

Министерство образования и науки РФ
ФГБОУ ВПО «ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ»

Естественнонаучный факультет

Кафедра ботаники

Биоразнообразие растительного мира Пермского края

Учебное пособие

Пермь 2012

Рецензент: старший научный сотрудник гос. природного заповедника «Вишерский» канд. биол. наук, доцент Т.П. Белковская.

Авторы: доцент, канд. биол. наук Е.М.Шкараба, доцент, канд. биол. наук А.Е. Селиванов, ассистент К.А. Карасев.

Данное пособие обеспечивает дисциплину «Биоразнообразие растительного мира Пермского края» (БЗ.В.ОД.2.1).

Усвоение содержания данной дисциплины способствует формированию у студентов таких компетенций как СК – 2, СК – 6, СК – 7, СК – 8, СК-10, СК-12.

В учебном пособии изложены основные вопросы изучения растительного покрова Пермского края, методы изучения флоры и растительности. Особенности ботанико-географического районирования Пермского края.

Учебное пособие «биоразнообразие растительного мира Пермского края» предназначено для специалистов, бакалавров и магистров естественнонаучного факультета ПГГПУ.

Пособие издано на средства
Программы стратегического развития ФГБОУ ВПО «Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет», поддержанной Министерством образования и науки РФ

Печатается по решению учебно-методического Совета ФГБОУ ВПО «Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет».

Оглавление

Введение.....
Глава 1. Флора, приемы и методы ее изучения.....
1.1. Основные понятия флористики.....
1.2. Анализ флоры сосудистых растений Пермского края....
1.3. Эндемики и реликты Урала и Предуралья.....
Глава 2. Растительность Пермского края
2.1. Понятие о растительности и растительных сообществах. Растительный континуум.....
2.2. Характерные признаки фитоценоза, методы их изучения.....
2.3. Динамика растительности (синдинамика).....
2.4. Классификация и ординация растительности (синтаксономия).....
2.5. Краткий очерк растительности Пермского края.....
2.6. Охрана растительного мира Пермского края
Задания для самостоятельной работы студентов	
Литература.....
Приложение	
Приложение. 1. Словарь терминов.....
Приложение. 2. Основные правила произношения латинских названий таксонов растений.....

Введение

На современном этапе наука о растительности (НОР) представляет собой междисциплинарный комплекс (МДК), включающий несколько научных дисциплин, которые исследуют отношения растений и условий окружающей среды на организменном, популяционно-видовом, фитоценотическом и экосистемном уровнях (Миркин и др., 2001). К дисциплине организменного уровня относится *экологическая физиология растений*, которая изучает физиологические механизмы приспособления растений к экологическим условиям. Научными дисциплинами популяционно-видового уровня являются популяционная биология, экология растений и ботаническая география. *Популяционная биология* изучает популяции растений: их размер, пространственную, половую, возрастную структуру, механизмы регулирования плотности, генетическое и фенетическое разнообразие.

Предметами изучения *экологии растений* являются экологическая морфология (жизненные формы), экологическая биология (способы питания, опыления, распространения семян и плодов, отношения с фитофагами), отношения к факторам среды, типы поведения или стратегий видов. Предметом изучения *ботанической географии* (фитогеографии) являются ареалы, т.е. области распространения таксонов растений на Земле. К наукам фитоценотического и экосистемного (инфраценотического) уровней в МДК относятся *фитоценология* и *флористика*, важнейшей задачей этих наук является изучение биологического разнообразия растительного мира. В задачи флористики входит изучение и анализ современного распределения видов и их природных сочетаний в фитоценозах различного иерархического уровня, сравнительный анализ флор и восстановление истории их формирования, участие в решении глобальных задач сохранения и мониторинга разнообразия видов. Предметом фитоценологии является изучение растительных сообществ, их структура, динамика, классификация и география.

Изучение флоры и растительности на региональном уровне имеет большое значение, являясь основой для комплексного исследования природных ландшафтов, фактической базой для рационального использования и охраны растительных ресурсов, охраны эталонных ландшафтов, биоценозов и отдельных видов растений. Без тщательного изучения флоры невозможно решить задачи сохранения генофонда растительного мира. Особую актуальность эти вопросы приобрели в связи с принятием Международной конвенции по биоразнообразию и с возросшим интересом к данной проблеме у широкого круга людей, что нашло отражение в образовательных программах различных уровней. С принятием конвенции понятие биоразнообразия и нависшей над ним угрозы из области научной выдвинулось в сферу общественных интересов. Под *биоразнообразием* понимается все многообразие «биологических единиц» в определенный промежуток времени в пределах заданного пространства. «Биологические единицы» могут быть представлены генетически различающимися индивидуумами, составляющими популяцию; таксономическими единицами (вид, род, семейство и т.д.), жизненными формами и функциональными типами, сообществами и экосистемами как

зеркальным отражением многообразия биотопов в ландшафте. Принято выделять несколько уровней биологического разнообразия:

-генетический, представляющий разнообразие генетического аппарата изучаемых организмов внутри популяции;

-видовой, представляющий совокупность видов микроорганизмов, грибов, растений и животных на определенной территории. Для обозначения этой совокупности используют термин биота;

-экосистемный, представляющий разнообразие сред обитания видов и биотопов, разнообразие процессов, протекающих в экосистемах различных иерархических уровней.

Существует много мотивов для поддержания и сохранения биологического разнообразия, каждый из которых имеет достаточную внутреннюю ценность. В качестве примеров таких мотивов можно указать:

этический (защита жизни как таковой);

экономическое значение (питание, чистая питьевая вода, другие виды ресурсного использования, здоровьесбережение и безопасность);

эстетическая ценность (красота природных ландшафтов), культурное наследие (созданные человеком экосистемы: ботанические сады, парки и др. шедевры ландшафтного дизайна);

экологическое значение (роль биоразнообразия в функционировании и стабильности экосистем).

Целью регионального учебного курса «Биоразнообразие растительного мира Пермского края» является ознакомление студентов с содержанием и методами флористики и фитоценологии, обобщение имеющихся данных об особенностях флоры и растительности Пермского края, практическое овладение методами изучения местной флоры и растительности в процессе прохождения полевых практик и выполнения исследовательских курсовых и выпускных квалификационных работ.

Пособие предназначено для студентов естественно-научного факультета, обучающихся по специальности биология и химия; география и экология.

Глава 1. Флора, приемы и методы ее изучения

1.1. Основные понятия флористики

Самое общее, исходное определение понятия «флора» – совокупность видов растений, произрастающих на той или иной территории. Более конкретное и развернутое определение этого понятия, сформулировал выдающийся российский флорист и фитогеограф А.И. Толмачев (1974). Под *флорой* понимается совокупность видов растений, встречающихся в данной области (местности, стране), слагающих все свойственные ей растительные сообщества, и заселяющих все типы местообитаний, встречающиеся в данной местности. Иными словами исходное определение флоры можно обозначить как «любая территориальная совокупность видов» (Юрцев, Камелин, 1991, с.7).

В состав флоры включаются виды, самопроизвольно произрастающие в данной области или стране. Это аборигенные виды, естественно возникшие на территории изучаемой флоры и виды, случайно или преднамеренно завезенные человеком, впоследствии одичавшие и поддерживающие свое существование без участия человека. Такие виды называются адвентивными или заносными. Однако следует учитывать, что резкой, абсолютной грани между аборигенными и адвентивными видами флоры не существует, что нередко затрудняет распознавание видов заносного происхождения. Не вызывает сомнения необходимость исключения из состава флоры культивируемых растений закрытого грунта, поскольку они выращиваются в искусственно созданных условиях и не связаны с природной флорой. Относительно растений, культивируемых в открытом грунте, имеются различные точки зрения. Одни исследователи придерживаются мнения не включать в состав флоры также и культивируемые на территории изучаемой флоры виды растений. Другие усматривают в этом предложении логическое противоречие и считают целесообразным рассматривать такие растения как особую фракцию флоры. Наряду с дикорастущими видами культивируемые растения выдерживают испытание климатом, растут совместно с сорными растениями, которые включаются в состав флоры.

Степень выявления всех слагающих компонентов составляет *полноту* флоры. Исходя из определения понятия, флора охватывает все разнообразие растительных организмов, к которым длительное время относились также лишайники и грибы, лишь относительно недавно выделенные в отдельное царство грибов. В современных системах живых организмов лишайники рассматриваются как лишенизированные грибы, вступившие в симбиоз с водорослями. На самом деле чаще всего флора ограничена совокупностью видов семенных и высших споровых растений без участия мохообразных, водорослей, лишайников, которые, как правило, изучаются самостоятельно и отдельно от несосудистых растений (мохообразные, водоросли, лишайники, грибы). Поэтому под термином «флора» без специальных оговорок принято подразумевать совокупность видов сосудистых растений. Совокупность видов несосудистых растений, лишайников и грибов принято обозначать как «бриофлора», «альгофлора», «лихенофлора», «микофлора».

В связи с выделением грибов в самостоятельное царство, два последних термина обычно заменяются на «лихенобиота» и «микобиота».

Традиционный и наиболее часто используемый подход к изучению флор – региональный, он связан с выявлением таксономического разнообразия растений и составления списка видов на территориях различной размерности. Границы таких территорий могут быть произвольными (административные регионы: области, края, республики, страны) и естественными, обусловленными однородностью экологических и физико-географических условий. Примерами таких естественно выделяемых территорий являются ботанико-географические и флористические выделы. Совокупности видов, выделенные по такому принципу, получили название *региональные флоры*. Если изучаемая территория не превышает 100-200 км², то выявленную флору принято называть *локальной*. Второй подход к изучению флор – топологический, внутриландшафтный, когда флору анализируют как отражение экологических и физико-географических условий. Основным объектом изучения при таком подходе является *конкретная флора* – совокупность видов экологически однородного физико-географического района, который характеризуется одним типом климата, сходством геоморфологического строения и одним типом преобладающей растительности. Представление о конкретной флоре было введено в науку и детально разработано А.И. Толмачевым (1974) и впоследствии получило развитие в трудах отечественных фитогеографов. Конкретная элементарная флора характеризуется постоянством набора экотопов и постоянством набора видов на однотипных экотопах на всем протяжении элементарного флористического выдела. Через территорию данной флоры не должны проходить флористические границы регионального уровня. В пределах конкретных флор возможно выделение *парциальных флор* экологически и флористически своеобразных подразделений ландшафта. Нижним территориальным пределом, к которому применимо понятие «флора», в современной флористике является площадь, занимаемая фитоценозом. Совокупность видов растений флористически и экологически однотипных сообществ в пределах флористического выдела представляет собой *ценофлору*.

Исходным этапом флористических исследований является инвентаризация флоры, т.е. выявление видов, произрастающих на изучаемой территории. В зависимости от степени детальности исследований и особенностей изучаемой территории в ходе инвентаризации используют маршрутный, детально-маршрутный, стационарный методы и метод картирования. Итогом инвентаризации является аннотированный список видов, оформленный в виде конспекта или кадастра флоры. При составлении конспекта флоры необходимо неукоснительно придерживаться правил использования научных названий таксонов, которые регламентируются Международным кодексом ботанической номенклатуры. Основные правила произношения названий таксонов на латинском языке даны в приложении настоящего пособия.

Следующим этапом флористических исследований является разносторонний анализ списков по нескольким параметрам: таксономическая структура; соотношение в составе флоры жизненных форм, экобиоморф и экологических групп растений; распределение видов по типам ареалов и географическим элементам,

анализ эндемичных и реликтовых таксонов, выявление степени адвентивации, ресурсный состав флоры.

Таксономический анализ флоры включает распределение видов по отделам, классам, семействам, выявление и анализ ведущих по числу видов семейств и родов. Количественные соотношения выражаются в % к общему числу видов, выявленных в анализируемой флоре. Свойственное каждой флоре распределение видов между систематическими категориями высшего ранга составляет *систематическую (таксономическую) структуру флоры*. Большой интерес представляют сопоставления, которые вскрывают соотношения между численностью видов крупнейших систематических групп, представленных в той или иной флоре. Например, установлено, что в наиболее высокоширотных областях земного шара количество видов лишайников может значительно превышать видовое богатство сосудистых растений. Напротив, на большей части поверхности суши существуют обратные соотношения: высшие растения, как по численности видов, так и по их роли в сложении растительного покрова резко преобладают над лишайниками. Роль мхов в сложении флор северного полушария более значительна в приполярных и холодно-умеренных областях. На современном этапе знания о систематической структуре флор большей части стран земного шара ограничиваются данными более или менее полного учета видов семенных и высших споровых растений.

Завершающим этапом изучения и анализа флор является сравнительный анализ изучаемой флоры с другими сравнимыми флорами и определение места анализируемой флоры в ряду других флор.

1.2. Анализ флоры сосудистых растений Пермского края

История изучения флоры и растительности в Пермском крае укладывается в 250-летний период, который можно разделить на 4 этапа (Овеснов, 1997):

- эпизодический (с 20-х годов XVIII до 70-х годов XIX столетия);
 - систематический (с 70-х годов XIX до 20-х годов XX столетия.);
 - геоботанический и фитогеографический (с 20-х годов XX до 60-х годов XX столетия)
- этап углубленных флористических исследований (с 60-х годов XX столетия по настоящее время).

По опубликованным данным на территории Пермского края выявлено 1665 видов сосудистых растений, 500 видов мохообразных, 575 видов лишайников и около 1520 видов грибов. Обобщающие сводки о разнообразии водорослей в регионе отсутствуют. Наиболее детально изучен состав высших сосудистых (папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных) растений, в то время как полная инвентаризация видового разнообразия остальных групп еще далека от завершения. Обширное царство грибов и грибоподобных организмов на территории края изучено очень неравномерно. Наиболее широко представлены базидиальные грибы (*Basidiomycota*) – 1241 вид и внутривидовой таксон, что составляет 81,5 от общего количества выявленных видов. На втором месте находятся несовершенные грибы (*Deuteromycota*) – 158 видов (10,4 %). Сумчатых грибов (*Ascomycota*) выявлено 117 видов (7,7%). Приведенные данные не отражают полноту

многообразия микобиоты в регионе, а лишь указывают на степень изученности той или иной группы. Наиболее полно изучены агарикоидные базидиомицеты, известные под названием «шляпочные грибы». Опубликованный список включает 847 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных грибов, относящихся к отделу *Basidiomycota*. Для каждого вида приведены сведения о субстрате, хозяйственном значении, встречаемости и распространении в пределах Пермского края (Переведенцева, 2008).

Таксономический анализ флоры включает распределение видов по отделам, классам, семействам, выявление и анализ ведущих по числу видов семейств и родов.

Количественные соотношения выражаются в % к общему числу видов, выявленных в анализируемой флоре. Таксономическая структура флоры сосудистых растений представлена в табл. 1. Таблицы 1-8 составлены на основе данных о видовом составе сосудистых растений (Иллюстрированный определитель растений Пермского края, 2007).

В число сосудистых растений включены все естественно произрастающие виды как аборигенные, так и адвентивные (т.е. занесенные человеком случайно или сознательно). Вместе с тем, здесь не учтены культивируемые виды, не встреченные вне культуры, т.е. не дичающие.

Богатство флоры сосудистых растений составляет 1665 видов из 5 отделов, 110 семейств и 511 родов. Преобладают покрытосеменные растения- 1601 вид (96.2%), из которых 72.7% составляет класс двудольные и 23.5% - однодольные. По сравнению с соотношениями высших таксонов в общеземной флоре, в составе региональной флоры чуть более широко представлены голосеменные (хвойные) и однодольные и несколько снижено участие двудольных (в общеземной флоре названные группы составляют соответственно 0,34%; 18,0% и 81,6%).

