

М. Ю. Тиходеева,
В. Х. Лебедева



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ

ПРАКТИЧЕСКАЯ ГЕОБОТАНИКА

АНАЛИЗ СОСТАВА
РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ГЕОБОТАНИКА

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

ГЕОБОТАНИКА СОСТАВ
КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ ВИД
ЭКОТОННЫЕ КОМПЛЕКСЫ ель
ЦЕНОТИЧЕСКИЙ СОСТАВ
СУХОДОЛЬНЫЕ ЛУГА олиготроф
ФИТОЦЕНОЛОГИЯ РОС
ГИГРОФИТ ФИТОЦЕНОЗ
СОСНЯКИ ТАЕЖНЫЕ ЛЕСА
БЕРЕЗНЯКИ ЗЕЛЕНОМОШНЫЕ
КОЧЕДЫЖНИКОВЫЕ МЕЗОТРО
ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ ЭКОТ
РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА
ФИТОГЕННЫЕ ПОЛЯ ЗЕЛЕН
КСЕРОМЕЗОФИТ ЛУГ
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ИДОВ
ЕЛЬНИКИ ПОПЩА
ЗЕЛЕНОМОШНЫЕ ЛЕС
СООБЩЕСТВА НАСЫГ
МЕЗОФИТ РАС
ОВС
РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВ
МЕЗОЭВТРОФИТ БОЛОТА
ЛИШАЙНИКОВЫЕ МЕЗО

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

М. Ю. Тиходеева,
В. Х. Лебедева

ПРАКТИЧЕСКАЯ
ГЕОБОТАНИКА
АНАЛИЗ СОСТАВА
РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Рецензенты: д-р биол. наук *А. М. Крышень* (Институт леса КарНЦ РАН), д-р биол. наук, проф. *Д. Л. Гродницкий* (Красноярский краевой институт повышения квалификации и профессиональной переподготовки работников образования)

*Печатается по постановлению
Учебно-методической комиссии
биологического факультета
С.-Петербургского государственного университета*

Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х.

Т46 Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ): учеб. пособие. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2015. — 166 с.
ISBN 978-5-288-05635-2

В пособии даны общие сведения о проведении геоботанических описаний, анализе видового и популяционного состава растительных сообществ, а также их состава по географическим элементам, жизненным формам, экологическим и ценотическим группам видов. Представлены основные методы статистической обработки геоботанических описаний, разобранные на конкретных примерах. Приводится список наиболее распространенных на северо-западе и в средней полосе европейской части России видов сосудистых растений, мхов и лишайников с указанием их жизненной формы, отношения к экологическим факторам (увлажнению, освещению, богатству почвы и засолению), эколого-ценотической группы и особенностей их местообитания. Завершает пособие словарь основных понятий, наиболее часто используемых в геоботанической и экологической литературе.

Пособие предназначено для студентов биологических, географических и экологических специальностей университетов, педагогических и лесотехнических вузов, преподавателей школ, лицеев и колледжей.

ББК 12

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
I. ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ.....	5
II. ВИДОВОЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ.....	11
III. СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ЭЛЕМЕНТАМ И ХО- ЗЯЙСТВЕННЫМ ГРУППАМ	14
1. Состав по географическим элементам	—
2. Состав по хозяйственным группам.....	18
IV. СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПО ЖИЗНЕННЫМ ФОРМАМ.....	20
1. Основные понятия и подходы к классификации жизненных форм	—
2. Классификации жизненных форм по И. Г. Серебрякову.....	22
3. Жизненные формы водных растений.....	29
4. Анализ жизненных форм в фитоценозе.....	30
V. ПОПУЛЯЦИОННЫЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ.....	33
1. Возрастной состав ценопопуляций	—
2. Возрастной спектр ценопопуляций.....	38
3. Оценка состояния ценопопуляций древесных растений по геоботаническим описаниям	38
VI. ЦЕНОТИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ.....	40
1. Оценка обилия растений в сообществе	—
2. Фитоценопиты растительных сообществ	42
3. Типы жизненных стратегий	43
VII. СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКИМ ГРУППАМ ВИДОВ	45
1. Экологические факторы и экологические группы видов	47
2. Экологические шкалы.....	60
3. Эколого-ценотические и эколого-морфологические группы	67
VIII. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ (СТАТИСТИЧЕСКИЕ) МЕТОДЫ	74
1. Основные статистические показатели.....	75
2. Оценка встречаемости и ценотической роли вида	79
3. Оценка сходства сообществ	81
4. Анализ взаимосвязей между факторами и параметрами	86
Словарь основных терминов и понятий	96
Рекомендованная литература	100
Приложение 1. Геоботаническое описание лесного фитоценоза	104
Приложение 2. Значения критерия Стьюдента (t) при уровне значимости $p \leq 0.05$	106
Приложение 3. Основные виды сосудистых растений, мхов и лишайников северо-запада и средней полосы европейской части России	107
Приложение 4. Алфавитный список русских и латинских названий родов, семейств и отделов	160

