсуждение основного понятия здесь лишь дань форме, а для всей его работы важно другое, а именно взгляд на сообщество как на «сеть взаимодействий», которому он с успехом следует за своим учителем Т.А. Работновым. В этом состоит принципиальное различие двух рассмотренных позиций.

Системная парадигма начала активно внедряться в науку с конца 1960-х годов. Большинство современных геоботаников, даже не являясь приверженцами этого подхода, не будут спорить с тем, что фитоценоз представляет собой сложную во многих отношениях систему, определяемую многообразием флористических набо-

ров, типов строений (структуры), взаимодействий, экотопов, путей становления и развития, о чем писал, например, еще Х. Х. Трасс (1976). В его понимании фитоценоз — это относительно открытая система, и «именно системный подход открывает, по мнению многих современных исследователей, возможности изучать разнокачественные объекты (подсистемы) растительного покрова, учитывая их сравнительную целостность, с одной, и открытость, стохастический и подчиненный характер, с другой стороны, и тем самым охарактеризовать растительный покров как динамическую систему». В эти же годы Б. М. Миркин и Г. С. Розенберг (1978) пишут, что фитоценозы — типичные объекты системного анализа, а число их признаков неисчерпаемо велико, и все они так или иначе связаны, что позволяет природе создавать очень сложные формы организации. Тогда же появляется осознание того, что мы изучаем не сам фитоценоз, а его разные модели, которых может быть множество. Как объект системологии, фитоценоз приобретает свойства сложности, устойчивости и целостности (Розенберг, 1984). К сожалению, до сих пор системная парадигма по разным причинам не стала руководящей в работе геоботаников, а в результате упрощенного ее понимания и усложненной методики построения моделей, частично дискредитирована в глазах рядовых специалистов. Однако развитие теории сложных систем, широкий опыт использования ее разработок и идей в социологии, близкой фитоценологии, а также ограничения и тупики традиционных подходов и методов позволяют и даже вынуждают вернуться к этому вопросу. В свое время У. Уивер (по: Дубов и др., 2006) представил этапность развития научного знания как преодоление сложности систем. По его мнению, молодости науки соответствует организованная простота, зрелости — неорганизованная сложность и, наконец, этапу мудрости — организованная сложность. Думается, как в любом эволюционном процессе, старые идеи не исчезают и продолжают работать, а наши дискретные представления фитоценозов как организованной простоты сохраняют свою силу и определенные возможности развития. Сохраняются и развиваются континуальные

подходы к исследованию растительности с их вероятностно-статистическими методами (неорганизованная сложность). Ну, а впереди нас ждут системные задачи познания растительного сообщества как сложности организованной.

Сейчас важно понять и признать, во-первых, то, что мы имеем дело с абстракциями и моделями, а не с реальными сообществами. Любые якобы однородности, выделы, совокупности элементов были и остаются моделями, нашими представлениями о реальности. Как считают системотехники (Дубов и др., 2006), исследователь выделяет из реального мира не сам объект, а модель объекта. Во-вторых, надо признать, что описать сложное явление, представить его как целое, можно только с помощью многих моделей, каждая из которых раскрывает одну или несколько сторон явления в соответствии с поставленными задачами. И эти прагматические задачи определяет сам исследователь: утром — задача, вечером — соответствующий ей метод. Совершенно прав Eddy van der Maarel (по: Миркин, Наумова, 2012) утверждая, что природу растительного сообщества удастся понять не каузально, а феноменологически, что нужны новые альтернативные подходы и более высокий уровень абстрагирования.

Понимание фитоценоза как самоорганизующейся системы и сетевой структуры со множеством элементов, которые порождаются этой системой (задачей), и модельное представление «основного объекта» фитоценологии позволяют снять многие существующие противоречия в нашей науке, устранить причины противостояния разных геоботанических школ и реально взглянуть на то, что мы классифицируем.

Литература

- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.
Дубов В. М., Капустянская Т. И., Попов С. А., Шаров А. А. Проблематика сложных систем. СПб., 2006. 172 с.
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.
Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Мирин Д. М. Геоботаника. СПб., 2010. 116 с.

- Корчагин А. А. Структура растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 5. Л., 1976. 320 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности. Уфа, 1998. 412 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа, 2012. 488 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология: принципы и методы. М., 1978. 212 с.
- Онипченко В. Г. Функциональная фитоценология (Синэкология растений). М., 2014. 576 с.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1978. 384 с.
- Розенберг Г. С. Модели в фитоценологии. М., 1984. 264 с.
- Трасс Х. Х. Геоботаника: история и современные тенденции. Л., 1976. 252 с.
- Kent M., Cocer P. Vegetation description and analysis (A practical approach). London, 1992. 364 p.

О гетерогенности, квантованности и континууме растительного покрова

About heterogeneity, quantization and continuum of vegetation cover

В. С. Ипатов

Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, *vsipatov@mail.ru*

Гетерогенность (варьирование) любых параметров растительного покрова очевидна. Наиболее востребованные параметры — распределение видов по территории, абсолютное проективное покрытие вида, относительное проективное покрытие вида (от общего проективного покрытия или от суммы проективных покрытий видов), масса особей, высота особей (у деревьев также толщина стволов), число видов на единицу площади. Уровень гетерогенности можно оценивать различными способами:

I. Амплитуда варьирования: $x_{min} - x_{max}$

II. Варьирование около среднего значения (\bar{x})

$$\text{Дисперсия: } D = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n}}$$

$$\text{Коэффициент вариации: } V = \frac{D}{\bar{x}}$$

III. Варьирование x_i около максимального значения x_{max}

$$\text{Дисперсия: } D = \sqrt{\frac{\sum (x_{max} - x_i)^2}{n}}$$

Коэффициент вариации: $V = \frac{D}{x_{max}}$, где x — количественная оценка параметра.

Несомненно, преимущество имеет третий способ с использованием максимального x_{max} , поскольку в этом случае V имеет верхний предел: не может превышать 1 (100%).

Гетерогенность параметров проявляется в пространстве в форме волны. Иллюстрация этого явления показана на рисунках 1, 2 и 3.

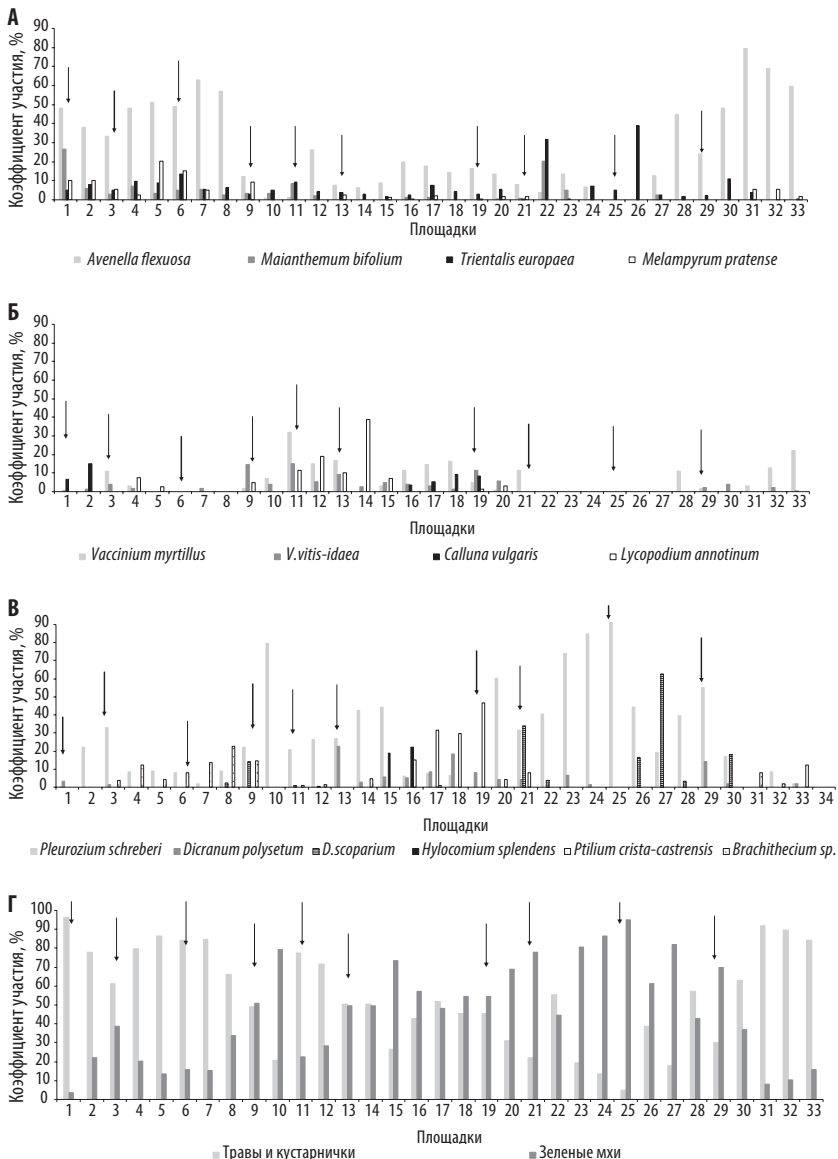


Рис. 1. Значения коэффициентов участия (КУ) отдельных травянистых (А), кустарничковых (Б), моховых видов (В) и их суммы (Г) в сосняке луговиково-зеленомошном

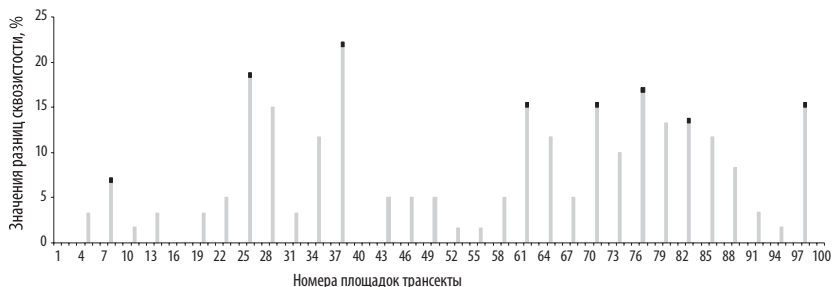


Рис. 2. Абсолютные значения разниц ($|\Delta|$) сквозистости древостоя над соседними площадками вдоль трансекты

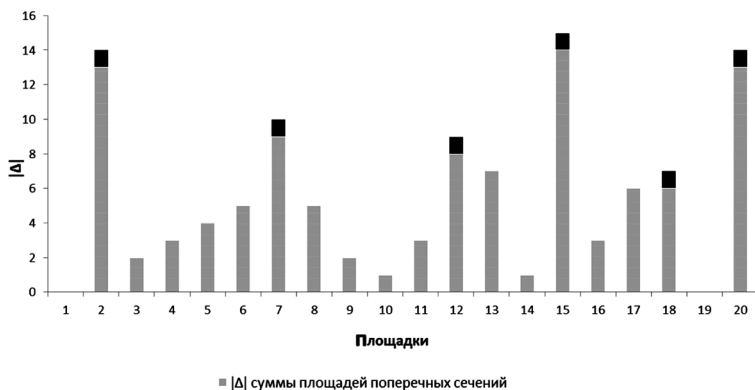


Рис. 3. Абсолютные значения разниц ($|\Delta|$) сумм площадей сечения древостоя сосны

На рисунке 1 приведено последовательное изменение по трансекте коэффициентов участия ($KY = \frac{\prod \prod_{\text{вида}}}{\sum \prod_{\text{всех видов}}}$) видов и групп видов на площадках со стороной 0,33 м. На рисунке 2 изображено последовательное изменение сквозистости древостоя над площадками вдоль трансекты и на рисунке 3 — волновое изменение вдоль трансекты суммы площадей сечения сосен, измеренных последовательно через 5 метров.

Наиболее существенным параметром пространственной структуры является количественная оценка всей совокупности видов на

учетной площадке. В частности, для сравнения растительности учетных площадей в качестве таковой может быть использовано расстояние в многомерном пространстве (D) между площадками.

$D = \sqrt{\sum(x_{i1} - x_{i2})^2}$, где x_i — оценка параметра вида на площадке. В нашем случае применено KY .

$D = \sqrt{\sum(KY_{ij} - \overline{KY}_i)^2}$, где i — номер вида в общем списке совокупности всех площадок, j — номер площадки, KY_{ij} — значение коэффициента участия i -го вида на j -ой площадке, \overline{KY}_i — значение коэффициента участия вида на «средней площадке» (среднее арифметическое на всех площадках).

Расчет D от «средней площадки» производится для того, чтобы иметь оценку площадок в едином многомерном пространстве с одинаковым числом осей. В итоге мы имеем оценку растительности (площадки) в виде одного численного значения в одном и том же многомерном пространстве. Для удобства D преобразовано в доли (% , $D/D_{max} \times 100$). По значениям D можно судить о различии растительности между площадками. Абсолютное значение разницы ($| \Delta | D$) между площадками отражает факт сходства (или различия) растительности.

На трансекте вычислены D от средней на площадках с длиной 0,33 м, 0,66 м и 1,0 м и шириной во всех случаях 0,33 м. По ним определены разницы $| \Delta | D$ последовательно между соседними площадками. Графически ряды $| \Delta |$, рассчитанные при разном размере учетных площадок, представлены на рисунке 4.

Гетерогенность структурирована и проявляется в виде квантованности (от «квант» — наименьшая частица, наименьшее количество чего-либо; минимальное количество, на которое может измениться дискретная по своей природе физическая величина). И квантованность предполагает объективное, не по договоренности исследователей, существование элементарных участков растительности на всех уровнях ее организации.

Изменение $| \Delta |$ по трансекте можно принять как отражение волнового процесса (волнообразное изменение растительности вдоль трансекты). Границей между периодами (фазами) принимаем

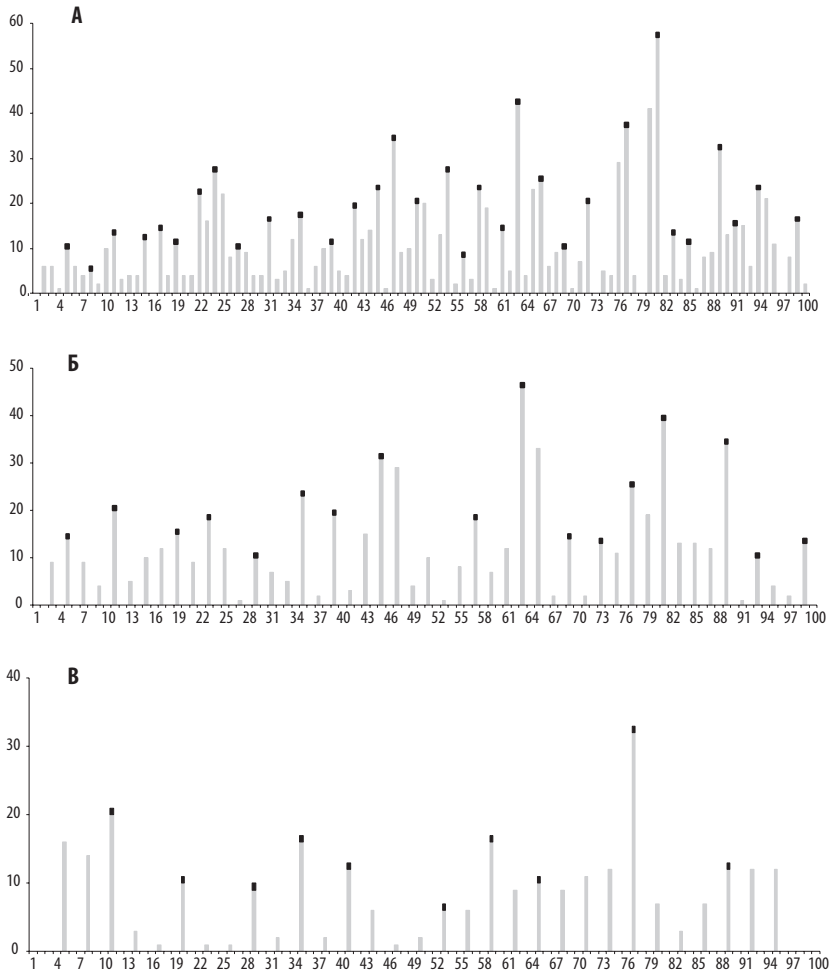


Рис. 4. Изменение разницы $|\Delta|D$ между соседними площадками по трансекте при разном размере учетных площадок и границы квантов.

А – площадки $0,1 \text{ м}^2$; Б – площадки $0,2 \text{ м}^2$; В – площадки $0,3 \text{ м}^2$.

Условные обозначения: серые столбики – разницы евклидовой дистанции ($|\Delta|D$); столбики с темными вершинами соответствуют приближенным границам квантов.

По оси абсцисс: номера площадок трансекты; по оси ординат: значения разниц евклидовой дистанции ($|\Delta|D$), %

наибольшие в последовательном ряду $|A|$. Однозначно определить границы между периодами невозможно по причине континуума, в реальности пики могут быть сдвинуты. Каждый период и есть объективно существующий квант растительности. В них наименьшее значение $|A|$ (наиболее схожие площадки, «точки») представляют собой «центр» кванта. В пределах кванта он может занимать любое положение по отношению к границе кванта.

Интерес может представлять оценка уровня квантованности (УК). Особенности расчета зависят от характера исходного материала. При этом выделенное число квантов делится на число учетных единиц (точек, длину, площадь). При линейных описаниях, организованных в виде трансект из небольших площадок (в сущности представляющих срез квантов), уровень квантованности можно рассчитать по следующей формуле: $УК = \frac{m}{L}$, где $УК$ — уровень квантованности на единицу длины, m — число квантов на трансекте, L — длина трансекты. Удобнее этот показатель стандартизировать, вычисляя его в расчете на 10 м: $УК = \frac{m}{L} \times 10$. Легко рассчитывается и средний размер кванта: $\frac{L}{m}$ (м) (табл. 1).

При выявлении квантованности на всей пробной площади уровень квантованности определяется, исходя из ее площади: $УК = \frac{m}{S}$, где $УК$ — уровень квантованности на единицу площади, m — число квантов на пробной площади, S — площадь участка, $\frac{S}{m}$ — средний размер кванта (m^2). Стандартизируя показатель на 100 м^2 , приводим формулу к такому виду: $УК = \frac{m}{S} \times 100$.

Волновое выражение пространственной структуры растительного покрова отражает и его континуум (в смысле непрерывности его изменения). Существование континуума очевидно, но может представлять интерес оценка его уровня. Для этого можно воспользоваться расстоянием в многомерном пространстве между соседними площадками в последовательном ряду по трансекте.

Рассчитать количественную оценку континуума можно по следующему алгоритму:

1. Расстояние между соседними площадками $D_{i,2} = \sqrt{\sum (x_{i1} - x_{i2})^2}$, где i — номер вида в сравниваемой паре описаний, 1–2 — описания.