Следует заметить, что абсолютная численность видов не всегда адекватна биоценотической роли отдельных таксономических групп. Например, голосеменные в составе флоры представлены лишь восьмью видами из класса хвойные, однако роль этой группы в сложении растительного покрова огромна – на обширных пространствах, занятых таежными лесами, хвойные являются основными лесобразующими породами.

Таблица 1. Таксономическая структура флоры сосудистых растений Пермского края

Название таксонов (отделы и классы)	число видов	%от общего числа видов	число родов	% от общего числа родов	число семейств	%от общего числа семейств
<i>Lycopodiophyta</i> – Плауновидные	10	0,6	2	0,4	2	1,8
<i>Equisetophyta</i> – Хвощевидные	8	0,5	1	0,2	1	0,9
<i>Polypodiophyta</i> – Папоротниковидные	38	2,3	17	3,3	11	10
<i>Pinophyta</i> (<i>Gymnospermae</i>)– Голосеменные	8	0,4	5	1,0	2	1,8
<i>Magnoliophyta</i>	1601	96,2	486	95,1	94	85,5

(<i>Angiospermae</i>)– Покрывтосеменные						
в том числе: <i>Magnoliopsida</i> (<i>Dicotyledones</i>)– Двудольные	1210	72,7	381	74,4	78	71,0
<i>Liliopsida</i> (<i>Monocotyledones</i>)– Однодольные	391	23,5	105	20,7	16	14,5
Всего	1665	100	511	100	110	100

Важными составляющими таксономического анализа флоры являются количественные соотношения в распределении видов по семействам и родам и выявление ведущих по количеству видов таксонов названных рангов.

В среднем на 1 семейство приходится 15.4 видов. У 22 семейств из 110 количество видов превышает среднее значение. Эти 22 семейства содержат 1244 вида или 77,2 % всех видов флоры. Практически столько же семейств в анализируемой флоре представлено 1 видом. Семейства, занимающие по числу видов первые 10 мест, объединяют 983 или 59,1 % от общего количества видов в составе флоры (табл. 2).

В составе региональной флоры наиболее широко представлены семейства *Asteraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Cyperaceae*, содержащие от 100 до 182 видов. На долю этих четырех семейств приходится 26.4 % от общего числа выявленных видов. Наиболее высоким родовым разнообразием характеризуются семейства *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae*, включающие от 20 до 51 рода.

Таблица 2. Ведущие семейства флоры Пермского края по числу видов и родов

Семейство	Число видов	% от общего числа видов флоры	Число родов	% от общего числа родов флоры
<i>Asteraceae</i>	182	10,9	51	10
<i>Poaceae</i>	156	9.4	48	9.4
<i>Rosaceae</i>	131	7.9	22	4.3
<i>Cyperaceae</i>	100	6.0	8	1.6
<i>Ranunculaceae</i>	90	5.4	18	3.5
<i>Caryophyllaceae</i>	81	4.9	23	4.5
<i>Fabaceae</i>	71	4.2	16	3.1
<i>Brassicaceae</i>	69	4.1	35	6.9
<i>Scrophulariaceae</i>	57	3.4	15	2.9
<i>Lamiaceae</i>	46	2.8	20	3.9
Всего видов и родов	983	59.1	256	50.1

Более половины родов (253 из 511) содержат по 1 виду, что в сумме составляет лишь шестую часть состава флоры. В то же время 82 рода с пятью и более видами включают 56% видов из состава флоры. Среднее количество видов в роду (родовой

коэффициент) составило 3,3. В таблице 3 представлены наиболее крупные роды, содержащие 15 и более видов.

Многовидовыми, содержащими свыше 50 видов родами являются *Carex*, *Alchemilla*, *Ranunculus*. В представленных в таблице 15 родах сосредоточено 425 видов, что составляет 27.6% от общего богатства флоры. Десять крупных родов входят в состав ведущих по количеству видов семейств.

Таблица 3. Спектр ведущих родов флоры Пермского края

Место по числу видов	Род	Семейство	Число видов в роду	В % от общего числа видов флоры
1*	<i>Carex</i>	<i>Cyperaceae</i>	76	6.1
2*	<i>Alchemilla</i>	<i>Rosaceae</i>	52	4.1
3*	<i>Ranunculus</i>	<i>Ranunculaceae</i>	50	3.0
4	<i>Salix</i>	<i>Salicaceae</i>	29	1.7
5*	<i>Taraxacum</i>	<i>Asteraceae</i>	28	1.7
6	<i>Viola</i>	<i>Violaceae</i>	26	1.5
7*-8	<i>Potentilla</i>	<i>Rosaceae</i>	26	1.5
7- 8*	<i>Artemisia</i>	<i>Asteraceae</i>	20	1.2
9-10	<i>Polygonum</i>	<i>Polygonaceae</i>	19	1.1
9-10*	<i>Poa</i>	<i>Poaceae</i>	19	1.1
11*	<i>Calamagrostis</i>	<i>Poaceae</i>	17	1.0
12-14	<i>Juncus</i>	<i>Juncaceae</i>	16	0.9
12-14	<i>Potamogeton</i>	<i>Potamogetonaceae</i>	16	0.9
12-14*	<i>Veronica</i>	<i>Scrophulariaceae</i>	16	0.9
15*	<i>Astragalus</i>	<i>Fabaceae</i>	15	0.9
	Всего видов		425	27.6

* отмечены роды из ведущих по числу видов семейств

По мнению А.И.Толмачева (1974), соотношение числа видов и родов в составе флоры может служить показателем **автохтонных** и **аллохтонных** тенденций в развитии флоры. Согласно Толмачеву, автохтонные элементы включают виды, возникшие в пределах пространства, занимаемого данной флорой или произрастающих на этой территории со времени своего становления. Аллохтонные элементы включают виды данной флоры, первоначально возникшие за пределами занимаемой флорой территории и появившиеся в составе данной флоры в результате своего расселения. Чем выше значение родового коэффициента, тем сильнее во флоре выражены автохтонные процессы. Напротив, чем ниже этот показатель, тем большую роль играли миграции видов в ходе флорогенеза. Для оценки соотношения автохтонных и аллохтонных тенденций предложен показатель автономности флоры.

Расчеты показали, что показатель автономности флоры Пермской области имеет небольшое положительное значение (+106), что свидетельствует о преобладании автохтонной тенденции развития флоры.

Биоэкологический анализ флоры базируется на соотношении видов по составу жизненных форм и экобиоморф. Такой анализ отражает разнообразие экологических условий, в которых сформировалась анализируемая флора и преобладающие на данной территории типы растительных сообществ. Спектры жизненных форм несут наиболее ценную информацию при сравнении флор крупных территорий (табл. 4).

Таблица 4. Сравнение спектров жизненных форм ценофлор некоторых биомов, % от общего числа изученных видов (Уиттекер, 1980).

Биом	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	27
Пустыня	0	4	17	6	73

Важным показателем приспособленности видов к перенесению неблагоприятного для роста растений времени года является биологический спектр жизненных форм, предложенный датским ботанико-географом К.Раункиером (табл.5). Для сравнительного анализа в таблицу помещены данные о биологических спектрах флоры республики Марий-Эл, флоры Дании, а также нормальный спектр.

Таблица 5. Спектр жизненных форм флоры Пермского края по системе Раункиера (Овеснов, 2005)

Сравниваемые флоры	число видов	процентное содержание видов в группах жизненных форм									
		S	E	MM	M	N	Ch	H	G	HH	Th
Пермский край	1665	-	-	1,4	1,5	3,7	6,7	54,3	11,4	5,8	15,2
Республика Марий-Эл*	1040	-	0,2	0,5	2,9	4,9	2,1	54,4	10,9	10,3	14,1
Дания	1084	-	0,1	1	3	3	3	50	11	11	18
Нормальный спектр	1000	2	3	8	18	15	9	26	4	2	13

Условные обозначения: S—стеблевые суккуленты; E—эпифиты; MM—мега- и мезофанерофиты; M—микрофанерофиты; N—нанофанерофиты; Ch—хамефиты;

H—гемикриптофиты; G—геофиты; HH—гелофиты и гидрофиты; Th--терофиты

* - Данные приведены по Абрамов (2000)

Доминирующее положение в спектре флоры Пермского края занимают гемикриптофиты (Н), также довольно высок и процент геофитов (G); это указывает на умеренно холодный голарктический характер флоры. Об этом же свидетельствует отсутствие стеблевых суккулентов (S) и эпифитов (E). Несколько повышенный (по сравнению с флорой Дании) процент хамефитов (Ch) указывает на более холодный и континентальный климат, и, напротив, пониженное содержание гело- и гидрофитов (НН) – на более сухой климат. Лесной характер флоры подтверждается довольно большим числом мега- и мезо-фанерофитов (ММ). Содержание нанофанерофитов (N) и терофитов (Th) во флоре Пермского края близко к таковому во флоре Дании. Несколько понижен процент микрофанерофитов (M). В целом биологический спектр региональной флоры Пермского края достаточно характерен для умеренно холодных континентальных лесных флор Голарктики.

Более подробную экологическую характеристику флоры можно получить, используя распределение видов флоры по биоморфным группам, предложенным И.Г. Серебряковым (1962). Под **биоморфой** понимается своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям. Виды, составляющие флору Пермского края С.А. Овесновым (2005) распределены по 55 группам биоморф. Биоморфы высших споровых растений (плаунов, хвощей, папоротников) рассматриваются как специфические жизненные формы. Численно преобладают травянистые растения, среди которых доминируют наземные поликарпики (табл. 6). Столь большое количество выделенных биоморф свидетельствует о разнообразии адаптивных приспособлений сосудистых растений к условиям произрастания.

Таблица 6. Соотношение биоморфных групп во флоре Пермского края

№ п/п	Название биоморфных групп	В % от общего числа видов
1	Древесные растения	8,4
2	Травянистые растения	91,6
2.1	Наземные поликарпики	64,7
2.1.1	Стержнекорневые поликарпики	16,4
2.1.2	Корневищные столонообразующие и ползучие	12,2
2.1.3	Короткокорневищные	8,6
2.1.4	Плотно- и рыхлокустовые (однодольные)	7,5
2.1.5	Корневищные (однодольные)	7,5
2.2	Наземные монокарпики	19,9
2.3	Водные растения	5,5

Нередко биоэкологический анализ углубляется за счет соотношений групп растений по способу питания (автотрофы, сапротрофы, паразиты, полупаразиты, насекомоядные, симбиотрофы и др.), а также по отношению видов флоры к

условиям среды. Для примера приведено распределение растений по типам местообитаний с определенным водным режимом (табл. 7.).

Таблица 7. Соотношение групп растений по их отношению к условиям увлажнения во флоре Пермского края

Экологическая группа	В % от общего числа видов флоры
Мезоксерофиты	2.7
Ксеромезофиты	10.1
Мезофиты	58.3
Гигрофиты	10.8
Оксилофиты	2.2
Психрофиты	7.4
Гидрофиты	8.5

Обильнее всего представлены мезофиты, составляющие почти 2/3 видов флоры. Довольно высок процент гигрофитов и ксеромезофитов. Психрофиты в регионе сосредоточены в горных тундрах, занимающие небольшие площади. В целом, по особенностям биоморфологической и экологической структуры региональная флора Пермского края относится к умеренно-холодному мезофильному лесному типу.

Ботанико-географический (хорологический) анализ дает представление о географической специфике анализируемой флоры. Этот анализ преследует двойные цели. Первая цель – выявление сходств и различий в распространении отдельных видов, слагающих флору. За основу анализа берутся ареалы видов, выявляются соотношения *географических элементов* - видов, сгруппированных по сходству области распространения. Географические элементы выделяются с учетом принадлежности видов к широтным и долготным группам ареалов. По широтному принципу выделяются: арктическая, гипоарктическая, бореальная, неморальная, бореально-степная, степная и др. группы, а также пльоризональная, если ареал охватывает несколько широтных зон. По протяженности ареалов на долготных участках выделяются: голарктическая, евроазиатская, евросибирская европейская и др. группы, а также пльорирегинальная (космополитная) группа. При более детальном анализе в пределах групп выделяют подгруппы. Например, в евросибирской группе выделяются восточноевропейско-сибирская, европейско-западносибирская, восточноевропейско-западносибирская подгруппы. Распределение видов анализируемой флоры по их географическому распространению представляют в виде спектра географических элементов (табл. 8).

Таблица 8. Распределение видов флоры Пермского края по географическим элементам флоры (Овеснов, 1998)

№ п/п	Географический элемент флоры	Число видов	В % от общего числа видов
1	Пльорирегинальный	48	3.1
2	Голарктический	184	11.85
3	Арктический	26	1.7

3.1	Арктический циркумполярный	14	0.9
3.2	Арктический амфиатлантический	2	0.15
3.3	Арктический евразийский	2	0.15
3.4	Арктический азиатский	8	0.5
4	Бореальный	31	2.0
4.1	Североевропейско-азиатско-североамериканско-восточноазиатский	11	0.7
5	Палеарктический	624	40
5.1	Палеарктический	202	13
5.2	Западнопалеарктический	141	9.0
5.3	Центральнопалеарктический	99	6.3
5.4	Восточнопалеарктический	39	2.5
5.5	Евразийско-средиземноморский	36	2.3
5.6	Евразийско-ирано-туранский	27	1.7
5.7	Евразийско-восточноазиатский	26	1.7
5.8	Европейско-средиземноморский	54	3.5
6	Циркумбореальный	97	6.2
6.1	Циркумбореальный	50	3.2
6.2	Амфиатлантический	11	0.7
6.3	Европейско-западносибирско-североамериканский	4	0.3
6.4	Азиатско-североамериканский	29	1.8
6.5	Циркумбореальный дизъюнктивный	3	0.2
7	Евразийский	138	8.7
7.1	Евразийский	21	1.3
7.2	Европейско-сибирский	83	5.3
7.3	Восточноевропейско-западносибирский	34	2.1
8	Европейский	245	15.8
8.1	Европейский	88	5.6
8.2	Центрально- и восточноевропейский	15	1.0
8.3	Северо- и восточноевропейский	19	1.2
8.4	Североевропейский	23	1.5
8.5	Восточноевропейский	28	1.8
8.6	Европейско-западносибирский	72	4.6
9	Азиатский	101	6.5
10	Урало-кавказский	2	0,15
11	Предуральско- уральский	54	3,4

При географическом анализе флоры Пермской области С.А. Овеснов выделил более чем 330 типов ареалов, сгруппированных в 34 географических элемента. В

составе флоры преобладают виды, ограниченные территорией Палеарктики и заметную роль играют виды общеголарктические. Наряду с широко распространенными, во флоре встречаются виды более узкого распространения (европейские, азиатские), а также виды, эндемичные для Урала. Европейских видов несколько больше, чем азиатских.

По широтному положению региональная флора Пермского края является типично лесной или бореальной, а по долготному положению занимает промежуточное место между восточноевропейскими и сибирскими флорами, более тяготея к восточноевропейским.

Вторая цель анализа направлена на выяснение того, откуда происходит тот или иной вид, как он попал в состав анализируемой флоры, и как его происхождение отражается на его сегодняшнем распространении. Данный круг вопросов является предметом генетического анализа флоры.

К числу наиболее существенных особенностей флор относится явление эндемизма. Флора анализируется по степени эндемизма (видового, родового, эндемизма семейств). Критерием относительной молодости флоры является преобладание видового эндемизма, при слабом развитии или даже отсутствии родового эндемизма. Эндемизм может быть прогрессивным и реликтовым. *Прогрессивными* эндемиками являются виды, возникшие на данной территории и не распространившиеся за ее пределы. *Реликтовыми* эндемиками являются таксоны, в прошлом широко распространенные, но в настоящее время сохранившиеся на узколокальных территориях.

