

ФИТОРАЗНООБРАЗИЕ: ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ, СИНТАКСОНОМИЯ, СИСТЕМА ОХРАНЫ

Б.М. Миркин¹, Л.Г. Наумова²

¹*Уфимский институт биологии РАН*

²*Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы;
leniza.gumerovna@yandex.ru*

Рассматривается феноменологическая модель влияния экологических факторов на видовое богатство растительных сообществ. Подчёркивается ведущая роль эконопа, который может влиять на видовое богатство прямо (в экстремальных условиях среды) или опосредованно (через характер доминантов, биологическую продукцию и режим конкуренции в сообществе). Видовое богатство растительных сообществ формирует многомерный континуум, который может быть разделён на однородные части с использованием синтаксономии. Обсуждаются результаты сравнительного анализа принципов построения синтаксономии и таксономии. Рассмотрена история распространения подхода Браун-Бланке в мире, СССР и России, охарактеризованы основные синтаксономические центры России. Показана роль синтаксономии на основе подхода Браун-Бланке для создания Зелёных книг.

THE PHYTODIVERSITY: FACTORS OF ITS FORMING, SYNTAXONOMY, AND CONSERVATION SYSTEM

B.M. Mirkin¹, L.G. Naumova²

¹*Ufa Institute of Biology RAS*

²*M. Akmulla Bashkirian State Pedagogical University, Ufa;
leniza.gumerovna@yandex.ru*

The problems of phytodiversity (diversity of high plants and their communities) are discussed. A phenomenological model of the factors shaping plant community species richness (PCSR) is proposed proceeded from an assumption of impossibility to create a universal algorithm for predicting results of the interactions between PCSR and environment conditions. The main factor determining PCSR is the ecotope (habitat), i.e. a complex of abiotic environmental factors treated as an “abiotic matrix”. Ecotope may influence PCSR directly (if environmental conditions are extreme)

or indirectly through the nature of domination, biological productivity, and competition mode. PCSR decreases with the growing influence of dominants, the increase in biological productivity, and the strengthening of the competition mode. The effect of dominants may be corrected by impact of phytophages and pathogens. Besides these major factors influencing PCSR, there are many secondary factors, namely species pool of territory, island effect, ecotone effect, successional status (stage of autogenic or allogenic succession), level of disturbance, etc.

PCSR forms a complex continuum that may be divided into parts with similar significance of PCSR, which results in syntaxonomy, i. e. plant community classifications. The best variant of syntaxonomy can be achieved by using the Braun-Blanquet approach. Comparison of syntaxonomy and taxonomy proper shows that the former is more conventional than the latter due to the fact that plant communities are of continuous nature.

The Braun-Blanquet approach, appeared in the 1920s, represents today the most widely acknowledged system of plant community classification in Europe and in Japan. The spread of this approach in the USSR and Russia began only in the 1960s, when the political climate became more favorable for international collaboration of the Soviet and foreign scientists. Three periods in the development of this approach are recognized.

1. A period of palliative approaches (1960 to 1980). At this time the Soviet phytocoenologists tried to unite Russian dominant approach and floristic approach of Braun-Blanquet. The result of this “cocktail” was unsuccessful, but during this period, Soviet scientists realized the need for the use of Braun-Blanquet approach.

2. A period of transition to the strict Braun-Blanquet approach adoption (1981 to 2000). The Sixth all-Union Conference on the vegetation classification in Ufa (1981) played an important role in the shifting of the Soviet phytocoenologists to consistent use of the Braun-Blanquet approach. Resolution of this conference contained recommendation for Soviet phytocoenologists to proceed to the strict adoption of the Braun-Blanquet classification method. Assimilation of this method appeared to be successful, but its development was hampered by the lack of a special reference book for publications of the papers with phytosociological tables.

3. The modern period (since 2000) was initiated by organization of the journal “Vegetation of Russia”. Russian syntaxonomy showed a rapid growth in this period. High syntaxa prodromus of the Russian vegetation (Ermakov, 2012) included 80 classes, 169 orders and 377 alliances, with the number of new units recognized being 22, 71, and 207, respectively. Several productive syntaxonomic centers were formed in the regions of St. Petersburg, Far East and Siberia, Ufa, Bryansk, and Volga (Mirkin, Ermakov, 2010). In addition, a number of syntaxonomists work productively in Moscow, Rostov, Kursk and other cities.

Syntaxonomy is the best scientific base for creating Green books (lists of rare plant communities). The first Green book based on the strict application of the Braun-Blanquet approach was prepared by Bryansk syntaxonomists, who identified about 40 conservation units (Bulokhov, 2012).

Principles of the project “Green book of Bashkortostan Republic vegetation” are discussed herewith.

Биоразнообразие имеет многомерную ценность (Примак, 2002; Тишков, 2005): это многоуровневый феномен, включающий разнообразие особей в популяциях, популяций, видов, сообществ и экосистем разного территориального ранга. Важнейшей составляющей биоразнообразия является фиторазнообразие, т. е. разнообразие автотрофных (в первую очередь высших) растений. Фиторазнообразие имеет не только самостоятельную ценность, но и выступает в роли биологической «матрицы» для существования гетеротрофных организмов и их сообществ. Этим объясняется тот повышенный интерес, который проявляет научное сообщество к проблеме сохранения фиторазнообразия, в первую очередь на уровне растительных сообществ (РС). Для решения этой проблемы необходимо выявить факторы, определяющие видовое богатство РС (ВБРС, альфа-разнообразие) и разработать их классификацию (синтаксономию). Синтаксономия позволяет проводить инвентаризацию РС и выявлять те из них, которые нуждаются в охране.

В настоящей статье рассматриваются следующие вопросы: а) феноменологическая модель ВБРС, б) сравнительный анализ принципов построения синтаксономии и таксономии, в) история и современное состояние классификации РС на основе подхода Браун-Бланке в мире, СССР и России, г) значение синтаксономии для составления Зелёных книг и организации системы особо охраняемых природных территорий.

1. Феноменологическая модель видового богатства растительных сообществ

Выдающийся эколог XX в. Р.Х. Уиттекер (1980) считал, что разработать алго-

ритм, объясняющий ВБРС, невозможно, поскольку факторы, формирующие этот феномен, многочисленны и находятся в сложном и неаддитивном взаимодействии. При этом ВБ разных РС формируется при участии разных факторов. Однако попытки сформулировать гипотезы формирования ВБРС (о теории речь никогда не шла) были достаточно многочисленными. Так, М. Палмер (Palmer, 1994) упоминает более 100 гипотез.

В 2000-е гг. процесс формулирования гипотез формирования ВБРС прекратился. Фитоценологам стало очевидным, что объяснить формирование феномена ВБРС в рамках «универсальной» гипотезы невозможно. В последние годы при изучении ВБРС сформировалась «новая парадигма» (Grime, 2006), которая ориентирует исследователей на изучение ВБРС не в природных условиях, а при экспериментах: воздействие на РС регулированием условий среды (удобрение, полив и др.), реципрокной пересадкой видов из одного РС в другое, удалением доминатов, подсевом новых видов и т. д. (Tilman, 1997; Онопченко, 2013; и мн. др.). Однако, Дж. Грайм подчеркнул (Grime, 2006), что экстраполяция результатов экспериментов на природные сообщества возможна не всегда.

Нами предложена феноменологическая модель (рис.) влияния основных факторов на формирование ВБРС (Миркин, Наумова, 2012). Кратко рассмотрим эти факторы.

Экотоп («абиотическая матрица») является главным фактором, определяющим ВБРС. Он может влиять непосредственно, если условия неблагоприятны, т. е. выступать непосредственно в роли «средового сита» (например, в пустынях, на солончаках, в водной среде), а также опосредованно.