2. Поскольку значение $D_{1,2}$ зависит от числа видов и может колебаться от 0 до условно ∞ , его разумно нормировать, соотнося его с максимальным значением $D_{max\ 1,2} = \sqrt{\sum x_{i1}^2 - \sum x_{i2}^2}$ (Василевич, 1968).

3. Нормированное расстояние $D_{norm\ 1,2} = \frac{D_{1,2}}{D_{max\ 1,2}}$. Диапазон варьирования D_{norm} заключается в пределах от 0 до 1. Такие значения можно сравнивать между собой. Нормированное значение (D_{norm}) отражает различие, а $(1 - D_{norm})$ — сходство.

4. Континуум в ряду площадок может оцениваться как среднее сходство: $\frac{\sum (1 - D_{norm})}{n}$. Поскольку континуум проявляется неравномерно, интерес представляет и его коэффициент вариации $V = \frac{\sigma}{(1 - D_{norm})_{max}}$, где $\sigma = \frac{\sum [(1 - D_{norm}) - (1 - D_{norm})_{max}]^2}{n}$.

Вернемся к квантованности. Рассмотрим таблицу 1.

Из таблицы следует, что выявленный уровень квантованности зависит от размера учетной площадки — с увеличением размера площадок выявление квантованности уменьшается. Чем меньше площадки, тем детальнее выявляется квантованность. Естественно, что выявленные кванты при малых площадках оказываются небольшими. За указанной закономерностью скрывается очень важное обстоятельство. Кванты бóльших размеров включают в себя небольшие кванты, т. е. они тоже квантованы. Это доказывается при

Таблица 1

Показатели квантованности сосняка луговиково-зеленомошного при разных размерах учетных площадок

Показатели квантованности	Линейный размер учетной площадки, м		
	0,33	0,66	1,0
Длина трансекты, м	32	32	32
Число квантов	33	17	11
Уровень квантованности (на 10 м)	10,3	5,3	3,4
Средний размер кванта, м	0,97	1,88	2,91

сравнении границ квантов. Во-первых, границы квантов совпадают (при этом в силу континуума они иногда накладываются друг на друга — пересекаются). Во-вторых, видна иерархия квантов по размерам учетных площадок: мелкая квантованность включается в более крупную. Что касается размеров учетных площадок, очевидно, что мелкие площадки по 0,33 м более тонко выявляют квантованность, тогда как площадки 0,66 и 1,0 м дают более грубую оценку, зато их использование требует меньшего количества времени для описания одной и той же пробной площади. В принципе, исследователь должен сам определять этот параметр в зависимости от задачи исследования и характера описываемой растительности.

Изложенное выше я рассматриваю как иллюстрацию общего принципа устройства пространственной структуры растительного покрова, заключающегося в гетерогенности, квантованности и континууме. (Возможно, этот принцип применим вообще ко всем материальным объектам и процессам.)

На практике, при описании пробных площадей, представленные методы неприемлемы из-за крайней трудоемкости. Однако опираясь на теоретические принципы, процедуру описания можно сделать более простой. Ряд авторов обращает внимание на мозаичность растительного покрова, выделяя и описывая элементы мозаики (Быков, 1957; Матвеева, 1979; Мирин, 2000, 2012; Мозаичность..., 1970; Норин, 1979; Ulanova, 2000 и др.).

Обычно элементы мозаики отличаются друг от друга большим обилием какого-либо вида или нескольких видов. В сущности, элемент мозаики можно рассматривать как визуально выделенный квант (или аналог кванта).

Рассмотрим практический пример описания растительности на двух участках суходольных лугов (30×30 м и 30×20 м), различающихся экотопом (Псковская область). Первая пробная площадь была заложена на низкотравном полевищевом лугу, сложенном *Agrostis tenuis*, *Festuca pratensis*, *Elytrigia repens*, *Phleum pratense*, *Achillea millefolium*, *Trifolium medium* и др. Вторая площадь расположена в пределах высокотравного бодяково-таволгового луга

с *Cirsium setosum*, *Filipendula ulmaria*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis* и др. При полевом описании мозаичности возникает вопрос: какой минимальный размер элементов мозаики целесообразно визуально выделять для характеристики пробных площадей с целью их сравнения и классификации, не теряя при этом существенной информации. Наш опыт показал, что минимальный линейный размер может составлять 1–1,5 м (порядка двух высот травостоя). У каждого элемента мозаики оценивалось обилие видов. Следует отметить, что в пределах значительной части площади элементы мозаики не просматривались и квалифицировались как особо большой элемент неоднородности, его назвали «фон». Количественная характеристика приведена в таблице 2.

Таблица 2

Показатели мозаичности пробных площадей на разных лугах

	Полевице- вый луг	Бодяково-та- волговый луг
Линейные размеры пробной площади, м	30 × 30	30 × 20
Площадь пробной площади (S), м ²	900	600
Минимальная ширина элемента мозаики, м	1,2	1
Максимальная длина элемента мозаики, м	6	9
Средняя ширина (L ₁), м	2,9	1,9
Средняя длина (L ₂), м	4,7	2,9
Средняя площадь элемента мозаики (S _{эл.} = L ₁ × L ₂), м ²	13,6	5,5
Число элементов мозаики с фоном (m)	20	25
Сумма площадей элементов (∑ S _{эл.} = (m – 1) × S _{эл.}), м ²	255	132
Площадь фона (S _{фона} = S – ∑ S _{эл.}), м ² (доля от пробной площади, %)	645 (72 %)	468 (78 %)
Мозаичность без фона, 100 м ² ($\frac{m-1}{\sum S_{эл.}} \times 100$)	7,4	18,2
Мозаичность с фоном, 100 м ² ($\frac{m}{S} \times 100$)	2,2	4,2
Коэффициент вариации площадей пятен (V), %	64	57

По результатам расчетов, бодяково-таволгвый луг отличается большей мозаичностью, при этом площадь элементов мозаики здесь меньше. Этот луг мелко мозаичный, тогда как полевицевый луг является крупномозаичным. Очевидно, что наиболее значимыми для сравнения параметрами являются: площадь элементов, мозаичность с учетом фона и без него, относительная площадь самого фона и т. д. Таким образом, используя предложенную методику, можно сравнивать уровни и характер мозаичности разных участков растительного покрова, выделять различные ее типы.

В заключение можно сделать вывод, что, исходя из признания мозаичности как общего свойства растительного покрова, при выделении пробных площадей как элементарных единиц для его описания, нужно учитывать закономерности их мозаики. Пробные площади соседствующих фитоценозов должны отличаться характером («рисунком») мозаичности.

Литература¹

- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К вопросу о континууме и квантованности растительного покрова // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 885–896.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Статистический анализ квантованности растительного покрова // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 255–261.
- Ипатов В. С. Вновь о понятии фитоценоз // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 9. С. 1237–125.
- Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. О гетерогенности и квантованности растительности пробных площадей // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 1. С. 3–22.
- Лебедева В. Х., Ипатов В. С., Тиходеева М. Ю. Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах // Вестник С.-Петерб. ун-та, сер. 3. 2015. Вып. 2. С. 32–46.
- Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата, 1957. 382 с.

¹ В список включены статьи авторов, использованные в лекции, и статьи, на которые сделаны ссылки.

- Матвеева Н. В. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскина) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 5–27.
- Мирин Д. М. Внутрифитоценозные элементы неоднородности растительного покрова // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1320–1323.
- Мирин Д. М. Мозаичность некоторых типов приурчьевых лесов // Тез. докл. VII мол. Конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 2000. С. 192.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.
- Мозаичность растительных сообществ и ее динамика // Отв. ред. П. Д. Ярошенко. Владимир: ВГПИ, 1970. 400 с.
- Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с.
- Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.-Л., 1961. 474 с.
- Ярошенко П. Д. Основы учения о растительном покрове. М., 1953. 351 с.
- Ulanova N. G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 135. № 1–3. P. 155–167.

Типология ареалов полизональных и плюрирегиональных видов и ее применение при ботанико-географическом анализе

Typology of distribution types of multizonal and multiregional species and its application in phytogeographical analysis

И. Б. Кучеров

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург,
atrage@mail.ru

Используя две биогеографические координаты — широтную и долготную (Юрцев, 1968, 1974, 1981; Толмачев, 1973; Юрцев, Камелин, 1991), либо хориономическую (Кучеров, Чепинога, 2004; Кучеров, Зверев, 2014) — можно всесторонне охарактеризовать ареал любого вида не только сосудистых, но и бессосудистых растений. Классические примеры тому — сводка по печеночным мхам севера СССР (Шляков, 1976–1982) и монография о макролишайниках Американской Арктики (Thompson, Brehmer, 1984). При таком подходе возможен сопряженный анализ флор и ценофлор как сосудистых растений, так и мохообразных и лишайников с использованием единой системы геоэлементов. Однако препятствием на этом пути выступают древние протяженные ареалы многих мохообразных и лишайников, что приводит к отнесению от 1/2 до 2/3 видов соответствующих флор к полизональному либо плюрирегиональному элементам. Для целей сопряженного ботанико-географического анализа нужна детализация этих элементов.

К полизональным отнесены виды, чей «центр тяжести» ареала (ценоареал; Толмачев, 1974) приходится не менее чем на 3 соседствующие либо (для дизъюнктивных ареалов) разобобщенные природные зоны. К плюрирегиональным отнесены виды, чьи протяженные (обычно дизъюнктивные) ареалы охватывают (целиком

либо частично) территорию нескольких флористических царств (Тахтаджян, 1978). При этом наряду с принципом «центра тяжести» ареала учитываются изолированные реликтовые местонахождения. Как полизональные, так и плюрирегиональные виды рассматриваются в ранге соответственно широтных либо хориономических фракций флоры, подразделения внутри последних — в ранге групп элементов, далее элементов и субэлементов.

Использование районирования А. Л. Тахтаджяна (1978) для выделения хориономических элементов бессосудистых растений корректно, так как самим А. Л. Тахтаджяном приводятся примеры выделения областей по эндемичным таксонам последних. Так, североамериканская область Скалистых гор, наряду с десятками эндемичных родов цветковых, выделена по эндемичному семейству печеночных мхов — *Gyrothyraceae*. Нет противоречий и с точки зрения молекулярной таксономии. Районирование А. Л. Тахтаджяна основано на ареалах эндемичных таксонов в ранге не выше семейства; целостность 87% семейств цветковых растений подтверждена в рамках проекта APG-IV (Chase, pers. comm.).

Использованные данные об ареалах сосудистых растений основаны на атласах Е. Hulten & М. Fries (1986) и J. Meusel et al. (1965–1992), с дополнениями. Ареалы листостебельных мхов даются в основном по М. С. Игнатову и Е. А. Игнатовой (2003, 2004), печеночных мхов — по Р. Н. Шлякову (1976–1982), лишайников — по «Определителю лишайников СССР» (1971–1978) и «Определителю лишайников России» (1996–2008). Номенклатура сосудистых растений приводится по С. К. Черепанову (1995), для Нового Света — по Р. Raven (1963), листостебельных мхов — по М. С. Игнатову и О. М. Афонинной (Ignatov, Afonina, 1992), печеночных мхов и лишайников — по упомянутым выше источникам из соображений удобства для ботанико-географических целей.

I. В рамках полизональной фракции в Северном полушарии выделяются 4 группы геоэлементов: северно-, умеренно-, южно-полизональная и панполизональная.

1. К северно-полюзорной группе элементов относятся аркто-полюзорные и гипоаркто-полюзорные элементы с видовыми ценоареалами, простирающимися на юг, начиная от тундровой зоны либо от Гипоарктического пояса (Юрцев, 1966) включительно. **1.1.** У видов аркто-неморального элемента ценоареал простирается от типичных тундр до зоны широколиственных лесов, с возможной иррадиацией в соответствующие высотные пояса лежащих южнее горных систем. Примеры из числа сосудистых (V): *Festuca rubra* s.l., *Cardamine pratensis* s.l., *Chrysosplenium alternifolium*, мхов (B) — *Dicranum scoparium*, *Pohlia nutans*, *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergon cordifolium*, лишайников (L) — *Chaenotheca furfuracea*. **1.2.** Аркто-бореально-степной (непрерывно распространенный) элемент вкуче с аркто-степным (дизъюнктивным). V: криоксерофильные растения реликтовых степей и тундростепей Северо-Восточной Азии: *Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *Festuca lenensis*, *Silene repens*, *Potentilla nudicaulis* и др. B: *Syntrichia ruralis*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*; L: *Collema tenax*, *C. tunaeforme*, *Pertusaria saximontana*. **1.3.** Аркто-аридный дизъюнктивный элемент (с единичными находениями видов в пределах лесной зоны на азональных экотопах). B: ультраксерофиты (*Aloina brevirostris*), в том числе эпилиты (*Pseudoleskeella catenulata*). **1.4.** Гипоаркто-лесостепной элемент. V: луговые, прибрежно- и сорно-луговые виды: *Equisetum arvense*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa pratensis* s.l. **1.5.** Гипоаркто-степной элемент. V: галофиты (*Triglochin maritimum*, *Alopecurus ventricosus*), широко распространенные лугово-степные виды (*Sanguisorba officinalis*, *Galium boreale*). B: сукхобливые *Brachythecium albicans*, *Abietinella abietina*. Также гигромезофит *Climacium dendroides*. **1.6.** Гипоаркто-субтропический элемент. B: эпифит *Leskeella nervosa*, минеротрофно-болотный *Campyllum polygamum*.

2. Умеренно-полюзорная группа элементов, с ценоареалами видов, протяженными на юг от таежной либо неморально-лесной зоны включительно. **2.1.** Бореально-(лесо)степной. V: околородные (*Equisetum fluviatile*, *Peplis portula*, *Lythrum salicaria*, *Scutellaria*

galericulata) и влажнолуговые (*Poa palustris*) растения умеренно-континентального климата Европейской России, континентальные сибирские и сибирско-западноамериканские растения петрофитных степей и остепненных боров (*Poa botryoides*, *Astragalus fruticosus*, *Phlox sibirica*). В: *Campyllum sommerfeltii*, растущий на валеже и на выходах карбонатных и сульфатных пород; L: *Peltigera canina* s.l. **2.2.** Бореонеморально-субтропический. V: папоротники и хвощи с древними ареалами (*Polystichum aculeatum*, *Asplenium ruta-muraria*, *Equisetum palustre*), распространенные далеко на юг *Phalaroides arundinacea*, *Prunella vulgaris*, *Mentha arvensis*. В: эпиксильный *Callicladium haldanianum*; L: эпилитно-эпифитный *Physcia caesia*. **2.3.** Бореонеморально-тропический. V: погруженно-водные (*Ruppia maritima*, *Potamogeton pusillus*, *Lemna minor*, *Ceratophyllum demersum*) и околородные (*Limosella aquatica*) виды. В: *Hymenostylium recurvirostre*, растущий на выходах известняков и гипсов. L: *Diploschistes muscorum*, обрастающий другие лишайники и мхи, реже на карбонатной почве. **2.4.** Неморально-субтропический. V: дальневосточные реликтовые папоротники (*Aleuritopteris argentea*, *Coniogramme intermedia*) и нимфейные (*Brasenia schreberi*, *Euryale ferox*), западноевропейско-средиземноморский околородный *Hydrocotyle vulgaris*. **2.5.** Неморально-тропический. V: восточноазиатские и европейско-восточноазиатские папоротники (*Adiantum capillus-veneris*, *Gonocormus minutus*, *Osmunda regalis* s.l.), голаркто-палеотропические аλισматиды (*Hydrilla verticillata*, *Potamogeton nodosus*). В: *Sphagnum denticulatum* (голаркто-неотропический мочажинный), *Rhynchosygium riparioides* s.l., *Leucodon sciuroides*. L: эпифиты *Coccocarpia erythroxyli*, *Polystroma ferdinandezii*.

3. Южно-полизональная группа элементов: аридно-полизональные элементы. «Центр тяжести» видовых ареалов простирается к югу от зоны степей либо пустынь включительно, сами ареалы имеют долготное простираение. **3.1.** Аридно-степной: ксерофиты, распространенные от степной зоны до пустынь теплоумеренного климата. V: *Poa bulbosa*. В: *Tortula desertorum*. L: *Peltula impressula*,

P. radicata. **3.2.** Аридно-тропический: виды с ценоареалом от пустынь теплоумеренного климата до тропиков. V: ксерофильные злаки с C₄-фотосинтезом (*Cynodon dactylon*, *Diandrochloa diarrhena*, *Crypsis schoenoides* и др.), околотовные злаки и осоковые (*Saccharum spontaneum*, *Cyperus difformis*, *C. longus*), галофиты (*Salicornia perennans*).

4. Панполизональная группа с единственным одноименным элементом. Виды населяют весь широтный диапазон от Арктики до тропиков, но при этом приурочены к особым экотопам со специфическим микроклиматом и/или субстратом. V: скальный папоротник *Cystopteris fragilis*; B, L: виды, тяготеющие к эродированным прогреваемым микроэкотопам на лугах и в степях (*Hypnum cupressiforme*, *Peltigera rufescens*), и облигатные эпилиты (*Rhizocarpon geographicum* s.l.).

Очевидно, что к полизональным могут относиться виды самых разных эколого-ценотических групп, а не только скальные или водные, как это нередко считалось.

II. Многообразие плюрирегиональных хориономических элементов можно свести к 5 группам: биполярной, гемисферной (включающей виды, распространенные в основном в одном из полушарий), субмеридиональной, пантропической, субкосмополитной.