1.3. Эндемики и реликты Урала и Предуралья

В течение длительного времени считалось, что флора Уральского хребта мало отличается от флоры равнин, прилегающих к нему с запада и востока. Высказывалось мнение о том, что уральская флора совсем не содержит древних таксонов, что образовалась она в результате смешения элементов европейского и азиатского происхождения. Однако, данная концепция была взята под сомнение, а затем отвергнута такими известными исследователями уральской флоры как С.И.Коржинский, И.М. Крашенинников, П.Л. Горчаковский, которые внесли огромный вклад в познание генезиса уральской флоры и выявлению в ее составе эндемичных и реликтовых видов.

Хотя Урал имеет свою давнюю геологическую историю, современная его флора мало специфична, она формировалась главным образом под влиянием флор других, более или менее близких к нему областей. Объясняется это тем, что в третичное время, когда вырисовывались контуры современных флористических областей Евразии, древние палеозойские поднятия на территории Урала были сильно перепленизированы и по строению поверхности и другим физико-географическим условиям мало отличались от прилегающих равнин. Возрождение и окончательное формирование Уральских гор произошло в конце третичного и в начале четвертичного периода. Лишь с этого времени начался этап относительно самостоятельного развития уральской флоры. Поднятия хребтов происходили сравнительно быстро, поэтому лишь немногие представители местной равнинной флоры смогли столь же быстро приспособиться к изменившимся условиям среды,

преобразовавшись в эндемичные уральские виды. Возникшие «экологические ниши» на поднимавшихся горных цепях заполнялись преимущественно пришлыми растениями из смежных областей, которые по экологическим свойствам более или менее соответствовали новым условиям среды. Поэтому Урал не явился местом развития резко обособленной, специфической флоры, влияние которой простиралось бы далеко за пределы этой горной страны. В то же время во флоре Урала прослеживаются некоторые черты самобытности, проявляющиеся в специфическом наборе некоторых видов.

В составе уральской флоры содержится относительно небольшое число эндемичных видов и внутривидовых таксонов. Эндемичные формы более высокого ранга, чем вид, во флоре Урала отсутствуют. По данным П.Л. Горчаковского (1969) в составе уральской флоры описано 116 эндемичных видов, из которых 55 относятся к мелким видам манжеток и ястребинок. По более поздним сведениям (Князев, 2008) в уральском регионе известно около 100 амфимиктических эндемиков и более 50 эндемичных апомиктических рас. Распределение амфимиктических эндемиков по семействам и родам представлено в табл. 9. Апомиктические эндемичные расы представлены, главным образом родами *Alchemilla* (около 30 видов манжеток), *Hieracium* (около 20 видов ястребинок), *Ranunculus* (до 5 видов лютиков).

Таблица 9. Число амфимиктических эндемичных и субэндемичных видов и подвидов в некоторых родах и семействах цветковых растений флоры Урала и сопредельных территорий (Князев, 2008)

Семейство	Род (в скобках указано число видов)	Общее число эндемиков и субэндемиков
Fabaceae	Astragalus (17), Oxytropis (14), Hedisarum (2), Vicia (1), Lupinaster (1)	35
Caryophyllaceae	Cerastium (5), Dianthus (3), Minuartia (2), Gypsophila (1), Silene (1)	12
Poaceae	Festuca (4), Elytrigia (2), Elymus (1), Agrostis (1), Calamagrostis (1), Koeleria (1), Bromopsis (1)	11
Lamiaceae	Thymus (8)	8
Scrophulariaceae	Linaria (2), Lagotis (1), Veronica (1), Pedicularis (1), Castilleja (1)	6
Ranunculaceae	Trollius (2), Delphinium (2), Anemonoides (1), Anemonastrum (1)	6
Rosaceae	Potentilla (4), Cotoneaster (2)	6
Asteraceae	Echinops (1), Saussurea (1), Serratula (1), Jurinea (1), Tanacetum (1), Cicerbita (1)	6
Boraginaceae	Eritrichium (2), Onosma (1)	3
Apiaceae	Aulacospermum (1), Seseli (1)	2
Brassicaceae	Clausia (1), Alyssum (1)	2
Plantaginaceae	Plantago (1)	1
Primulaceae	Androsace (1)	1
Linaceae	Linum (1)	1
Dipsacaceae	Knautia (1)	1
Liliaceae	Gagea (1)	1
Всего таксонов		102

К уральским эндемикам отнесены виды, распространенные исключительно или преимущественно в пределах Уральского хребта и его предгорий и, по всей вероятности, сформировавшиеся на этой территории. Характерно, что ни один из уральских эндемиков не играет ведущей, определяющей роли в сложении растительных сообществ, среди эндемиков отсутствуют деревья, древесный ярус лесов, господствующих в структуре растительного покрова, слагается исключительно пришлыми видами, сформировавшимися за пределами уральской горной страны. Это виды европейского и сибирского происхождения, которые широко распространены восточнее или западнее Уральского хребта.

Возникновение уральского эндемизма флоры тесно связано со следующими факторами:

- 1) обилием на территории Урала выходов разнообразных горных пород и продуктов их разрушения, остающихся вследствие эрозии непригодными для произрастания древесной растительности;
- 2) поднятиями горных цепей в конце третичного и начале четвертичного периодов и связанных с ними изменениями условий среды;
- 3) преобразованиями растительного покрова, вызванными оледенениями в плейстоцене и наличием в южной части Уральского хребта и некоторых других территориях рефугиумов широколиственных лесов, где могли пережить эпохи оледенения отдельные представители доледникового плиоценового неморального комплекса.

Значительная часть уральских эндемиков представляют собой реликтовые эндемики, то есть, виды, которые в прошлом были распространены более широко, однако в настоящее время находятся в состоянии угасания и сохранились в немногих местах со специфическими экологическими условиями.

По эколого-ценотическим условиям П.Л. Горчаковский в уральской флоре выделяет 3 группы эндемичных видов:

1. высокогорные, обитающие выше границы леса;
2. скально-горностепные, произрастающие на скалах в средней и нижней частях хребтов;
3. широколиственные эндемики, свойственные широколиственным и смешанным лесам западного склона Уральского хребта и прилегающих к нему равнин.

С.А. Овеснов с учетом особенностей распространения эндемичных видов в пределах флоры Пермской области внес коррективы в объемы первой и третьей групп.

В первую группу вошли горные и горно-лесные эндемики, т.е. виды, растущие в горно-лесном поясе и выше предела леса. Эта группа представлена 31 видом, из которых значительная часть принадлежит к горно-тундровым видам, приуроченным к фрагментам горных тундр Северного и Среднего Урала, занимающие на территории края небольшую площадь. Типичными представителями горно-тундровых эндемиков являются лаготис уральский (*Lagotis uralensis* Schischk.), ветреница пермская (*Anemone biarmiensis* L.), ясколка Крылова (*Cerastium krylovii* Schischk. et Gorczak.), ясколка Городкова (*C. gorodkovianum* Schischk.), качим уральский (*Gypsophila uralensis* Less.), гусиный лук ненецкий (*Gagea samojedorum* Grossh.). К эндемикам субальпийских лугов относятся мелкие виды манжеток, а в горно-лесном поясе Уральского хребта эндемичными являются некоторые виды рода ястребинка.

Вторая группа скально-горностепных эндемиков представлена 12 видами, из которых следует назвать порезник Крылова (*Libanotis krylovii* V. Tichomirov), несколько видов астрагала (*Astragalus kungurensis* Boriss., *A. clerceanus* Iljin et Krasch., *A. gorczakovskii* L. Vassil.), остролодочник уральский (*Oxytropis uralensis* (L.) DC.), ясколка уральская (*Cerastium uralense* Grub.), минуарция Гельма (*Minuartia helmii* (Fisch. ex Ser.) Schischk.), гвоздика иглолистная (*Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb.), смолевка башкирская (*Silene baschkirorum* Janisch.), серпуха Гмелина (*Serratula gmelinii* Tausch), пырей отогнутоостый (*Agropyron reflexiaristatum* Nevski).

Третья группа лесных эндемиков включает 11 видов, которые по местообитаниям разделяются на несколько групп:

широколиственно-лесные – короставник татарский (*Knautia tatarica* (L.) Szabo), цицербита уральская (*Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd), ветреница уральская (*Anemone uralensis* Fisch. ex DC.);

темнохвойно-лесные – звездчатка пермская (*Stellaria biarmiense* R.Kam. et Ovesnov);

эндемики мелколиственных лесов – тимьян блошинный (*Thymus ovatus* Mill.);

эндемики послелесных материковых лугов – лютик Овеснова (*Ranunculus ovesnovii* Tzvel.).

Большинство эндемиков уральской флоры являются редкими, нуждающимися в охране и занесены в Красную книгу Российской Федерации (1988, 2008), Среднего Урала (1996), Пермского края (2008).

В познании генезиса флоры большое значение имеет выявление реликтовых элементов в составе флоры. С точки зрения фитогеографии, реликтами считают виды, в прошлом более широко представленные на данной территории, но впоследствии, в связи с изменениями условий среды, вымершие на значительной части своего прежнего ареала и сохранившиеся лишь в немногих, обычно изолированных местообитаниях, где условия для них оказались более благоприятными.

Уральская флора в своем составе содержит несколько наслоений реликтовых видов. В прошлом эти растения были широко распространены на территории Урала или отдельных его частей, но впоследствии, в связи с изменившимися условиями, их распространение в пределах горной страны значительно сократилось, а на прилегающих равнинах они вымерли полностью. В результате этого возникли дизъюнкции, при этом уральские фрагменты ареалов таких видов оказались обособленными от основных ареалов, располагающихся в значительном удалении от Уральских гор.

В зависимости от времени былого процветания реликтовые растения Урала принято разделять на 3 категории: доледниковые (плиоценовые), плейстоценовые (ледниковые) и голоценовые (послеледниковые).

Доледниковые реликты. К этой категории относятся преимущественно реликты доледниковых широколиственных пород. По типу ареалов они подразделяются на несколько групп.

1. Эндемики Урала и Предуралья. Большая часть ареала у таких видов находится на Урале, отчасти вклиниваясь в смежные районы Восточно-Европейской равнины – *Knautia tatarica*, *Cicerbita uralensis*.

2. Европейские с основным ареалом в Центральной и Восточной Европе, отчасти в Малой Азии и на Кавказе:

а) виды со сплошным распространением в Восточной Европе вплоть до Урала (*Carex pilosa* Scop., *Festuca gigantea* (L.) Vill. , *Aristolochia clematitis* L., *Mercurialis perennis* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Ajuga reptans* L., *Campanula trachelium* L.

б) дизъюнктивные, отсутствующие в ряде районов Русской равнины, но вновь появляющиеся на Урале и в Предуралье (*Cephalanthera longifolia* (L.), *Laser trilobium* (L.) Borkh.);

3. Евро-южносибирские:

а) со сплошным ареалом в Восточной Европе вплоть до Урала и дизъюнкцией на Западно-Сибирской равнине (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Carex silvatica* Huds., *Actaea spicata* L., *Asarum europaeum* L., *Viola mirabilis* L., *Circaea lutetiana* L., *Stachys silvatica* L., *Bromus benekenii* (Lange) Trimen;

б) с основным ареалом в Центральной Европе, дизъюнкциями на Восточно-Европейской равнине и в Западной Сибири (*Festuca silvatica* (Poll.) Vill., *Geranium robertianum* L., *Sanicula europaea* auct. non L., *Digitalis grandiflora* Mill.).

Ледниковые (плейстоценовые) реликты. В течение сравнительно короткого исторического отрезка времени в четвертичном периоде растительный покров Урала подвергся большим изменениям. Особенно значительные изменения произошли в плейстоцене. В начале плейстоцена в основном завершились мощные эпейрогенические поднятия, начавшиеся на территории Урала еще в конце третичного периода. В плейстоцене ряд горных районов Уральского хребта, особенно в его северной части, а также равнины, прилегающие к хребту с севера, неоднократно подвергались оледенению. Это повлекло за собой как коренную перестройку растительности на территории Урала и прилегающих к нему равнин, так и значительную дифференциацию растительности горных и равнинных областей. В связи с этим плейстоценовые реликты в уральской флоре наиболее многочисленны и разнообразны по происхождению.

Перигляциальные реликты – выходцы из Арктики, сконцентрированные на береговых известняковых и гипсовых обнажениях: дриады точечная и надрезная (*Dryas*

punctata Juz., *D. subincisa* (Jurtz.) Tzvel., камнеломка дернистая (*Saxifraga cespitosa* L.), гвоздика ползучая (*Dianthus repens* Willd.), лапчатка Кузнецова (*Potentilla kuznetzowii* (Govor.) Juz.

Перигляциальные реликты горного происхождения представлены главным образом выходцами из высокогорных районов Азии и в значительно меньшей степени выходцами из высокогорий Европы. Из этой группы реликтовых видов в современной флоре Пермского края представлены: примула Палласа (*Primula pallasii* Lehm.), вздутоплодник мохнатый (*Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et S.A. Mey.) Ledeb., родиола четырехраздельная (*Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et S.A. Mey.), мытник плотный (*Pedicularis compacta* Steph.), лисохвост сизый (*Alopecurus glaucus* Less.), курильский чай (*Potentilla fruticosa* L.), манжетка голая (*Alchemilla glabra* Neyg.).

Примерами реликтов горноазиатского происхождения, связанных со скальными и горностепными местообитаниями являются: володушка многожилчатая (*Vupleurum multinerve* DC.), остролодочник уральский (*Oxytropis uralensis*).

Плейстоценовые реликты азиатского происхождения, связанные со светлыми лиственничными, сосновыми, березовыми лесами и лесными лужайками, на территории Пермского края представлены такими видами как горечавка бородатая

(*Gentiana barbata* Froel.), чина Гмелина (*Lathyrus gmelinii* Fritsch), зигаденус сибирский (*Zygadenus sibiricus* L.) A.Gray), соссюрея спорная и мелкоцветковая (*Saussurea controversa* DC., *S. parviflora* (Poir.) DC.), примула кортузовидная (*Primula cortusoides* L.), герань ложносибирская (*Geranium pseudosibiricum* J. Mayer), василистник вонючий (*Thalictrum foetidum* L.), осока белая (*Carex alba* Scop.), ясколка малоцветковая (*Cerastium pauciflorum* Stev. ex Ser.), ветреница отогнутая (*Anemone reflexa* Steph.), зубянка тройчатая (*Dentaria trifida* Poir.).

Послеледниковые реликты. На современный растительный покров Урала и Приуралья существенное влияние оказало усиление роли широколиственных лесов в первой половине среднего голоцена и инвазия степных элементов в эпоху термического максимума второй половины среднего голоцена. Послеледниковыми реликтами былого продвижения широколиственных лесов на север и в горы являются растения неморального флористического комплекса, сохранившиеся местами в темнохвойной тайге, пришедшей на смену широколиственным лесам. О происшедшем некогда продвижении степной растительности на север свидетельствуют группировки степных и лесостепных растений, заселяющих прибрежные известняковые утесы в глубине лесной зоны.

Глава 2. Растительность Пермского края

2.1. Понятие о растительности и растительных сообществах. Растительный континуум.

Растительность – совокупность растительных комплексов (сообществ), образующих растительный покров отдельных территорий, стран, континентов и планеты в целом. В связи с такой трактовкой, можно говорить о растительности Пермского края, России, Земного шара. Основной структурной единицей растительности является растительное сообщество или фитоценоз. Рассмотрим несколько предложенных вариантов определения этого понятия.