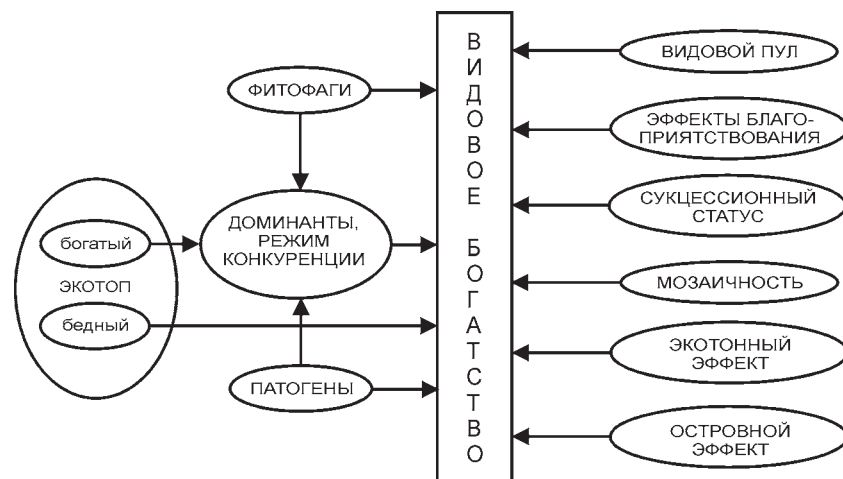


Рис. Основные факторы, которые могут влиять на видовое богатство растительных сообществ

Fig. The main factors that may have an impact on the species richness of the plant communities

Доминанты, биологическая продукция и режим конкуренции. Опосредованное влияние экотопа осуществляется в благоприятных условиях среды через состав доминантов, их биологическую продукцию и общий режим конкуренции. При этом, чем выше уровень конкуренции и биологическая продукция, тем сильнее опосредованное влияние экотопа и ниже ВБРС (Waide et al., 1999; Pausas, Austin, 2001). Впрочем, при низкой биологической продукции улучшение условий среды может повышать одновременно и продуктивность и ВБРС.

Фитофаги. Влияние доминантов может быть снижено под действием фитофагов и патогенов. Особенно велика роль фитофагов в степях и саваннах, где при их отсутствии происходит снижение ВБРС и деградация РС. Например, в Зауралье Башкортостана в 1990–2000-е гг. вследствие снижения поголовья скота на многих участках, удалённых от населённых пунктов, снизилось обилие

ковылей, разрослись степные кустарники и корневищные злаки (особенно *Calamagrostis epigeios*). Это привело к снижению ВБРС.

Патогены. Как и фитофаги, патогены могут влиять на состав доминантов. Так, в тропических лесах доминированию видов деревьев препятствуют специфические виды патогенных грибов (Bell et al., 2006), что является одной из причин высокого видового разнообразия деревьев в этих РС. Такую же роль, как патогены, могут играть растения-паразиты и полупаразиты (Bardgett et al., 2006), которые сдерживают разрастание доминантов и таким образом повышают ВБРС.

На ВБРС оказывают влияние и факторы «второго порядка».

Видовой пул — богатство флоры региона. Роль этого фактора подчеркивал создатель эстонской геоботанической школы Т. Липпмаа (Трасс, 1976). Этот вопрос активно обсуждается и в современной литературе (Biewer, Poschlod, 2005; и др.).

Влияние видового пула на ВБРС во многом зависит от наличия «транспортных средств» доставки диаспор. Отмечается большая роль гидрохории (Жиляев, 2005; Leng et al., 2010; Soomers et al., 2011; и др.). Для ВБРС рудеральной растительности большую роль играет анемохория (Riva, 2011).

Островной эффект — степень изоляции РС, влияющей на обмен диаспорами с другими РС. Снижение ВБ в небольших изолированных РС вследствие различий скорости процессов вытеснения и поступления видов является достаточно изученным феноменом (MacArthur, Wilson, 1967; Акатов, 1999; Акатов и др., 2002; и др.). К примеру, «островами» являются степи на территории Башкирского государственного природного заповедника, которые отдалены от основных массивов степей Зауралья и Предуралья на 60–80 км. ВБРС этих степей на 15–20 видов меньше, чем у «неостровных» степей Зауралья (Жирнова и др., 2007).

Экотонный эффект, т. е. обогащение ВБРС за счёт перекрытия видовых комбинаций разных РС в зоне их контакта. По причине экотонного эффекта формируется высокое ВБРС остепнённых лугов (перекрытие видовых комбинаций лугов и степей). По той же причине ВБРС лесов Южного Урала на 10–20 видов выше, чем у их равнинных аналогов (перекрываются видовые комбинации неморальных, гемибореальных и бореальных лесов; Мартыненко, 2009).

Внутриценотические мозаики, которые превращают РС в калейдоскоп видов разных форм обратимой внутриценотической динамики в гапах и других микрогруппировках (Смирнова, 2004);

Сукцессионный статус. Этим понятием объединяется влияние любых сукцессий — автогенных первичных и вторичных

(восстановительных); аллогенных, антропогенных (выпас, рекреация, загрязнение и др.). Роль режима нарушений для повышения разнообразия видов с разными типами реагирования на влияние этого фактора специально рассмотрел Дж. Грайм (Grime, 2002, 2006). На ВБРС может влиять внедрение заносных инвазивных видов (Виноградова и др., 2010). Кроме того, ВБРС может отражать влияние геологической истории территории: скажем, чередование холодных и теплых периодов в плейстоцене и голоцене, что способствовало формированию «флористических коктейлей» из видов разной экологии.

Вследствие множественности факторов, влияющих на ВБРС, формируется многомерный континуум, разделить который до условно однородных частей можно только при классификации РС и построении синтаксономии. Наиболее эффективным способом классификации РС на сегодняшний день является подход Браун-Бланке (Миркин, Наумова, 2012).

2. Синтаксономия и таксономия

Синтаксономия (как и фитосоциология, Pignatti, 2010) берёт начало с 1910 г., когда на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе было принято определение растительной ассоциации, предложенное К. Флао и К. Шрётером (Ch. Flahault, C. Schrëter). Причём было подчеркнута, что в синтаксономии растительная ассоциация является полным аналогом вида в таксономии. Таким образом, авторы определения исходили из представлений о сходстве принципов синтаксономии и таксономии. Однако история развития синтаксономии показала, что между ней и таксономией есть глубокие различия.

Классификация, сложная для биологических объектов вообще, в случае РС

оказывается сверхсложной, так как они объединены в многомерный континуум. При таксономическом континууме на уровне организмов в признаковом пространстве имеются области, где растения распадаются на достаточно дискретные биологические виды, которые можно принять в качестве эталонов для разбиения на условные (таксономические) виды тех частей таксономического континуума, где он абсолютен (микровиды, виды-близнецы, виды-двойники, сингамеоны гибридизирующих полувидов и др.). На уровне РС таких эталонов практически нет, масштаб редукции (разбиения континуума на условные типы) задаётся самими исследователями из соображений осознанного (или чаще неосознанного) удобства использования получаемой системы.

Опираясь на богатый опыт таксономии, синтаксономия как наука о единицах растительности должна была искать свои методические подходы к выделению иерархических типов — синтаксонов. Самая развитая система синтаксономии сформировалась на основе классификационного подхода Браун-Бланке. Этот вариант синтаксономии рассмотрен в табл. 1.

Резюмируя содержание таблицы, подчеркнём следующее.

Различались основные направления поиска критериев для установления типов: таксономисты основывали свою систему на устойчивых морфологических и иных признаках, отражающих филогенетические закономерности формирования разнообразия; синтаксономисты — на отражении в растительности свойств экотопов и стадий сукцессии, которые являются главными организующими факторами её формирования. Архетипы синтаксонов, особенно высших рангов, достаточно «рыхлые», и потому далеко не всегда диагностические виды высших единиц

встречаются во всех РС низших единиц (растительных ассоциаций).