1. Биполярная группа элементов объединяет виды, населяющие сходные природные зоны либо совокупности зон в каждом из полушарий Земли симметрично относительно экватора. Исходно выделялись лишь 2 биполярных элемента — альпино-аркто-антарктический и ното-бореальный, их формирование связывалось с четвертичными оледенениями (Окснер, 1944). Можно, однако, выделить и большее число биполярных элементов. Ареалы относящихся к ним видов имеют более древний возраст — вплоть до мезозойского для сосудистых растений и еще более ранний для споровых. Современная конфигурация этих ареалов возникла в результате редукции обширных палеоареалов при изменениях общеземного климата и дрейфе континентальных платформ (Good, 1953; Шафер, 1956; Dansereau, 1964). **1.1.** Альпино-аркто-антаркти-

ческий, включает виды тундр обоих полушарий, нередко с цепью реликтовых местонахождений в пределах Кордильерско-Андийского горного пояса, в Северном полушарии — в основном циркумполярные. V: *Alopecurus alpinus* s.l., *Poa glauca* s.l., *Carex maritima* subsp. *setina*, *Koenigia islandica* s.l., *Gentiana prostrata*. B: *Anthelia juratzkana*, *Gymnomitrium concinnatum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Aulacomnium turgidum*. L: *Cetrariella delisei*, *Bryocaulon divergens*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Pseudephebe pubescens*, *Thamnotia vermicularis*. **1.2.** Гипоаркто-субантарктический и гипоаркто-субантаркто-монтанный. Ценоареалы тяготеют к подзонам кустарниковых тундр и предтундровых редколесий и к высотным выделам на стыке альпийского и субальпийского поясов гор. V: *Phleum alpinum*, *Vahlodea atropurpurea* s.l., *Carex arctogena* s.l., *C. capitata*, *C. lachenalii* s.l., *C. macloviana*, *C. microglochin* s.l., *Draba incana* s.l. B: *Ptilidium ciliare*, *Barbilophozia hatcheri*, *Marsupella sprucei*, *Racomitrium lanuginosum*. L: *Nephroma arcticum* s.l., *Psoroma hypnorum*. **1.3.** Арктобореально-нотопантарктический; виды активны как в Гипоарктике/Субантарктике, так и в бореальной и нотальной зонах. V: *Carex magellanica* s.l., *Cardamine pratensis* s.l. B: *Polytrichum strictum*, *Myurella julacea*. L: *Peltigera didactyla*, *P. malacea*, *P. lepidophora*, *Cladonia coccifera* s.l., *Stereocaulon tomentosum*. **1.3.1.** Арктобореально-нотопантаркто-монтанный субэлемент с продолжением ценоареалов в тундровых и лесных поясах гор к югу от бореальной и к северу от нотальной зон. B: *Sphagnum magellanicum* (растущий в высокогорьях по всей Южной Америке), *Sanionia uncinata*. L: *Varicellaria rhodocarpa*, сохранившийся в горах представитель тургайской флоры (Окснер, 1944). **1.4.** Ното-бореальный. V: *Carex canescens*, *C. diandra*, *C. echinata*, *Myriophyllum verticillatum*. B: *Calypogeia muellerana*, *Plectocolea hyalina*, *Buxbaumia aphylla*, *Plagiothecium laetum*. L: *Nephroma helveticum*, *N. parile*, *Trapeliopsis granulosa*, *Cetraria chlorophylla*, *Parmeliopsis hyperopta*. **1.5.** Ното-бореально-моральный. V: *Huperzia selago* s.l., *Equisetum ramosissimum*, *Polypodium vulgare*. B: *Polytrichum formosum*, *Brachythecium*

rivulare. L: *Chaenotheca chrysocephala*, *C. phaeocephala*. **1.6.** Ното-неморальный. V: *Botrychium matricariifolium*, *Carex extensa* s.l., *C. pumila*. L: *Lobaria amplissima*, *L. pulmonaria*. **1.7.** Биполярный субтропический, распадается минимум на 3 субэлемента. **1.7.1.** Средиземноморско-капский: V: *Lasiopogon muscoides*. **1.7.2.** Средиземноморско-австралийский: V: *Equisetum telmateia*. **1.7.3.** Сахаро-синдско-капский: V: *Frankenia pulverulenta* и др. (Good, 1953).

К следующим элементам относятся биполярно распространенные полизональные виды, чьи «центры тяжести» ареалов для Северного полушария охарактеризованы в разделе I. **1.8.** Арктонеморально-нотопантарктический. L: *Chaenotheca furfuracea*. **1.9.** Арктобореально-нотопантаркто-степной. V: *Triglochin palustre*, *Hippuris vulgaris*, *Hordeum jubatum*; в Южном полушарии распространены лишь в Новом Свете. В: *Tortella tortuosa*, *T. fragilis*. L: *Collema tenax*, *Cetraria aculeata*. **1.10.** Ното-бореально-(лесо)степной. V: *Catabrosa aquatica* s.l., *Eleocharis quinqueflora* s.l., *Anemone multifida*; в Южном полушарии как 1.9. L: *Cladonia foliacea*. **1.11.** Ното-бореонеморально-субтропический. V: *Phalaroides arundinacea* s.l., *Utricularia australis*. **1.12.** Ното-неморально-субтропический элемент. V: *Clarkia davyi* (Raven, 1963). В: *Thamnobryum latifolium* s.l. (?). **1.13.** Биполярный аридно-степной. V: растения американских степей и прерий: *Hordeum pusillum*, *Muehlenbergia asperifolia*, *Rumex fueginus*, *Chenopodium carnosulum*, *Hypericum gentianoides* (Raven, 1963). Монтанность для каждого из биполярных элементов можно учесть на более низком уровне иерархии.

2. Гемисферная группа элементов охватывает виды, населяющие территории различных флористических царств преимущественно в пределах одного из полушарий, при этом доходящие до тропиков и нередко пересекающие экватор, но не заходящие в умеренную зону противоположного полушария.

2 подгруппы: **2.1.** Бореосферная. **2.2.** Нотосферная.

Среди бореосферных видов выделяются следующие геоэлементы. **2.1.1.** Голаркто-палеотропический. Достаточно широко распространены: V: погруженно- и прибрежно-водные *Potamogeton*

nodosus, *P. pusillus*, *Cyperus difformis*, *Aldrovanda vesiculosa*, из лесных видов — *Sanicula elata*. В: *Pogonatum urnigerum*. L: *Stereocaulon coniophyllum*, *Lasallia pertusa* (Урбанавичус, 1999; Будаева, 2006). Виды с менее протяженными восточно- и южно-азиатскими ареалами: V: реликтовые лесные папоротники *Gonocormus minutus*, *Coniogramme intermedia*, около- и погруженно-водные *Alisma orientalis*, *Caldesia reniformis*, *Monochoria plantaginea*, *Typha orientalis*, *Euryale ferox*. В: *Macromitrium japonicum*, *Actinotuidium hookeri*, *Thuidium glaucinum*, *Homalothecium laevisetum* (Лазаренко, 1944). Особый монотантный субэлемент: *Entodon concinnus* (Piippo, Koronen, 2003).

2.1.2. Голаркто-палеотропико-капский. V: *Typha latifolia* s.l.

2.1.3. Голаркто-палеотропико-австралийский. В пределах Голарктики у видов может быть как собственно голарктический, так и евразийский, паназиатский либо восточноазиатский ценоарал. V: водные *Potamogeton crispus*, *P. octandrus*, *Ottelia alismoides*, *Lemna trisulca*, *Brasenia schreberi*, сорняк рисовых полей *Ammania multiflora*. В: *Meesia triquetra* (Norris et al., 1999). L: *Sticta limbata*, *Lobaria laetevirens*.

2.1.4. Голаркто-неотропический. Ареалы многих представителей ограничены Новым Светом. V: *Osmunda spectabilis*, *Juncus leseurii*, *Proserpinaca palustris* (Raven, 1963), *Pontederia cordata* (Schwartz, 1928 по: Тимонин, Озерова, 2002). L: *Acarospora chrysops*, *A. terricola*. Более протяженные дизъюнктивные ареалы: V: *Datura stramonium* s.l. (Raven, 1963), *Carex nigra* s.l., *C. riparia* s.l. (Егорова, 1999), *C. pseudocyperus* s.l. (Moore, Chater, 1971). В: *Sphagnum squarrosum* — в Южной Америке известен из бассейна Амазонки (Walter, 1964), *Hyophila involuta*, *Hookeria acutifolia*, *Leptopterigynandrum austro-alpinum* (Лазаренко, 1944). Из видов, доминирующих в таежных лесах Голарктики, этот тип ареала характерен для *Pleurozium schreberi* и (в континентальных секторах) *Rhytidium rugosum*. L: *Cladonia pocillum*, *Acroscyphus sphaerophoroides*, *Teloschistes villosus*, *Polystroma ferdinandezii*.

2.1.5. Голаркто-палеотропико-неотропический. V: *Dryopteris filix-mas*, *Osmunda regalis* s.l., *Hymenophyllum tunbrigense*, *Lemna gibba*.

2.1.6. Голаркто-пантропический, с полидизъюнктивным ареалом,

охватывающим также часть Австралийского царства. V: *Adiantum capillus-veneris*, водные и околоводные *Ruppia maritima*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, *Typha angustifolia* s.l., сорняк в посевах риса *Ammania auriculata*. В: как водные и болотные (*Sphagnum cuspidatum*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Rhynchosstegium riparioides* s.l.), так и сухолюбивые (*Dicranella varia*, *Encalypta ciliata*) виды; в последнем случае речь может идти об ареалах как минимум мезозойского возраста (Бардунов, 1984). L: *Roccella phycoides*, *Coccocarpia erythroxyli*, *C. palmicola*, *Teloschistes flavicans*.

2.2. Нотосферные виды, как правило, едва заходят в Северное полушарие, не проникая в Голарктику. **2.2.1.** Антаркто-тропический (гондванский) элемент. V: *Hymenophyllum peltatum* (Good, 1953). L: *Porina cerina*. **2.2.2.** Австрало-капский. L: *Todea barbara*.

3. Субмеридиональная группа элементов объединяет виды, растущие в обоих полушариях вдоль побережий лишь одного из океанов — Атлантического либо Тихого (реже вдоль побережий обоих океанов). **3.1.** Субмеридионально-атлантический элемент. V: *Asplenium marinum*, произрастающий по европейскому побережью Атлантики, вдоль берегов Средиземного моря, на островах Зеленого Мыса и о-ве Святой Елены. **3.2.** Панамерикано-европейский. Виды распространены вдоль атлантического побережья Европы и как атлантического, так и тихоокеанского побережий Америк. В: *Orthocaulis floerkei*, *Pelekium minutulum*. L: *Pertusaria hymenea*. **3.3.** Панамерикано-европейско-капский. V: *Polygonum maritimum* (Moore, Chater, 1971), *Juncus acutus* (Raven, 1963). L: особый тип ареала у *Erioderma molissimum*, у которой есть также изолированная находка в Восточной Африке. **3.4.** Субмеридионально-пацифический. V: *Trisetum alascanum*.

4. Пантропическая группа элементов объединяет виды, дизъюнктивно распространенные в различных флористических царствах в пределах тропического пояса. **4.1.** Собственно пантропический: палеотропико-неотропико-австралийские виды. V: растения морских побережий, чьи плоды устойчивы к действию морской воды и разносятся течениями: *Cocos nucifera*, *Ipomaea stolonifera*,

Entada scandens (Dansereau, 1964; Толмачев, 1973). В: *Plagiomnium rhynchophorum*, *Herpetineuron toccoeae*, *Taxiphyllum taxirameum* (Лазаренко, 1944). L: *Glyphis cicatricosa*. **4.2.** Палеотропико-неотропический. V: *Eicchornia diversifolia* (Schwartz, 1928 по: Тимонин, Озерова, 2002), доминанты мангровых зарослей: *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* (Good, 1953). L: *Teloschistes costatus*, *Tapellaria moelleri*, *Physcia sparsa*. **4.3.** Палеотропико-австралийский. V: *Casuarina equisetifolia*, *Avicennia marina* (Good, 1953). В: *Thuidium cymbifolium*. L: *Aulaxina epiphylla* (Окснер, 1974).

5. Субкосмополитная группа элементов объединяет виды с протяженными полидизъюнктивными, как правило, древними ареалами, фрагменты которых присутствуют в обоих полушариях и в большинстве флористических царств и природных зон. **5.1.** Криозонально-температно-монтанный (переходный к биполярной группе). Виды активны от тундр до широколиственных лесов обоих полушарий и в соответствующих поясах гор тропиков и субтропиков. V: папоротники (*Pteridium aquilinum* s.l., *Cystopteris fragilis*, *Asplenium trichomanes* s.l., *Botrychium lunaria*, *B. multifidum*), водные (*Ruppia maritima*, *Potamogeton pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Batrachium aquatile*) и околоводные (*Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus* s.l., *Limosella aquatica*) виды. В: водные *Aneura pinguis* и *Riccia fluitans*, болотные *Sphagnum compactum* и *Calliergonella cuspidata*, преимущественно лесной *Hylocomium splendens*, в горах Восточной Африки спускающийся из высокогорий в среднегорья. L: *Leptogium cyanescens*, *Peltigera polydactylon*, *Cladonia fimbriata*, *C. furcata*, *C. pyxidata* s.l., *C. squamosa*, *Parmelia mougeotii*, *Physconia muscigena*. **5.2.** Криозонально-аридно-монтанный. Ценоареалы охватывают континентальные секторы тундровой и таежной зон в Северном полушарии и их аналогов в Южном, степи и пустыни обоих полушарий и горные степи тропиков, либо виды приурочены к сухим скалам. В: *Syntrichia ruralis*. L: *Endocarpon pusillum*. **5.3.** Криозонально-температно-тропический. Виды активны от бореальной/нотальной зоны либо (в случае споровых) Гипоарктики/Субантарктики и до тропиков, но лишь в

гумидных зонах и секторах, либо приурочены к особым экотопам. V: околородная *Eleocharis parvula*, B: *Hymenostylium recurvirostre*, *Hedwigia ciliata* (сырые скалы), *Bryum pseudotriquetrum* (ключевые болота). L: *Normandina pulchella*, *Pannaria rubiginosa*, *Pseudocypbellaria crocata*. 5.4. Температно-тропический, с «центром тяжести» видовых ареалов в теплоумеренных зонах обоих полушарий и в тропиках. V: *Pycreus flavescens*.

Детализация географических элементов полизональной и плюрирегиональной фракций делает возможным проведение сопряженного географического анализа флор и ценофлор как сосудистых растений, так и мохообразных и лишайников с использованием системы элементов, единой для всех таксономических групп. Рассмотрим результаты хориономического анализа ценофлоры светлохвойных лесов и редколесий средней и северной тайги Европейской России. Территория ценофлоры в плейстоцене неоднократно подвергалась покровным оледенениям, в окско-днепровский максимум — практически полностью, за вычетом узкой полосы уральских предгорий. Начиная с одинцовского межледникового, большая часть европейского Северо-Востока была свободной ото льда (Палеогеография СССР, 1975; Гричук, 1989). Однако в период максимума валдайского оледенения для всех приледниковых территорий реконструируется холодный и сухой климат, близкий к гренландскому и даже антарктическому, что исключает существование рефугиумов, пригодных для выживания большинства видов сосудистых растений (Prentice et al., 2000). Ценофлору последних можно считать миграционной, чего нельзя сказать о ценофлорах мохообразных и лишайников, многие представители которых могли выжить и в приледниковых условиях (Окснер, 1944; Бардунов, 1984; Thompson, Brehmer, 1984). В силу этого они должны представлять собой более древние стадияльные элементы данной ценофлоры, чем сосудистые растения.

Вывод подтверждается неравенством долей, приходящихся на сумму плюрирегиональных элементов в различных таксономических группах. Округленно эти доли составляют 2% — у сосуди-

стых, 37% — у мохообразных и 64% — у лишайников. Согласно принципу «age and area» (Willis, 1922), лишайники в основе своей должны представлять наиболее древний компонент ценофлоры, сосудистые растения — наиболее молодой. Сходная пропорция наблюдается и у биполярных (1% против 12% и 34%), а также субкосмополитных (1% против 14% и 20%) видов, чье распространение могло быть связано с холодными и холоднотеплыми поясами горных систем. В то же время доли бореосферных видов в целом (10%) и входящих в их состав голаркто-неотропических (5–7%) и голаркто-пантропических (1–2%) видов примерно одинаковы у мохообразных и лишайников. Видимо, эти более теплолюбивые виды проникли на территорию ценофлоры в один и тот же теплоумеренный климатический интервал, например, в атлантический оптимум голоцена. Доля голарктических видов максимальна у мохообразных (55% против 25% у сосудистых и 35% у лишайников). Цифры отражают не только древность ареалов мохообразных в силу их протяженности, но и существенную роль циркумбореальных болотных и болотно-лесных видов мхов в сложении данного элемента. Примечательно, что во всех таксономических группах сходна доля амфиатлантических видов (2–3%), что может отражать синхронность расселения последних в раннем голоцене по североатлантическому «мосту» островной суши (Dahl, 1963). Доля евразийского элемента максимальна у сосудистых (15% против 5% у мохообразных и 1% у лишайников), что подтверждает роль континентальных центров их расселения в плейстоцене и голоцене, менее значимую для мохообразных и лишайников в силу их тяготения к приокеаническим областям (Ignatov, 1993; Нотов и др., 2004, 2006).

Таким образом, сопряженный хориономический анализ ценофлор сосудистых растений, мохообразных и лишайников может играть важную роль как минимум в качестве вспомогательного инструмента стадийного анализа.

Литература

Бардунов Л. В. Древнейшие на суше. Новосибирск: Наука, 1984. 180 с.

- Будаева С. Э. Лишайники лесных экосистем долины реки Ина и Ининского «сада камней» Икатского хребта (Бурятия) // Нов. сист. низш. раст. 2006. Т. 40. С. 196–203.
- Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.
- Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: СПбГФХА; Сент-Луис: Миссурийский бот. сад, 1999. 772 с.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1: Sphagnaceae–Hedwigiaceae. М.: КМК, 2003. С. 1–608. (Arctoa. Т. 11, прилож. 1.); Т. 2: Fontinalaceae–Amblystegiaceae. М.: КМК, 2004. С. 609–944. (Arctoa. Т. 11, прилож. 2.)
- Кучеров И. Б., Зверев А. А. Широкая географическая структура ценофлор светлохвойных лесов севера Европейской России: анализ с учетом доминирования видов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. Т. 26, № 2. С. 53–73.
- Кучеров И. Б., Чепинога В. В. Анализ парциальных флор и высотная поясность в горном массиве Сальные тундры (Лапландский заповедник) // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева. Сыктывкар: ИБ КомиНЦ УрО РАН, 2004. С. 84–95.
- Лазаренко А. С. Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока // Сов. ботаника. 1944. № 6. С. 43–55.
- Нотов А. А., Спирина У. Н., Колосова Л. В. О некоторых результатах сопряженного анализа флор мхов и сосудистых растений в южнотаежных и подтаежных районах Русской равнины // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева. Сыктывкар: ИБ КомиНЦ УрО РАН, 2004. С. 131–141.
- Нотов А. А., Урбанавичус Г. П., Катаускайте Л. А. Материалы к лишайнофлоре валдайской и смежных физико-географических провинций // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований: Тр. междунар. совещ., посвящ. 120-летию со дня рождения В. П. Савича. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ, 2006. С. 167–175.
- Окснер А. Н. О происхождении ареала биполярных лишайников // Бот. журн. 1944. Т. 29. № 6. С. 243–256.