Согласно В.Н. Сукачеву (1975) фитоценозом, или растительным сообществом надо называть всякую совокупность как высших, так и низших растений, обитающих на данном однородном участке земной поверхности, с только им свойственными взаимоотношениями, как между собой, так и с условиями местообитания, и поэтому создающими свою особую среду, фитосреду.

В данном определении важнейшими особенностями фитоценоза являются специфические взаимоотношения между растениями и средой их обитания.

По Т.А. Работнову (1992), фитоценоз – условно выделенная из биоценоза открытая биотическая система, представляющая существенную часть (в материальном и энергетическом отношении) более сложной биокосной системы – биогеоценоза, состоящей из растений, главным образом автотрофных (фототрофов), находящихся в сложных взаимоотношениях друг с другом, с другими биокомпонентами и со средой, осуществляющая в результате жизнедеятельности своих автотрофных компонентов фиксацию солнечной энергии и при участии других организмов ее трансформацию и биологический круговорот веществ, а также фиксацию атмосферного азота и обладающая определенным составом и более или менее гомогенной или гомогенно-мозаичной структурой в пределах занимаемого ею пространства».

В этом развернутом определении фитоценоза к его отличительным признакам, помимо специфических взаимоотношений, отнесены видовой состав и структура. В то же время акцентируется условность его выделения в связи с тем, что фитоценоз является органичной частью более сложной биокосной системы (биогеоценоза), ее автотрофным компонентом.

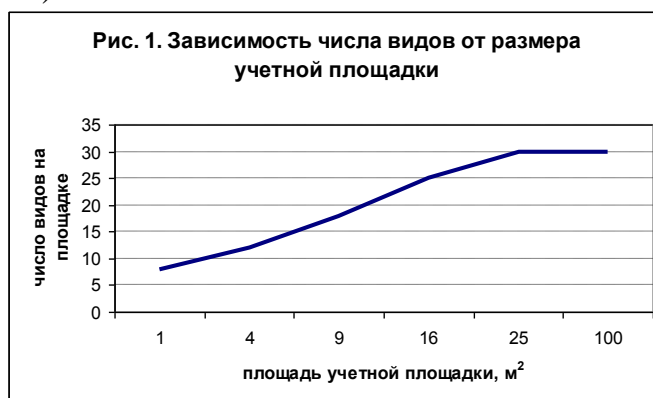
Условность фитоценоза объясняется также отсутствием четко выраженных пространственных границ, при этом объединение (ассоциированность) видов в фитоценозе может быть вызвана различными причинами. Случаев, когда фитоценозы разделены четкими границами, достаточно мало. Гораздо чаще наблюдаются постепенные переходы одного сочетания видов в другое – *растительный континуум*. На этом основании Б.М. Миркин (1985) рассматривает фитоценоз как условно однородную часть растительного континуума, которая необходима для изучения растительности на всех уровнях.

Возможны два варианта континуума: относительный (экотоны) и абсолютный (экоклины). В первом варианте постепенные переходы связывают более или менее

однородные контуры-фитоценозы, тогда как во втором никаких однородных частей в пространственном континууме выделить не удастся.

2.2. Характерные признаки фитоценоза, методы их изучения

Видовое богатство - число видов растений на единицу площади. Эта важнейшая интегральная характеристика растительного сообщества и показатель биологического разнообразия экосистем зависит от многих факторов, объективных и субъективных. Объективных факторов очень много, они взаимодействуют между собой и требуют специального анализа. К субъективным факторам относится размер площади учета, который определяется опытным путем при проведении исследований. Зависимость видового богатства от площади учета выявляют с помощью вписанных друг в друга площадок квадратной или округлой формы, постепенно увеличивая их размеры. По результатам учета строится кривая «число видов/ площадь» (рис. 1).



Кривая вначале резко поднимается вверх, постепенно выходя на плато. Размер учетной единицы, при которой происходит «перелом» кривой составляет *минимальный ареал*. Видовое богатство разных растительных сообществ на площадках, соответствующих минимальному ареалу, изменяется в очень широких пределах: от 1-2 до 1000 видов. Примеры видового богатства фитоценозов приведены в табл. 10.

Таблица 10. Видовое богатство основных типов фитоценозов средней полосы России (Миркин и др., 2001).

Типы фитоценозов	Число видов
Сенокосные луга	40-60
Пастбищные луга	20-30
Сенокосные степи	70-90
Пастбищные степи	20-40
Сегетальные пашенные сообщества	10-20
Рудеральные сообщества	5-15
Широколиственный лес	25-40
Хвойный лес	15-25
Низинные травяные, сфагновые болота	10-20 (без мхов)*

* с учетом мхов видовое богатство сфагновых болот примерно в два раза выше

Флористический состав - список видов, составляющих фитоценоз. Используют метод геоботанических описаний, при котором в изучаемом фитоценозе закладывают пробные площади, на которых выявляют видовой состав сосудистых растений, мхов, водорослей, лишайников и заносят в бланк геоботанического описания фитоценоза. В большинстве случаев при выполнении геоботанических описаний ограничиваются составлением списка высших сосудистых растений в связи с невозможностью определения в полевых условиях видовой принадлежности низших растений и подавляющего большинства мохообразных, требующего специальных методов исследования в камеральных условиях.

Экобиоморфный состав - разнообразие жизненных форм и экологических групп. Степень выровненности или контрастности экобиоморфного состава фитоценозов – очень важный признак их организации, отражающий гетерогенность среды, а также частично прошлое фитоценозов (присутствие ценологических реликтов – растений, сохранившихся от ранее существовавших в данном месте фитоценозов). Экобиоморфный состав фитоценозов отражает результат длительного отбора видов, способных произрастать совместно в условиях гетерогенной и динамичной среды, занимая различные экологические ниши.

Оценка участия видов в составе фитоценоза может быть проведена как по количественным показателям (частота встречаемости, обилие, проективное покрытие), так и по их воздействию на среду, которое определяет жизненные стратегии видов, составляющих фитоценоз.

Встречаемость - частота нахождения определенного вида в фитоценозе. Этот показатель характеризует не только численность, но и равномерность размещения растений того или иного вида в фитоценозе. Определяется учетом каждого вида на большом количестве учетных площадок и выражается в процентах: $R = n/n_0 \times 100$ где R – частота встречаемости; n – число площадок, на которых обнаружен данный вид; n_0 - общее число проанализированных площадок. Для учета мхов и лишайников обычно используют площадки небольших размеров (10x10 или 15x15 см), сосудистые растения учитывают на более крупных учетных площадках (25x25; 50x50 см.). Чем меньше размер площадки, тем большее количество их закладывают. При анализе результатов виды с близкими значениями встречаемости объединяются в классы постоянства с интервалом в 20 или 10 %. Виды, имеющие встречаемость выше 80 %, составляют в фитоценозе группу *константных* видов или видов высокого постоянства. Обобщенные данные затем используют для построения кривых встречаемости. Для этого на оси абсцисс откладывают значения классов встречаемости, а по оси ординат – количество видов определенного класса в % от общего числа выявленных в фитоценозе видов. Для оценки численности особей каждого вида используются показатели обилия и проективного покрытия. В зависимости от цели исследования и с учетом биологических особенностей отдельных групп растений, в качестве параметров обилия применяют:

- Количество особей на учетной площади;
- Биомасса надземных органов ($г/м^2$, или $кг/га$);
- Глазомерная оценка обилия в баллах;

- Проективное покрытие (%);

Проективное покрытие – проекция надземных органов растений на поверхность почвы. Позволяет судить не только о численности, но и характере размещения растений, а также о полноте использования ими пространства. Покрытие обычно оценивается в процентах, нередко применяются специально разработанные шкалы для перевода процентов в баллы (табл. 11 и 12).

Таблица 11. Шкала глазомерной оценки обилия растений в фитоценозе (шкала Друде)

Балл	Условные обозначения	Глазомерная оценка обилия
+	Sol. (solitariae)	Единично, 1-2 особи на учетной площади
1	Sp. (sparsae)	Мало, редко, рассеянно
2	Cop ₁ (copiosae)	Довольно много
3	Cop ₂	Много
4	Cop ₃	Очень много
5	Soc (sociosae)	Сплошные заросли, растение образует фон

Таблица 12. Шкала обилия Браун-Бланке, совмещающая глазомерную оценку обилия с проективным покрытием.

Балл	Глазомерная оценка обилия	Проективное покрытие
R	Вид чрезвычайно редок	Незначительное
+	Вид редок	Малое
1	Особей вида много Особей мало	Покрытие невелико Покрытие большое
2	Число особей вида велико	5-25 %
3	Число особей вида любое	25-50%
4	Число особей вида любое	50-75%
5	Число особей вида любое	Более 75%

По характеру воздействия отдельных видов на среду в составе фитоценоза выделяют виды- *эдификаторы* и *ассектаторы*.

К эдификаторам относятся виды, которые могут устойчиво доминировать и оказывать большое влияние на формирование фитосреды.

Ассектаторы в фитоценозах занимают второстепенное положение даже при наиболее благоприятных условиях произрастания. Однако в совокупности роль ассектаторов в определении фитосреды и продуктивности в некоторых фитоценозах может быть весьма значительной.

Ценотическая значимость видов определяется типом их *эколого-фитоценотической стратегии (ЭФС)*, под которой понимается совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих биоценозах. Следовательно, ЭФС представляет собой обобщенную характеристику вида, совокупность биологических свойств, проявляющихся на организменном и популяционном

уровнях, которая определяет способность вида господствовать или занимать подчиненное положение в сообществах в целом или в его структурно-функциональных подразделениях: синузиях, ярусах, микрогруппировках.

К наиболее общим интегральным признакам ЭФС относятся:

-*Конкуренентноспособность* (*виолентность, конкурентная мощность*) - способность вида создавать и контролировать среду в сообществе, а также подавлять другие организмы вследствие высокой энергии жизнедеятельности и большой интенсивности использования среды.

-*Толерантность* (*пациентность, устойчивость, выносливость к крайне неблагоприятным фитоценотическим условиям*) - способность видов длительно существовать на территории, занятой другими организмами за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности.

-*Реактивность* (*эксплерентность, динамичность, пионерность, рудеральность*) - способность видов к максимально быстрому освоению освобожденных ресурсов в сообществе за счет быстрого роста и значительного репродуктивного усилия.

Перечисленные интегральные свойства присущи каждому виду, но выражены они в разной степени, что определяет тот или иной тип стратегии. Виды, у которых преобладает конкурентноспособность, относятся к виолентам, толерантность- к пациентам, а реактивность- к эксплерентам. Различают несколько типов эколого-фитоценотической стратегии, получивших название «типы ЭФС Раменского – Грайма» по фамилиям ученых, которые ввели в науку эти понятия.

Виоленты («львы») – конкурентно мощные растения, энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов.

Пациенты («верблюды») – выдерживают конкуренцию не за счет высокой энергии жизнедеятельности, а за счет своей выносливости к крайне суровым условиям (в которых не могут существовать виоленты).

Эксплеренты («шакалы») – имеют низкую конкурентную мощность, но зато способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями (виолентами), после чего, также легко вытесняются последними.

Типы стратегий и их взаимоотношения показаны на рис. 2.



Рис. 2. Треугольник Грайма: эксплерент, виолент, пациент – первичные типы стратегий, остальные – вторичные типы стратегий.

Каждый фитоценоз характеризуется определенным составом популяций. Термином «популяция» в демографических исследованиях обозначается совокупность особей одного вида, совместно живущих на определенной территории, связанных между собой отношениями родства (поток поколений), системой внутренних взаимоотношений, и отграниченных от других подобных совокупностей (Ценопопуляции..., 1976). Разработаны представления об иерархии биосистем популяционного уровня от ценопопуляции до видовой популяции (вся совокупность особей вида в пределах ареала). В связи с тем, что у большинства растений реальные границы особи распознать невозможно, популяцией называют совокупность особей исследуемого вида в рамках пространства ясно ограниченного природного объекта. Так, совокупность особей вида в границах фитоценоза, принято называть *ценопопуляция*.

Фитоценотическая популяция (ценопопуляция) – совокупность особей одного вида в пределах одного экотопа (границы экотопа совпадают с границами фитоценоза).

Основные признаки ценопопуляции: численность особей; запас фитомассы; размер занимаемой площади; структура (возрастной состав, половой состав, тип размещения по территории, жизненность особей – виталитет).

Различия в структуре ценопопуляций определяются в первую очередь возрастными онтогенетическими особенностями, что делает чрезвычайно важным членение непрерывного процесса индивидуального развития (онтогенеза) на биологически, экологически и ценотически различные периоды, или этапы. В

популяционно-демографических исследованиях растений преимущественно используется определение онтогенетического состояния, в то время как календарный возраст служит дополнительной характеристикой. Такое предпочтение объясняется рядом причин: определение календарного возраста у многих растений затруднено или невозможно вследствие обновления побегов и корней, а определение возрастного состояния всегда реально; роль растений одного возрастного состояния в жизни популяции примерно одинакова; особи растений разных видов и разных жизненных форм проходят одни и те же онтогенетические состояния в течение разного времени, поэтому сравнительная оценка их роли в сообществе на основе календарного возраста теряет биологический смысл.

Этапы и диагнозы возрастных состояний семенных растений (Ценопопуляции...1976)

Проростки (всходы), pl- смешанное питание (за счет веществ семени и ассимиляции первых листьев); наличие морфологической связи с семенем и или наличие семядолей; наличие зародышевых структур: семядолей, первичного зародышевого корня и побега.

Ювенильные, j – простота организации, несформированность признаков и свойств, присущих взрослому растению; наличие листьев иной формы и иного расположения на побеге, чем у взрослых растений; иной тип нарастания и ветвления или отсутствие ветвления в побеговой сфере; возможно изменение типа корневой системы; сохранение некоторых зародышевых структур(первичных корня и побега); потеря связи с семенем, как правило, отсутствие семядолей –их запасы использованы целиком, семядоли засыхают и опадают.

Имматурные (прематурные), it – наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных к взрослым особям; развитие листьев и корневой системы переходного типа; появление некоторых признаков взрослого растения в структуре побегов (смена типа нарастания, начало ветвления, появление плагиотропных побегов и прочее); сохранение отдельных элементов первичного побега.

Виргинильные (молодые и взрослые вегетативные), v – появление основных черт жизненной формы, типичной для данного вида; растение имеет характерные для взрослой особи листья, побеги и корневую систему; генеративные органы не развиваются.

Молодые генеративные, g₁ – появление генеративных органов, преобладание процессов новообразования над отмиранием, проявляющееся в разных формах. Окончательное формирование взрослых структур.

Средневозрастные генеративные, g₂ – уравнивание процессов новообразования и отмирания; максимальные размеры и биомасса, максимальный ежегодный прирост биомассы, максимальное число генеративных органов и максимальная семенная продуктивность.

Старые генеративные, g₃ – преобладание процессов отмирания над процессами новообразования: резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов побего- и корнеобразования, в некоторых случаях происходит упрощение жизненной формы, которое проявляется, в частности, в потере способности образования побегов разрастания.

Субсенильные (старые вегетативные), *ss* – отсутствие генеративных органов (возможно наличие скрыто генеративных побегов), значительное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования; возможно упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа нарастания побега или в потере способности к ветвлению; появление листьев переходного (имматурного) типа.

Сенильные, *s* – накопление отмерших (прекративших рост и разрушающихся) частей растения; предельное упрощение жизненной формы; вторичное появление некоторых ювенильных черт (форма листьев, характер побегов и др.); в некоторых случаях – полное отсутствие почек возобновления и других новообразований.