Синтаксономия не учитывает эволюцию растительности, но отражает сукцессионный статус РС — стадию аллогенной или автогенной восстановительной сукцессии. Таким образом, по своей природе синтаксономия является эколого-динамической.

3. История развития синтаксономии в мире

Р.Х. Уиттекер (Whittaker, 1962), рассмотрев состояние проблемы классификации РС в первой половине XX в., был поражён разнообразием использованных подходов и сделал вывод о том, что классификация растительности ближе к искусству, чем к науке. При этом он отметил, что из всех предложенных методов классификации наиболее перспективен флористический подход Ж. Браун-Бланке, который может стать основой консолидации усилий фитоценологов разных стран.

Распространение подхода Браун-Бланке в мире. Прогноз Р. Уиттекера подтвердился. Флористический подход при классификации РС («южная традиция», Whittaker, 1962), появившийся в 1920-е гг., оказался «агрессивным» в понимании Х.Х. Трасса (1976) и быстро распространился в большинстве стран Европы, включая и ареал Уппсальской школы, которая вплоть до начала 1930-х гг. использовала принципы классификации по доминантам (представляла «северную традицию», Whittaker, 1962). В 1950-е гг. подход Браун-Бланке распространился в Японии (Miyawaki, 2010).

Что касается американских континентов и Австралии, то в этих регионах подход Браун-Бланке развивался по «очаговому принципу». При этом если исключить

Табл. 1. Сравнение таксономии и синтаксономии.
Table 1. Comparison of taxonomy and syntaxonomy.

Признак	Таксономия	Синтаксономия
Объект классификации	Реально существующие особи растений или их части у вегетивноподвижных видов	РС — условно ограниченные и условно однородные части континуума
Признаки классификации	<i>Основные:</i> строение генеративных органов, вегетативные признаки (включая габитус растения). <i>Дополнительные:</i> условия местообитания, тип РС, географический район	<i>Основные:</i> флористический состав и физиономия. <i>Дополнительные:</i> условия местообитания, географический район
Соотношение непрерывности и дискретности классифицируемого множества объектов	Единство дискретности и непрерывности при преобладании дискретности	Единство непрерывности и дискретности при преобладании непрерывности
Фактический материал для классификации	Гербарные образцы (фиксированные растения или их части)	Геоботанические описания (списки видов на пробных площадках с указанием количественного участия видов)
Задача установления основной классификационной единицы	<i>Биологические виды</i> — группы репродуктивно изолированных растений с общим генофондом, морфологическим и экологическим сходством в пределах чётко очерченного ареала <i>Таксономические виды</i> — условно однородные и часто интерградирующие группы популяций с морфологическим и экологическим сходством и условно очерченным ареалом	Растительные ассоциации как условно однородные части синтаксономического континуума, представляющие его наиболее устойчивые и экологически контрастные сочетания видов, или стадии сукцессии в условно однородных местообитаниях и в пределах условно очерченного ареала
Охват классификацией разнообразия объектов	Полный. Каждый экземпляр относится к тому или иному таксономическому виду, реже он рассматривается как гибрид между двумя видами	Неполный. Часть РС синтаксономически интерпретируется, т. е. рассматривается как переход между синтаксонами
Принцип построения классификационной иерархии	Генетический и морфологический	Экологический (флористический и физиономический) и синдинамический

Табл. 1. Окончание.
Table 1. Ending.

Выраженность архетипа	Более или менее чёткая. Архетипы низших рангов включают большинство признаков архетипов высших рангов, число различающихся признаков архетипа по этой причине тем больше, чем ниже таксономический ранг	Как правило, нечёткая, особенно у синтаксонов высшего ранга. Включение признаков архетипов высших единиц в архетипы низших рангов неполное, зависимость возрастания числа признаков архетипа при понижении синтаксономического ранга прослеживается не всегда
Жёсткость иерархической системы	Высокая, особенно у рангов вид, семейство и класс, хотя в некоторых группах один и тот же таксон можно с равным успехом отнести к двум вышестоящим таксонам. Таксономическое скольжение отмечается нечасто	Как правило, низкая. Доля синтаксонов, которые с равным основанием можно отнести к двум или даже нескольким вышестоящим единицам, велика. Синтаксономическое скольжение достаточно обычно

работы канадского фитоценолога Дж. Лумана, то «очаги» возникали в результате деятельности европейских ученых (Р. Кнапп, А. Борхиди, Дж.М. Жеу, П. Гутте, Р. Томазелли и др.). Несколько активнее подход Браун-Бланке распространялся в Северной Африке, растительность которой близка к Европейскому Средиземноморью (Миркин, 1989).

Отсутствие интереса к флористической классификации на американских континентах и в Австралии было связано с традиционно прагматическими установками геоботаников этих стран. Они считали, что для организации системы использования и охраны растительности нет необходимости использовать флористический подход, который требует большого числа высококвалифицированных специалистов, полного знания флоры и трудоёмкой обработки геоботанических описаний. Для решения этих задач достаточно более простой

классификации по доминантам и типам местообитаний.

За последние десятилетия мало что изменилось. В юбилейном выпуске ежегодника «Braun-Blanquetia» (Pedrotti, 2010), который был посвящён столетию фитосоциологии, было опубликовано всего две «неевропейских» статьи — уже цитированная работа об истории фитосоциологии в Японии и статья об истории и современном состоянии флористического подхода в России (Mirkin, Ermakov, 2010).

Достоинства подхода Браун-Бланке. «Агрессивность» флористического подхода была связана с рядом его неоспоримых достоинств, которые позволяли преодолевать сложности классификации континуального объекта, каким является растительность. Эти достоинства таковы:

1) развитая методология редукции непрерывности до дискретности, которая проводится на всех этапах классификации

— рекогносцировочном, аналитическом, синтетическом, синтаксономическом;

2) оптимальная система классификационных критериев, которая отражает флористический состав; кроме того, как дополнительные критерии могут использоваться характер доминантов, экотоп и географические особенности синтаксонов;

3) информативность классификации, синтаксоны которой отражают условия среды и сукцессионный статус РС;

4) развитая синтаксономическая иерархия и свод правил наименования синтаксонов;

5) система документации результатов классификации фитосоциологическими таблицами.

4. Распространение подхода Браун-Бланке в СССР и России

Подход Браун-Бланке начал распространяться в СССР лишь после 1960 г., тем не менее, он «укоренился» в нашей стране достаточно легко. В этом проявились общие корни российской и европейской науки.

До 1960 г. в СССР было принято разделение науки на «передовую социалистическую» и «отсталую буржуазную», при этом подход Браун-Бланке, понятно, рассматривался как «буржуазный» и подвергался острой критике. А.П. Шенников (1941) назвал этот подход «абсурдным». Резко выступал против флористической классификации растительности Л.Г. Раменский (Миркин, Наумова, 2015). В распространении подхода Браун-Бланке в СССР и России можно различать три периода.

4.1. Период паллиатива (1960–1980 гг.)

После 1960 г. политический климат в стране изменился и подход Браун-Бланке

был признан полезным для советской науки. А.П. Шенников (1962) отметил достоинства подхода и целесообразность использования его в практике советских геоботаников.

Факторы «укоренения» подхода Браун-Бланке. Повышению интереса к подходу Браун-Бланке способствовали два события в советской геоботанике.

1. Лекции словацкого фитосоциолога М. Ружички в БИН АН СССР (1961–1962). Они собирали полную аудиторию и помогли многим геоботаникам понять достоинства флористической классификации. З.В. Карамышева (1967) по методике Браун-Бланке выполнила обработку геоботанических описаний степной растительности Северного Казахстана. К слову, интерес к подходу Браун-Бланке одного из авторов данной статьи (Б.М.М.) возник в результате контактов с М. Ружичкой.

2. Публикация монографии «Классификация растительности» (Александрова, 1969). В этой книге впервые в переводе на русский язык была приведена полная методика обработки геоботанических описаний по Х. Элленбергу в соответствии с установками Ж. Браун-Бланке.