ПРЕДИСЛОВИЕ

Геоботаника (от греч. *ge* — Земля и *botane* — растение, трава) — это наука о растительном покрове Земли, о разнообразии и закономерностях размещения на земной поверхности растительных сообществ. Неоднородность условий среды, многоуровневые системы взаимодействий растений друг с другом и со средой обитания приводят к формированию на конкретных территориях не случайных наборов видов, а фитоценозов. **Фитоценоз** (от греч. *phyton* — растение, *koinos* — общий), или растительное сообщество — это элементарный участок растительности, способный существовать самостоятельно вне имеющегося окружения. По определению В. Н. Сукачева, фитоценоз представляет собой совокупность растений на относительно однородном участке земной поверхности, находящейся в закономерном, исторически сложившемся сочетании друг с другом и средой обитания. Фитоценоз основан на общности освоения растениями ресурсов местообитания и сформирован в результате длительного отбора видов, способных к совместному существованию. Его состав и структура характеризуются наличием видов растений разной ценотической значимости и стратегии жизни, разных жизненных форм, неоднородностью сложения в горизонтальном (мозаичностью) и вертикальном (ярусностью) направлениях. Совокупность растительных сообществ (фитоценозов) составляет растительный покров, или растительность той или иной местности и всей планеты в целом.

Описание состава, строения и структуры фитоценозов является основополагающей задачей всех геоботанических и большинства экологических исследований. Применение общих методик к описанию и анализу растительного покрова позволяет сравнивать результаты, получаемые разными исследователями в разное время и в разных районах земного шара.

Геоботаническое исследование фитоценоза, как правило, начинаются с выполнения геоботанического описания. Если фитоценоз имеет небольшие размеры, то его разумно описывать в пределах естественных границ. В противном случае прибегают к методу заложения пробных площадей. Закладываемая пробная площадь традиционно имеет форму прямоугольника (квадрата), и ее размер неодинаков для разных типов растительности. Так, при исследовании лесов умеренного пояса принято закладывать пробные площади размером 400 м² (20×20 м), хотя в лесоводстве рекомендуют учетные площади 50×50 м (размер стороны квадрата, в два раза превышающий среднюю высоту деревьев I яруса), но в пределах такой большой площади бывает сложно вписаться в рамки одного фитоценоза. При описании травянистых сообществ (луговых или степных) рекомендуют использовать площадки 10×10 м, но удобнее проводить описания на площадках меньшего размера – 2×2 м или 4×4 м, закладывая при этом несколько площадок в одном фитоценозе. Рассмотрим порядок составления геоботанического описания на примере лесного фитоценоза, которое из-за наличия древесных ярусов является наиболее сложным.

После заложения пробной площади или выделения естественного контура проводят его разметку с помощью вешек и в специально подготовленном бланке (см. Приложение 1) указывают **размер, порядковый номер** геоботанического описания, **число, месяц и год** проведения работы, а также фамилии авторов, осуществляющих описание. Подчеркнем крайнюю важность всех этих, на первый взгляд незначительных, пунктов. Любое описание теряет свою объективность при отсутствии, например, указания на время его выполнения или на размер пробной площади. Так, от даты выполнения описания зависит отсутствие или наличие некоторых видов растений, их фенологическое состояние и ряд других характеристик фитоценоза.

Далее в бланк вносят сведения о **географическом положении** исследуемого участка в пределах административных единиц места проведения работ (область, район). Полезно представить и более детальные ориентиры — расстояние и направление от ближайшего населенного пункта — деревни, поселка — или географического объекта — реки, озера, горной вершины, позволяющие локализовать место сбора с точностью до нескольких километров (желательно в пределах круга радиусом 1–2 км). В настоящее время разумно и оправданно для уточнения географических координат и высоты над уровнем моря использовать GPS-навигатор. Знание точных координат позволит в дальнейшем сделать повторные описания в пределах тех же пробных площадей.