Расчеты возрастных (онтогенетических) спектров у растений основываются на выделении и использовании двух типов счетных единиц. Морфологическая единица применима к учету растений, имеющих четкие границы особи: одноствольное дерево, компактный куст, луковичное растения и т.п. Если объект исследования представляет собой систему корневых отпрысков, например, осины, состоящей из взрослых и молодых деревьев, а также только начавших развитие побегов, то применять морфологические единицы становится физически невозможно и нецелесообразно с точки зрения анализа возрастной и пространственной структуры ценопопуляций. В связи с этим сформировалось представление о так называемой фитоценотической счетной единице. При этом счетные единицы могут существенно различаться у растений моноцентрических, явнополицентрических, неявнополицентрических и ацентрических биоморф, выделенных на основе особенностей пространственного распределения побегов, почек возобновления и корней. В зависимости от особенностей биоморфы счетной единицей или элементом популяции может быть особь, клон, парциальный побег, парциальный куст или отдельная вайя у папоротников ацентрической биоморфы, например у голокучника и орляка.

При исследовании структуры популяций и особенностей ее развития в конкретных эколого-ценотических условиях одним из наиболее существенных параметров выступает *размерная поливариантность* онтогенеза, которая проявляется в дифференциации особей по жизненности (виталитету). Под жизненностью особи понимают такие свойства, как мощность вегетативных и генеративных органов, а также устойчивость к неблагоприятным воздействиям, что определяет перспективы дальнейшего развития особи. Распределение особей на группы разной жизненности производится в пределах одной популяции на основе определения значений количественных признаков в каждой возрастной группе, а также некоторых качественных признаков. У семенных растений наиболее часто выделяют три группы особей по жизненности или три уровня (класса) жизненности, иногда их число увеличивают до 6 уровней.

Класс *оптимальной (нормальной) жизненности* объединяет особи, онтогенез которых проходит без задержек, возвращений в более ранние состояния или пропусков возрастных состояний (например, переход из имматурного состояния в сенильное у деревьев низкой или сублетальной жизненности). В ходе онтогенеза размеры и биомасса особей последовательно увеличиваются вплоть до старого

генеративного состояния, развитие вегетативной сферы положительно коррелирует с интенсивностью образования плодов и семян.

В класс *пониженной жизнеспособности* входят особи с задержками в развитии как в прегенеративном, так и в генеративном периодах. Отличаются более мелкими размерами по сравнению с растениями 1-го класса жизнеспособности, часто отсутствует положительная корреляция между параметрами вегетативной и генеративной сферы.

Класс *низкой (сублетальной) жизнеспособности* составляют особи с длительными задержками развития на ранних этапах онтогенеза. Характерно сильное сокращение или пропуск генеративного периода; отсутствие корреляции между абсолютным возрастом и этапом развития; нарушение основного принципа прохождения первой половины онтогенеза- преобладания процессов роста и новообразования над процессами отмирания. Особи этой группы обычно имеют малые размеры и биомассу по сравнению с особями оптимальной и нормальной жизнеспособности в рассматриваемой популяции.

Структура сообщества (синморфология). Синморфология – раздел фитоценологии о пространственном взаиморасположении растений (и их частей) в растительном сообществе, т.е. о физиогномике сообществ. По Т.А. Работнову (1992) под структурой фитоценоза следует понимать размещение составных компонентов в пространстве и во времени. Структура определяется составом и количественным соотношением компонентов фитоценоза, условиями произрастания, воздействием зоокомпонентов, формой и интенсивностью воздействий человека. Структура наземных фитоценозов зависит от специфики расположения органов растений в двух средах – воздушной (аэротоп) и почвенной (эдафотоп). Важную роль в определении структуры играет экобиоморфный состав компонентов фитоценозов, численность и жизненное состояние сосудистых растений, относящихся к разным формам роста, а также присутствие и количественное участие водорослей, лишайников, мхов.

Вертикальная структура. Есть два основных варианта вертикальной структуры – ярусность, когда видно расчленение фитоценоза по вертикали на четко ограниченные слои – ярусы. И вертикальный континуум, когда такие слои выделить нельзя.

Горизонтальная структура. Определяется неравномерностью расположения видов растений в пределах фитоценоза. Выражением горизонтальной структуры является мозаичность, обусловленная рядом причин, в зависимости от которых различают следующие виды мозаичности:

Эдафотопическая мозаичность – вызванная неоднородностью эдафотопа.

Эпизодическая – обусловлена случайностью в распределении зачатков растений и в приживании их всходов.

Ценобиотическая – вызванная воздействием одних видов на другие, главным образом через изменение среды.

Клоновая – возникающая в связи с особенностью вегетативного размножения некоторых видов растений, образующих клоны.

Зоогенная – вызванная непосредственным или косвенным воздействием животных.

Антропоическая – результат локального воздействия человека (кострища, выборочная рубка).

Экзогенная – обусловлена воздействием внешних по отношению к фитоценозу факторов (ветер, вода и др.) Рассмотренные типы мозаичности приводят к формированию в фитоценозе отдельных микрогруппировок, которые и определяют горизонтальную структуру.

Каждому фитоценозу свойственна цикличность - обратимые изменения, вызванные суточными, сезонными, многолетними колебаниями условий среды).

Суточная ритмика (вызвана изменениями интенсивности света, температуры, влажности, и др.). Например, суточный ритм цветения, суточная ритмика фитопланктона.

Сезонная ритмика (вызвана изменением экологических факторов при смене времен года). Виды, имеющие сходный сезонный ритм развития объединяются в один **феноритмотип**. Проявлением сезонной ритмики (сезонной динамики) является смена аспектов. Изучением сезонной динамики занимается наука **фенология**.

Многолетние изменения (**флюктуации**) – вызываются изменением различных факторов с цикличностью до 10 лет. Различают следующие виды флюктуаций: - **экопическая** (обусловлена циклическим изменением абиотических факторов, определяющих экотоп, прежде всего влажности); - **фитоциклическая** (связаны с особенностями биологических ритмов растений, входящих в состав фитоценоза); - **зоогенная** (обусловлены массовым развитием какого либо вида животных, например саранчи, лемминга и т.п.); - **антропоическая** (связаны с изменением антропогенного воздействия на фитоценоз). При флюктуациях может изменяться весь фитоценоз или только отдельные, свойственные ему синузии. Поэтому можно говорить о флюктуационной изменчивости отдельных синузид и соответствующим образом различать ценозы по устойчивости или изменчивости слагающих их синузид.

Важнейшим признаком фитоценоза, результатом жизнедеятельности видов, входящих в их состав, является его **продуктивность** – способность организмов или их группировок создавать органическое вещество (фитомассу).

Первичная продуктивность- создание органического вещества автотрофами.

Вторичная продуктивность-создание органического вещества гетеротрофами.

Продукция- количество органического вещества, создаваемого фитоценозом в единицу времени на единицу площади. Обычно за единицу времени принимают 1 год, а за единицу

Площади- 1 м² или 1 гектар. Соответственно продукция выражается в граммах на 1 м² или в кг на 1 га абсолютно сухого или воздушно-сухого вещества.

Общая или валовая первичная продукция- количество органического вещества, созданного в фитоценозе растениями в процессе фотосинтеза.

Чистая первичная продукция- количество органического вещества, сохраняющегося в растениях после использования части органического вещества на дыхание.

2.3. Динамика растительности (синдинамика).

Под динамикой растительности (синдинамикой) понимают различные варианты постепенных направленных изменений, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними факторами и, как правило, имеют необратимый характер.

Различают три основных класса динамики фитоценозов:

Нарушения фитоценозов. При нарушениях (пожар, сель, лавина, вырубка и т.п.) на короткое время уничтожается весь фитоценоз или его часть. Нарушения служат причиной возникновения восстановительных (вторичных) **сукцессий** (см. ниже).

Сукцессии – это постепенные изменения фитоценозов, вызванные внутренними (взаимоотношения растений, отношения растений и условий среды) причинами или внешними по отношению к фитоценозам причинами. В отличие от флуктуаций при сукцессиях происходят направленные изменения фитоценозов, сопровождающиеся изменением флористического состава и не происходит возврата к исходному или близкому ему состоянию.

Классификация сукцессий базируется на использовании ряда критериев:

-По происхождению: первичные и вторичные.

Первичные сукцессии начинаются на субстратах, где никогда не было растительности. В этом случае фитоценозы формируются там, где имеются или возникают субстраты, пригодные для заселения растениями. К таким субстратам относятся выходы скальных пород, в том числе, образующихся при вулканической деятельности; отложения водных потоков (вдоль русел рек, овражные и прочие выносы); эоловые отложения (песчаные дюны по берегам морей и крупных озер), обнажающееся дно морей, озер, прудов; территория, освобождающаяся при отступании ледников; субстраты, образующиеся при открытых разработках полезных ископаемых, промышленные отвалы и др. Особый тип первичной сукцессии представляет зарастание водоемов. На протяжении первичных сукцессий в особенности на их начальной стадии накладывает отпечаток исходное состояние субстрата.

Вторичные сукцессии возникают там, где в результате воздействий каких-либо внешних факторов, существовавший ранее фитоценоз уничтожается и на его месте образуется новое растительное сообщество. Вторичные сукцессии существенно отличаются от первичных тем, что они начинаются в условиях уже сформировавшейся почвы, содержащей микроорганизмы, зачатки растений, почвенную мезофауну, а иногда и укоренившиеся растения и позвоночных животных (например, на лесных вырубках). Поэтому вторичные сукцессии протекают намного быстрее первичных.

- По масштабу времени или продолжительности протекания: быстрые протекающие в масштабе десятилетий; средние, длящиеся в течение сотен лет; медленные протекающие в масштабах тысячелетий.

-По характеру изменения структуры и флористического состава фитоценозов. Прогрессивные – ведущие к увеличению видового богатства и повышению продуктивности.

-Регрессивные – ведущие к уменьшению видового богатства и снижению продуктивности.

-По участию человека (антропогенности): антропогенные, вызванные деятельностью человека и природные – вызванные естественными причинами.

По причинно-следственным связям: автогенные, вызванные внутренними причинами и аллогенные, вызванные внешними по отношению к фитоценозу причинами.

По характеру изменений автогенные сукцессии делятся на:

- **сингенетические (сингенез)**. Изменения происходят под влиянием взаимоотношений между растениями. Процесс быстрый, наблюдается на богатом субстрате, где под влиянием биологических особенностей растений (банк семян в почве, интенсивный семенной дождь) вначале формируется сообщество из однолетних трав с эксплерентной стратегией, а затем сменяется сообществом двулетних и многолетних с промежуточными типами стратегий.

- **эндоэкогенетические (эндоэкогенез)**. В результате жизнедеятельности растений изменяются условия среды (на скалах образуется почва, зарастает и мелеет озеро и т.п.).

Описано несколько вариантов автогенных сукцессий.

Простые, протекающие по модели благоприятствования. В ходе сукцессии наблюдается улучшение среды, поэтому сукцессия протекает как прогрессивная. Примеры: зарастание скал, зарастание отвалов пустой породы от горных выработок, если порода является пригодным для жизни растений субстратом.

Простые, протекающие по модели толерантности. В ходе сукцессии смена видов, происходит в результате ухудшения условий среды. Как правило, это сингенетические сукцессии, которые наблюдаются в условиях заселения растениями местообитаний с исходно благоприятными условиями среды. В ходе сукцессий происходит постепенное расходование ресурсов и усиление конкуренции между растениями. В результате смена видового состава происходит в направлении усиления роли видов с выраженными свойствами патиентности. Примеры: сукцессия на вырубке, если она используется под сенокос или пастбище. Пионерное крупнотравье сменяется злаково-разнотравными ценозами с участием крупных злаков. По мере выноса элементов минерального питания продуктивность таких травостоев снижается, крупные злаки заменяются мелкими лесными видами. Тот же тип сукцессии наблюдается при восстановлении темнохвойного леса на вырубке.

Простые, протекающие по модели ингибирования. Сукцессия прерывается, не достигнув климаксного состояния в связи с появлением и разрастанием видов, создающих условия, которые препятствуют поселению других видов. Например, если на горях развивается мощный ковер из кукушкина льна, то он препятствует прорастанию семян древесных и травянистых растений, в течение многих лет длится серия долгомошной гари.

Сложные автогенные сукцессии со сменой модели.

В большинстве случаев разные стадии протекают в соответствии с разными моделями. Чаще всего процесс начинается с модели благоприятствования и заканчивается моделью толерантности. Пример: процесс зарастания озера и последующего развития верхового болота.

Среди аллогенных сукцессий выделяют:

- *Гейтогенез* - локальные изменения конкретных фитоценозов.
- *Гологенез* – изменение фитоценозов в пределах целого ландшафта.

Например, изменение растительности в процессе формирования форм рельефа, под влиянием строительства водохранилищ и др. Разнообразие сукцессий представлено в табл. 13.

Таблица 13. Классификация сукцессий

Варианты	Типы и подтипы сукцессий			
	Автогенные		Аллогенные	
	Сингенез	Эндоэкогенез	Гейтогенез	Гологенез
По масштабу времени				
Быстрые (десятилетия)	+	-	+	+
Средние (столетия)	-	+	+	+
Медленные (тысячелетия)	-	+	-	+
Очень медленные (десятки тысяч лет)	-	+	-	+
По степени постоянства процесса				
Постоянные	+	+	+	+
Непостоянные	-	-	+	+
По происхождению				
Первичные	+	+	-	-
Вторичные	+	+	-	-
По тенденции изменения продуктивности				
Прогрессивные	+	+	+	+
Регрессивные	+	+	+	+
По тенденции изменения видового богатства				
Прогрессивные	+	+	+	+
Регрессивные	+	+	+	+
По антропогенности				
Антропогенные	+	+	+	+
Природные	+	+	+	+

Завершающей стадией сукцессии является климаксное сообщество (*климакс*). Концепция климакса растительности разработана американским фитоценологом Ф.

Клементсом. Существуют варианты этой концепции: - концепция **моноклиматкса** – в каждой климатической зоне, на любых субстратах в результате сукцессии все фитоценозы превращаются в один тип. Например, для тайги это еловый лес, для степной зоны – ковыльная степь, для тундры – сообщества мелких ив, осок и лишайников; - концепция **поликлиматкса** – в одной климатической зоне фитоценозы разных местообитаний изменяются в ходе сукцессии, но на разных субстратах формируются свои климаксы; - концепция **климакс-континуума** – между климаксовыми сообществами существуют плавные переходы, поэтому количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности. В каждой точке – свой индивидуальный климакс.

Эволюция фитоценозов – отличается от сукцессий тем, что в ходе последних никогда не возникают новые фитоценозы – формируются сочетания видов, уже существующие в данной растительно-климатической зоне. В ходе эволюции возникают новые фитоценозы.

Методы изучения динамики растительности.

Прямые методы – долготлетние наблюдения за постоянными площадками, сопоставление карт растительности, составленных в разное время, исследование спор и пыльцы в сапропеле озер и др. Прямые методы наиболее точно и объективно характеризуют процессы динамики, но использовать их трудно.

Косвенные методы – основаны на экстраполяции пространственных рядов фитоценозов во временные. Например, в горах изучают фитоценозы на почвах различной мощности, а затем, предположив, что сукцессия шла при увеличении слоя почвы, выстраивают изученные фитоценозы во временной ряд.

2.4. Классификация и ординация растительности

Неоднородность флористического состава и структуры растительного покрова, огромное многообразие фитоценозов, слагающих растительный покров, вызывают необходимость их систематизации. Во второй половине 20 столетия определились два подхода систематизации многообразия растительности – **классификация и ординация**.

Классификация – разделение большой совокупности на более мелкие составные части.