Однако начать последовательно использовать установки флористической классификации советские геоботаники не спешили, так как находились под влиянием инерции традиционной классификации по доминантам и авторитета классиков отечественной геоботаники. Они пытались объединить принципы доминантной и флористической классификаций.

Судьба синтаксона «формация». Склонность к паллиативу наиболее полно проявилась при использовании синтаксона «формация» как объединения РС с общим доминантом.

«Формация» пришла в советскую геоботанику из лесной типологии В.Н. Сука-

чёва. При классификации лесов использование этой единицы было оправданно: деревья-доминанты устойчивы, часто являются эдификаторами и, кроме того, представляют наибольший хозяйственный интерес. При выделении растительных ассоциаций В.Н. Сукачёв использовал «каядер-типы» — объединения лесных РС с разными доминантами, но со сходным напочвенным покровом, индицирующим условия среды. Ассоциации одного «каядер-типа» из разных формаций объединялись в циклы (или серии).

А.П. Шенников экстраполировал принципы классификации лесных РС на луговую растительность (это отражало «еловую догму», т. е. экстраполяцию признаков лесных РС на любые РС; Миркин, Наумова, 2012). Экстраполяция оказалась неудачной: доминанты луговых РС неустойчивы во времени, поэтому одно луговое РС в разные годы и даже в разные сезоны одного года нужно было относить к разным формациям. Кроме того, разные доминанты имеют разные экологические ареалы и среди них есть эвритопы. Так, разные ассоциации щучковой формации (с доминированием *Deschampsia caespitosa*) нужно было относить к разным классам формаций (подтипам) луговой растительности — настоящим, остепнённым и болотистым лугам.

Е.П. Матвеева для экологизации доминантной классификации предлагала сделать основной классификационной единицей «субформацию» — экологически однородную часть формации. Это снимало некоторые экологические противоречия классификации, но противоречило требованиям логики здравого смысла и вызвало критику коллег. Наиболее радикальный вариант экологизации формации использовала лидер сибирских геоботаников А.В. Кумина. Однако вы-

деляемые ею «формации» не имели ничего общего с традиционными монодоминантными синтаксонами и по объёму соответствовали союзам флористической классификации.

III Всесоюзное совещание по классификации растительности. Это совещание, которое организовала В.Д. Александрова в 1971 г. в Ленинграде, сыграло важную роль в развитии паллиативных вариантов классификации РС. В его решениях было предложено отказаться от синтаксона «формация», ассоциации предлагалось выделять не только по доминантам, но и с учётом «ядра сопряжённых видов» (на практике выдержать это условие крайне сложно, тем более что метода установления таких ассоциаций не было предложено). Однако о последовательном использовании подхода Браун-Бланке речь на этом совещании не шла. Тем не менее, был утверждён Совет из пяти редакторов для курирования издания серии монографий о растительности с включением таблиц полных геоботанических описаний. Решения этого Совещания не были выполнены, а поиск паллиативных решений привёл лишь к ещё большему разнобою в классификации растительности.

И всё-таки большинство советских геоботаников постепенно осознавало, что пора от «изобретения деревянного велосипеда» перейти к последовательному использованию подхода Браун-Бланке. Период паллиатива завершался.

Запоздалый паллиатив. Впрочем, и по сей день некоторые геоботаники продолжают следовать паллиативным вариантам классификации, которые они называют «русским подходом».

Убеждённым сторонником «русского подхода» является В.Ю. Нешатаев, который даже в противовес международному

«Кодексу фитосоциологической номенклатуры» (Weber et al., 2000) предложил «Проект Всероссийского кодекса фитосоциологической номенклатуры» (Нешатаев, 2001). В этом «Проекте» удачно использованы некоторые положения «Кодекса»: о необходимости публикации таблиц полных геоботанических описаний и установления номенклатурных типов. Однако предложенная синтаксономическая иерархия опирается на традиционные принципы и включает в качестве основного синтаксона «формацию», о недостатках которого мы уже писали.

Примером использования «русского подхода» является монография о растительности Камчатки (Нешатаева, 2014). Полная синтаксономическая иерархия включает 8 рангов, главным из которых является формация, полная же иерархия выглядит так: тип растительности, подтип растительности, класс формаций, группа формаций, формация, класс ассоциаций, группа ассоциаций, ассоциация. В соответствии с рекомендациями В.Ю. Нешатаева (2001), использована оригинальная (и трудно воспринимаемая) номенклатура синтаксонов. Столь большое число синтаксономических рангов очевидно избыточно, потому в этой синтаксономии много «не работающих» монотипических синтаксонов. (Напомним, что в системе Браун-Бланке количество основных синтаксономических рангов ограничено всего четырьмя: класс, порядок, союз, ассоциация.)

Несмотря на обещание авторов устанавливать ассоциации в соответствии с решениями III Всесоюзного совещания по классификации растительности, т. е. использовать доминанты и «ядро сопряжённых видов», многие ассоциации установлены только по доминантам и не различаются по флористическому составу.

Такие ассоциации вполне можно было объединить. Таким образом, очевидно, что «русский подход» не пошел на пользу этой монографии.

4.2. Период перехода к «строгой» синтаксономии (1981–2000 гг.)

В период 1981–2000-е гг. в СССР, а затем в России отмечалось дальнейшее повышение интереса к методу Браун-Бланке и его освоение.

Шестая Всесоюзная конференция по классификации растительности (1981 г., Уфа). Эта конференция сыграла большую роль в переходе к последовательному использованию подхода Браун-Бланке в СССР. В конференции приняли участие более 150 человек из большинства республик СССР (исключая среднеазиатские), широко были представлены республики Прибалтики и Украина. В резолюцию была включена рекомендация о переходе советской геоботаники на последовательное использование подхода Браун-Бланке.

По итогам конференции была опубликована коллективная монография «Классификации растительности СССР» (Миркин, 1986), содержащая статьи с результатами классификации РС в соответствии с методом Браун-Бланке (т. е. с приведением фитосоциологических таблиц).

Роль депонирования рукописей с результатами классификации по Браун-Бланке. Однако эта монография оказалась «разовым» изданием, которое не решило проблемы обнародования классификаций. Советские журналы не брали статей с приведением полных фитосоциологических таблиц, единственной возможностью стало депонирование рукописей в ВИНТИ. В эти годы работы на депонирование принимались бесплатно, а стоимость их ксерокопий была неболь-

шой. Рефераты всех депонированных рукописей публиковались в «Реферативном журнале», и потому любая работа быстро «набирала тираж» за счёт тех, кто ею заинтересовался.

В 1986–1991 гг. было депонировано более 150 рукописей, которые содержали не менее 15 тысяч полных геоботанических описаний (Solometch et al., 1994). Авторами этих рукописей были практически все геоботаники, которые использовали подход Браун-Бланке, в них приводились данные о лесной, степной, луговой, болотной, рудеральной и сегетальной растительности разных районов СССР, включая Дальний Восток, Западную и Восточную Сибирь. С началом экономических реформ ВИНТИ установил непомерно высокую плату за депонирование рукописей и ещё более высокую — за их ксерокопии. Это «подрезало крылья» эффективной форме обмена синтаксономической информацией. В 1992 г. депонирование синтаксономических работ прекратилось.

Выход на страницы зарубежных журналов. В эти годы советские синтаксономисты публиковали статьи на страницах центральных зарубежных журналов. Наибольшую активность проявил В.Б. Голуб (Golub, Mirkin, 1986; Golub et al., 1991; Golub, 1994; и др.). Однако остро ощущалась необходимость в отечественном периодическом издании для публикации синтаксономических работ.

4.3. Современный период (с 2000 г.)

Современный период распространения подхода Браун-Бланке в России датируется началом 2000-х гг. В это время увеличилось число фитоценологов, использующих подход Браун-Бланке, повысился научный уровень публикуемых ими работ.