- Окснер А. Н. Морфология, систематика и географическое распространение // Определитель лишайников СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1974. С. 1–284.
- Определитель лишайников СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1971. 412 с.; Т. 2. Л.: Наука, 1974. 284 с.; Т. 3. Л.: Наука, 1975. 275 с.; Т. 4. Л.: Наука, 1977. 344 с.; Т. 5. Л.: Наука, 1978. 305 с.
- Определитель лишайников России. Т. 6. СПб.: Наука, 1996. 203 с.; Т. 7. СПб.: Наука, 1998. 166 с.; Т. 8. СПб.: Наука, 2003. 277 с.; Т. 9. СПб.: Наука, 2004. 339 с.; Т. 10. СПб.: Наука, 2008. 515 с.
- Палеогеография СССР. Т. 4: Палеогеновый, неогеновый и четвертичный периоды. М.: Недра, 1975. 202 с.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Тимонин А. К., Озерова Л. В. Основы географии растений. М.: МГОПУ, 2002. 136 с.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Урбанавичус Г. П. Биогеографические закономерности формирования флоры лишайников Южного Прибайкалья: Дис... канд. геогр. наук. М.: ИГ РАН, 1999. 244 с. (Рукопись в лаб. лишайников и бриологии БИН РАН.)
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья–95», 1995. 991 с.
- Шафер В. Основы общей географии растений. Пер. с польск. М.: Изд-во ИЛ, 1956. 380 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1976. 92 с.; Вып. 2. Л.: Наука, 1979. 191 с.; Вып. 3. Л.: Наука, 1980. 188 с.; Вып. 4. Л.: Наука, 1981. 221 с.; Вып. 5. Л.: Наука, 1982. 196 с.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.: Наука, 1966. 94 с.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 236 с.
- Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с.
- Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
- Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во ПермГУ, 1991. 80 с.

- Dahl E. Plant migrations across the North Atlantic Ocean and their importance for palaeogeography of the region // *North Atlantic Biota and Their History*. Oxford: Pergamon Press, 1963. P. 173–188.
- Dansereau P. Biogeography: An ecological perspective. N. Y.: Ronald Press, 1957. 394 p.
- Good R. The geography of the flowering plants. 2nd ed. L.; N. Y., Toronto: Longmans, Green & Co, 1953. 452 p.
- Hulten E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.
- Ignatov M. S. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // *Arctoa*. 1993. Vol. 2. P. 13–47.
- Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 1–85.
- Meusel H., Jäger E., Weinert R. Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag. Bd 1. 1965. 258 S.; Bd 2. 1978. 419 S.; Bd 3. 1992. 333 S.
- Moore D. M., Chater A. O. Studies on bipolar disjunct species. I. *Carex* // *Bot. Notiser*. 1971. Vol. 124. N 3. P. 317–334.
- Norris D. H., Koponen T., Piippo S. Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. LXVI. Meesiaceae (Musci), with lists of boreal to temperal disjunct, bipolar and widely spread species in New Guinea // *Ann. Bot. Fennici*. 1999. Vol. 36. P. 257–263.
- Piippo S., Koponen T. Review of the bryofloristic connections of New Guinea island // *Teloepa*. 2003. Vol. 10. N 1. P. 467–476.
- Prentice I. C., Jolly D., BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // *J. Biogeogr.* 2000. Vol. 27. N 3. P. 507–519.
- Raven P. H. Amphitropical relationships in the floras of North and South America // *Quart. Rev. Biol.* 1963. Vol. 38. N 2. P. 151–177.
- Thompson J. W., Brehmer B. American Arctic Lichens. T. 1: The Macrolichens. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1984. 504 p.
- Walter H. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd I: Die tropischen und subtropischen Zonen. 2 Aufl. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1964. 592 S.
- Willis J. C. Age and area: A study in geographical distribution and origin of species. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1922. X. 260 p.

Сукцессии растительности и время

Successions of vegetation and time

О. И. Сумина

Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, *o.sumina@spbu.ru*

Растительные сообщества — сложные открытые динамические системы, в которых взаимодействие компонентов определяется потоками вещества, энергии и информации. Именно поэтому такие системы оказываются трудно предсказуемыми: для того, чтобы прогнозировать их преобразования, необходимо учитывать большое число меняющихся факторов. В наши дни динамику растительного покрова стимулируют изменения климата, многообразные антропогенные воздействия и связанные с ними глобальные и локальные природные процессы. Трансформации, происходящие в биосфере, ставят многообразные фундаментальные и практические задачи, при решении которых оценка времени имеет исключительное значение.

Время — важная характеристика природных процессов. Нам хорошо известны его основные свойства: непрерывность, необратимость, линейная упорядоченность и одномерность (поскольку для фиксации любого события достаточно одного временного параметра). Однако этими свойствами обладает *физическое* время. В XIX веке Карл Бэр обозначил проблему времени *биологического*, которая позднее была научно обоснована В. И. Вернадским. Речь идет о специфичности течения времени в живых системах (самый простой пример: различие биологического и календарного возраста человека). Биологическое время отражает последовательность процессов изменений и длительность существования биосистем. Оно необратимо, направлено из прошлого в будущее, и, следовательно, асимметрично. В отличие от физического времени, биологическое время нерегулярно, так как нерегулярны изменения,

лежащие в его основе, и многомасштабно, ведь живые системы существуют одновременно и как дискретные единицы (например, клетки, особи и т. п.), и как элементы более сложных систем (тканей, популяций, биоценозов и пр.). Иерархия биосистем подразумевает иерархию времени: в разных масштабах измеряются, но взаимно зависят время существования клетки, организма, популяции, сообщества и т. д. (Михайловский, 1980).

Согласно сложившимся представлениям, сукцессия — это последовательная закономерная смена растительных сообществ под влиянием внутренних или внешних причин. С экосистемных позиций ее можно определить как проявление двух важнейших свойств биогеоценозов — стремление к гомеостазу и к саморазвитию (Чернышенко, 2005).

По длительности сукцессии традиционно разделяют на кратковременные и вековые. Последние протекают очень медленно, длятся тысячи и миллионы лет, охватывают обширные территории и отражают историю преобразования биосферы. К кратковременным сменам относят экзо- и эндодинамические сукцессии (иначе их называют алло- и автогенными). Если первые — это следствие внешних воздействий, то вторые — результат саморазвития сообщества, движущей силой которого являются несбалансированный обмен веществ и стремление системы к гомеостазу с окружающей средой. Однако любое деление сукцессий условно, так как все типы смен тесно сплетаются друг с другом, накладываются один на другой, сопряжены и идут одновременно.

При изучении сукцессий используют построение пространственно-динамических (хроно-хорологических) рядов, анализ аэро- и космоснимков за определенные периоды и другие методы, но наиболее точными считаются прямые наблюдения на стационарных пробных площадях. Временные параметры сукцессий описывают как их длительность (или «продолжительность») и скорость. Нередко эти понятия не разделяют, тогда можно прочесть: «Скорость сукцессий различна. Для первичных сукцессий требуются сотни и тысячи лет. Вторичные протекают быстрее». Ясно, что в данном случае речь

идет о продолжительности сукцессий. Оценивая ее, мы привычно используем шкалу физического времени, это необходимо еще и потому, что полученные результаты должны легко интерпретироваться при решении практических задач.

Определить длительность экзогенной сукцессии сравнительно проще, так как нередко имеются сведения о времени ее начала — о том, когда именно произошло воздействие, ставшее причиной сукцессии. Однако даже если этот момент точно известен, однозначно определить стадию развития сукцессии, бывает нелегко. Пример: на мысе Барроу (Аляска) в 1972 г. через плоско-полигональное болото была проложена дорога, для чего построена гравийная насыпь высотой 1 м. На примыкающих участках ненарушенного болота развиты плосковершинные полигоны диаметром 6–8 (до 10) м и высотой 0,3–0,4 м, некоторые из них в центре имеют мочажину, окруженную «валиком» шириной 1–2 м и высотой 0,3–0,5 м. Полигоны разделены ложбинами шириной 1–2 м. Плоские полигоны и валики заняты ожиково-осоковыми лишайниково-моховыми сообществами. В них покрытие мхов составляет 60–90%. Обычны: *Aulaconmium turgidum*, *A. palustre*, *Dicranum elongatum*, *D. angustum*, *Polytrichum strictum*. Покрытие лишайников — 50–70%, наиболее характерны: *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *Peltigera canina*, *Cladonia* spp. Покрытие цветковых — 30–50%; доминируют в разных сочетаниях *Carex stans*, *Luzula confusa*, *Poa arctica* и *Petasites frigidus*. В депрессиях рельефа общее проективное покрытие растительности достигает 100%. В мочажинах и обводненных ложбинах развиты монодоминантные сообщества из *Arctophila fulva* или *Carex stans*, в которых моховой ярус образуют *Campyllum stellatum*, *Sarmentypnum sarmentosum*, *Calliergon giganteum*, *Warnstorfia exannulata*. В необводненных ложбинах — сообщества из *Carex stans*, *Dupontia fisheri* и *Eriophorum scheuchzeri* с сомкнутым моховым покровом. В 1976 г. дорогу спрямили, поэтому участок около 1 км длиной был выведен из эксплуатации. Мои наблюдения сделаны в 1998 г., когда процесс зарастания заброшенного участка

дороги продолжался чуть более 20 лет. За это время произошли следующие изменения:

- Уровень дороги почти везде сравнялся с уровнем окружающего болота.
- Через каждые 8–10 м дорогу пересекали трещины-канавы глубиной 0,3–0,4 м, полностью соответствующие полигональной сети на примыкающей территории, так что полигонально-ложбинный рельеф практически восстановился.
- В ложбинах сформировались сомкнутые (проективное покрытие растительности до 85 %) травяно-моховые сообщества из *Arctophila fulva*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*, не отличающиеся от развитых в ложбинах болота.
- На отрезках дороги, соответствующих полигонам, остались ясно заметные фрагменты гравийной насыпи. Растительность здесь слабо сомкнута: общее проективное покрытие в среднем 30 % (минимальное — 10 %, максимальное (редко) — 60 %). Группировки состояли из случайного набора видов, с наибольшим обилием встречались: *Saxifraga cespitosa*, *Luzula nivalis*, *Alopecurus alpinus*, *Poa arctica*, *Petasites frigidus*.

Таким образом, за прошедшее время полностью восстановились сообщества влажных депрессий, а сообщества полигонов — нет, т. е. демутация комплексной растительности полигонального болота не завершилась.

Характеризуя сукцессии растительности, описывают их последовательные стадии (фазы). Относительно легко выделяются инициальная и завершающая стадии — климаксовое (условно климаксовое) сообщество. Промежуточные стадии сукцессии не всегда легко отграничиваются друг от друга. Вместе с тем, скорость сукцессии следует определять через оценку продолжительности последовательно сменяющихся фаз, как быстроту перехода от одной фазы (стадии) к другой. Стадии имеют разную длительность, причем в большинстве публикаций отмечается, что «вначале изменения происходят быстро, а затем скорость сукцессии снижается». На мой взгляд, скорость сукцессии может изменяться неоднократно.

но. Изучая первичные сукцессии на песчаных карьерах лесотундры, мы получили данные о том, как трансформируют поселяющиеся растения минералогическую фракцию грунтов (Сумина и др., 2008). Лишайники и мхи оказывали на нее заметное воздействие, а сосудистые растения — нет. Пионерами заселения были сосудистые растения; мхи и, тем более, лишайники появлялись на более поздних стадиях сукцессии. В соответствии с этими результатами, логично предположить, что сукцессия может ускоряться на промежуточных этапах, когда в сообществах есть мхи и лишайники, активизирующие процесс почвообразования.

Согласно классическим представлениям, сукцессия завершается климаксовым сообществом. Однако в наши дни геоботаники склоняются к пониманию климакса как некоторого динамичного состояния сообщества, поскольку и в этот момент не прекращаются его автогенные изменения. Профессор Барселонского университета Рамон Маргалейф в своей книге «Облик биосферы» (1992) называет климакс в классическом понимании просто утопией, так как это лишь «идеальный предел или асимптота, определяющая возможность сообщества к саморегуляции и поддержанию определенного состояния». Согласно Р. Маргалейфу, сущностью теории сукцессии является идея асимметрии изменений, а не идея непрерывного прогрессивного развития одной модальности в одном направлении.

Эту точку зрения подтверждают многие натурные наблюдения. Последовательность стадий в конкретных сукцессиях часто нарушается внешними воздействиями и, таким образом, один сукцессионный ряд на данной территории заменяется другим. Пример: на песчаном карьере у железнодорожной станции Паюта (Южный Ямал) первоначальное поселение растений идет в обводненных депрессиях. Так, сформировалась монодоминантная группировка из *Arctophila fulva* с незначительной примесью *Carex aquatilis*. Через 4 года депрессия была засыпана песком, перенесенным с прилегающего склона. В это время в группировке с равным обилием участвовали *Arctophila fulva* и *Calamagrostis neglecta*, осока водная

встречалась изредка. Жизненность арктофилы и осоки была низкой. Еще через 2 года депрессия была не только полностью занесена, но на этом месте сформировался песчаный бугор. Угнетенные экземпляры арктофилы и осоки оказались почти полностью погребены. Господствовал вейник, кроме него встречались *Poa alpigena* и *Tanacetum bipinnatum*. Таким образом, динамический ряд, развивавшийся во влажном экотопе, был прерван и сменился другим, характерным для сухих местообитаний. Такая постоянно существующая возможность смены «сценариев» в ходе сукцессий позволяет говорить об их поливариантности.

Согласно И. Пригожину (Николис, Пригожин, 1979; Пригожин, Стенгерс, 2005), неравновесные системы имеют множество несходящихся вариантов развития. Именно поливариантность делает наиболее трудными для выявления срединные этапы сукцессий. Сделать это непросто даже при прямых ежегодных наблюдениях на стационарных площадях, ведь фиксируется не только развитие сукцессии, но и годовые флуктуации растительных сообществ.

С 1995 по 2005 г. мы проводили ежегодные наблюдения за зарастанием карьеров на 25 стационарных площадках размером по 25 кв. м (Сумина, 2013). Исходно растительность площадок соответствовала разным фазам первичной сукцессии — от разреженных пионерных группировок до сомкнутых сообществ с верхним ярусом из кустарников и древесного подроста. За время наблюдений изменения растительности произошли только на 15 площадках, причем на 3 из них растительность деградировала и снизилось общее проективное покрытие. Смена сообществ отмечена на 6 площадках, а полная смена видов-доминантов — только на 1 площадке. Было показано, что на каждой площадке развитие растительности идет своим, своеобразным путем. При этом все изменения протекают плавно: меняются обилие и состав доминирующих видов, происходит обогащение и смена видового состава, состава жизненных форм, набора содоминантов, пространственной структуры сообщества. Иными словами, изменения растительности накапливаются постепенно. Сопоставляя два соседних года,

мы видим скорее флуктуации, но увеличивая «шаг» и оценивая состояние сообщества с периодичностью 5–10 лет и более, можем обнаружить сукцессионные изменения. Они, как общая тенденция, проявляются только при сопоставлении более продолжительных отрезков времени.

Смена сообществ, наблюдавшаяся на площадках, имела как эндогенные, так и экзогенные причины. Пример первых — изменения, связанные с разрастанием ольховника — сильного эдификатора, за короткий срок формирующего сомкнутый верхний ярус и увеличивающего азотообеспеченность почвы за счет обильного листового опада. Пример вторых — вызванная высыханием участка деградация сообщества с доминированием пушицы Шейхцера и замена его более сложным, с господством злаков и кустарников. Разногодичные колебания погодных условий «поддерживают» сукцессии, если совпадают с тенденциями локальных изменений в конкретных сообществах. Так, сухое лето 2004 г. ускорило выпадение влаголюбивых видов и деградацию мохового покрова именно на тех площадках, где эти процессы уже происходили. В целом наблюдения на площадках показали, что в различных местообитаниях одного карьера скорость и направленность сукцессионных процессов могут существенно различаться.

Растительные сообщества — открытые системы. Они граничат друг с другом, так что происходящие в них динамические изменения должны сказываться на ценозах соседних местообитаний. Рассмотреть, как это взаимодействие происходит в растительном покрове сложного, расчлененного ландшафта, можно на примере натурной аналоговой модели — самозаращения карьеров строительных материалов. Фиксированная площадь нарушения и известное время создания делают небольшие по площади карьеры удобными объектами для непосредственного наблюдения за процессами формирования растительности. Если после окончания работ поверхность карьера не была спланирована, он представляет собой экотопически гетерогенную территорию со сложным рельефом и соседством контрастных местообитаний.

Наши исследования зарастания двух модельных карьеров в лесотундре Западной Сибири (Сумина, 2013) показали следующее. Сухие участки, расположенные в верхней части склонов и на вершинах останцов грунта (элювиальные экотопы), зарастают медленно, особенно в первые 5 лет. Они заняты малосомкнутыми травянистыми сообществами пионерных видов. Значительно позже здесь появляется подрост древесных (ольховник, лиственница и береза). Через 35–40 лет растительность становится многоярусной, в сообществах увеличивается роль мхов и лишайников. Однако местами — на обнаженных вторичной эрозией грунтах — сохраняются пионерные группировки. В карьере общая площадь, занятая растительностью сухих экотопов, остается довольно стабильной (табл. 1).

Таблица 1

Площадь сообществ разных местообитаний на территории двух модельных карьеров в разные годы (% от площади карьера)

Название карьера	Новый			Старый	
	1995	1999	2003	1999	2003
Год наблюдений					
Время зарастания, лет	4	8	12	31	35
Голый грунт	59,5	1,1	–	–	–
Водоемы (без растительности)	7,9	5,3	–	–	–
Свалки мусора	–	3,4	4,9	–	–
Дороги	2,2	3,6	4,5	–	–
Занято растительностью, в том числе:	30,4	86,6	90,6	100	100
Сообществами первичной сукцессии в экотопах	20,6	71,8	74,1	96,0	95,2
<i>водных и околородных</i>	–	5,4	8,2	5,6	5,0
<i>контрастно влажных</i>	11,5	23,6	26,3	14,8	16,7
<i>умеренно влажных</i>	7,9	21,7	15,7	52,1	55,6
<i>сухих</i>	1,2	21,1	23,9	23,5	17,9
Сообществами вторичной сукцессии (на участках с фрагментами старой дернины)	9,8	14,8	16,5	4,0	4,8

На недавно отработанном карьере широко представлены местообитания с контрастным режимом увлажнения, где относительная сухость чередуется с временным избытком влаги. Уже в первые годы зарастания здесь образуется много группировок с проростками ив, а также встречаются участки, где периодическое переувлажнение способствует формированию мохового покрова. Через 12–15 лет в данных экотопах развиваются кустарниковые ивняки. Они постепенно стабилизируют режим увлажнения, который становится умеренным, соответственно площадь экотопов с контрастным режимом увлажнения уменьшается. Наряду с этим, из-за процессов эрозии поверхность карьера со временем выполаживается (положительные формы разрушаются, а отрицательные заполняются перемещаемым материалом), что также способствует выравниванию условий увлажнения. В результате через 30 лет в карьере уменьшается площадь экотопов с контрастным режимом увлажнения и одновременно возрастает площадь умеренно влажных местообитаний, которые занимают более 50% площади карьера (табл. 1). Таким образом, основное направление первичной сукцессии — увеличение площадей, занятых растительностью умеренно влажных местообитаний; иными словами — усиление контроля абиотических условий со стороны растительности, сопровождающееся ее смыканием, усложнением пространственной структуры и формированием более устойчивой фитосреды.