Классификация является важнейшим элементом любой науки, в том числе и фитоценологии. При классификации растительности в равной мере используются два методологических подхода: **дедуктивный**, когда растительность делится на ранги последовательно уменьшающегося объема (классификация сверху - вниз); **индуктивный**, в этом случае растительные сообщества объединяются в ранги более высокого уровня по сходству. При обоих подходах классификационные системы иерархичны. Эти методологические подходы не являются альтернативными и в зависимости от целей могут применяться в комплексе, дополняя друг друга. При районировании растительности обычно используют дедуктивный метод, при физиономических классификациях - индуктивно-дедуктивный, а при эколого-флористической классификации – дедуктивно-индуктивный. Независимо от используемых методологических подходов классификационные единицы любого ранга получили название **синтаксон**. В 1910 году на 3-м Международном

ботаническом конгрессе в Брюсселе было принято решение основной единицей классификации растительности считать *ассоциацию* – «растительное сообщество определенного флористического состава с единообразными условиями местообитания и единообразной физиономией».

В зависимости от используемых диагностических признаков различают классификации *топологические, фитоценологические и фитотопологические*. В этих классификациях намечаются разные подходы, разные принципы берутся в основу, поэтому разными получаются и основанные на них системы.

Топологические основываются на различиях и сходствах условий местопроизрастания, понимаемых как совокупность физико-химических и географических факторов внешней среды, т.е. на экотопах.

Фитоценологические классификации основываются на признаках самой растительности. Это правильнее, так как 1) классифицировать любые явления следует, прежде всего, по присущим им самим признакам, 2) в сходных экотопах растительность может различаться.

В *фитотопологических (биоценологических)* классификациях основываются как на признаках самой растительности, так и на различиях и сходствах условий местопроизрастания, т.е. биотопов, однако, больший удельный вес имеют признаки растительности.

Возникшие раньше других, топологические классификации находились на уровне первоначальных, поверхностных знаний природы растительных ассоциаций и их местообитаний, когда легче всего было различать и классифицировать различные участки их по географическому положению, по топографическому положению (по рельефу и пр.), по механическому составу почвы и т.п.

Классификация растительности по экотопам – в сущности классификация земельных участков, «земель», по выражению Л.Г. Раменского, разработавшего наиболее детальную их классификацию. В схеме Раменского различаются две группы «земель»: материковые и поемные. Среди материковых имеются: 1) равнинные, пологосклонные, западные, 2) склоновые, 3) горные, 4) высокогорные. Равнинные разделены на суглинистые, песчаные и галечно-щебенчатые, а суглинистые далее — на 1) холодные, 2) олиготрофные, 3) мезотрофные, 4) эвтрофные, 5) солонцеватые, 6) солончачеватые; песчаные — на песчаные, супесчаные и т. д.. В итоге Раменским установлено 50 категорий земель. Каждая из них разделяется по типу увлажнения: пустынное, сухостепное, степное, лугово-степное и т. д.

Лесоводы издавна различают типы лесорастительных условий (климат, почвогрунты, гидрология), в той или иной степени соответствующие типам лесной растительности. Широкою известностью получила классификация типов лесорастительных условий и лесопригодности земель, разработанная известным лесоводом П.С. Погребняком. Но при выделении типов лесорастительных условий устанавливается тип экотопа, а не растительности. При этом на рядом расположенных и вполне сходных экотопах нередко существуют разные фитоценозы, например, елового и березового леса, они имеют явно разные биоты (а биота есть одно из важнейших свойств ценоза).

Однако топологический метод классификации полностью не исключается и при пользовании методом фитоценологическим. Многие топологические классификационные единицы получают и фитоценологическое или экологическое содержание. Объединение топологического и фитоценологического подходов к классификации не только возможно, но и необходимо, так как фитоценологические различия растительного покрова существуют на топологически различных местах. Подобное объединение произвести нетрудно, так как ничто не мешает различать среди, например, материковых лугов (топологическая систематическая категория) луга осоковые, пырейные и т. п. (категория фитоценологическая) и, наоборот, среди злаковых лугов различать суходольные, низинные, приморские и т. п. Но это группирование будет правильнее, если синтаксономические единицы установлены на признаках самой растительности.

На сочетании топологических и фитоценологических подходов основаны фитотопологические классификации. Огромный вклад в разработку таких классификаций в свое время внес академик В.Н. Сукачев. Ему принадлежит классификация незаливных лугов Северо-западной области европейской части России, а также классификация еловых и сосновых типов леса. Последняя широко используется при характеристике и типологии лесной растительности таежной зоны.

Подавляющее большинство современных классификаций относятся к фитоценологическим. Они могут различаться в зависимости от признаков растительности, которым придается наибольшее значение: физиономические, флористические, динамические, генетические. Наибольшее распространение получили классификации по доминантам и эколого-флористическая.

Классификация растительности по доминантам. Единицы классификации (синтаксоны) выделяют по доминантам древесного и травяно-кустарничкового ярусов. Этот подход к синтаксономии был разработан при классификации лесных сообществ с выраженными доминантами, например: ельник зеленомошный, ельник крупнопапоротниковый, сосняк лишайниковый. Преимущество доминантной системы заключается в ее открытом (незамкнутом) характере, когда исследователь может устанавливать тип сообщества непосредственно в природе. Доминантный подход базируется на физиономических признаках, он реализован в многочисленных геоботанических сводках и картах, также широко применяется в лесоводстве и лесной типологии.

В то же время доминантный подход к синтаксономии оказался неприемлемым для сменно-доминантной растительности лугов и искусственно создаваемых человеком агроценозов, где доминанты меняются не только в разные годы, благодаря многогодичным изменениям – флуктуациям, но даже в процессе сезонной цикличности (смена аспектов).

Альтернативным доминантному подходу является эколого-флористический подход, разработанный французским ботаником Браун-Бланке и его школой.

Эколого-флористическая классификация (система Браун-Бланке). Единицы классификации (синтаксоны) устанавливаются «снизу» путем группирования сообществ по сходству флористического состава, отражающего экологические условия и стадию сукцессии.

Синтаксоны устанавливаются на основе диагностических видов, среди которых различают *характерные, дифференцирующие и константные*.

Характерные виды – встречаются только в одном синтаксоне, или встречаются в этом синтаксоне чаще, чем в других (центрированы в нем).

Дифференцирующие виды – диагностируют границей своего ареала и входят в состав нескольких синтаксонов.

Константные виды – виды, встречающиеся с высоким постоянством и обилием в нескольких синтаксонах. Постоянство оценивается показателем встречаемости вида на учетных площадках.

Часто различия между характерными и дифференцирующими видами незначительны, и тогда их объединяют в группу *диагностических*, или видов-детерминантов.

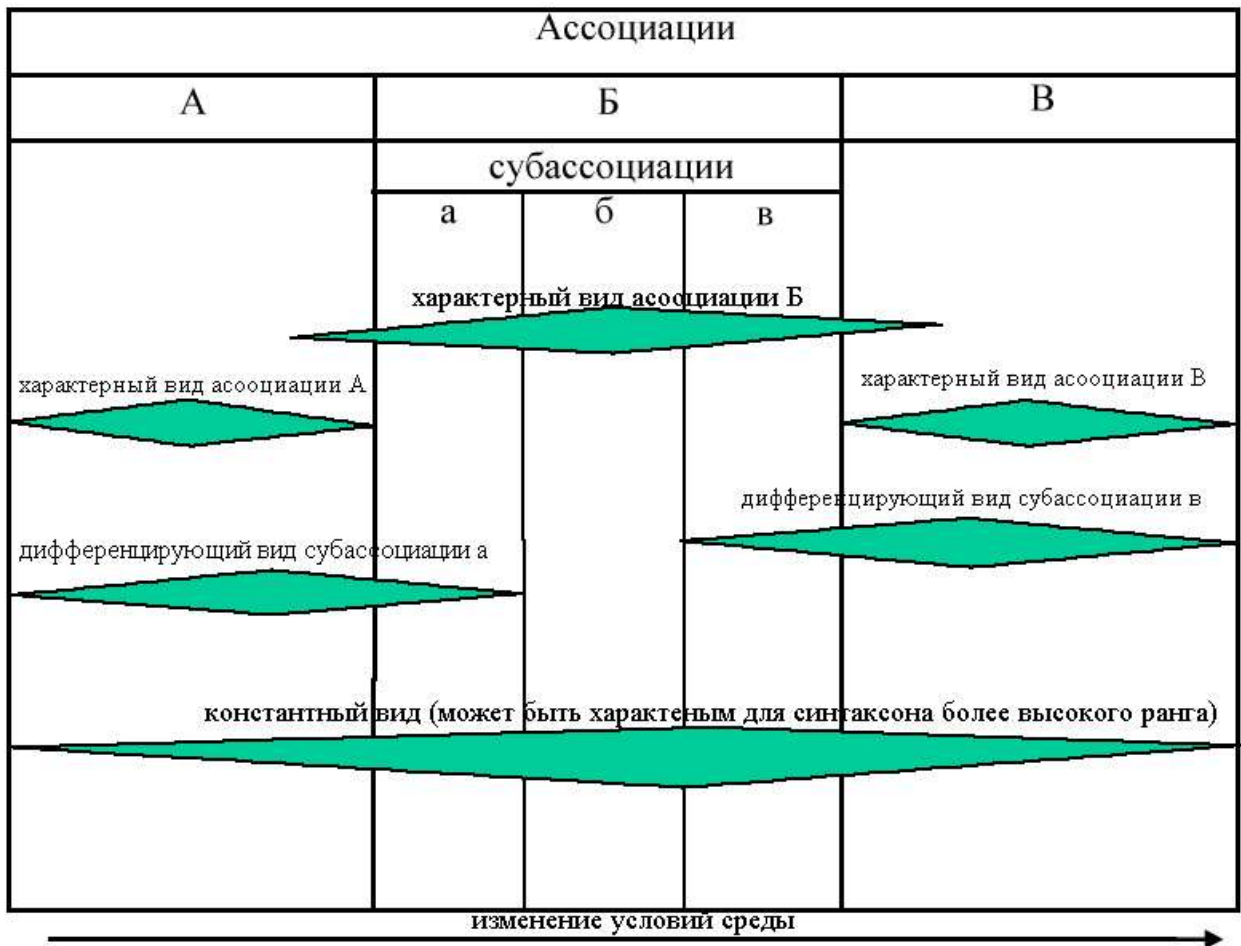


Рис. 3. Принцип выделения синтаксонов по диагностическим видам. Длина ромба соответствует пределам встречаемости вида на учетных площадках, ширина ромба – обилию вида на учетных площадках, учетные площадки расположены по градиенту изменения какого-либо экологического фактора, например влажности почвы. Названия синтаксонов, их видоизменение и отмена регулируются специальным «кодексом фитосоциологической номенклатуры», который был опубликован впервые на немецком, французском и английском языке в 1976 году, а на русском – в 1988 году. При наименовании синтаксона указывается автор и дата установления. Синтаксон описанный в соответствии с требованиями кодекса, приобретает статус законности и признается всеми фитоценологами. В кодексе приняты следующие синтаксономические единицы.

Класс – единица с выраженной собственной физиономией, флористическая комбинация при установлении класса стоит на втором месте.

Порядок – крупный вариант класса, в отличие от классов порядки устанавливаются на основе флористических критериев, однако есть и физиономические различия.

Союз и ассоциация – сообщества, входящие в их состав, обладают высокой экологической и флористической общностью. Часто союз является географическим или экологическим вариантом порядка, а ассоциация аналогично представляет собой географический или экологический вариант союза.

Субассоциации и варианты, устанавливаются на основе флористических различий.

Фация – выделяются внутри субассоциации по доминантам.

Таблица 14. Пример номенклатуры синтаксонов эколого-флористической классификации.

Синтаксономический ранг	Окончание	Растительность	
		сегетальная	луговая
Класс	-etea	Secalietea Br.-Bl. 1951	Molinio-Arrhenatheretea R.Tx. 1937
Порядок	-etalia	Secalietalia Br.-Bl. 1931 em. J. et R.Tx. 1960	Galietalia veri Mirkin et Naumova 1986
Союз	-ion	Galeopsion bifidae Abramova in Mirkin et al. 1985	Trifolion montani Naumova 1986
Подсоюз	-enion		Caricenion praecocis Mirkin et Naumova 1986
Ассоциация	-etum	Galeopsetum bifidae Abramova in Mirkin et al. 1985	Polygono sibirici-Puccinellietum tenuiflorae Mirkin et al. 1985
Субассоциация	-etosum	Galeopsion bifidae fumarosetum Abramova in Mirkin et al. 1985	Polygono sibirici-Puccinellietum tenuiflorae alopecuretosum Mirkin et al. 1985
Вариант		Typicum	Typicum
Фация	-osum	Chenopodiosum albae	Glaudosum maritimae

Выделенные на основе физиономической классификации единицы обычно располагаются в порядке субординации (ассоциации объединяются в группы ассоциаций, группы ассоциаций – в формации). При использовании эколого-флористического подхода чаще применяется метод ординации.

Ординация представляет собой широкий класс методов обработки данных, основанных на связи растительности и условий среды. Суть ординации заключается в размещении изучаемых фитоценозов и выделяемых на основе этого изучения ассоциаций в двумерной или многомерной системе координат. Разделение осей координатной системы на соответствующие градации может быть проведено на основе данных об экотопе (высота над уровнем моря, pH, содержание растворимых солей, влажность почвы и т.д.) или по составу растительности. Ординация может быть *одномерной* – фитоценозы упорядочиваются вдоль оси одного фактора и *многомерной* – сообщества располагаются в пространстве действия нескольких экологических факторов. Ординация может быть прямой и непрямой. **Прямая ординация** производится на основе конкретных показателей того фактора, вдоль которого проводится ординация (например pH почвенного раствора, содержание гумуса, влажность почвы и др.). При **непрямой ординации** виды упорядочиваются вдоль осей состава и структуры растительных сообществ, в которых отражается влияние комплексного градиента. Наиболее простой метод прямой ординации – градиентный анализ: одновременно с выявлением флористического состава на учетных площадках измеряется (учитывается) фактор, значения которого откладываются по оси ординат. При этом выборку геоботанических описаний группируют по классам выбранного градиента и в этих группах учитывают постоянство или покрытие каждого вида. Данные геоботанических описаний используют для составления таблицы постоянства (табл.15).

15. Таблица постоянства.

№	Виды	Номер описания															С*	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
1																		
2																		
3																		

*С – постоянство вида. Высчитывается, как процент числа площадок, где встречен вид от общего числа проанализированных площадок.

В качестве примера одномерной ординации можно привести экологический ряд сосновых лесов по градиенту увлажнения в подзоне тайги:

Лишайниковый (беломошник) – брусничник – зеленомошник – черничник – долгомошник – сфагновый.

Пример многомерной ординации - схема эдафо-фитоценологических рядов типов еловых лесов, предложенная В.Н.Сукачевым (рис. 4). Схема представляет собой ординацию типов ельников, проведенную с учетом увлажнения в сочетании с обеспечением растений элементами минерального питания.