В число наиболее важных характеристик среды, которые необходимо отметить при проведении исследования, входит описание **рельефа** с выявлением основных его форм: равнина (уклон менее 1°), холм (относительная высота до 200 м), гора (высота более 500 м) и склоны. Склоны характеризуются крутизной: пологие (уклон

2–7°), покатые (7–15°), крутые (15–40°) и обрывистые (уклон свыше 40°). Кроме того, необходимо отметить экспозицию склона и место расположения площади по отношению к его подножию или вершине.

При проведении описания должны быть отмечены элементы *макрорельефа* (горизонтальное простираие от 200 м до 10 км и более). К числу таких элементов принадлежат, например, горный хребет, долина реки, водораздельная поверхность между двумя смежными речками и т. п. Следующими по размерности идут формы *мезорельефа* (их поперечник измеряется десятками или несколькими сотнями метров, а разность высот — метрами). Это террасы и гривы поймы, песчаные гряды, лощины и балки на склонах, дюны, моренные холмы, овраги и т. п. Наиболее мелкие формы рельефа, размеры которых не превышают нескольких метров и, как правило, выявляются в рамках пробной площади, получили название *микрорельефа*. Сюда относятся, в частности, степные блюдцеобразные понижения, прирусловые валы, западины и западинки, невысокие песчаные холмы и т. п.

Другим важным показателем условий местообитания являются тип и степень его *увлажнения*. *Тип увлажнения* зависит от положения пробной площади в рельефе и определяется по преобладающему источнику водного питания (*атмосферное, натежное, грунтовое*). При определении *степени увлажнения* обычно руководствуются влажностью почвы. По степени увлажнения различают пять ступеней: сухая, свежая, влажная, сырая, мокрая почва. *Сухая* почва пылит, присутствие влаги в ней на ощупь не ощущается, не холодит руку. *Свежая* почва холодит руку, не пылит, при подсыхании немного светлеет. *Влажная* почва — на ощупь явно ощущается влага, проба увлажняет бумагу, при подсыхании значительно светлеет и сохраняет форму, приданную ей при сжатии рукой. *Сырая* почва при сжимании в руке превращается в тестообразную массу, а вода смачивает руку, но не сочится между пальцами. При сжимании в руке *мокрой* почвы из нее выделяется вода. Можно ограничиться и общими указаниями на степень увлажнения: нормальное, избыточное, недостаточное.

Важно также провести описание подстилки, указав *мощность* ее слоя (в сантиметрах), *состав* слагающих ее компонентов (хвоя или листья древесных пород, войлок и ветошь злаков и т. д.), *степень покрытия* и *пространственное распределение*, которое может быть равномерным, фрагментарным или пятнами, например, у стволов деревьев.

Особое внимание необходимо уделить характеристике *антропогенного влияния* на фитоценоз, отметив основные формы хозяйственной деятельности, если таковые имеются (например, сенокошение или выпас, вырубка с указанием ее давности, мелиоративные мероприятия), наличие троп и дорог, близость поселений и т. д. Важно отметить и *зоогенное влияние*, которое может быть представлено, например, пороями кабанов, кротовинами или слепышинами, муравейниками, колониями цапель или грачей. В качестве дополнительных замечаний к характеристике среды полезно отмечать какие-либо специфические черты местообитания (наличие выходов карбонатных пород, присутствие моренных валунов, развеваемых песков, пней и поваленных стволов деревьев и др.).

После краткой характеристики условий местообитания следует *поярусное описание растительности*. Для лесных сообществ это описание начинают с *древостоя*. Первым делом определяется *общая сомкнутость* (проекция) *крон* — суммарная площадь проекций крон деревьев без учета просветов внутри крон, отнесенная