В результате проведенных исследований нами разработана модель поливариантной первичной сукцессии, схематически представленная в таблице 2. Скорость сукцессионных процессов различается в разных экотопах, а кроме того, изменяется со временем. Формирование сообществ быстрее всего идет в трансэлювиально-аккумулятивных экотопах подножий склонов и аккумулятивных экотопах донной части карьера.

Замедляется оно в сухих элювиальных экотопах верхней части склонов, подверженных эрозии. Если нулевой этап во всех экотопах одинаков, то уже на стартовом этапе проявляются различия. Первый и второй этапы характеризуются более высокой скоро-

Таблица 2

Схема смены сообществ в ходе первичной сукцессии на территории карьера

Этапы первичной сукцессии	Типы экотопов карьера					
	1 Верх склона	2 Середина склона	3 Подножье склона	4 Днище карьера	5 Водоемы	
0. Нулевой	—	—	—	—	—	
0–1. Стартовый	—	—	П	П	—	
1. Пионерный	П	П	Т	Т	П-гиг	
2. Злаковый	Т	Т	Зл-к	Зл-к	Гиг	
3. Кустарниковый	Зл-к		И		И	Гиг
4. Завершающий	О	К-д	И	К-д	К-д	Гиг
5. Финальный	О	Р	И	Р	Р	Гиг

Обозначения: — растительность отсутствует; П — слабосомкнутые сообщества пионерных видов; П-гиг — слабосомкнутые сообщества влаголюбивых трав; Гиг — водные и прибрежноводные сообщества; Т — слабосомкнутые сообщества с плотнодерновинными травами и всходами кустарников; Зл-к — сообщества злаков с фрагментарным кустарниковым ярусом; И — кустарниковые ивняки (различные); О — заросли ольховника; К-д — сообщества с кустарниками и фрагментарным ярусом из подроста деревьев; Р — елово-березово-лиственничные редины (различные).
 Типы экотопов: 1 — элювиальный, 2 — трансэлювиальный, 3 — трансэлювиально-аккумулятивный, 4 — аккумулятивный, 5 — супераккумулятивный.

стью процессов восстановления растительности в зоне аккумуляции веществ. Третий этап сопровождается уменьшением различий между транзитными трансэлювиальными и элювиальными или трансэлювиально-аккумулятивными экотопами (растительность середины склона постепенно сливается с сообществами либо в его верхней, либо в нижней части). На четвертом этапе заметно различаются только скорости процессов в элювиальных и аккумулятивных экотопах. Гипотетически установлен пятый, финальный

этап — завершение первичной сукцессии, когда сформированы устойчивые сообщества, и растительность контролирует миграцию биофильных элементов и микроклимат, а различия местообитаний становятся менее контрастными. В результате специального исследования (Сумина, Бельдиман, 2011) нами показано, что на карьерах лесотундры, разработанных на месте редин, можно прогнозировать восстановление и долговременное существование не только сообществ редин, но также кустарниковых ивняков, зарослей ольховника и прибрежноводных сообществ.

Предложенная поливариантная модель показывает многоканальность процессов развития растительности на экотопически гетерогенной территории и отражает ряд важных моментов: 1) разновременность заселения свободных территорий, имеющих один «стартовый возраст»; 2) разную длительность восстановления сообществ (например, прибрежноводные сообщества образуются сравнительно быстро); 3) возможность настолько сильного преобразования экотопа в ходе сукцессии, что он «перестает существовать» (как это происходит с транзитными трансэлювиальными экотопами средней части склонов); 4) формирование в благоприятной для развития растительности аккумулятивной позиции различных финальных сообществ.

Многими исследователями, изучавшими смены сообществ разных типов растительности, были получены данные, аналогичные тем, о которых шла речь выше. В кратком сообщении нет возможности охватить все аспекты сложной и многоплановой темы. Многие из них остались за рамками обсуждения. Например, соотношение продолжительности сукцессии и онтогенеза видов-доминантов, формирующих сообщества разных ее стадий (Уланова и др., 2005; Уланова, 2012 и др.), а также изменение возрастной структуры их популяций (Ставрова, 2012 и др.) или представление о сукцессиях как о популяционных циклах и потоках поколений ключевых видов сообществ (Смирнова и др., 2000; Смирнова, Торопова, 2007) и др. Эти вопросы геоботаниками прорабатывались преимущественно при изучении динамики лесов.

В наши дни исследователю нельзя не учитывать принципы системной парадигмы, из которых следует, что для глубокого познания организации и функционирования любой биосистемы необходимо знать и организацию биосистем «соседних уровней: той, которая входит в анализируемую биосистему как элемент, и той, для которой анализируемая биосистема сама является элементом» (Смирнова, Торопова, 2007). Сейчас накоплено достаточно материалов, чтобы решить фундаментальную задачу создания концепции сукцессий растительности с учетом биологического времени — ритмов развития участвующих в процессе биосистем разных уровней — особей, популяций и сообществ. Ведь, хотя «бытует утверждение о «едином времени» для всех материальных объектов... следует отличать «единое» от «единственности», ибо времена материальных объектов столь же множественны и разнообразны, как и сами эти объекты...» (Круть, Забелин, 1988).

Литература

- Круть И. В., Забелин И. В. Очерки истории представлений о взаимоотношении природы и общества. М.: Наука, 1988. 416 с.
- Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.
- Михайловский Г. Е. Элементы биологической термодинамики. Иркутск, 1980. 355 с.
- Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах: от диссипативных структур к упорядоченности через флуктуации. Пер. с англ. М.: Мир, 1979. 512 с.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. Пер. с англ. М.: КомКнига, 2005. 296 с.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б. и др. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. Популяционная концепция в фитоценологии и проблема сукцессий и климакса // III Всероссийская школа-конференция. Лекции. КНЦ РАН, Петрозаводск, 2007. С. 302–319.

- Ставрова Н. И. Структура популяций основных лесообразующих видов на Европейском Севере России. Автореф. дис... доктора биол. наук. Санкт-Петербург, 2012. 38 с.
- Сумина О. И. Формирование растительности на техногенных местобитаниях Крайнего Севера России. СПб.: Информ-Навигатор, 2013. 340 с.
- Сумина О. И., Бельдиман Л. Н. Заращение карьеров лесотундры Западной Сибири: прогноз восстановительных сукцессий // Вестник СПбГУ. Сер. Биол. Вып. 2. 2011. С. 13–27.
- Сумина О. И., Лесовая С. Н., Долгова Л. Л. Изменение минералогического состава пород под действием пионерной растительности при заращении карьеров // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2008. Вып. 1. С. 32–37.
- Уланова Н. Г. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках ЦЛГПБЗ // Материалы научно-практической конференции «Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России» Великие Луки. Великолукская Городская типография, 2012. С. 152–157.
- Уланова Н. Г., Жуковская О. В., Кукунина Н. В., Демидова А. Н. Структура и динамика популяций березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth) в наземнейниковых фитоценозах сплошных вырубок ельников в Костромской области // Бюллетень МОИП. Отд. биологич. 2005. Т. 110, № 5. С. 27–35.
- Чернышенко С. В. Нелинейные методы анализа динамики лесных биогеоценозов. Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 2005. 512 с.

Естественный распад ельников в европейской части России: причины и следствия

The natural disintegration of spruce forests in the European Russia: causes and consequences

Н. Г. Уланова

Московский государственный университет имени
М. В. Ломоносова, Москва, *NUlanova@mail.ru*

Еловые леса за последние 15 лет погибли на значительных территориях европейской части России. Аномально теплая весна и засуха 2010 г. способствовали ослаблению елей. Летом (июль, август) 2010 г. по многим областям прошел ураган, который привел к массовым ветровалам ельников. Засуха привела к пожарам, в которых пострадали не только сосновые, но и еловые леса. Аномально теплым было и лето 2011 г., что только усилило дальнейшее ослабление елей. Совокупность природных катастроф создала условия и кормовую базу для начала развития пандемической вспышки массового размножения короеда-типографа (*Ips typographus* L.) и других стволовых вредителей ели (Маслов, 2010). Вспышка размножения охватила всю зону засухи Центральной России в пределах ареала ели, а также подзону южной тайги европейской части России, Предуралья и Южного Урала.

В Московской области произошло увеличение площади очагов короеда: от 2,0 тыс. га в 2010 г., 18 — в 2011 г., до 40 тыс. га — в 2012 г. (Маслов и др., 2014) и даже до 90 тыс. га (Малахова, Лямцев, 2014). Вспышка достигла максимума летом 2012 г., и в результате кормовая база короеда оказалась использована. В 2013 г. еще появлялись новые миграционные очаги, но на основной территории преобладали затухающие очаги. Только в 2015 г. вспышка численности короеда окончательно закончилась.

Почему в европейской части России с конца XIX столетия и до конца XX века не наблюдалось масштабных вспышек численности

короеда-типографа? Первая вспышка началась только в засушливом 1999 г. после массовых ветровалов июньским ураганом 1998 г. и продолжалась до 2002 г. в Московской области. Изменение правовых и экономических условий ведения лесного хозяйства в 1990-х годах привело, с одной стороны, к ограничению эффективности работы фитопатологических служб и, с другой стороны, к увеличению площадей не вырубленных спелых ельников. В результате возникли условия для создания кормовой базы короеда-типографа.

Больше всего страдают от короеда-типографа посадки ели, созданные часто в экологических условиях, не соответствующих требованиям ели. Именно в посадках ели распространены корневые губки, ослабляющие деревья. При этом генетически однородные насаждения чаще усыхают в экстремальных погодных условиях. Интересно отметить, что массив естественных ельников Центрально-Лесного государственного биосферного природного заповедника не был затронут этой вспышкой.

Наиболее подвержены заселению короедом опушки вырубок и очаги развития корневой губки. Низкополнотные ельники после проходных, выборочных и сплошных санитарных рубок стимулировали образование очагов. В поврежденных ельниках преобладали приспевающие (62–80 лет) и спелые (81–100 лет) древостои полнотой 0,6–0,7, с участием ели в составе 6–7 ед. и более. К кисличным, липняковым и черничным типам ельников было приурочено 74,8% площади очагов. При этом очаги усыхания ели приурочены к двум типам ландшафтов, где ель при засухах оказывается в условиях водного дефицита: 1 — слабоволнистые междуречья с мощными песками и супесями, почвы — подзолистые и дерново-подзолистые; 2 — волнистые слабодренированные междуречья на маломощных песках и супесях с дерново-средне- и сильноподзолистыми глееватыми или глеевыми почвами (Маслов и др., 2011). По нашим данным, в период пандемии короед-типограф выбирает лучшие ели с диаметром ствола более 30 см.

Итак, каковы причины гибели ельников за последние 15 лет? Экстремально теплые весны и лета, засухи способствуют ухудше-

нию физиологического состояния елей, особенно если они растут на бедных сухих почвах. Возникающие пожары также губят ельники. Ослабленные деревья гибнут при массовых ветровалах. Таким образом, именно климатические факторы служат триггерным механизмом, определяющим снижение устойчивости древостоев ели и их гибель (рис. 1). Избыток кормовой базы на свежих ветровальных участках и в лесу при жарких условиях весны и лета создает благоприятные условия для расширения локальных очагов размножения ксилофагов (короеда-типографа) в пандемические. В результате за 15 лет погибли ельники от Псковской области до Урала.

Катастрофические природные явления, вызывающие гибель ельников, создают разные по масштабу нарушения (рис. 2). При пожарах происходит гибель значительной части древостоя и подпологовой растительности, при этом диапазон почвенных повреждений очень велик. При массовых ветровалах происходит варьирование масштабов гибели древостоя и напочвенного растительного покрова при незначительных нарушениях почвенного по-

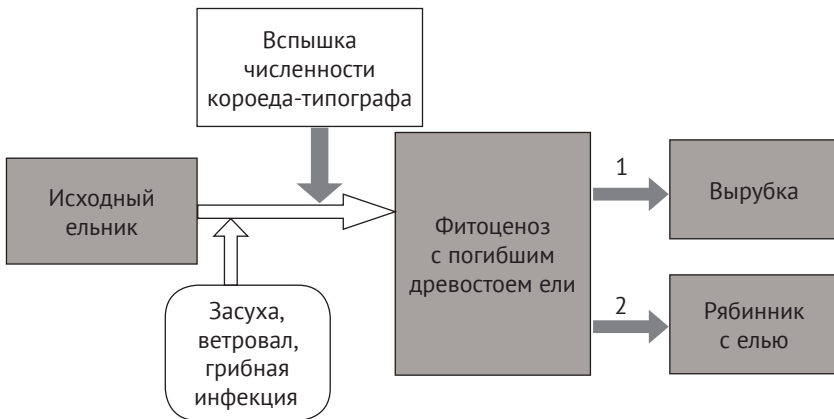


Рис. 1. Схема гибели древостоя ели в результате вспышки численности короеда-типографа и два сценария развития фитоценоза с погибшим древостоем: 1 – после проведения сплошных санитарных рубок, 2 – при естественном развитии очагов сухостоя ели

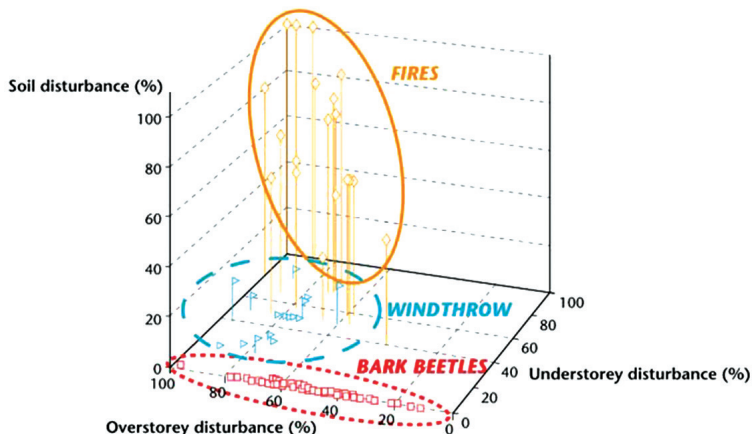


Рис. 2. Интенсивность нарушения древостоя, напочвенного покрова и почвы фитоценозов после природных (пожар, массовый ветровал, очаги поражения короедом) катастроф (Burton, 2008)

крова (Ulanova, 2000; Уланова, 2004, 2006). При частичном сохранении древостоя и подроста на ветровалах в травяно-кустарничком ярусе происходит лишь перераспределение доминирования видов с незначительным изменением видового состава (Уланова, Чердиченко, 2012). В очагах усыхания ели при вспышках численности короеда почва и напочвенный покров практически не страдают, однако доля погибших елей варьирует от 0 до 100%. Степень нарушения экосистемы при катастрофах, ведущих к гибели ельников, определяет скорость восстановления растительности на горельниках, ветровальниках и в очагах усыхания ели. При значительных нарушениях фитоценозов и почвы происходят сукцессии: демутации, вторичные неполночленные и квазипервичные по терминологии Т. А. Работного (1992). Однако в очагах усыхания елей часто происходят кратковременные флуктуации.

Рассмотрим пример лесовосстановления в очагах усыхания ели в западной части Московской области (Звенигородская биостанция МГУ), где сохранились погибшие леса. Возобновление деревьев происходит исключительно за счет елового подроста, появившегося

гося под пологом леса до начала вспышки численности короеда (Ермаков, Маслов, 2011, 2012). Очень редко появляются береза, сосна и осина. Новый древостой формируется из угнетенных деревьев второго яруса и подроста рябины, липы, клена (Уланова и др., 2011). Изменения растительности в очагах усыхания ели в изученных ельниках зависят от исходного типа леса. В ельниках черничных, кислично-черничных флуктуации идут через рябиновый лес с подростом ели (рис. 1). В ельниках зеленчуковых и сложных демутация проходит через стадию липняков с кленом и подростом ели. В ельниках сложных с лещиной неполночленная вторичная сукцессия заканчивается лещинником (заросли лещины).

Ведение лесного хозяйства в ельниках требует проведения сплошных санитарных рубок погибшего древостоя ели в случае вспышек короеда-типографа, расчистки массовых ветровалов и пожарищ. Массовое назначение сплошных рубок за последнее 10 лет привело к увеличению площади сплошных вырубок, на которых произошло образование луговых сообществ. В результате происходят вторичные сукцессии с формированием березняков или осинников, реже — ельников (при посадке саженцев ели) и сосняков (Уланова, 2006; Jonášová, Prach, 2008).

Альтернативный способ ведения лесного хозяйства (сохранение погибшего древостоя и естественное возобновление леса) возможен лишь в лесах, имеющих заповедный статус. Сохранение сухостоя и естественный ход лесовосстановления ведет к сохранению лесного фитоценоза и лишь изменению соотношения доминирующих пород в древостое. В результате образуется смешанный древостой с широколиственными породами, который обладает повышенной устойчивостью к вредителям и болезням леса. Сложные по структуре леса замещают монокультуры ельников, что способствует восстановлению разнообразия лесов, характерных для зоны хвойно-широколиственных лесов, для которой, вероятно, типичны именно такие естественные леса. Возможно ли это явление считать климатическим трендом?

Естественный природный механизм распада древостоя ели, как конечный этап динамики еловых фитоценозов на заключительной

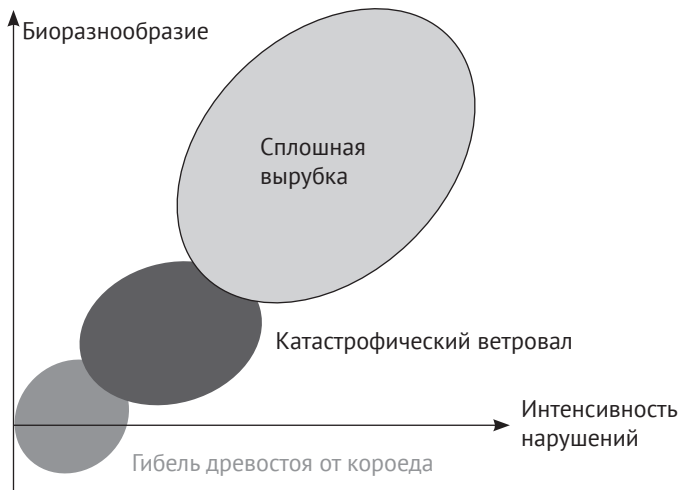


Рис. 3. Изменение биоразнообразия еловых фитоценозов после сплошной вырубке, массовых ветровалов и в очагах поражения короедом-типографом

стадии сукцессии в европейской части России, реализуется массовыми ветровалами, пожарами или очагами сухостоя при вспышках численности короеда-типографа. В результате происходит увеличение биоразнообразия в новых сообществах (рис. 3): в очагах сухостоя ели — незначительно, выше — при массовых ветровалах. При полном уничтожении древостоя ели (не только погибшего) в ходе сплошной рубки происходит трансформация лесных сообществ в травяные и кустарниковые, что ведет к принципиальному изменению растительного покрова. В новых луговых сообществах биоразнообразию резко увеличивается за счет нелесных видов (Уланова, 2006). С точки зрения биолога, этот процесс нельзя считать негативным для природы. С точки зрения эколога, стадия отсутствия лесного сообщества всегда нежелательна. Какой путь оптимален для природы и лесного хозяйства? Только многолетние мониторинговые наблюдения позволят дать прогноз и оценить риски использования разных технологий лесовосстановления после катастрофических нарушений леса.