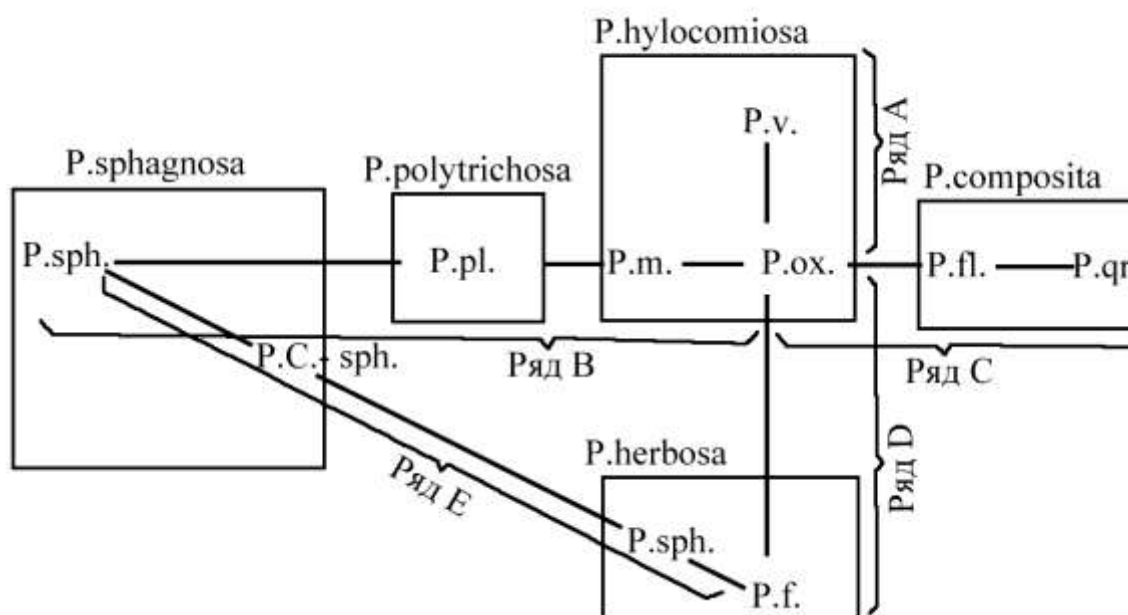


Рис. 4 Схема эдафо-фитоценологических рядов типов еловых лесов:

P. ox. - ельник кисличник (*Piceetum oxalidosum*); *P. m.* - ельник-черничник (*P. mytiliosum*); *P. u.* - ельник-брусничник (*P. vacinosum*); *P. pl.* - ельник-долгомошник (*P. polytrichosum*); *P. sph.* - ельник сфагновый (*P. sphagnosum*); *P. c. sph.* - ельник осоково-сфагновый (*P. caricoso-sphagnosum*); *P. tl/* - ельник липовый (*P. tiliosum*); *P. q.* - ельник дубовый (*P. quercetosum*); *P. f.* - ельник приручьевой (*P. fontinale*); *P. sph.-h.* ельник сфагново-травяной (*P. sphagnoso-herbosum*) (по Сукачеву, 1928)

Ассоциация ельника-кисличника приурочена к умеренно влажным, достаточно богатым почвам. От нее влево отходит ряд возрастающего увлажнения в сочетании с ухудшением обеспеченности элементами минерального питания (ЭМП): Е. кисличник – Е. черничник – Е. долгомошник – Е. сфагновый.

Вниз от центра идет увеличение увлажнения за счет проточных, богатых кислородом вод, что сочетается с лучшим обеспечением растений ЭМП и ведет к формированию ельников с пышно развитым травяным покровом – ельников приручьевых. От центра сверху снижается обеспеченность водой и ЭМП и ельник-кисличник сменяется ельником брусничником. От центра вправо, в связи с увеличением плодородия почвы, происходит смена ельника кисличника ельником липовым и ельником с участием дуба.

На современном этапе при характеристике растительности все чаще методы классификации сочетаются с методами ординации, что обеспечивает более полное представление о растительности изучаемого региона.

В современной фитоценологии сформировались два взгляда на структуру растительного покрова:

1. Растительный покров состоит из дискретных сообществ (фитоценозов), имеющих определенные границы.
2. Растительный покров представляет собой непрерывное целое – континуум.

Сравнительный анализ этих взглядов проведен Б.М. Миркиным с соавторами (2001), табл.16.

Таблица 16. Сопоставление подходов к пониманию структуры растительного покрова (Миркин и др. 2001)

Проблема	Дискретность	Непрерывность
Понимание фитоценоза	Реальные, исторически обусловленные совокупности популяций, связанные взаимоотношениями растений и формирующиеся под контролем эдификаторов	Условно однородные части континуума, совокупности дифференцированных по экологическим нишам популяций, объединенных условиями среды. Вклад взаимоотношений в организацию фитоценоза в разных типах растительности различен.
Категории для оценки разнокачественности популяций внутри сообщества	Фитоценоотипы – типы популяций, выделяемые по характеру взаимоотношений	Типы популяций по реакции на биотические и абиотические условия (типы эколого-фитоценоотических стратегий)
Представления о структуре	Ярусы, микрогруппировки различаются четко.	Ярусы, микрогруппировки могут различаться или не различаться, но чаще в сообществах наблюдаются вертикальный и горизонтальный континуумы.
Представления о динамике	Процессы динамики жестко детерминированы и завершаются ограниченным числом устойчивых сообществ - климаксов	В ходе изменения сообществ популяции меняются более или менее независимо. Динамические процессы сопровождаются дифференциацией экологических ниш и завершаются климакс-континуумом.
Отношение к проблеме классификации растительности	Уверенность в том, что можно построить иерархическую естественную систему на основе сходства эдификаторов как видов, определяющих внутренние сущности сообществ.	Естественная иерархическая классификация невозможна из-за многомерности растительного континуума. Любая классификация – лишь приближение к естественной системе. При этом предпочтительны классификации, основанные на экологическом сходстве сообществ.

2.5. Краткий обзор растительности Пермского края

Современные административные границы Пермского края совпадают с территорией Уральского Прикамья, которая охватывает западные склоны Уральских гор, прилегающую к ним восточную окраину Русской равнины, бассейн верхнего и среднего течения Камы. Значительная протяженность с севера на юг 580 км. и с запада на восток (400 км), разнообразие форм рельефа и горных пород, неоднородность климатических условий, различие почвообразующих пород определяют неоднородность и пестроту растительного покрова. Зональным типом растительности является тайга. Около 80% территории занято равнинной тайгой, горная тайга располагается на 20% территории. На юго-востоке в тайгу вклиниваются экстразональные лесостепные ландшафты, приуроченные к междуречью Сылвы и Ирени.

Современный облик растительности Уральского Прикамья отражает ее зональные черты и степень преобразования деятельностью человека. В характере современной растительности нашли отражение некоторые особенности ее формирования в далеком прошлом. В конце третичного периода в неогене территория Уральского Прикамья была покрыта лесами тургайского комплекса, состоящими главным образом из широколиственных пород, среди которых было немало теплолюбивых видов. К началу четвертичного периода, около 2 миллионов лет назад Уральская горная страна испытала воздействие неравномерных вертикальных движений, что вызвало похолодание и вследствие этого исчезновение теплолюбивых видов растений. Очень сильное изменение в растительном покрове произошло в эпоху днепровского оледенения, в это время территория Северного Урала была покрыта ледником, а на пространствах, не занятых ледником распространились темнохвойные леса. После отступления ледника, в днепровско-валдайскую межледниковую эпоху происходило продвижение к северу широколиственного комплекса. Следующее Валдайское оледенение не затронуло территорию Уральского Прикамья. Однако здесь установился климат, напоминающий климат послеледниковой эпохи. Вновь широко расселились темнохвойные леса, вытеснив широколиственные леса с ранее занятых территорий. К концу Валдайского оледенения в связи с наступившим потеплением климата широколиственные леса вновь распространились по всей территории Уральского Прикамья. Дальнейшее потепление климата и увеличение его сухости привело к внедрению степной флоры в южные районы Прикамья. В последнюю послеледниковую эпоху растительность приобрела современный облик – значительные площади Уральского Прикамья оказались заняты темнохвойной тайгой.

Большая часть территории Пермского края расположена на северо-восточной окраине Восточно-Европейской платформы и Предуральском краевом прогибе. Здесь преобладает равнинный и низменный рельеф. Восточная часть региона – горная, она включает западные склоны южной части Северного и северной части Среднего Урала. По современной схеме ботанико-географического районирования относится к Камско-Печерско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таежной провинции Евразийской таежной области, располагаясь в среднетаежной, южнотаежной и широколиственно-еловой зональных полосах. В предгорной и горной части находятся горные среднетаежные и горные южнотаежные лесные пояса, на более высоких хребтах развит пояс высокогорных лугов и криволесий.

На территории Пермского края естественно выделяется 6 ботанико-географических районов, характеризующихся специфическими условиями рельефа, определенным составом почв и характером растительности (рис.5). Каждому району свойствен определен набор растительных сообществ с определенным флористическим составом.

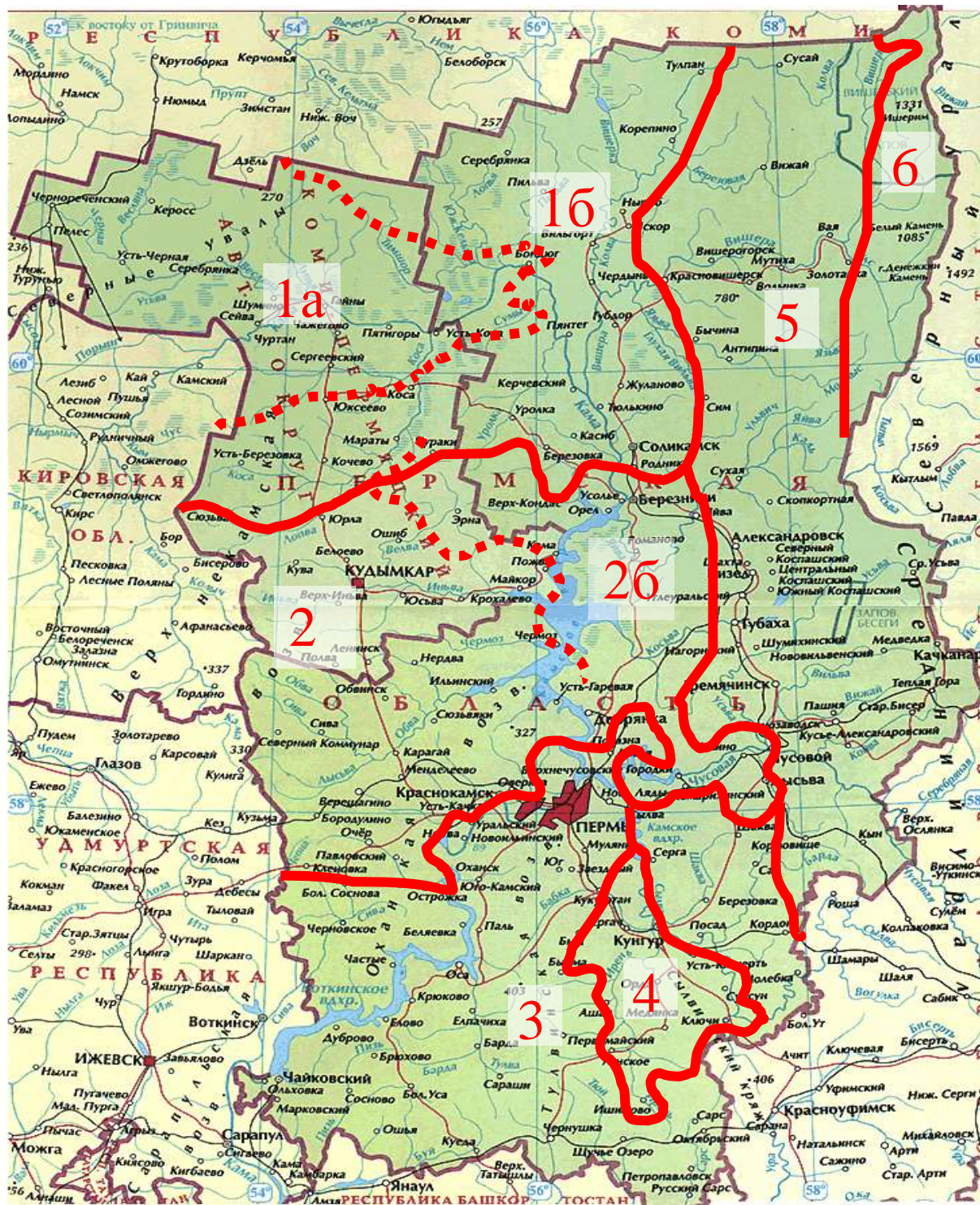


Рис. 5. Ботанико-географические районы Пермской области (по С.А. Овеснову, 1997).

- 1 - район среднетаежных пихтово-еловых лесов: а – с преобладанием Североευропейских сосновых и еловых лесов, б – с преобладанием Камско-Печерско-Западноуральских пихтово-еловых лесов;
- 2 – район южно-таежных пихтово-еловых лесов: а – с преобладанием сельскохозяйственных земель, б – с преобладанием осиновых и березовых лесов на месте южно-таежных темных хвойных лесов;
- 3 – район широколиственных елово-пихтовых лесов;
- 4 – район островной Кунгурской лесостепи;
- 5– район средне- и южнотаежных предгорных пихтово-еловых и елово-пихтовых лесов;
- 6 – район северо- и среднетаежных кедрово-еловых горных лесов.

1. Район среднетаежных пихтово-еловых лесов занимает северную и северо-западную части края; южная граница его идет по линии Юрла – Соликамск.

Среднетаежные леса характеризуются простым строением древостоя с преобладанием еловых и елово-пихтовых зеленомошных типов леса, а также вторичных мелколиственных лесов 3-4 классов бонитета. Кустарниковый ярус отсутствует или развит слабо, в то время как травяно-кустарничковый и моховой ярусы развиты достаточно хорошо. Практически отсутствуют неморальные элементы. Особенности климатических условий, характеризующие слабую степень испарения при невысоких показателях температуры летних месяцев, сравнительно высокую влажность воздуха, непродолжительный летний период обуславливают с одной стороны, высокую облесенность местности (85 %), с другой – сильную заболоченность ее субстратов.

На характер лесной растительности существенное влияние оказывает хозяйственная деятельность человека. В междуречьях Камы, нижней Вишеры и нижней Колвы, на водоразделах Косы и Лолога, Косы и Иньвы, значительные площади занимают сельскохозяйственные угодья. В северной части, мало обжитой, деятельность человека направлена на изменение естественного лесного покрова путем рубок.

Леса с господством ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) приурочены в основном к междуречным равнинным плато, произрастая на подзолистых почвах, на суглинках и глинах. Преобладают ассоциации зеленомошной группы. Яркими представителями их являются ельники черничные. В местах с затруднительным стоком и повышенным уровнем грунтовых вод на плоских широких водоразделах развиты ельники долгомошные. Низкие, ровные местоположения занимают сфагновые ельники, не образующие крупных массивов, но распространены по всему району.

Чистых еловых насаждений немного. Ель большей частью растет совместно с пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), образуя пихтово-еловые леса, особенно зеленомошной группы.

Сосновые леса развиты в полосе песчаных и супесчаных почв долины Камы. Благодаря дренированности грунтов и более глубокому залеганию уровня грунтовых вод, сосновые леса района отличаются от северотаежных преобладанием представителей зеленомошных групп с более продуктивным древостоем (IV – III класс бонитета). Среди них наиболее распространены сосняки брусничные с однородным составом насаждений и сравнительно высоким их качеством (III – II класс бонитета), приуроченные к повышенным местам с волнистым рельефом, развитием напочвенного покрова из зеленых мхов и лишайников. Сосняки черничные, занимают незначительные площади. Из-за резкого перехода от зеленомошных сосняков к сфагновым, сосняки долгомошные также не имеют широкого распространения. Сфагновые сосняки покрывают крупные территории на ровных и слегка наклонных участках нижних частей склонов, на пониженных формах рельефа и по краям болотных массивов. На верхних частях песчаных холмов и слегка покатых участках склонов распространены сосняки лишайниковые со сплошным покровом напочвенных лишайников: *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Cetraria islandica* (L.) Ach..