Журнал «Растительность России» (Санкт-Петербург, редакторы Б.К. Ганнибал и Н.В. Матвеева). Это периодическое издание, в котором российские синтаксономисты могли валидно (в соответствии с требованиями подхода Браун-Бланке) публиковать свои статьи, начало выходить в 2001 г. К настоящему времени опубликовано 27 выпусков журнала. Благодаря профессиональной редколлегии, которая подобрала коллектив компетентных рецензентов, журнал поддерживает высокий уровень публикаций. Для молодых исследователей он стал «постоянно действующим семинаром».

Продромус высших единиц растительности России. Показателем уровня развития синтаксономии является продромус (список синтаксонов) растительности страны или региона. Первый продромус высших единиц растительности России и сопредельных стран был составлен А.И. Соломещем (1998). Тем самым был подведён итог развития советской и российской синтаксономии в 1980–1990-е гг. Н.Б. Ермаковым (2012) составлен новый продромус, который подытожил результаты синтаксономического изучения растительности за весь период истории синтаксономии в России. Очевидно, что за прошедшие 14 лет синтаксономия «пошла в рост»: увеличилось число классов, порядков и союзов (табл. 2).

Динамика установления новых синтаксонов. Для синтаксономии по Браун-Бланке характерна преемственность и открытость. По возможности используются уже установленные синтаксоны, но если в классификацию вовлекаются геоботанические описания растительности, которая ещё синтаксономически не изучена, то устанавливаются новые единицы. При этом новые синтаксоны встраиваются в

Табл. 2. Динамика общего числа высших единиц растительности России.**Table 2.** Dynamics of number of higher units of vegetation in Russia.

Синтаксономический ранг	Годы	
	1998	2012
Класс	72	80
Порядок	148	169
Союз	309	377
Подсоюз	73	46

Табл. 3. Динамика установления новых синтаксонов за период 1980–2012 гг.**Table 3.** Dynamics of recognition of new syntaxa during 1980–2012 years.

Синтаксон	Десятилетия		
	до 1990 г.	1990–1999 гг.	после 2000 г.
Класс	4	7	11
Порядок	16	14	41
Союз	39	62	106
Подсоюз	10	9	27

уже созданную синтаксономию. Основу синтаксономии растительности России составила система высших единиц, установленных в Центральной Европе. Однако в силу гигантской территории страны и наличия в составе её растительности многих РС, которые нельзя было отнести к центральноевропейским синтаксонам, в ходе разработки синтаксономии устанавливались новые синтаксоны (табл. 3).

Из таблицы очевидно, что число высших единиц, установленных после 2000 г., значительно выше, чем за предыдущие 20 лет. Рост числа описанных новых единиц в значительной мере был связан с публикациями в журнале «Растительность России». При этом чем ниже ранг синтаксона, тем выделялось больше новых единиц. Так, число новых союзов составило 206, порядков — 71, классов — 22. Мы не располагаем данными о динамике установления новых растительных ассоциаций, но очевидно, что их счёт идёт на многие сотни.

Синтаксономические центры России. К настоящему времени сформировалось несколько научных центров, где проводятся исследования по синтаксономии (Mirkin, Ermakov, 2010).

Санкт-Петербургский центр. Пионерами использования подхода Браун-Бланке были З.В. Карамышева (1967) и М.С. Боч (Боч, Смагин, 1993). В 2000-е гг. в БИНе расширились синтаксономические исследования растительности Арктики (Матвеева, 2006; Холод, 2007; Матвеева, Лавриненко, 2011). Исследуются болота (Смагин, 2003). Вкладом в синтаксономию синантропной растительности, образовавшейся в результате техногенных нарушений в районах Крайнего Севера (от Европы до Дальнего Востока) являются работы О.И. Суминой (2013; и др.).

Дальневосточно-Сибирский центр. Этот центр объединил учёных из разных научных учреждений и вузов: Новосибирска (Н.Б. Ермаков, А.Ю. Королюк, Г.Д. Дымина, Н.И. Макунина, Т.В. Маль-

цева, Г.С. Таран, Н.Н. Лашинский, М.Ю. Телятников и др.), Владивостока (П.В. Крестов), Магадана (Н.В. Синельникова), Якутска (П.А. Гоголева, Н.П. Слепцова, М.М. Черосов), Улан-Удэ (О.А. Аненхон, Б.Б. Намзалов).

Главные достижения были связаны с классификацией лесов Сибири (Ермаков, 2003; и др.), которая была адаптирована для растительности Северо-Востока России (Синельникова, 2009). Большой вклад в синтаксономию лесов Дальнего Востока внёс П.В. Крестов (Krestov, Nakamura, 2002; Крестов, 2006; Krestov et al., 2009), который выполнил уникальное ботанико-географическое сравнение синтаксономии лесов Дальнего Востока и тихоокеанского побережья Северной Америки.

Развивается синтаксономия степной растительности (Королюк, 2007, 2014; Макунина, 2015). Опубликовано монография о болотах юго-востока Западной Сибири (Лапшина, 2010). Исследуется растительность лугов (Лашинский, 2009) и высокогорий (Синельникова, 2009). Вклад в изучение растительности Сибири вносит сотрудничество сибирских ботаников с коллегами из Чехии (Chytrý et al., 1993, 1995).

Уфимский центр (Уфимский институт биологии РАН, Уфимский ботанический сад-институт РАН, Башкирский государственный университет, Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы). Синтаксономисты этого центра исследуют растительность Южного Урала (Жирнова и др., 2007; Мартыненко, 2009; Баишева, 2010; Ямалов, 2011; Ямалов и др., 2012). Опубликовано серия из пяти монографий о растительности особо охраняемых природных территорий Башкортостана. Изучается растительность городов Башкортостана.

Брянский центр. Фитосоциологи этого центра исследуют растительность Брянской области (Булохов, 2001; Булохов, Соломещ, 2003; Булохов, Харин, 2008; Семенищенков, 2009; Аверинова, 2010). Они первыми в России составили на основе синтаксономии «Зелёную книгу Брянской области» (Булохов, 2012), которая будет рассмотрена в следующем разделе статьи.

Поволжский центр. Изучена растительность поймы Нижней Волги (Golub, Mirkin, 1986, Golub et al., 1991; Golub, 1994), выполнено синтаксономическое обобщение растительности внутриконтинентальных РС засоленных почв (Голуб и др., 2001а,б) и исследована растительность побережий Балтийского, Белого, Азовского и Черного морей.

Другие центры. Вклад в синтаксономию внесли фитосоциологи Москвы (Коротков, 1991; Опірченко, 2002), Полярного ботанического сада (Н.В. Королёва), Института биологии внутренних вод, г. Борок (А.А. Бобров, Е.В. Чемерис), Республики Коми (Б.Ю. Тетерюк, Г.С. Шушпанникова), Ростова (Дёмина, 2011), Курска (Полуянов, 2013), Ялты (В.В. Корженевский, Н.А. Багрикова).

5. Вклад синтаксономии в создание Зелёных книг

Синтаксономия позволяет проводить инвентаризацию биологических ресурсов и разрабатывать систему их рационального использования. Поскольку синтаксоны являются маркерами экосистем, это позволяет оптимизировать использование не только растительных ресурсов, но и ресурсов почв и животного мира.

Параллелизм развития синтаксономии и таксономии проявился и в том, что наряду с Красными книгами, которые являются кадастрами редких видов, появились Зелёные книги как кадастры редких типов

РС. Теоретические основы создания их заложил Е.М. Лавренко (1971). К сегодняшнему дню составлены Зелёные книги Украины, Сибири, Самарской области, Брянской области (Булохов, 2012). При этом только в Зелёной книге Брянской области в качестве основы составления кадастра редких РС использован подход Браун-Бланке (по этой причине рассмотрим её содержание более подробно). В остальных Зелёных книгах в основу выбора объектов охраны положена доминантная классификация РС, о недостатках которой мы уже говорили. Кроме того, будут рассмотрены методические установки, которые используются при составлении Зелёной книги Республики Башкортостан (работа над этим кадастром ещё не завершена).