Литература

- Ермаков А. Л., Маслов А. А. Начальный этап возобновления деревьев в очаге усыхания ели после вспышки короеда типографа // Труды Звенигородской биологической станции. 2011. Т. 5. С. 149–150.
- Ермаков А. Л., Маслов А. А. Породный состав естественного возобновления в очагах усыхания ели от короеда типографа в Московской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 1 (5). С. 1236–1238.
- Малахова Е. Г., Лямцев Н. И. Распространение и структура очагов усыхания еловых лесов Подмоскovie в 2010–2012 годах // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 193–201.
- Маслов А. Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 2010. 138 с.
- Маслов А. Д., Комарова И. А., Котов А. С. Динамика размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010–2013 гг. и прогноз на 2014 г. // Лесохозяйственная информация. 2014. № 1. С. 38–46.
- Маслов А. Д., Комарова И. А., Котов А. С. Состояние и динамика очагов размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010 и первой половине 2011 г. // Лесохозяйственная информация. 2011. № 1. С. 39–46.
- Работнов Т. А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1992. 352 с.
- Уланова Н. Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России). Автореф. дис... доктора биол. наук. М., 2006. 46 с.
- Уланова Н. Г. Сравнительный анализ динамики растительности разновозрастного ельника-кисличника, массового ветровала и сплошной вырубки в том же типе леса // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109, № 6. С. 64–72.
- Уланова Н. Г., Маслов А. А., Синичкина Д. С. Лесовосстановление на шестой год после усыхания ели в ельнике-кисличнике // Труды Звенигородской биологической станции. 2011. Т. 5. С. 152–157.

- Уланова Н. Г., Чердниченко О. В. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1399–1402.
- Burton P.J.* The mountain pine beetle as an agent of forest disturbance. Mountain pine beetle conference proceedings. // BC Journal of Ecosystems and Management. 2008. Vol. 9, № 3. P. 9–13.
- Jonášová M., Prach K.* The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests // Biological conservation. 2008. Vol. 141. P. 1525–1535.
- Ulanova N. G.* The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 135, № 1–3. P. 155–167.

Растительность на карте России

Vegetation on the map of Russia

Т. К. Юрковская

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
Санкт-Петербург, *yurkovskaya@hotmail.ru*

С античных времен и до наших дней карты служат для систематизации знаний, создания теорий и развития философских представлений о мире (Берлянт, 1986).

Например, если бы не сохранились старинные шведские карты территории Санкт-Петербурга до начала его строительства, то профессору кафедры геоботаники биофака СПбГУ Т.К. Горышиной (2010) не удалось бы на их основе составить картосхему соотношения болот и огородов на территории Петербурга в конце 17 — начале 18 веков (рис. 1). Карта, составленная Т.К. Горышиной, создает эффект присутствия и мы понимаем, что знаменитый «петербургский миф» отнюдь не миф, а реальность.

Существует деление карт на 2 группы — общегеографические и тематические.

Первая группа всецело принадлежит географии, и потому по предложению профессора МГУ К.С. Салищева была названа географическим картографированием. К этой группе относятся всем нам хорошо известные топографические карты.

Картографирование растительности — это раздел геоботаники и одновременно — часть той ветви географии, которая называется тематическим картографированием. Объединяет эти два направления (общегеографическое и тематическое картографирование) картографический метод исследования.

Современное общегеографическое картографирование начинается с работ великого картографа Средневековья — Меркатора, который в XVI веке создал 18-листную карту мира на основе ци-

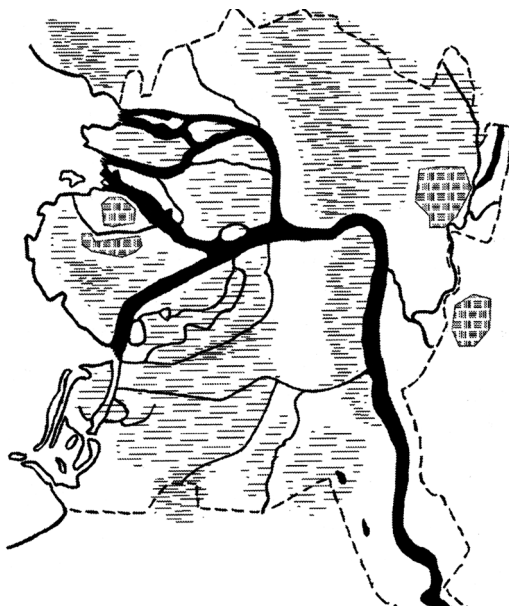


Рис. 1. Картограмма соотношения болот и огородов на территории Петербурга в 1698–1703 гг. (Горышина, 2010)
Условные обозначения: штриховка – болота, клетка – огороды

линдрической проекции. Эта картографическая проекция используется до сих пор и получила его имя.

Тематическое картографирование, и в том числе картографирование растительности, на несколько веков моложе общегеографического и существенно отличается от него. В дальнейшем речь пойдет только о картографировании растительности или геоботаническом картографировании.

Первые карты растительности России, составленные С. И. Коржинским (1889) и Г. И. Танфильевым (1900) появились на рубеже XIX и XX веков. Они были схематичны и характеризовали зональные типы растительности. Становление и развитие геоботанического картографирования в нашей стране связано с историей Отдела геоботаники Ботанического института, который был организован профессором Н. И. Кузнецовым в 1922 г. Созданный под

руководством Н. И. Кузнецова блок карт Европейской России — уникальное по своему размаху и замыслу явление картографии. Кузнецовский период способствовал дальнейшему прогрессу картографирования растительности в нашей стране, отмеченному крупными этапными произведениями. Среди них выделим составление следующих: серия карт для первого Большого советского атласа мира (БСАМ, 1937); Карта растительного покрова СССР для Всесоюзной сельскохозяйственной выставки (1937–1938); Карта растительного покрова СССР (М. 1:4 000 000, 1954–1956). Редакторами этих карт и руководителями работ над ними были соответственно А. П. Ильинский, Ю. Д. Цинзерлинг, Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава. Современные достижения геоботанической картографии в России были бы немыслимы без блистательного Кузнецовского периода в русской картографии растительного покрова (Юрковская, 2004).

Геоботаническая карта — это сложное произведение, интегрирующее все свойства растительности и отражающее ее флористический состав, фитоценотический статус, динамическое состояние, экологические и географические связи.

Главное свойство любой карты — ее обзорность, это одно из свойств, которое позволяет рассматривать карту как модель растительного покрова. Карта, благодаря свойству обзорности, дает возможность человеку, ограниченному в своем восприятии окружающего пространства, подняться над этой ограниченностью, увидеть, оценить и проанализировать интересующие его объекты на больших пространствах в их многообразии и взаимосвязях.

Карта уже сама представляет определенным образом систематизированный материал, а не гетерогенную первозданную картину природы. Систематизации подверглись сначала размеры изображаемых на ней выделов растительности. Процесс отбора картографируемых объектов по размерам, отбрасывания мелких или объединения близко расположенных однородных в один контур называется генерализацией, и такая геометрическая генерализация связана с масштабом карты. Затем следует генерализация (обоб-

шение) по содержанию. В природе нет, как известно, абсолютно идентичных объектов, но многие из них имеют общие признаки, что позволяет их классифицировать, а на карте — упорядочивать в виде легенды.

Главное в карте — это *масштаб*, от которого зависит размерность изображаемых явлений и детальность изображения; и *легенда*, которая определяет содержание карты.

Деление геоботанических карт по масштабам отличается от принятого в Западной Европе и в топографии. Выделяются 4 основные группы карт: крупномасштабные (1:500–1:200 000), среднемасштабные (1:300 000–1:1 000 000), мелкомасштабные (1:1 500 000–1:4 000 000) и мелкомасштабные обзорные (1:5 000 000 и мельче). Методы картографирования и даже сюжеты карт во многом связаны с их масштабом.

Любая карта растительности по степени детальности должна соответствовать своему масштабу, а следовательно, и выбранной географической основе, к которой привязываются все картируемые выделы растительности. Размер этих выделов — контуров растительности — не должен превышать размер таковых на основе.

Крупномасштабные карты составляются и анализируются для детального изучения структуры на топологическом или локальном уровне. В самом крупном масштабе (1:500–1:1000) обычно детально картируется структура небольшого участка — пробной площади конкретного сообщества, участка комплекса сообществ. Несомненно, этой работе предшествует целый ряд маршрутов и геоботанических описаний, чтобы выбрать типичный участок для картографирования и создать предварительную легенду.

Крупномасштабная геоботаническая карта является уникальным документом современного состояния растительности в условиях возрастающего техногенного пресса. Она дает возможность для выявления причин спонтанной и антропогенной динамики растительности, помогает вскрыть функциональные и экологические взаимоотношения и прогнозировать изменения растительного покрова. Сюжеты крупномасштабных геоботанических карт

очень разнообразны. Назову лишь некоторых авторов наиболее интересных, часто пионерных карт, выполненных в конце XX и начале XXI веков: В. Г. Волкова (1983, 1992); С. С. Холод (1988, 1989, 1992, 1995 и др.), И. И. Паянская-Гвоздева (1990), Б. Б. Намзалов (1996), А. Ю. Королук (1999), Т. В. Рогова (Рогова, Шайхутдинова, 2000), Т. К. Юрковская и Г. А. Елина (1992). Сравнительно новым сюжетом в картографировании растительности является прогнозное картографирование в связи с ожидаемыми климатическими изменениями (Парфенова, Чебакова, 2000; Власенко, 2000). Делаются попытки оценки биоразнообразия и его картографического изображения (Киселев, 2000; Королук 1998, 1999; Груммо и др., 2010). Широко используется крупномасштабное картографирование растительности для составления инвентаризационных карт ООПТ в целях ее мониторинга в дальнейшем (Храмцов, Ковалева, 2013; Волкова, 2013; Ткаченко, 2015). По-прежнему используется составление инвентаризационных крупномасштабных карт для анализа растительности малоизученных территорий (Софронов, 2015).

Картам среднего масштаба в картографии растительности отведена очень большая роль. Они используются для картографирования крупных административных и географических регионов, а также являются необходимым начальным звеном составления мелкомасштабных карт. К сожалению, такие карты редко публикуются в нашей стране. Обычно они хранятся в архивах.

Среди опубликованных можно назвать изданные в лаборатории географии и картографии Ботанического института им. В. Л. Комарова листы карты М. 1:1 000 000 на крупные участки тундры и тайги Европейской России (Грибова, Липатова, Гербих, Юрковская, 1975; Грибова, Исаченко, Катенина и др., 1975). Карты эти несли большую информационную нагрузку не только за счет достаточно детально разработанной легенды, но также благодаря использованию большого количества внемасштабных знаков. Кроме того, на полях карты размещались врезки. Врезки или врезные карты представляют собой небольшие карты мелкого масштаба, которые дополняют

основную карту, позволяют надежнее и глубже проводить ее анализ. На картах этой серии помещалось по 6 врезок: административное деление, осадки и температуры (среднегодовые, июль и январь), почвенная карта, гипсометрия, геология и карта ареалов растений, важных для дифференциации растительности. Карты ареалов составлялись специально крупными ботаниками-флористами.

Другим примером может служить геоботаническая карта Северо-Западного Прибайкалья М. 1:500 000 (Королькова, 2015). Легенда этой карты составлена в традициях иркутской школы геоботанического картографирования, заложенных В. Б. Сочавой.

Мелкомасштабные карты. Наибольшие успехи в России достигнуты в мелкомасштабном геоботаническом картографировании. Роль мелкомасштабных карт особенно примечательна в анализе структуры растительного покрова обширных территорий: континентов, субконтинентов, отдельных стран. Только на мелкомасштабных картах ярко проявляются широтные и региональные закономерности растительного покрова, его макро- и мезоструктура, основные динамические и функциональные связи.

Среди мелкомасштабных карт, созданных для крупных регионов в последней трети XX века, назову Карту растительности бассейна Амура (Грибова и др., 1969), юга Восточной Сибири (Сочава, 1972 б; Белов, 1973), Западно-Сибирской равнины (Ильина и др., 1977), Европейской части СССР (Лавренко, Исаченко, 1979).

Легенда — это упорядоченный, т. е. систематизированный список картируемых единиц. Она включает не только картируемые единицы, но и показывает их подчинение категориям растительности более высокого ранга. Всякая легенда строится на основе классификации растительности, которая преобразуется в легенду в зависимости от цели и задачи карты. Легенды современных универсальных мелкомасштабных карт крупных регионов, например Европы, Азии, России, насчитывают от 100 до 200 картируемых единиц и занимают большую площадь карты или публикуются в виде отдельных брошюр. Они имеют вид последовательного списка, в котором картируемые единицы подчинены заголовкам разно-

го ранга, отражающим синтаксоны разного уровня и географическую или региональную дифференциацию растительности. Часто современные карты сопровождаются легендами в виде матрицы. Иногда используются оба типа легенд. Разнообразные легенды геоботанических карт можно посмотреть на страницах ежегодника «Геоботаническое картографирование».

В основе легенд карт, созданных в Ботаническом институте под руководством Е.М. Лавренко, лежит эколого-фитоценотическая классификация, преобразованная для целей картографии с учетом регионально-типологического подхода, с усилением внимания к флористическим и эдафическим особенностям картируемых единиц. Особое внимание в этих легендах уделялось картографированию наиболее динамичной и гетерогенной растительности пойм рек, болот, тундр (Липатова, 1971; Юрковская, 1968, 1992, 1995; Грибова, 1985а; Калибернова, 1995).

В основе легенд карт, созданных в Институте географии Сибири, лежит географо-генетическая классификация В.Б. Сочавы (1964а, б, 1979), в которую регионально-типологический принцип вошел органически. Современное состояние и развитие подходов В.Б. Сочавы можно проиллюстрировать легендами карт из статьи А.В. Белова и Л.П. Соколовой (2015), помещенных в сборнике «Геоботаническое картографирование».

Огромное количество мелкомасштабных обзорных карт растительности составлено для научных и школьно-краеведческих атласов. Наиболее оригинальными из них являются карты растительности из Физико-географического атласа мира (Сочава, 1964 в; Лукичева, 1964а, б), и атласов Забайкалья (Сочава, 1967а, б), СССР (Федорова, 1980; Грибова и др., 1986), Арктики (Грибова, 1985 б), Карелии (Юрковская, 1989). Следует назвать и серию обзорных карт растительности континентов и субконтинентов: Европа, Азия, Северная и Южная Америка, Австралия. Эти карты входят в электронный атлас “Arc Atlas Our Earth” (1996), а в атласе «Resources and Environment» помещена карта растительности мира (Fedorova, Volkova, 1998).

Но наша тема — растительность России. Карты растительности России создаются почти всегда в мелком масштабе или в обзорном мелком масштабе (от 1: 2 500 000 до 30000 000 и мельче). Только в таких масштабах можно обозреть растительный покров всей страны. Настенных геоботанических карт России пока еще нет, их создание — дело будущего. В СССР такие карты, как я отмечала вначале, подводили итог определенному этапу развития геоботаники. Последней настенной картой СССР явилась карта «Растительность СССР для высших учебных заведений» М. 1:4000 000 (1990), в которую вошла растительность всей России. В начале XIX века обзорные мелкомасштабные карты растительности России опубликованы в «Национальном атласе России» (2005, 2008), «Национальном атласе почв Российской Федерации» (2011) и в ряде учебных атласов для средней школы. На примере двух из них мы рассмотрим особенности создания их легенд в зависимости от масштаба и цели каждой карты, а также проанализируем основные закономерности географии растительного покрова России. Обе карты отражают восстановленный растительный покров. Обе карты составлены Т. К. Юрковской (2004, 2011) и так как я, как автор, знаю их «изнутри», мне проще анализировать именно их.

Основная цель карты «Растительность», вошедшей в состав «Национального атласа почв Российской Федерации», состоит в выявлении и отображении ботанико-географических закономерностей макроструктуры растительного покрова России. Этой задаче подчинена легенда карты и ее красочное оформление (рис. 2, 3). При ее создании был использован традиционный для русской школы регионально-типологический принцип построения легенды. Но упор сделан не на типологию, как обычно, а на региональную составляющую. Особенность построения легенды состоит в том, что подчеркнута региональная дифференциация растительного покрова: выделенные единицы сгруппированы в региональные комплексы. Благодаря такому построению легенды стало очевидным, что структура зональности проявляется в пределах определенных меридиональных секторов.