к площади участка. От этого показателя зависит световой режим под пологом леса, он же дает представление о густоте древостоя. Степень сомкнутости крон определяют на глаз в долях: за единицу принимают такую степень сомкнутости, при которой просветы между кронами либо практически отсутствуют, либо не превышают 0.1 (10%) — соответственно сумма проекций крон занимает более 0.9 (90% площади), просветы внутри самих крон при этом в расчет не принимаются. Для объективного определения этого показателя нельзя ограничиться его значением в одном месте пробной площади — необходимо провести несколько визуальных учетов. Только после этого делается окончательное заключение. Полезно оценить и *сквозистость древесного полога* — этот показатель в некоторой степени противоположен сомкнутости, но в то же время не является ее обратным значением*. Сквозистость рассчитывается как площадь всех просветов в пологе древостоя (включая просветы внутри кроны), отнесенная на мысленную полусферу над любой точкой под пологом леса и выраженная в процентах. Сквозистость может быть измерена специальным прибором сквозистометром или цифровым фотоаппаратом. При использовании фотоаппарата его объектив разворачивают строго вертикально вверх и проводят съемку полога на фоне небесной полусферы, затем полученные кадры выводят на экран монитора и оценивают относительную площадь, занимаемую просветами, в процентах. Оценку просветов можно проводить визуально или воспользоваться компьютерной программой ImageJ.

На следующем этапе устанавливают породный *состав древостоя*, для этого в описание заносят все отмеченные виды деревьев, желательно в порядке их доминирования. В сложных древостоях может быть несколько *ярусов*. Верхний ярус образуют деревья первой величины: сосна (р. *Pinus*), ель (р. *Picea*), пихта (р. *Abies*), береза (р. *Betula*), дуб (р. *Quercus*). Нижние ярусы слагают молодое поколение деревьев первой величины и деревья второй величины: рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), груша лесная (*Pyrus pyraeaster*), ольха серая (*Alnus incana*) (иногда эти породы относят к ярусу подлеска). Нумерация ярусов, начиная с верхнего, производится римскими цифрами. Затем для каждой породы внутри своего яруса с помощью высотомера определяют среднюю и максимальную высоту, а с помощью мерной вилки или портновского метра — максимальный и средний диаметр стволов на высоте 1.3 м, т. е. примерно на уровне груди человека. Средняя высота породы в конкретном фитоценозе определяется как среднее арифметическое высоты нескольких стволов среднего диаметра.

Следующий этап — определение *группы возраста* древостоя. Поскольку абсолютный возраст деревьев может быть определен путем подсчета годовичных колец на свежих пнях или, для стоящих на корню экземпляров, с помощью специального возрастного бура, можно ограничиться отнесением древостоев к так называемым *классам возраста*. Для хвойных и широколиственных пород класс возраста определен периодом в 20, а для мелколиственных — в 10 лет (табл. 1). Среди осинников спелыми считаются 51–60-летние древостои, а среди сосняков — 81–100-летние. Перестойными считаются насаждения, которые в основном прекратили свой рост, приобрели признаки старения и отмирают.

После этого на пробной площади производят подсчет *количества стволов* каждой породы. Во избежание ошибок при пересчете на каждом учтенном стволе де-

* Ипатов В. С. Описание фитоценоза. СПб, 1998. 93 с.

Таблица 1. Разделение древесных пород на классы возраста

Древесные породы	Классы возраста (лет)					
	Молодняк	Жердняк	Средневозрастные	Приспевающие	Спелые	Перестойные
Хвойные	до 20	21–40	41–60	61–80	81–100	более 100
Широколиственные	до 20	21–40	41–80	81–100	101–120	более 100
Мелколиственные	до 10	11–20	21–40	41–50	51–60	более 60

лают пометку мелом. Далее рассчитывают долю каждого вида деревьев и *формулу состава древостоя*. Для составления формулы древостоя разумно воспользоваться полнотомером Биттерлиха, который служит для определения *суммы площадей поперечных сечений* на высоте груди (1,3 м) всех деревьев насаждения или отдельного яруса в квадратных метрах на один гектар. Поскольку в естественных лесных фитоценозах деревья распределены неравномерно, то для выявления истинной суммы площадей сечений необходимо делать замеры в нескольких точках (например, в пяти). Расчет суммы площадей сечений по породам позволит правильно вывести формулу древостоя. Участие каждого вида в древостое рассчитывают в процентах, делят на 10 и округляют до целого значения. Если участие вида составляет меньше 10 %, в формуле присутствие этой породы отмечается не цифрой, а знаком «+». Сумма коэффициентов участия пород в формуле древостоя должна быть равна 10. Сами породы обозначают начальными буквами их наименований: С — сосна; Е — ель; Д — дуб; Кл — клен; Лп — липа; Ос — осина; Б (б) — береза бородавчатая; Б (п) — береза пушистая; Ол (ч) — ольха черная; Ол (с) — ольха серая; Ч — черемуха. Для чистого сосняка формула древостоя будет 10С, для сосново-елового леса с участием березы пушистой может выглядеть как 7Е 3С + Б(п).