Зелёная книга Брянской области. Использование подхода Браун-Бланке позволило формализовать выбор охраняемых объектов. Как уже отмечалось, исследования фитоценологов Брянского синтаксономического центра отличаются полнотой, что позволило обеспечить высокий научный уровень этой книги. В качестве единиц охраны в кадастр включено 33 типа редких РС, 7 типов эталонных (зональных, климаксовых) РС и 5 редких РС мохообразных. Основной единицей охраны являются РС одной ассоциации (реже субассоциации, изредка — «безранговые сообщества»). В тех случаях, когда в РС нескольких близких ассоциаций доминантом является один и тот же охраняемый вид, эти РС рассматриваются как единый объект охраны.

Использовано 17 экспертных показателей, которые оцениваются числом градаций от трёх (0, 1, 2) до пяти (0, 1, 2, 3, 4). Они объединены в четыре блока:

«R — редкость» (6 экспертных показателей),

«G — специальные характеристики сообществ» (4 экспертных показателя),

«V — значение сообществ в природе и хозяйственной деятельности человека» (4 экспертных показателя),

«P — обеспеченность охраной» (три градации).

Оценки по трём блокам — R, G, V — суммируются и на основе полученных сумм определяется категория охраны РС: высшая (I: 25–35 баллов), высокая (II: 15–24 балла), средняя (III: 9–14 баллов), низкая (IV: 0–8 баллов). Блок «P» в интегральную оценку не включается.

В целом избранная система экспертных показателей оказалась эффективной и позволила выявить редкие РС во всех типах естественной и полустественной растительности и обосновать их природоохранный статус. Выявлены редкие РС водных макрофитов (*Spirodela-Salvinietum natantis*, *Trapaetum natantis*, *Nymphoidetum peltatae* и др.), прибрежно-водной растительности (*Nasturtietum officinalis*, *Scirpetum maritimi* и др.), влажных лугов (*Filipendulo ulmariae-Menthetum longifoliae* и др.), остепнённых лугов (*Polygalo cosmosae-Arrhenatheretum elatioris*, *Thymovovati-Poetum compressae*), псаммофитной растительности (*Agrostio vinealis-Corynephorretum canescentis*, *Astragalo arenarii-Armerietum elongatae*), растительности луговых степей (*Poo compressae-Onobrychidetum arenariae*), термофильных (*Adonido vernalis-Anthericetum ramosae* и др.) и нитрофильных (*Dipsacetum pilosi*) опушек, кустарниковой растительности (*Swido sanguineae-Ulmetum laevis*, широколиственных лесов (*Ulmo laevis-Fraxinetum excelsioris*, *Aceri campestris-Quercetum roboris* и др.), хвойных бореальных лесов (*Dicrano-Pinetum* var. *Daphne cneorum*), растительности болот — мезотрофных (*Caricetum limosae*), верховых

(*Ledo-Sphagnetum magellanicum*), низинных (*Betuletum humilis*).

Эталонные сообщества представляют наиболее характерные зональные типы широколиственных (*Quercus-Fagetum*) и хвойных (*Vaccinio-Piceetum*) лесов.

Все редкие и эталонные сообщества тщательно описаны по строгой схеме, обеспечившей единообразие характеристики, и проиллюстрированы прекрасными фотографиями. Заметим лишь, что использованная система экспертных показателей чрезмерно дробная. Ряд показателей было бы целесообразно объединить, а некоторые (отражающие хозяйственную ценность — блок «V») — исключить как не имеющие значения при выборе объектов охраны (Наумова и др., 2013).

Проект Зелёной книги Республики Башкортостан. В настоящее время подготовлен проект Зелёной книги Республики Башкортостан (Мартыненко и др., 2015). При его составлении была использована система критериев, разработанная в лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского института биологии РАН, результаты классификации растительности республики (Ямалов и др., 2012; а также уже цитированные монографии о растительности особо охраняемых природных территорий РБ). Как и в Зелёной книге Брянской области, в основу выбора охраняемых РС положен подход Браун-Бланке. Из опыта украинских фитосоциологов заимствовано использование системы весовых (поправочных) коэффициентов, но с числом градаций не более четырёх. Весовые коэффициенты позволяют оценивать роль разных критериев для определения природоохранной ценности РС. Система критериев следующая.

Флористическая значимость (F). Показатель отражает наличие редких видов

(виды Красных книг, эндемики, реликты, виды на границе ареала). Четыре градации. Весовой коэффициент — 3.

Фитосоциологическая ценность (B). Отражает уникальность флористического состава синтаксона (сочетание видов разных классов растительности и разных типов ареалов) и связь синтаксона с ареалом высшей единицы (порядок, класс), к которой он относится. Четыре градации. Весовой коэффициент — 3.

Распространение (S). Отражает площадь РС и характер их распределения в пространстве. Пять градаций. Весовой коэффициент — 2.

Естественность (N). Характеризует степень сохранности РС. Четыре градации. Весовой коэффициент — 1.

Сокращение площади (D). Показатель современного состояния РС синтаксона и тенденции дальнейшего уменьшения занимаемой ими площади за период 50–100 лет. Четыре градации. Весовой коэффициент — 2.

Восстанавливаемость (V). Показатель восстановительного потенциала РС, которым измеряется продолжительность периода, необходимого для восстановления. Четыре градации. Весовой коэффициент — 1.

Категория охраны (C). Отражает общую ценность РС как объекта охраны. Определяется по сумме баллов всех показателей (с учётом весовых коэффициентов). Максимально возможная сумма баллов — 39, минимально возможная — 1 балл (для РС с участием инвазивных видов). Четыре градации: наивысшая — 4 (31–39 баллов), высокая — 3 (24–30 баллов), средняя — 2 (17–23 балла), низкая (менее 17 баллов).

Обеспеченность охраной (P). Отражает долю РС синтаксона, которые охвачены охраной. Пять градаций.

Табл. 4. Природоохранная ценность некоторых ассоциаций растительности Южно-Уральского региона (по: Мартыненко и др., 2015).

Table 4. The nature conservation value of some plant associations of South Ural region (after Marynenko et al., 2015).

Ассоциации	Критерии оценки							
	F	B	S	N	D	V	C	P
Лесные сообщества								
<i>Equiseto scirpoidis–Piceetum obovatae</i>	9	9	8	4	4	3	4	4
<i>Lasero trilobi–Quercetum roboris</i>	6	6	8	3	6	2	4	4
<i>Linnaeo borealis–Piceetum abietis</i>	6	6	2	4	6	2	3	1
Степные сообщества								
<i>Astragalo austriacae–Stipetum pulcherrimae</i>	9	9	8	4	6	1	4	3
<i>Leucanthemo vulgaris–Stipetum pennatae</i>	6	9	8	4	6	1	4	4
<i>Amorio montanae–Stipetum zalesskii</i>	9	6	4	4	6	1	3	4

Обозначения. F – флористическая значимость, B – фитоценотическая ценность, S – распространение, N – естественность, D – сокращение площади, V – восстанавливаемость, C – категория охраны, P – обеспеченность охраной.

Abbreviations. F – floristic significance, B – phytoceanotic value, S – distribution, N – naturalness, D – area reductions, V – recoverability, C – conservation category, P – protection supply.

Решение о включении той или иной ассоциации в Зелёную книгу региона принимается на основе учёта двух показателей — категория охраны и обеспеченность охраной. Претендентами в Зелёную книгу являются РС высшей категории охраны и имеющие низкие показатели обеспеченности охраной.

Приведём характерный пример оценки природоохранной ценности шести ассоциаций — трёх лесных и трёх степных (табл. 4).