НАЦИОНАЛЬНЫЙ АТЛАС ПОЧВ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ			
Географический район	Управление почв		
Приморский	Управление почв Приморского края	Центральносибирская	
1	Ельничные мшисто-лишайниковые и <i>Vetula</i> леса, Ельнично-берёзово-лишайниковые пустошные тундры	41	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) с елью (<i>Picea obovata</i>) редкие леса
2	Травно-лишайниковые мшисто- и <i>Deschampsia alpina</i> , <i>Carexulca arctica</i> высокогорные тундры	42	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) северотайные леса
3	Кустарничково-травно-лишайниковые мшисто- и <i>Saxi</i> <i>fuliginea</i> , <i>Drusa ostrovaia</i> арктические тундры	43	Осиновые (<i>Picea sibirica</i>) с пестряковой (<i>Larix gmelini</i>) среднетайные леса
4	Кустарничково-мшисто- и <i>Vetula</i> леса, <i>Lewenbergia rossica</i> , <i>Drusa ostrovaia</i> северные палеарктические тундры	44	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) среднетайные леса
5	Ельничные мшисто-лишайниковые и <i>Vetula</i> леса, Ельнично-берёзово-лишайниковые пустошные тундры	45	Осиновые (<i>Picea sibirica</i>) с пестряковой (<i>Larix gmelini</i>) среднетайные леса
6	Травно- (<i>Polygonum albidum</i> , <i>Carexulca blavakovi</i>) лишайниково-мшисто- высокогорные тундры	46	Осиновые (<i>Picea sibirica</i>) с пестряковой (<i>Larix gmelini</i>) среднетайные леса
7	Кустарничково-травно- (<i>Drusa ruscica</i> , <i>D. ostrovaia</i>) лишайниково-мшисто-арктические тундры	47	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) среднетайные леса
8	Кустарничково-мшисто- (<i>Saxi</i> <i>fuliginea</i> , <i>Empetrum subrotundatum</i>) с елью (<i>Vetula palustris</i>) северные тундры	48	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) северотайные леса
9	Ельничные (<i>Vetula alba</i> , <i>V. alba</i> , <i>Saxi <i>ostrovica</i></i>) мшисто-лишайниковые южные палеарктические тундры	49	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) северотайные леса
10	Кустарничково-травно- (<i>Saxi</i> <i>fuliginea</i> , <i>Drusa ruscica</i>) лишайниково-мшисто-арктические тундры	50	Осиновые (<i>Picea sibirica</i>) с пестряковой (<i>Larix gmelini</i>) среднетайные леса
11	Кустарничково-мшисто- (<i>Saxi fuliginea</i>) с елью (<i>Vetula alba</i>) северные палеарктические тундры	51	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) северотайные леса
12	Ельничные (<i>Vetula alba</i> , <i>Saxi ostrovica</i>) мшисто-лишайниковые южные палеарктические тундры	52	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) северотайные леса
13	Чумкасы	53	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i> , <i>sibirica</i>) среднетайные леса и степные степи
14	Кустарничково-травно- (<i>Saxi fuliginea</i> , <i>Drusa pilagorovi</i> , <i>Saxi lugea</i>) лишайниково-мшисто-арктические тундры	54	Елово-лишайниковые (<i>Picea abietis</i> , <i>Abies sibirica</i>) южнотайные леса
15	Кустарничково-мшисто- (<i>Saxi fuliginea</i> , <i>Drusa pilagorovi</i> , <i>Saxi lugea</i>) с елью (<i>Vetula alba</i>) северные палеарктические тундры	55	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) южнотайные леса с <i>Abies holboellii</i> , <i>Nyctodendron japonica</i>
16	Ельничные (<i>Vetula alba</i> , <i>Saxi lugea</i>) мшисто-лишайниковые южные палеарктические тундры	56	Пестряковые и сосново-пестряковые (<i>Larix gmelini</i> , <i>Picea sibirica</i>) подтаежные леса
17	Берёзовые (<i>Betula sibirica</i>) редкие леса	57	Елово-лишайниковые (<i>Picea abietis</i> , <i>Abies sibirica</i>) южнотайные леса
18	Еловые (<i>Picea abietis</i>) редкие леса	58	Осиновые с <i>Quercus mongolica</i> , <i>Betula devicta</i> подтаежные леса
19	Сосновые (<i>Picea sibirica</i>) северотайные леса	59	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) с <i>Quercus mongolica</i> , <i>Betula devicta</i> подтаежные леса
20	Еловые (<i>Picea abietis</i> , <i>P. abies</i> и <i>P. obovata</i> , <i>P. obovata</i>) среднетайные леса	60	Пестряковые (<i>Larix gmelini</i>) с <i>Quercus mongolica</i> , <i>Betula devicta</i> подтаежные леса
21	Сосновые (<i>Picea sibirica</i>) северотайные леса	61	Осиновые широколиственные (<i>Quercus ilicifolia</i> , <i>Picea sibirica</i>) леса
22	Еловые (<i>Picea abietis</i> , <i>P. abies</i> и <i>P. obovata</i> , <i>P. obovata</i>) южнотайные леса	62	Пилоны с дубом (<i>Larix sibirica</i> , <i>Quercus robur</i>)
23	Сосновые (<i>Picea sibirica</i>) северотайные леса с южнотайными видами	63	Осиновые (<i>Picea sibirica</i>) остепенные (<i>Quercus robur</i>) леса
24	Еловые сосновые, елово-шиповитниковые (<i>Picea abietis</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Thuja sibirica</i>) подтаежные леса	64	Пилоны, елово-шиповитниковые (<i>Quercus mongolica</i> , <i>Thuja sibirica</i> , <i>Picea sibirica</i>) леса
25	Сосновые (<i>Picea sibirica</i>) подтаежные леса с южнотайными или южно-степными видами	65	Степные растительности
26	Еловые (<i>Picea abietis</i>) с пестряковой (<i>Larix sibirica</i>) редкие леса	66	Богородично-пастбищные луговые степи
27	Еловые и лиственнично-еловые (<i>Picea abietis</i> , <i>Larix sibirica</i>) северотайные леса	67	Ранневозрастно-дрожжевые (<i>Spiraea salicifolia</i>) северные степи
28	Сосновые (<i>Picea sibirica</i>) с пестряковой (<i>Larix sibirica</i>) северотайные леса	68	Друмлино-луговые (<i>Spiraea ulmifolia</i>) средние степи
29	Еловые (<i>Picea abietis</i>) с елью (<i>Picea abietis</i>), мшисто- и ельнично-лишайниковые (<i>Abies sibirica</i>) северотайные леса	69	Полково-дрожжевые (<i>Spiraea ulmifolia</i> , <i>Aster spicatus</i>) южные степи
30	Сосновые (<i>Picea sibirica</i>) среднетайные леса	70	Друмлино-луговые (<i>Spiraea ulmifolia</i>) средние степи
31	Еловые и пихтово-еловые (<i>Picea abietis</i> , <i>Abies sibirica</i>), мшисто- и ельнично-лишайниковые (<i>Thuja sibirica</i>) южнотайные леса	71	Полково-дрожжевые (<i>Spiraea ulmifolia</i> , <i>Aster spicatus</i>) южные степи
32	Широколиственно-берёзово-лишайниковые (<i>Picea obovata</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Thuja sibirica</i> , <i>Linnaea borealis</i>) подтаежные леса	72	Полково-дрожжевые (<i>Spiraea ulmifolia</i> , <i>Aster spicatus</i>) южные степи
33	Об-Иртышские	73	Полково-дрожжевые (<i>Spiraea ulmifolia</i> , <i>Aster spicatus</i>) южные степи
34	Лиственнично-елово-арновые (<i>Larix sibirica</i> , <i>Picea abietis</i> , <i>Larix sibirica</i>) северотайные леса	74	Ранневозрастно-дрожжевые северные степи
35	Лиственнично-сосновые (<i>Picea sibirica</i> , <i>Larix sibirica</i>) и осиновые с пестряковой северотайные леса	75	Ранневозрастно-дрожжевые северные степи
36	Лиственничные северотайные леса	76	Ранневозрастно-дрожжевые северные степи
37	Елово-арновые (<i>Picea obovata</i> , <i>Picea abietis</i>), мшисто- и лиственнично-лишайниковые (<i>Abies sibirica</i>) среднетайные леса	77	Друмлино-луговые (<i>Spiraea ulmifolia</i>) средние степи
38	Лиственнично-сосновые (<i>Picea sibirica</i> , <i>Larix sibirica</i>) среднетайные леса	78	Пустынные растительности
39	Карпо-елово-лишайниковые (<i>Abies alba</i> , <i>Picea abietis</i> , <i>Picea sibirica</i>), мшисто- и ельнично-лишайниковые (<i>Thuja sibirica</i>) южнотайные леса	79	Пустынные (<i>Artemisia leucostachya</i>) северные степи
40	Сосновые (<i>Picea sibirica</i>) с елью (<i>Thuja sibirica</i>) южнотайные леса	80	Полково-дрожжевые (<i>Spiraea ulmifolia</i> , <i>Aster spicatus</i>) южные степи
41	Сосновые (<i>Picea sibirica</i>) северотайные леса с южнотайными или южно-степными видами	81	Пустынные (<i>Artemisia leucostachya</i> , <i>A. trichostachya</i>) северные степи
42	Берёзовые, осиново-берёзовые (<i>Betula pubescens</i> , <i>Populus tremula</i>) подтаежные леса	82	Растительности арктики
		83	Тепло- и субтропические системы и высокогорные системы
		84	Восточносибирская
		85	Тундрно- (<i>Saxi ostrovaia</i> , <i>Saxi rotundifolia</i> , <i>Acetosa sibirica</i>) арктические (<i>Betula sibirica</i>) тайные (<i>Thuja sibirica</i>) — <i>Камчатка</i>
		86	Восточносибирская
		87	Кригунчуртундр (<i>Drusa ostrovaia</i> , <i>Salix rotundifolia</i>) — <i>Новая Земля</i> , <i>Пань-Пань</i> , <i>Камовики</i>
		88	Друмлино-луговые (<i>Quercus robur</i> , <i>Saxi sibirica</i> , <i>Saxi rotundifolia</i>) южные и субарктические — <i>Западный Кавказ</i>
		89	Альпийские (<i>Festuca ovina</i>) субальпийские (<i>Rhynchospora saxosum</i> , <i>Betula litorea</i>) — субальпийские (<i>Quercus ilicifolia</i> , <i>Saxi sibirica</i> , <i>Saxi rotundifolia</i> , <i>Saxi rotundifolia</i>) высокогорные — <i>Кавказ</i>
		90	Уральские
		91	Тундрно- (<i>Saxi rotundifolia</i> , <i>Drusa ostrovaia</i>) — <i>Баренцево</i>
		92	Тундрно-редкотайно-тайные с <i>Picea abietis</i> , <i>Larix sibirica</i>
		93	Тундрно-редкотайно-тайные с <i>Picea abietis</i> , <i>Larix sibirica</i>
		94	Тундрно-редкотайно-тайные с <i>Picea abietis</i> , <i>Larix sibirica</i>
		95	Тундрно-редкотайно-тайные с <i>Picea abietis</i> , <i>Larix sibirica</i>
		96	Тайные с <i>Abies sibirica</i> , <i>Picea abietis</i> , <i>Pinus sibirica</i>
		97	Субальпийско-таёжно-подтаежные с <i>Quercus robur</i> , <i>Larix sibirica</i>
		98	Среднесибирское плоскогорье
		99	Среднесибирское плоскогорье
		100	Среднесибирское плоскогорье
		101	Среднесибирское плоскогорье
		102	Среднесибирское плоскогорье
		103	Среднесибирское плоскогорье
		104	Среднесибирское плоскогорье
		105	Среднесибирское плоскогорье
		106	Среднесибирское плоскогорье
		107	Среднесибирское плоскогорье
		108	Среднесибирское плоскогорье
		109	Среднесибирское плоскогорье
		110	Среднесибирское плоскогорье
		111	Среднесибирское плоскогорье
		112	Среднесибирское плоскогорье
		113	Среднесибирское плоскогорье
		114	Среднесибирское плоскогорье
		115	Среднесибирское плоскогорье
		116	Среднесибирское плоскогорье
		117	Среднесибирское плоскогорье
		118	Среднесибирское плоскогорье
		119	Среднесибирское плоскогорье
		120	Среднесибирское плоскогорье
		121	Среднесибирское плоскогорье
		122	Среднесибирское плоскогорье
		123	Среднесибирское плоскогорье
		124	Среднесибирское плоскогорье
		125	Среднесибирское плоскогорье
		126	Среднесибирское плоскогорье
		127	Среднесибирское плоскогорье
		128	Среднесибирское плоскогорье
		129	Среднесибирское плоскогорье
		130	Среднесибирское плоскогорье
		131	Среднесибирское плоскогорье
		132	Среднесибирское плоскогорье
		133	Среднесибирское плоскогорье
		134	Среднесибирское плоскогорье
		135	Среднесибирское плоскогорье
		136	Среднесибирское плоскогорье
		137	Среднесибирское плоскогорье
		138	Среднесибирское плоскогорье
		139	Среднесибирское плоскогорье
		140	Среднесибирское плоскогорье
		141	Среднесибирское плоскогорье
		142	Среднесибирское плоскогорье
		143	Среднесибирское плоскогорье
		144	Среднесибирское плоскогорье
		145	Среднесибирское плоскогорье
		146	Среднесибирское плоскогорье
		147	Среднесибирское плоскогорье
		148	Среднесибирское плоскогорье
		149	Среднесибирское плоскогорье
		150	Среднесибирское плоскогорье
		151	Среднесибирское плоскогорье
		152	Среднесибирское плоскогорье
		153	Среднесибирское плоскогорье
		154	Среднесибирское плоскогорье
		155	Среднесибирское плоскогорье
		156	Среднесибирское плоскогорье
		157	Среднесибирское плоскогорье
		158	Среднесибирское плоскогорье
		159	Среднесибирское плоскогорье
		160	Среднесибирское плоскогорье
		161	Среднесибирское плоскогорье
		162	Среднесибирское плоскогорье
		163	Среднесибирское плоскогорье
		164	Среднесибирское плоскогорье
		165	Среднесибирское плоскогорье
		166	Среднесибирское плоскогорье
		167	Среднесибирское плоскогорье
		168	Среднесибирское плоскогорье
		169	Среднесибирское плоскогорье
		170	Среднесибирское плоскогорье
		171	Среднесибирское плоскогорье
		172	Среднесибирское плоскогорье
		173	Среднесибирское плоскогорье
		174	Среднесибирское плоскогорье
		175	Среднесибирское плоскогорье
		176	Среднесибирское плоскогорье
		177	Среднесибирское плоскогорье
		178	Среднесибирское плоскогорье
		179	Среднесибирское плоскогорье
		180	Среднесибирское плоскогорье
		181	Среднесибирское плоскогорье
		182	Среднесибирское плоскогорье
		183	Среднесибирское плоскогорье
		184	Среднесибирское плоскогорье
		185	Среднесибирское плоскогорье
		186	Среднесибирское плоскогорье
		187	Среднесибирское плоскогорье
		188	Среднесибирское плоскогорье
		189	Среднесибирское плоскогорье
		190	Среднесибирское плоскогорье
		191	Среднесибирское плоскогорье
		192	Среднесибирское плоскогорье
		193	Среднесибирское плоскогорье
		194	Среднесибирское плоскогорье
		195	Среднесибирское плоскогорье
		196	Среднесибирское плоскогорье
		197	Среднесибирское плоскогорье
		198	Среднесибирское плоскогорье
		199	Среднесибирское плоскогорье
		200	Среднесибирское плоскогорье

Рис. 2. Легенда к геоботанической карте России (Юрковская, 2011)

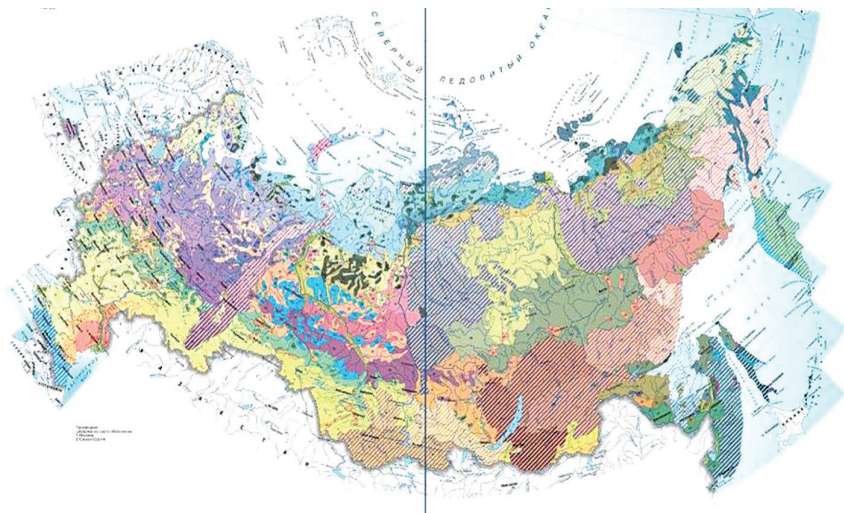


Рис. 3. Геоботаническая карта России. М. 1:15 000000 (уменьшено)
(Юрковская, 2011)

Легенда имеет иерархическую структуру, отражая многомерность растительного покрова и его системную организацию. В качестве подразделений высшего ранга в легенде выделяются растительность равнин и растительность гор. Тем самым подчеркнута существенная разница в характере, составе и структуре растительности равнин и гор и их макроэкологическая разнокачественность.

Категориями следующего ранга для растительности равнин выступают типы растительности: тундровая, бореальная, неморальная, степная, пустынная.

Следующую иерархическую ступень легенды образуют региональные комплексы (сектора). Сектора связаны с такими экологическими параметрами как особенности влагопереноса, степень океаничности-континентальности. Картируемые единицы в их пределах расположены друг за другом с севера на юг, а в пределах одной подзональной группы — от плакорного типа к эдафическому варианту.

Наиболее специфично изображена растительность гор. Растительность каждой горной цепи рассматривается как единое целое.

При этом сохранены основные особенности их отдельных частей, своеобразие которых определяется широтным положением пьедестала, высотой и меридиональным положением.

В качестве региональных подразделений в разделе «Горы» используются названия горных систем. Они совпадают в отдельных случаях с географическими названиями гор, но чаще объединяют группы гор.

Мы отказались от показа отдельных высотных поясов. Картируемой единицей растительности гор является типичный поясной ряд, характеризующий определенный отрезок данной горной цепи. Названия в легенде очень кратки и большей частью включают лишь наиболее яркие отличия. В этом масштабе невозможно показать и экспозиционные различия.

Рассмотрим главнейшие закономерности, выявляющиеся на карте (рис. 3).

Россия занимает большую часть северной Евразии, и потому закономерности растительного покрова, проявляющиеся на ее территории, существенны для понимания ботанической географии всего материка.

На западе России господствуют 2 крупные равнины — Восточноевропейская и Западносибирская, растительность которых демонстрирует классическую смену зональных типов: тундры (высокоарктические, арктические, северные и южные); бореальная растительность: предтундровые редколесья, северотаежные, среднетаежные, южнотаежные и подтаежные леса.

Но если на Русской равнине (Восточноевропейский сектор) в тайге во всех подзонах доминируют еловые леса, чередующиеся с сосняками, то в Западной Сибири (Обь-Иртышский сектор) на севере безраздельно господствуют лиственничные леса и редколесья, а начиная со средней тайги, плакорные позиции занимают темнохвойные леса с елью сибирской, кедром и пихтой.

Если на Русской равнине подтайга образована смешанным древостоем из ели и дуба, то на западе (Калининградская область) в составе древостоя появляются еще граб и бук, а в Западной

Сибири выражена типичная подтайга, сформированная первичными березовыми и осиновыми лесами.

На Русской равнине бореальную растительность южнее сменяет неморальная растительность, представленная лесами из дуба и липы, но в Обь-Иртышском секторе широколиственные леса отсутствуют. Они появятся через огромное расстояние — на Дальнем Востоке и будут сформированы специфическим маньчжурским флористическим комплексом.