После описания древостоя переходят к характеристике *возобновления* пород (всходов и подроста). В лесоводческой практике всходами принято считать одно- и двухлетние деревца (к ним относят все растения высотой до 10 см), а подростом — не достигшие четверти или половины высоты взрослых деревьев. Описание возобновления заключается в установлении степени его *сомкнутости* (аналогично тому, как это делается для деревьев), *породного состава* и для каждой породы — преобладающей *высоты*, главенствующего *возраста* (при необходимости нужно указать его нижний и верхний пределы), *состояния* или *жизненности* (перспективности, т.е. возможности достижения в этих условиях взрослого состояния). Молодое поколение древостоя может быть представлено особями разной высоты, поэтому его *обилие* удобно оценивать отдельно по высотным рангам: 7–10 см — всходы (как правило, в возрасте до 2 лет), 10–50 см — подсед, выше 50 см — подрост, используя 4-балльную шкалу: густо, средне, редко, единично (табл. 2). Важно при этом отметить и способ возобновления: семенное или вегетативное (в виде поросли на пнях или отпрысков на корнях взрослых деревьев).

Во многих типах лесных сообществ получает развитие *ярус подлеска*, изучение которого также начинается с определения степени *сомкнутости*, представляющей горизонтальную проекцию всех надземных частей кустарников и низкоствольных деревьев. После этого последовательно дается характеристика всех пород, составляющих подлесок. Среди характеристик каждой из них — преобладающая *высота*, ха-

Таблица 2. Интенсивность возобновления и шкала обилия подроста, подседа и всходов

Возобновление (балл)	Обилие	Подрост		Подсед			Всходы		
		тыс./га	16 м ²	тыс./га	4 м ²	1 м ²	тыс./га	4 м ²	1 м ²
Хорошее (4)	Густо	> 10	> 16	> 40	> 16	4	> 80	> 32	8
Удовлетворительное (3)	Средне	2,5–10	4–16	10–40	4–16	1–4	20–80	8–32	2–8
Слабое (2)	Редко	≤ 2,5	≤ 4	≤ 10	≤ 4	≤ 1	≤ 20	≤ 8	≤ 2
Неудовлетворительное (1)	Единично	Отдельные экземпляры на пробной площади							

ракетер размещения (групповое или равномерное), *обилие*, или общее число кустов, приходящееся на единицу площади. Определение этого показателя, служащего выражением густоты подлеска, сводится к подсчету общего количества экземпляров кустарников (без разграничения их видовой принадлежности) на квадратной площадке определенных размеров (чаще всего 25 м² или 100 м² — в зависимости от размерной категории господствующего вида) в пределах пробной площади.

Характеристику растительности **напочвенного покрова** начинают с оценки **общего проективного покрытия (ПП)** всех образующих его ярусов. И только затем определяют общее покрытие **травяно-кустарничкового** и **мохово-лишайникового яруса** в лесу и на болоте (или травяного на лугу). Для каждого из них составляют видовой список и указывают **проективное покрытие по видам** — площадь горизонтальной проекции надземных частей растений (за вычетом просветов между листьями и ветвями) к общей площади, принимаемой за 100 % (более подробно оценка обилия видов представлена в разделе VI «Ценотический состав растительных сообществ»). Оценка проективного покрытия по ярусам и видам напочвенного покрова осуществляется визуально и несет большую погрешность. Точность учета может быть значительно увеличена путем вычленения на пробной площади более мелких учетных участков. С этой целью, используя геоботанические рамки, закладывают учетные площадки. Рамки традиционно имеют форму квадрата. Их размеры зависят от характера напочвенного покрова и задач исследования, чаще всего используют рамки 0.1 м², 0.25 м², 1 м². Число закладываемых учетных площадок на пробной площади определяется задачами исследования, но не должно быть меньше 10. В пределах рамки учитывают общее проективное покрытие и покрытие всех видов, а затем вычисляют их среднее значение на всей пробной площади. Аналогично в пределах тех же учетных площадок проводят описание мохово-лишайникового покрова. В ходе геоботанического описания крайне важно уделить особое внимание выявлению флористического состава, так как именно он станет основой для дальнейшего анализа растительности. Составление списка видов лучше всего начинать с какого-нибудь угла пробной площади, записывая сначала все растения, попадающие в поле зрения. Далее, медленно передвигаясь по сторонам квадрата, список дополнять новыми видами.