Equiseto scirpoidis–Piceetum obovatae. Уникальные реликтовые елово-пихтовые травяно-зеленомошные леса Уфимского плато, в почвенном профиле которых обнаружена многолетняя мерзлота. В этих РС встречено большое число видов, занесённых в Красную книгу Республики

Башкортостан, поэтому они имеют максимальную оценку по критерию флористической значимости. Кроме того, бореальные леса в Южно-Уральском регионе находятся на южной границе своего распространения в Уральском секторе и контактируют с гемибореальными светлохвойными лесами сибирского типа и неморальными широколиственными лесами европейского типа. Это приводит к взаимопроникновению флористических комбинаций, в связи с чем бореальные леса обогащены видами лесов других типов, поэтому РС этой ассоциации богатовидовые (до 74 видов на 400 м²) и получили максимальный бал по критерию фитоценологической ценности.

Lasero trilobi–Quercetum roboris. Ассоциация представляет РС остепнённых

дубняков Предуралья. В Башкирском Предуралье РС данной ассоциации подвергались сильным вырубкам, в результате чего их площадь значительно сократилась. В них наблюдаются некоторые нарушения, потому флористическая и фитосоциологическая ценность несколько снижена по сравнению с травяно-зеленомошными лесами предыдущей ассоциации. Тем не менее, эти РС получают высокий балл категории охраны (31 балл).

Linnaeo borealis–Piceetum abietis. Ассоциация представляет РС тёмнохвойных зеленомошных лесов, которые имеют широкий ареал в таёжной зоне европейской части (от Скандинавии до Урала), поэтому по критерию распространения она получила всего 2 балла. В составе этой ассоциации, по сравнению с предыдущей, меньше редких и нуждающихся в охране видов. По общему количеству баллов ассоциация получает высокую категорию охраны (26 баллов), но её РС уже достаточно надёжно охраняются на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника.

Astragalo austriacae–Stipetum pulcherrimae. Ассоциация объединяет РС богаторазнотравных красивейшековельных степей Предуралья. РС отличаются высоким видовым богатством (60 видов на 100 кв. м.), в них встречается много видов (35), занесённых в Красные книги РФ и Республики Башкортостан. Высокая оценка дана РС этой ассоциации и по критериям «фитосоциологическая значимость», «естественность» и «сокращение площади». Среди степных РС эта ассоциация получила наивысшее значение по показателю «категория охраны» (37).

Leucanthemo vulgaris–Stipetum pennatae. Ассоциация представляет РС луговых степей северной части лесостепной зоны

Предуралья. В этих РС немного видов, нуждающихся в охране, но они, как и РС предыдущей ассоциации, имеют высокую фитосоциологическую ценность, так как представляют редкий и эндемичный вариант степной растительности Южного Урала. По показателю «категория охраны» ассоциация получила наивысшую категорию (34 балла).

Amorio montanae–Stipetum zaleskii. Ассоциация представляет РС богаторазнотравных залесскоковельных степей Зауралья. Эти РС имеют высокие показатели флористической значимости и довольно низкие — по показателю «фитосоциологическая ценность», т. к. имеют широкий ареал и распространены в лесостепной и степной зонах Башкортостана, а также встречаются за пределами Южного Урала. По показателю «категория охраны» ассоциация получила высокую категорию (30 баллов).

6. Заключение

Многомерный феномен альфа-разнообразия (видового богатства) РС невозможно прогнозировать по роли определяющих его экологических факторов. Однако его можно разделить на условно однородные части, отличающиеся количественным и качественным составом видов. Такая редукция многомерного континуума альфа-разнообразия наиболее эффективно достигается при использовании синтаксономии, построенной на основе подхода Браун-Бланке. Этот подход стал «синтаксономическим эсперанто», который объединил фитоценологов многих стран и сегодня является основным классификационным подходом у фитоценологов России. При этом они достигли в этом направлении больших успехов и за последние 30 лет создали развитую синтаксономию для большинства типов рас-

тительности и регионов этой гигантской территории.

Практическое значение синтаксономии заключается в том, что она позволяет составлять экологические кадастры РС (и маркируемых ими типов экосистем), на основе которых разрабатываются системы рационального использования биологических ресурсов. Важнейшая задача, которую решают на основе синтаксономии — разработка репрезентативной сети особо охраняемых природных территорий в целях сохранения фиторазнообразия. Синтаксономия позволяет выявлять редкие типы РС и составлять Зелёные книги, играющие первостепенную роль в их сохранении.

Литература

- Аверинова Е.А. 2010. Травяная растительность бассейна реки Сейм (в пределах Курской области). Брянск: Редакционно-издательский отдел Брянского госуд. универ. 351 с.
- Акатов В.В. 1999. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп. 114 с.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. 2002. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента. — Журнал общей биологии, 63 (2): 112–121.
- Александрова В.Д. 1969. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Ленинград: Наука. 275 с.
- Баишева Э.З. 2010. Эколого-фитоценотическая структура бриокомпонента лесной растительности Республики Башкортостан. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Уфа: Башкирск. госуд. универ. 32 с.
- Боч М.С., Смагин В.А. 1993. Флора и растительность болот Северо-Западной России и принципы их охраны. Санкт-Петербург: Наука. 223 с.
- Булохов А.Д. 2001. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск. 296 с.
- Булохов А.Д. (ред.). 2012. Зелёная книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране). Брянск: ГУП «Брянское областное полиграфическое объединение». 144 с.
- Булохов А.Д., Соломещ А.И. 2003. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск: Изд-во Брянского госуд. универ. 359 с.
- Булохов А.Д., Харин А.В. 2008. Растительный покров города Брянска и его пригородной зоны. Брянск: Изд-во Брянского госуд. универ. 310 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. 2010. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. Москва: ГЕОС. 494 с.
- Голуб В.Б., Лысенко Т.М., Рухленко И.А., Карпов Д.Н. 2001а. Внутриконтинентальные галофитные сообщества с преобладанием гемикриптофитов в СНГ и Монголии. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, 106 (1): 69-75.
- Голуб В.Б., Рухленко И.А., Соколов Д.Д. 2001б. Обзор сообществ класса *Salicornietea fruticosae*. — Растительность России, 2: 7-98.
- Дёмина О.Н. 2011. Закономерности распределения и развития растительного покрова степей бассейна Дона (в границах Ростовской области). Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Москва: Московский госуд. универ. им. М.В. Ломоносова. 50 с.
- Ермаков Н.Б. 2003. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения РАН. 232 с.
- Ермаков Н.Б. 2012. Продромус высших единиц растительности России. — Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова (ред.). Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ Гилем. С. 377–483.
- Жиляев Г.Г. 2005. Жизнеспособность популяций. Львов: ЛПМ НАНУ. 304 с.

- Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. 2007. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол., 112 (5): 36–45.
- Карамышева З.В. 1967. Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке. — Ботанический журнал, 52 (8): 1132–1135.
- Королюк А.Ю. 2007. Степная растительность (*Festuca-Brometea*) предгорий Западного Алтая. — Растительность России, 10: 38–60.
- Королюк А.Ю. 2014. Сообщества класса *Festuco-Brometea* на территории Западно-Сибирской равнины. — Растительность России. Санкт-Петербург, 25: 45–70.
- Коротков К.О. 1991. Леса Валдая. Москва: Наука. 160 с.
- Крестов П.В. 2006. Растительный покров и фитогеографические линии северной Пацифики. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Владивосток: Биолого-почвенный инст. ДВО РАН. 42 с.
- Лавренко Е.М. 1971. Об охране биологических объектов в СССР. — Вопросы охраны ботанических объектов. Ленинград: Наука. С. 106–113.
- Лапшина Е.Д. 2010. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: издат. центр НГУ. 186 с.
- Лашинский Н.Н. 2009. Растительность Салаирского кряжа. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео». 263 с.
- Макунина Н.И. 2015. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области: классификация, структура и ботанико-географические закономерности. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Новосибирск: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН. 32 с.
- Мартыненко В.Б. 2009. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Уфа: Башкирский госуд. универ. 32 с.
- Матвеева Н.В. 2006. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля). — Растительность России, 8: 3–87.
- Матвеева Н.В., Лавриненко О.В. 2011. Растительность маршей северо-востока Малоземельской тундры. — Растительность России, 17–18: 45–69.
- Мартыненко В.Б., Миркин Б.М., Баишева Э.З. и др. 2015. Зелёные книги: концепции, опыт, перспективы. — Успехи современной биологии, 135 (1): 40–51.
- Миркин Б.М. (ред.). 1986. Классификация растительности СССР. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. 206 с.
- Миркин Б.М. 1989. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке. — Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 9. Москва: ВИНТИ. 126 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ Гилем. 488 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2015. Вклад теоретического наследия Л.Г. Раменского в современную науку о растительности (к 130-летию со дня рождения ученого). — Журнал общей биологии, 76 (3): 244–256.
- Наумова Л.Г., Баишева Э.З., Мартыненко В.Б. 2013. Зелёная книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране) Под ред. А.Д. Булохова. Брянск: ГУП «Брянское областное полиграфическое объединение». 2012. 144 с. — Растительность России, 23: 133–135.
- Нешатаев В.Ю. 2001. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры. — Растительность России. Санкт-Петербург, 1: 62–70.
- Нешатаева В.Ю. (ред.). 2014. Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки (Ключевская группа вулканов). Москва: Т-во науч. изд. КМК. 461 с.
- Онипченко В.Г. 2013. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. Москва: КРАСАНД. 576 с.
- Полуянов А.В. 2013. Синтаксономия растительности и состав флоры Юго-Запада

- Центрального Черноземья как основа ботанико-географического районирования. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Брянск: Брянский госуд. универ. 48 с.
- Примак Р.Б. 2002. Основы сохранения биоразнообразия. Москва: Изд-во научного и учебно-методического центра. 256 с.
- Семеновиченков Ю.А. 2009. Фитоценологическое разнообразие Судость-Деснянского муждуречья. Брянск: Брянский госуд. универ. 400 с.
- Синельникова Н.В. 2009. Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верховий Колымы. Магадан: Северо-Восточный научный центр ДВО РАН. 214 с.
- Смагин В.А. 2003. Растительность болот в бассейне реки Муроягун (Сургутское Полесье, Западная Сибирь). — Растительность России, 4: 62–77.
- Смирнова О.В. (ред.). 2004. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Москва: Наука. Кн. 1. 479 с., Кн. 2. 575 с.
- Соломеш А.И. 1998. Продромус и диагностические виды высших единиц растительности территории бывшего СССР. — Миркин Б.М., Наумова Л.Г. (ред.). Наука о растительности. Уфа: АН РБ Гилем. С. 335–406.
- Сумина О.И. 2013. Формирование растительности на техногенных местообитаниях крайнего севера России. Санкт-Петербург: Информ-Навигатор. 340 с.
- Тишков А.А. 2005. Биосферные функции природных экосистем России. Москва: Наука. 309 с.
- Трасс Х.Х. 1976. Геоботаника: история и современные тенденции развития. Ленинград: Наука. 257 с.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. Москва: Прогресс. 328 с.
- Холод С.С. 2007. Классификация растительности острова Врангеля. — Растительность России, 11: 3–135.
- Шенников А.П. 1941. Луговедение. Ленинград: Изд-во Ленинградск. госуд. университета. 510 с.
- Шенников А.П. 1962. К созданию единой естественной классификации растительности. — Проблемы ботаники, вып. 6. Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР. С. 124–132.
- Ямалов С.М. 2011. Синтаксономия и динамика травяной растительности Южно-Уральского региона. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Уфа: Башкирский госуд. универ. 32 с.
- Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М. и др. 2012. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа: АН РБ, Гилем. 100 с.
- Bardgett R.D., Smith R.S., Shiel R.S. et al. 2006. Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. — Nature, 439: 969–972.
- Bell T., Freckleton R.P., Lewis O.T. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. — Ecological Letters, 9: 569–574.
- Biewer H., Poschlod P. 2005. Diaspore and gap availability limiting species richness in wet meadows. — Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 40 (1): 13–34.
- Chytrý M., Pesout P., Anenchonov O.A. 1993. Syntaxonomy of vegetation of Svjatoj Nos Peninsula, Lake Baikal. 1. Non forest communities. — Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 28 (3): 337–383.
- Chytrý M., Anenchonov O.A., Danihelka J. 1995. Plant communities of the Bolshoj Chivyrkuy River Valley, Barguzinskij Range, East Siberia. — Phytocoenologia, 25: 399–434.
- Golub V.B. 1994. Class Asteretea tripolium on the territory of former USSR and Mongolia. — Geobotanica et Phytotaxonomica, 29 (1): 15–54.
- Golub V.B., Mirkin B.M. 1986. Grasslands of the Lower Volga valley. — Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 21 (3): 225–336.
- Golub V.B., Losev G.A., Mirkin B.M. 1991. Aquatic and hydrophytic vegetation of the Lower Volga valley. — Phytocoenologia, 20 (1): 1–63.
- Grime J.P. 2002. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? — Journal of Vegetational Science, 13 (4): 457–460.

- Grime J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequence. — *Journal of Vegetational Science*, 17 (3): 255–260.
- Krestov P.V., Nakamura Y. 2002. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 37 (4): 441–473.
- Krestov P.V., Ermakov N.B., Osipov S.V., Nakamura Y. 2009. Classification and phytogeography of larch forests of Northeast Asia. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 44 (3): 323–363.
- Leng X., Musters C.J.M., de Snoo G.R. 2010. Spatial variation in ditch bank plant species composition at the regional level: the role of environment and dispersal. — *Journal of Vegetational Science*, 21 (5): 868–875.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory on island biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press. 203 p.
- Mirkin B.M., Ermakov N.B. 2010. The history of Braun-Blanquet approach application and the modern state of syntaxonomy in Russia. — *Braun-Blanquetia*, 46: 47–54.
- Miyawaki A. 2010. Phytosociology in Japan. The past, present and future from the footsteps of one phytosociologist. — *Braun-Blanquetia*, 46: 55–58.
- Onipchenko V.G. 2002. *Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus*. English edition by K. Thompson. Zurich: Geobotanisches Institut ETH. 168 s.
- Palmer M. W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29 (4): 511–530.
- Pausas J.G., Austin M.P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. — *Journal of Vegetational Science*, 12 (2): 153–166.
- Pedrotti F. (ed.). 2010. *Centenaire de la phytosociologie*. — *Braun-Blanquetia*, 46. 423 p.
- Pignatti S. 2010. Cento anni di Fitosociologia (con un contributo di Vittorio Ingegnoli) — *Braun-Blanquetia*, 46: 9–26.
- Riva de la E.G., Casado M.A., Jiménez M.D. et al. 2011. Rates of local colonization and extinction reveal different plant community assembly mechanisms on road verges in central Spain. — *Journal of Vegetational Science*, 22 (2): 292–302.
- Solometch A., Saitov M., Mirkin B. 1994. *Bibliographia phytosociologica former USSR*. — *Exerpta botanica. Sectio B*, 31 (1): 39–80, (2): 83–90.
- Soomers H., Sarneel J.M., Patberg W. et al. 2011. Factors influencing the seed source and sink functions of a floodplain nature reserve in the Netherlands — *Journal of Vegetational Science*, 22 (3): 445–456.
- Tilman D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. — *Ecology*, 78 (1): 81–92.
- Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F. et al. 1999. The relationship between productivity and species richness. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 257–300.
- Weber H.E., Moravec J., Theourillat D.-P. 2000. *International code of phytosociological nomenclature*. 3rd edition. — *Journal of Vegetational Science*, 11 (5): 739–768.
- Whittaker R.H. 1962. Classification of natural communities. — *Botanical Review*, 28. 239 p.