Вслед за широколиственными лесами на Русской равнине и за мелколиственными в Западной Сибири располагается широкая полоса степной растительности, и совсем небольшой участок занимают северные пустыни прикаспийского сектора с господством полыней.

Таким образом, очевидно, что каждый региональный комплекс имеет свою зональную структуру, т. е. отличается по набору зональных и подзональных типов растительности. Большие различия наблюдаются в секторах и по видовому составу в однотипных по широтному положению категориях растительности. В легенде карты эти различия обозначены посредством перечисления географически дифференцирующих видов, в качестве которых нередко выступают доминанты. Ведущее положение на севере Евразии занимает тайга. Она протянулась от Скандинавии до Тихого океана. Большая часть таежной растительности Евразии сосредоточена в России. Доминирующие виды лесных пород: *Picea abies*, *P. obovata*, *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *L. cajanderi* соответственно характеризуют смену таежных лесов с запада на восток. Даже в луговых степях при доминировании на всем их протяжении большой группы общих евразийских видов рыхлодерновинных и корневищных злаков, а также лугово-степного разнотравья, с запада на восток наблюдается постепенное выпадение паннонских видов и замещение их на востоке центральноазиатскими. Некоторые виды разнотравья маркируют границы секторов. Например, *Peucedanum macrophyllum* (Восточноевропейский сектор), *P. alsaticum* (Заволжский), *P. morissonii* (Западносибирский), *P. baicalense* (Забайкальский).

Гор на западе России мало. На севере — это восточноскандинавская группа гор с горными лишайниковыми тундрами, березовыми редколесьями и горными таежными лесами. Восточноевропейские северные низкие горы (Пай-Хой и Новая Земля) имеют один арктогорнотундровый пояс. На юге к России относится северный макросклон Кавказа с хорошо выраженной альпийской системой поясов в ее кавказском варианте.

И, наконец, Урал, который протянулся почти по центру западной части России с севера на юг, и который является важным географическим рубежом, разделяющим Европу и Азию, но также и фитогеографическим рубежом, одновременно разъединяющим и соединяющим восточноевропейские и западно-сибирские региональные комплексы. На западном склоне южного Урала встречаются еще дубовые леса из *Quercus robur* (Мартыненко и др., 2008), но они полностью отсутствуют на восточном склоне и далее к востоку — на территории Западной и Восточной Сибири. В то же время некоторые сибирские типы сообществ появляются еще по западную сторону Урала и на его западном макросклоне (например, пихтовые, кедровые и лиственничные леса).

Урал оказывает, как и все крупные горные хребты, существенное влияние на растительность прилегающих к нему равнин, на которых среди бореальной растительности выделяется своеобразный региональный приуральский комплекс, одновременно несущий черты европейских и сибирских таежных лесов. Такой комплекс на геоботанической карте выделен впервые. Сам Урал, при его огромной меридиональной протяженности, расчленяется на карте на 7 широтных отрезков.

Восточная часть России, полностью Азиатская, резко контрастирует по макроструктуре с западной. Растительность равнин занимает здесь ничтожно малую площадь. Это преимущественно тундры, наиболее полно представленные на Таймыре, т. е. в Центрально-Сибирском секторе Арктики и отчасти в Восточно-Сибирском. А также Центральносибирские редколесья, северотаежные и среднетаежные леса из лиственницы Гмелина и восточносибир-

ские, которые на севере образованы лиственницей Каяндера, а в средней тайге — лиственницей Гмелина. Разнообразные равнинные леса Дальнего Востока по площади невелики. Господствует на Востоке России растительность гор.

Централносибирская система низких гор и высоких плоскогорий образует как бы одну сплошную цепь: от горнотундровых на Таймыре (Бырранга) до горносреднетаежных на Енисейском кряже. Южносибирская система гор включает Саяны, Кузнецкий Алатау и Алтай. В восточносибирской и чукотской системах гор с севера на юг происходит нарастание числа высотных поясов: от горнотундрового до горносеверотаежного. Отметим, что на юге Верхоянского хребта (Восточносибирская группа) впервые заметной становится роль кедрового стланика.

Пояс из кедрового стланика особенно выделяется в горах Охотско-Берингской группы. Существенной продолжает оставаться роль стланика и в горах Байкало-Джугджурской системы, особенно на самом Джугджуре и Становом нагорье. Самым южным в этой группе является хребет Борщевского, на котором хорошо выражен лесостепной комплекс, сближающий его с горами Монголии. Венчает растительность гор России система гор Дальнего Востока.

Все время я подчеркивала роль масштаба, который определяет во многом содержание карты. Однако, безусловно, содержание зависит и от цели, которая стоит перед автором карты. Например, карты, составляемые для школьников, должны ориентироваться на школьную программу.

Рассматриваемая карта составлена для учащихся 8–9 класса (рис. 4). Она использует наработки универсальной геоботанической карты для Национального Атласа России, но ее содержание значительно упрощено. Так, вместо 130 единиц на карте из Атласа, на этой карте показано 28 единиц. Отсутствует деление на сектора. Вместо подразделения «горные системы» употребляется название «горные районы», так как представление о горных системах, в употребляемом мною смысле, сравнительно недавно введено в науку французским ботанико-географом (Ozenda, 2002) и, естественно,

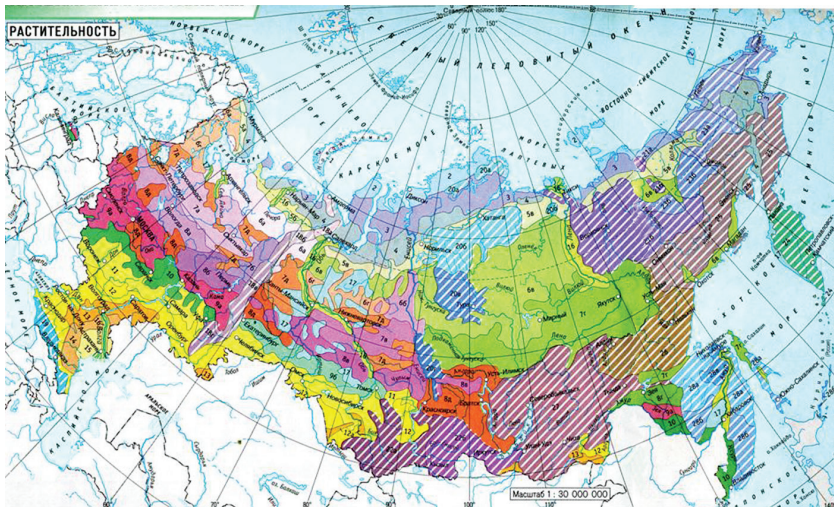


Рис.4. Учебная карта растительности России для средней школы
М. 1:30 000 000 (уменьшено) (Юрковская, 2004)

отсутствует в школьной программе. Главное, что требовалось подчеркнуть — наличие биоклиматической зональности и высотной поясности, т.е. различие растительности гор и равнин. Именно эти главные закономерности растительного покрова России сохранены.

В заключение я хотела бы подчеркнуть еще раз, что картографический метод анализа используется как основа для теоретических построений при изучении структуры и организации растительного покрова на разных уровнях — от топологического до планетарного.

Карта — это модель растительного покрова, а не сама реальность.

Главное в карте — это масштаб и легенда. От масштаба зависит размерность изображаемых явлений и детальность изображения, а легенда определяет содержание карты.

При переходе от крупного масштаба к более мелкому, мы теряем детали, но тем резче выступают другие закономерности — на картах среднего масштаба — мезоструктура, мелкого масштаба — макроструктура растительного покрова.

Обо всем этом более подробные сведения можно найти в трудах крупных отечественных и зарубежных геоботаников и картографов (Берлянт, 1986, 1988; Грибова, Исаченко, 1972; Сочава, 1979; Falinski, 1990, 1991; Ozenda, 2002; Pedrotti, 2004 и др.).

Литература

- Белов А. В. Карта растительности юга Восточной Сибири. Принципы и методы составления // Геоботаническое картографирование. Л., 1973. С. 16–30.
- Белов А. В., Лямкин В. Ф., Соколова А. П. Картографическое изучение биоты. Иркутск, 2002. 160 с.
- Берлянт А. М. Образ пространства: карта и информация. М., 1986. 240 с.
- Берлянт А. М. Картографический метод исследования. М., 1988. 252 с.
- Власенко В. И. Картографирование динамики растительного покрова Саяно-Шушенского заповедника // Геоботаническое картографирование, 1998–2000. Л., 2000. С. 32–49.
- Волкова В. Г. Крупномасштабное картографирование стадий восстановления степных фитоценозов Хакасии // Геоботаническое картографирование, 1983. Л., 1983. С. 51–60.
- Волкова В. Г. Составление карты потенциальной устойчивости растительных сообществ к техногенным нагрузкам // Геоботаническое картографирование, 1991. Л., 1992. С. 22–33.
- Волкова В. Н. Крупномасштабное картографирование растительности очагов современного гидроморфизма в агроландшафтах Ростовской области для целей мониторинга // Геоботаническое картографирование, 2013. СПб., 2013. С. 125–135.
- Горышина Т. К. Зеленый мир старого Петербурга. СПб., 2010. 383 с.
- Грибова С. А. К вопросу о картировании растительного покрова тундр в связи с его неоднородностью // Геоботаническое картографирование, 1985. Л., 1985 а. С. 60–67.
- Грибова С. А. Растительность [карта]. М. 1:10 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985 б. С. 120–121.
- Грибова С. А., Карпенко А. С., Катенина Г. Д., Куренцова Г. Е. и др. Карта растительности бассейна Амура. М. 1:2 500 000 // Амурская тайга. Л., 1969. 169 с.

- Грибова С. А., Исаченко Т. И., Катенина Г. Д. и др. Карта растительности Европейской части СССР М. 1:1 000 000. Лист 0–36. 1975. М.: ГУГК 1 лист.
- Грибова С. А., Липатова В. В., Гербих А. А., Юрковская Т. К. Карта растительности Европейской части СССР М. 1:1 000 000: Канино-Тиманская и Малоземельская тундра (западная часть Ненецкого национального округа). 1975. М.: ГУГК. 1 лист.
- Грибова С. А., Карпенко А. С., Катенина Г. Д., Куренцова Г. Е. и др. Карта растительности бассейна Амура. М. 1:2 500 000 // Амурская тайга. Л., 1969. 169 с.
- Грибова С. А., Исаченко Т. И. Картографирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 137–330.
- Грибова С. А., Исаченко Т. И., Катенина Г. Д. и др. Карта растительности [СССР] М. 1:16000000 // Атлас СССР. М., 1984. С. 108–109.
- Груммо Д. Г., Созинов О. В., Зеленкевич Н. А. и др. Флора и растительность ландшафтного заказника «Ельня». Минск, 2010.
- Ильина И. С., Лапшина Е. И., Махно В. Д., Романова Е. А. Принципы составления обзорной карты растительности Западно-Сибирской равнины // Геоботаническое картографирование, 1977. Л., 1977. С. 41–58.
- Калибернова Н. М. Отражение растительного покрова пойм и долин рек на карте растительности Казахстана // Геоботаническое картографирование, 1993. СПб., 1995. С. 58–66.
- Киселев А. Н. Оценка и картографирование биологического разнообразия // Геоботаническое картографирование, 1998–2000. СПб., 2000. С. 3–15.
- Коржинский С. И. Карта ботанических областей Российской империи. М. 1:23100000 // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона. СПб., 1899 [вклейка после с. 48].
- Королькова Е. Э. Среднемасштабное геоботаническое картографирование Северо-Западного Прибайкалья на основе эволюционно-динамических тенденций растительности // Геоботаническое картографирование, 2015. СПб., 2015. С. 42–61.
- Королук А. Ю. Геоботаническая карта как основа оценки биологического и экотопологического разнообразия территории // Чтения памяти Ю. А. Львова: Матер. II Межрег. экологич. конф. Томск, 1998. С. 3–4.

- Королюк А. Ю. Классификация территориальных единиц растительности равнинных территорий для целей создания геоинформационной системы «Растительность Сибири» // Геоботаническое картографирование, 1997. СПб., 1999. С. 3–13.
- Лавренко Е. М., Исаченко Т. И. (ред.) Карта растительности европейской части СССР. Масштаб 1:2 500 000. М., 1979. 6 л.
- Липатова В. В. О показе растительности пойм на обзорных мелкомасштабных картах // Геоботаническое картографирование, 1971. Л., 1971. С. 29–36.
- Лукичева А. Н. Растительность [Азия. Карта]. М. 1:25000000 // Физико-географический атлас мира. М., 1964 а. С. 90–91.
- Лукичева А. Н. Растительность [Европа. Карта]. М. 1:10000000 // Физико-географический атлас мира. М., 1964 б. С. 90–91.
- Намзалов Б. Б. Пространственная структура растительности богаторазнотравно-ковыльных степей юга Западно-Сибирской равнины (Северная Кулунда) // Геоботаническое картографирование, 1994–1995. СПб., 1996. С. 16–33.
- Национальный атлас России. М. Т. 1. 2005. 495 с. Т. 2. 2008. 496 с.
- Национальный атлас почв Российской Федерации. М., 2011. 632 с
- Парфенова Е. И., Чебакова Н. М. Возможные изменения растительности Горного Алтая при потеплении климата и составление прогнозных карт // Геоботаническое картографирование, 1998–2000. СПб., 2000. С. 26–31.
- Паянская-Гвоздева И. И. Структура растительного покрова северной тайги Кольского полуострова. Л., 1990. 108 с.
- Рогова Т. В., Шайхутдинова Г. А. Сравнительный анализ разновременных геоботанических карт средствами ГИС // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб., 2000. С. 47–48.
- Софронов А. П. Геоботаническое картографирование растительного покрова котловин северо-восточного Прибайкалья // Геоботаническое картографирование, 2015. СПб., 2015. С. 62–77.
- Сочава В. Б. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М., 1964 а. С. 167–173.

- Сочава В.Б. Макет новой карты растительности мира // Геоботаническое картографирование, 1964. Л., 1964 б. С. 3–16.
- Сочава В.Б. Растительность [мира]. Карта // Физико-географический атлас мира. М., 1964 в. С. 280–283.
- Сочава В.Б. Районирование и картография растительности // Геоботаническое картографирование, 1966. Л., 1966. С. 3–13.
- Сочава В.Б. Структура новой обзорной карты растительности Забайкалья // Геоботаническое картографирование, 1967. Л., 1967 а. С. 17–31.
- Сочава В.Б. (ред.) Атлас Забайкалья. Л., 1967 б.
- Сочава В.Б. Развитие теоретических положений геоботанического районирования на современном этапе // Совещание по геоботаническому районированию СССР. М., 1967 в. С. 27–40.
- Сочава В.Б. Растительные сообщества и динамика природных систем // Докл. ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. Вып. 20. С. 12–22.
- Сочава В.Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. 1972. Л., 1972. С. 3–18.
- Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 190 с.
- Сочава В.Б., Куминова А.В. Крупномасштабное картографирование растительности. Новосибирск, 1970. 172 с.
- Сочава В.Б., Лавренко Е.М. Геоботаническая карта СССР. М. 1:4000000. М., 1954. 8 л.
- Танфильев Г.И. Ботанико-географическая карта Российской империи. М. 1: 25200000 // Полная энцикл. рус. сельского хозяйства. СПб., 1900. Т. 2.
- Ткаченко В.С. Картографический мониторинг развития фитосистем Провальской степи // Геоботаническое картографирование, 2015. СПб., 2015. С. 3–21.
- Федорова И.Т. Карта растительности мира // Географический атлас для учителей средней школы. М., 1980.
- Холод С.С. Опыт анализа крупномасштабной геоботанической карты // Геоботаническое картографирование, 1988. Л., 1988. С. 28–38.
- Холод С.С. Крупномасштабное картографирование как метод детального изучения структуры растительного покрова (на примере арктической

- тундры о-ва Врангеля) // Геоботаническое картографирование, 1989. Л., 1989. С. 61–71.
- Холод С. С. Опыт создания крупномасштабной хионо-геоботанической карты ключевого участка арктической тундры // Геоботаническое картографирование, 1991. СПб., 1992. С. 33–46.
- Холод С. С. Крупномасштабное картирование растительности катен субарктической тундры // Геоботаническое картографирование, 1993. СПб., 1995. С. 3–21.
- Храмцов В. Н., Ковалева Т. В. (ред.). Атлас особо охраняемых природных территорий Санкт-Петербурга. СПб., 2013.
- Юрковская Т. К. О некоторых принципах построения легенды карты растительности болот // Геоботаническое картографирование, 1968. Л.: Наука. 1968. С. 44–51.
- Юрковская Т. К. Карта растительности Карелии М. 1: 2 000 000 // Атлас Карельской АССР. М.: ГУГК, 1989. С. 21.
- Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. (Тр. БИН, вып. 4). 256 с.
- Юрковская Т. К. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН — центр становления и развития геоботанического картографирования в России // Бот. журн. 2004 а Т. 89, № 9. С. 1509–1514.
- Юрковская Т. К. Растительность [карта] М. 1: 30 000 000 // География России. Атлас для 8–9 классов общеобразовательных учреждений. Часть 1. Природа и человек. Омск, 2004 б.
- Юрковская Т. К., Елина Г. А. Крупномасштабное картографирование палеорастительности голоцена // Геоботаническое картографирование, 1991. СПб.: Наука, 1992. С. 3–12.
- Falinski J. B. Kartografia geobotaniczna. Varsavia, 1990–1991. Vol. 1–3.
- Fedorova, I. T., Volkova E. A. Vegetation [World map]. S. 1:60000000 // Resources and environment: world atlas. Vienna: Ed. Hulzel, 1998.
- Ozenda P. Perspectives pour une geobiologie des montagnes. Losanna, 2002.
- Pedrotti F. Cartografia Geobotanica. Bologna, 2004. 236 p.
- Yurkovskaya T. Mire systems typology for use in vegetation mapping // Gunneria. Trondheim, 1995. Vol. 70. P. 73–82.

Научное издание

Под редакцией профессора, д. б. н.
Ольги Ивановны Суминой

**Конспекты лекций геоботанической школы
в Петербурге**

Учебно-методическое пособие

Автор фотографии на обложке — Денис Мирин

Подписано в печать 25.09.2015.
Формат 60×90/16. Бумага офсетная.
Гарнитура Times New Roman. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 5,5. Тираж 300 экз. Заказ 223.

Оригинал-макет изготовлен ООО «Информ-Навигатор».
Отпечатано с готового оригинал-макета
ООО «Светлица». 196158, Санкт-Петербург г., Московское шоссе (Шушары п.),
д. 25 , корп. 1 литер А, пом. 3Н. Телефон: +7 (812) 371-79-54.

ISBN 978-5-906572-14-1