Кроме проективных покрытий растений, полезно указать **аспект**, представляющий собой внешний вид (физиономичность) сообщества. При этом отмечают окраску и перечень растений, его образующих. Например: в июньском еловом лесу аспект зеленый с белыми пятнами цветущего майника двулистного (*Maianthemum bifolium*) и седмичника европейского (*Trientalis europaea*), а на лугу аспект желтый из-

за лютика едкого (*Ranunculus acris*) и купальницы европейской (*Trollius europaeus*). В луговых сообществах определение аспекта нередко позволяет выявить контуры фитоценозов.

Наконец, в разделе «Общие замечания для всего фитоценоза» стоит указать подмеченные при проведении описания особенности: заключение о первичности или вторичности современного растительного покрова пробной площади, проявление влияний верхних ярусов на нижние, возможные причины мозаичности или клинальности в строении растительного покрова и т. д., словом, все те наблюдения, которые облегчат дальнейшую обработку многочисленных бланков описаний.

II. ВИДОВОЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Видовой состав растительных сообществ, или списки видов растений, произрастающих в них, является важнейшей характеристикой фитоценозов. По образному выражению профессора Санкт-Петербургского университета, признанного российского геоботаника В.С.Ипатова: «Список видов для геоботаника есть не что иное, как азбука, из которой при описании сообществ исследователь складывает слова и предложения». Несмотря на то, что наибольшее значение в сообществе имеют преобладающие по обилию виды, при описании видового состава необходимо учитывать по возможности все виды растений. Дело в том, что среди видов, количественно играющих в фитоценозе незначительную роль, могут оказаться такие, которые своим присутствием указывают на определенные особенности условий среды и историю формирования сообщества. Например, присутствие на лугу даже в малом количестве лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta*) свидетельствует о невысоком почвенном плодородии. Такие виды растений Л.Г.Раменский назвал *детерминантными*, т.е. определяющими. Сейчас более распространено понятие *индикаторные* виды, или виды растений, по наличию которых можно качественно или количественно оценивать условия (факторы) внешней среды. Объектами индикации могут быть различные факторы среды: почвенные характеристики, типы подстилающих горных пород, уровень залегания подземных вод и т.п. Например, индикаторными видами по фактору повышенного содержания в почве соединений азота являются крапива двудомная (*Urtica dioica*), чистотел большой (*Chelidonium majus*) и малина обыкновенная (*Rubus idaeus*). Присутствие в составе растительного покрова одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*) свидетельствует о глинистом или суглинистом механическом составе почвы, а наличие лютика ползучего (*Ranunculus repens*), осоки острой (*Carex acuta*) или мяты полевой (*Mentha arvensis*) говорит о переувлажнении почвы. Преобладающие же в сообществе виды обычно находят в нем оптимальные для себя условия и поэтому менее чувствительны к некоторым перепадам условий среды, хотя определенное детерминирующее значение имеют, конечно, и они.

Анализ видового состава дает возможность в той или иной мере раскрыть причину формирования фитоценоза и даже заглянуть в его прошлое. Так, в еловых лесах Ленинградской области встречается ветреничка дубравная (*Anemonoides nemorosa*), что указывает на почвенное богатство и может свидетельствовать о том, что раньше здесь могли произрастать и другие неморальные виды, в том числе и деревья — дуб (р. *Quercus*), ясень (р. *Fraxinus*), клен (р. *Acer*), липа (р. *Tilia*). Ветреничка же, оказавшись более устойчивой к новым условиям, в частности к смене лесообразующих пород, смогла сохранить свое положение. Некоторые исследователи, в частности П.Д.Ярошенко (1969), рассматривают ветреничку как исторический детерминант, отражающий условия среды в прошлом, в данном случае — реликт атлантического

(неморального) периода, который был 6000 лет назад и считается «климатическим оптимумом».

Существенным признаком фитоценоза служит количество видов. Общее число видов на весь фитоценоз определяет **видовое богатство**. Другой показатель получается при расчете среднего количества видов на единицу площади, например на квадрат размером 10×10 м (100 м²) или 1×1 м (1 м²). Количество видов на единице площади называют **видовой насыщенностью**. В разных типах фитоценозов обнаруживаются большие различия в значениях этого показателя (табл. 3).

Таблица 3. Видовая насыщенность фитоценозов средней полосы России

Тип фитоценоза	Число видов на 100 м ²
Сенокосные степи	70–90
Сенокосные луга	40–60
Пастбищные луга	20–30
Широколиственные леса	25–40
Хвойные леса	5–25
Сфагновые болота	10–20
Рудеральные сообщества	5–15

Количество видов в фитоценозе определяют многие факторы, например:

1) видовой пул (потенциальный приток диаспор), который определяется общим запасом флоры района и возможностью поступления ее зачатков;

2) экотоп (условия среды); представляет собой настоящее «сито» — чем благоприятнее условия, тем крупнее ячейки сита и тем большее количество видов может произрастать на данной территории;

3) ценотоп (фитоценотический отбор); определяется системой взаимоотношений между видами растений и может приводить к изживанию, ограничению или благоприятствованию одних другими*;

4) гетерогенность среды — чем выше неоднородность среды, тем больше возможностей для произрастания разных видов и тем больше видовое разнообразие;

5) история формирования фитоценоза и его возраст;

6) хозяйственная деятельность человека; может как увеличивать видовое богатство в результате увеличения гетерогенности среды или появления адвентивных (заносных) видов, так и сокращать его из-за избыточной эксплуатации природных ресурсов. Разведение на больших площадях монокультур, чрезмерный выпас скота, многократное выкашивание, нерегулируемый сбор лекарственного сырья — все это может привести к обеднению флоры.

Следует отметить, что чаще всего наиболее флористически богатые фитоценозы возникают в тех случаях, когда ни один вид растений сообщества не является абсолютным доминантом, т. е. не использует ресурсы в большей степени, чем другие виды, и там, где перечисленные выше факторы накладываются один на другой.

В Российской Федерации наибольшее видовое богатство характерно для фитоценозов южной части Дальнего Востока (южнее 50° с. ш.) — в Приморье, где за-

* Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997, 1999. 316 с.

фиксировано 1850 видов сосудистых растений, из них 460 видов встречается только в этом регионе, а флористические списки отдельных фитоценозов насчитывают более 100 видов. Этот район отличается оптимальными климатическими показателями: большим количеством осадков и высоким уровнем сумм положительных температур. Кроме того, здесь наблюдается большое разнообразие ландшафтов: речные долины перемежаются с возвышенностями, горами и приморскими пляжами. Видовое богатство на юге российского Дальнего Востока определяется не только современным разнообразием экотопов, но и историческими процессами. В частности, древностью экосистем, частично сохранившихся с голоцена, наличием «малых» миграционных путей, способствовавших сбережению разнообразия растений всей пратерритории, наличием «больших» миграционных путей и мостов суши, обеспечивавших в сухом позднем плейстоцене переселение видов с запада и пополнение флор даурско-монгольскими степными видами. Кроме того, возвращение утраченных в холодные периоды видов в результате миграции с юга из рефугиумов, наличие убежищ от огня способствовало формированию уникальных для России по видовому богатству фитоценозов*.

В противоположность флоре юга Дальнего Востока флора северных территорий, например центральной части Чукотского полуострова, значительно беднее и насчитывает 300 видов сосудистых растений, что отражается и во флористической бедности отдельных растительных сообществ (10–15 видов). Здесь основными факторами, лимитирующими видовое разнообразие, являются суровость условий Крайнего Севера и исторически недавнее заселение полуострова современной растительностью.

Особенно низкое видовое богатство характерно для растительных сообществ, сформированных в условиях какого-либо ярко выраженного лимитирующего фактора, например на солончаках, где видовой список обычно ограничивается 10 видами. Высокая концентрация растворимых солей в корнеобитаемом слое создает для растений совершенно специфические условия, которых большинство видов не переносит. В таких условиях могут произрастать лишь организмы, имеющие приспособления к жизни при высокой засоленности грунта. Такие растения называют галофитами (от греч. *галос* — соль).

Как отмечалось выше, важная роль в определении видового состава растительных сообществ принадлежит самой растительности, осуществляющей ценотический отбор. Это ярко проявляется, когда фитоценоз формируется под воздействием мощного эдификатора, например ели (р. *Picea*). Под пологом елового леса, в условиях сильного затенения и обильного хвойного опада, находят себе убежище немногие виды. И видовое разнообразие здесь ограничивается 5–20 видами. В то время как в сообществе более слабого эдификатора — березы (р. *Betula*) — может произрастать более 50 видов.

Несмотря на разнообразие факторов, определяющих видовое богатство, за основу можно взять следующее положение: чем ближе условия к экстремальным для жизни растений, тем беднее флора растительных сообществ.

* Урусов В. М., Лобанова И. И., Варченко Л. И. Хвойные российского Дальнего Востока — ценные объекты изучения, охраны, разведения и использования. Владивосток: Дальнаука, 2007. 440 с.

III. СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ЭЛЕМЕНТАМ И ХОЗЯЙСТВЕННЫМ ГРУППАМ

Современное состояние растительного покрова и его облик базируются на принципе обусловленности и определены историческими процессами развития растений и растительности в теснейшей связи с меняющимися с течением времени и всегда обладающими могущественным влиянием на него условиями среды. Принцип обусловленности находит свое прямое отражение в разделении флоры на географические элементы.

1. СОСТАВ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ЭЛЕМЕНТАМ

Анализ флористического состава фитоценозов по географическим элементам (или «геоэлементам», по Ю. Д. Клеопову, 1990) предполагает выделение видов, имеющих более или менее одинаковые ареалы в центральной части, приуроченные к основным ботанико-географическим зонам. Выделение географических элементов — распространенный и фактически обязательный этап анализа флоры. Однако в этой области царит разноречивость взглядов, что подчас делает результаты анализа трудно сопоставимыми. Наиболее распространенным является разделение основного числа видов в пределах средней полосы европейской России на следующие географические элементы: гипоарктический, бореальный, неморальный, степной.

Гипоарктические (субарктические) виды — характерные представители арктической флоры, преобладающие в тундре, лесотундре и заходящие в тайгу. Эта немногочисленная в средней полосе группа произрастает преимущественно на верховых болотах и включает в себя такие виды, как: береза карликовая (*Betula nana*), водяника черная (*Empetrum nigrum*), багульник болотный (*Ledum palustre*), подбел многолистный (*Andromeda polifolia*), клюква мелкоплодная (*Oxycoccus microcarpus*), морошка (*Rubus chamaemorus*), виды пушиц (р. *Eriophorum*) и некоторые другие. Нередко субарктические элементы имеют также фрагменты ареалов в альпийском поясе гор Европы и Сибири. Такие виды относят к **аркто-альпийским** элементам. Это, например, родиола розовая (*Rhodiola rosea*), ива травянистая (*Salix herbacea*).

Бореальные виды являются основными компонентами обширной таежной зоны, протянувшейся через всю Северную Европу и Сибирь, они частично заходят в тундру, в смешанные и широколиственные леса. Их роль в сложении сообществ средней полосы намного больше, чем представителей предыдущего флороэлемента. Из древесных бореальных видов широкое распространение имеют сосна (р. *Pinus*), ель (р. *Picea*), пихта (р. *Abies*); береза повислая (*Betula pendula*) и пушистая (*B. pubescens*); осина обыкновенная (*Populus tremula*); ольха серая (*Alnus incana*); черемуха обыкновенная (*Padus avium*); ива козья (*Salix caprea*), пятитычинковая (*S. pentandra*), остролистная (*S. acutifolia*); крушина ломкая (*Frangula alnus*); малина

Учебное издание

Марина Юрьевна Тиходеева, Вера Христовна Лебедева

ПРАКТИЧЕСКАЯ ГЕОБОТАНИКА
(АНАЛИЗ СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ)

Учебное пособие

Редактор *Т. Н. Пескова*
Компьютерная верстка *Ю. Ю. Тауриной*

Подписано в печать 10.12.15. Формат 70×100 1/16.
Печать офсетная. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 13,49. Тираж 200 экз. (1-й завод). Заказ № 176.

Издательство Санкт-Петербургского университета.
199004, С.-Петербург, В.О., 6-я линия, 11/21.
Тел./факс (812)328-44-22
E-mail: info@unipress.ru
www.unipress.ru

Типография Издательства СПбГУ.
199061, С.-Петербург, Средний пр., 41.