В бассейнах рек Косы, Лолога, Вурлама, Лупьи, Лемана, Пильвы, Нижней Вишеры и нижней Колвы большие площади занимают вторичные леса, сменившие коренные хвойные леса на месте вырубок и гарей. Береза (*Betula pendula* Roth) и осина (*Populus tremula* L.) образуют типы леса, аналогичные ельникам и соснякам, особенно долгомошным и травяным их ассоциациям; при этом, осинники чаще всего занимают более плодородные почвы. Обычно береза и осина встречаются вместе с хвойными породами, образуя смешанные елово-березовые, пихтово-елово-березовые, сосново-березовые, елово-осиновые леса.

В пределах флористического района хорошо выделяются два подрайона – с преобладанием Североевропейских сосновых и еловых лесов и с преобладанием Камско-Печерско-Западноуральских пихтово-еловых лесов. Район характеризуется низкой специфичностью флористического состава: из 893 видов зарегистрированных в этом районе лишь 45 (5% от числа выявленных) встречены только в данном районе.

2. Район южнотаежных пихтово-еловых лесов располагается в центральной части области; южная граница идет по линии Большая Соснова – Краснокамск – Добрянка – Лысьва; восточная – Александровск – Лысьва. Южнотаежные леса характеризуются более сложной структурой; господством в древостое и подлеске бореальных и участием неморальных видов (преобладают кисличные и неморальные (липняковые, дубравнотравные) типы леса); сосуществованием бореальных и неморальных видов в травяно-кустарничковом ярусе; заметным увеличением роли трав по сравнению с кустарничками и преобладанием травяных типов лесов; моховой покров малой мощности, не сплошной. Продуктивность лесов более высока, средний класс бонитета-второй.

Из еловых лесов наиболее распространены высокопродуктивные (I–II классы бонитета) зеленомошные ельники кисличные, располагающиеся на более возвышенных местах и богатых почвах. Развита ельники черничные (III класс), покрывающие более ровные, менее богатые и хуже дренированные места. В сложных ельниках выделяются липняки, покрывающие верхние части склонов пологих увалов. Липа сердцелистная (*Tilia cordata* Mill.) в них присутствует либо в подлеске, либо выходит во второй ярус. В долинах рек полосами распространены болотно-травяные ельники IV класса бонитета. По поймам рек, кромкам болот размещены сфагновые ельники.

Сосновые леса сосредоточены на песчаных террасах р. Камы. На повышенных элементах рельефа с глубоким залеганием грунтовых вод распространены сосняки лишайниковые. Западины между гривами, а также сниженные участки, удаленные от реки в сторону водораздела заняты сосняками брусничными и черничными. На участках с высоким уровнем грунтовых вод расположены сосняки долгомошные. Третья терраса р. Камы в значительной степени заболочена. В районе отмечаются крупные торфяные болота.

В районе выделяют два подрайона – с преобладанием сельскохозяйственных земель (лесопокрываемые земли – 40-55%) и с преобладанием осиновых и березовых лесов на месте южнотаежных темнохвойных лесов (лесопокрываемые земли 65-75%). Для южнотаежных лесов также характерна низкая специфичность флористического

состава: из 1053 видов зарегистрированных лишь 51 (4.8% от числа выявленных) произрастает только в данном районе.

3. Район широколиственно-елово-пихтовых лесов занимает южную часть края; восточная его граница идет по линии Лысьва – Кордон. Лесопокрытые земли составляют 45%, а сельскохозяйственные – 35-50%. Для лесов характерно сосуществование бореальных и неморальных видов в древостое и преобладание последних в подлеске и травяном ярусе. Древесный ярус состоит из двух или трех подъярусов, причем основу нижних подъярусов составляют широколиственные породы – липа, вяз гладкий и шершавый (*Ulmus laevis* Pall. и *U. glabra* Huds.), изредка дуб черешчатый (*Quercus robur* L.). Хорошо развит подлесок с участием неморальных и бореальных видов – клен платановидный (*Acer platanoides* L.), лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.). Травяной ярус обычно сплошной, состоит из 3 (4) подъярусов; в нем значительна доля папоротников и крупнотравья, практически отсутствуют таежные кустарнички – черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусника (*V. vitis-idaea* L.). Моховой покров развит слабо, он сильно мозаичный, образует небольшие пятна.

В районе преобладают леса с господством ели, которая совместно с пихтой, липой и другими породами образует смешанные леса, с разновозрастным очень пестрым составом древостоя и комплексным травяным покровом.

Леса с участием сосны приурочены, главным образом к древней песчаной террасе Камы. Чаше других встречаются сосняки травяные с подлеском из липы и хорошо развитым травяным покровом, сосняки зеленомошные и лишайниковые. Осиновые и березовые леса, часто с примесью клена и дуба, приуроченные к резко выраженным склонам, являются производными сложных сосновых лесов. Очень небольшие площади заняты широколиственными лесами с участием клена остролистного и дуба черешчатого, практически все эти уникальные для региона сообщества подлежат охране.

С севера на юг происходит смена двух подзональных групп сообществ – пихтово-еловых сложных неморальнотравяных и собственно широколиственно-елово-пихтовых неморальнотравяных, граница между которыми «затушевана» хозяйственной деятельностью человека.

До образования Воткинского водохранилища на первой и второй террасах р. Камы располагались различные типы болот, которые впоследствии были затоплены. На третьей террасе р. Камы М. М. Даниловой (1964) описаны следующие типы болот: эвтрофные торфяные с преобладанием осоки изящной и с преобладанием тростника, эвтрофные гипново-сфагновые, мезотрофные березовые, мезотрофные и олиготрофные сосновые, олиготрофные сфагновые.

По специфичности состава флоры район занимает второе место среди конкретных флор. Из 1029 видов 99 являются специфичными для данной территории. Это преимущественно неморальные виды, характерные для широколиственных лесов: кирказон ломоносовидный (*Aristolochia clematitis*), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), двулепестник парижский (*Circaea lutetiana*), лапчатка прямая

(*Potentilla recta* L.), зигаденус сибирский (*Zigadenus sibiricus*). Перечисленным видам придан статус охраняемых в Пермском крае.

4. Район островной Кунгурской лесостепи размещен в полосе широколиственно-елово-пихтовых лесов, располагаясь в междуречье Сылвы и Ирени. Территория района сильно окультурена, сельскохозяйственные земли занимают 40-55% района, а лесопокрытые земли только 20-30%.

Для высоких коренных берегов рек характерны известняковые обнажения, которые чередуются с задернованными участками остепненных лугов и сосновыми травяными лесами. Последние представляют собой остатки некогда распространенных в Приуралье сосновых лесов, пришедших сюда из Сибири в первой половине послеледникового времени. Участки степной растительности встречаются как на выровненных водоразделах, так и на склонах. Небольшие островки лесов сохранились лишь по холмам. Это, главным образом, березовые и осиновые с участием липы и вяза, неморальнотравяные леса и сосновые с примесью лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), предгорные травяные леса. В целом леса Кунгурского лесостепного острова характеризуются меньшим удельным весом спелых и перестойных насаждений по сравнению с другими ботанико-географическими районами.

В районе обнаружено 957 видов, из которых специфичными для данной территории оказались 66 лесостепных и степных видов: ковыли, несколько видов астрагала (*Astragalus kungurensis.*, *A. cornutus* Pall., *A. glycyphyllos* L.), остролодочник уральский (*Oxytropis uralensis*), лапчатка длиннолистная (*Potentilla longifolia* Willd. ex Schlecht.), адонис весенний (*Adonis vernalis* L.). Довольно низкое число специфических видов можно объяснить высокой освоенностью территории, а также тем, что многие лесостепные виды продвигаются далеко на север по береговым известняковым скалам.

5. Район средне - и южнотаежных предгорных пихтово-еловых и елово-пихтовых лесов расположен на востоке области в предгорьях Северного и Среднего Урала.

Среднетаежные предгорные леса отличаются от равнинных большей примесью пихты сибирской и сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), преобладанием трав над кустарничками и широким распространением травяных, особенно крупнопапоротниковых типов леса. Для южнотаежных предгорных лесов характерно значительное участие неморальных видов и большее разнообразие травяных типов леса, чем на равнине. Здесь повышено участие сибирских видов, характерна примесь лиственницы сибирской и сосны сибирской. Граница между средне- и южнотаежными предгорными лесами проходит по широте Соликамска.

Темнохвойные леса преобладают над другими в бассейнах верхней и средней Косьвы, Тыпыла, Вильвы, Чаньвы, Средней Усьвы; менее распространены в бассейнах нижней Ульвы и нижней Вильвы, Койвы и Вижая. Они представлены травяными и зеленомошными ассоциациями, которые приурочены к пологим склонам увалов и гор с достаточным дренажем почв, характеризуются древостоем средней продуктивности (III класс бонитета). Часто к ели примешиваются пихта,

береза, осина и сосна сибирская. Среди ельников преобладают кисличные и черничные типы.

Среди сосновых лесов преобладают сосняки сфагновые и долгомошные. В основном эти леса сосредоточены в бассейне нижней Яйвы. В бассейне Кына и Кумыша преобладают травяные, травяно-брусничные, травяно-черничные сосняки, местами с примесью лиственницы сибирской. По всей территории широко распространены травяные и нагорные березняки.

Кустарниковый тип растительности представлен ивняками, распространенными преимущественно в сырых местообитаниях подгольцового пояса по границе между лесными и луговыми сообществами, и зарослями можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.), встречающимися в нижней части горно-тундрового пояса.

Район характеризуется наименьшей специфичностью флористического состава (из 844 выявленных видов лишь 28 встречаются только в этом районе).

6. Район северо- и среднетаежных кедрово-еловых горных лесов расположен на северо-востоке края. Для горных территорий характерно распределение растительности по вертикальным поясам. Горно-лесной пояс на севере области простирается до высоты 600 м, выше расположены субальпийские и альпийские пояса. Повсеместно в составе горно-таежных лесов встречаются 4 породы: ель сибирская, пихта сибирская, береза пушистая (*Betula alba* L.) и сосна сибирская. Леса характеризуются разреженностью древесного яруса; редким и бедным видами подлеском; преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе гипоарктических и бореальных видов и господством кустарничков; мощным моховым покровом, местами прерывающимся куртинами кустистых лишайников. В Вишерско-Койвинском районе лесной пояс поднимается на высоту 650-700 м над ур. м. Ниже расположены нагорные ельники-пихтарники 4-5 классов бонитета с богатым покровом из крупных папоротников. Еще ниже на слабодренированных склонах встречаются ельники долгомошные и сфагновые. Подгольцовый пояс представлен прямоствольным, кривовершинным, хвойно-березовым редколесьем со значительной примесью сосны сибирской и березы извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.). Выше располагаются предгольцовые низкорослые, разреженные березовые криволесья, горные пустоши и заросли субальпийских кустарников, которые определяют ландшафт этой части высокогорий. На высоких вершинах Уральских гор располагаются острова горных тундр с повышенным участием арктоальпийских видов в сочетании с сообществами лишайников. Граница между северотаежными и среднетаежными горными лесами проходит по широте поселка Велс.

Здесь обнаружено 576 видов сосудистых растений, из которых 99 встречаются только в этом районе. Это в основном горные растения, приспособленные к жизни среди скал: криптограмма курчавая (*Cryptogramma crispa* (L.) R. Br.), можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica* Burgsd.), лютик серно-желтый (*Ranunculus sulphureus* Soland.), остролодочник грязноватый (*Oxytropis sordida* (Willd.) Pers.), герань белоцветковая (*Geranium albiflorum* Ledeb.), вздутоплодник мохнатый (*Phlojodicarpus villosus*).

До XVI столетия деятельность человека не оказывала заметного воздействия на структуру растительного покрова. Промышленная эксплуатация лесов началась в XVI столетии в связи с добычей соли в окрестностях нынешнего Соликамска. Эксплуатация лесов существенно расширилась в XVII-XVIII вв. с развитием металлургии на Урале. Для получения древесного угля, используемого при выплавке металлов вокруг металлургических заводов вырубались большие лесные массивы без применения каких-либо правил рубки. Вырубка леса производилась в местах углежжения без отвода лесосек, ежегодно продолжаясь «от старого пня» получила название куренных рубок. Бессистемная рубка продолжалась до конца XIX в. привела к значительному сокращению лесов в сфере деятельности металлургических заводов и вызвала необходимость разработки и внедрения новых более эффективных и экономичных способов рубки леса, которые обеспечивали бы его возобновляемость. С конца XIX до середины XX вв. получили развитие кулисные рубки с определенными правилами отвода лесосек, при которых обязательным условием было сохранение подроста хвойных пород. При кулисных рубках ширина лесосек устанавливалась равной 107 м со сроками примыкания от 5 до 10 лет. Это приводило к формированию в течение 60-80 лет после рубки сообществ, близких к коренным по составу и структуре древостоев. В то же время в возобновившихся на вырубках лесах наблюдается более значительное участие лиственных пород, древостои отличаются более простой возрастной структурой в сравнении с ненарушенными коренными лесами.

В 50-х гг XX столетия в лес пришла техника. Заготовка леса была механизирована не только на валке, но и на трелевке древесины. При использовании на трелевке лебедок и тракторов на лесосеках полностью уничтожался резерв естественного восстановления хвойных пород. Восстановительные сукцессии стали осуществляться через стадию мелколиственных и широколиственных лесов. Оснащение лесозаготовительной промышленности еще более мощными агрегатными машинами в 70-х гг еще более усугубило проблему естественного лесовосстановления и привело к тому, что на сегодняшний день в регионе практически не сохранились коренные темнохвойные леса, современные леса в той или иной степени нарушены деятельностью человека.

В последние два десятилетия в связи с развалом централизованной структуры сельскохозяйственного производства, по всей территории края наблюдается активно идущий процесс зарастания сельхозугодий лесной растительностью.

2.6. Охрана растительного мира Пермского края

Проблемы, связанные с охраной окружающей среды, остаются актуальными во всех странах мира. В конце XX века широкое распространение получили такие понятия, как редкие и исчезающие виды, биоразнообразие, охрана растительного и животного мира. Как один из важнейших аспектов охраны растительного и животного мира учреждаются особо охраняемые природные территории (ООПТ) различного статуса и назначения. Этой же цели служат Красные книги мира, государств и регионов.

Проблема сохранения уникального разнообразия обитающих на Земле живых организмов была поставлена в 1948 году Международным союзом охраны природы

и природных ресурсов (МСОП). Под эгидой МСОП начали составляться международные списки исчезающих видов, нуждающихся в охране. С 1966 года эти списки получили название «Красная книга фактов». В 1973 году была принята специальная Международная конвенция по охране растений и животных, включённых в Красную книгу. В 1974 году была учреждена, а в 1978 году издана Красная книга СССР. В 1985 году вышел первый том «Красной книги РСФСР», посвящённый животным, а в 1988 – второй том, о растениях. Тринадцать видов сосудистых растений, встречающихся на территории Пермского края, внесены в Красную книгу МСОП (1997), а двенадцать видов внесены в Красный список Европы (Красный список ..., 2004 – 2005).

В 1981 году Пермским облисполкомом было впервые принято решение об охране редких и исчезающих видов растений, в котором законодательно получили охрану 45 редких видов. С начала 90-х годов после создания Пермского областного комитета по охране природы была начата активная подготовительная работа по созданию региональной Красной книги. В целях правового обеспечения охраны диких животных и дикорастущих растений в 1996 году в Пермской области постановлением губернатора №227 была учреждена региональная Красная книга, вслед за которым в этом же году последовало издание Красной книги Среднего Урала (1996).

В соответствии с полномочиями, предоставленными субъектам Российской Федерации в сфере ведения Красной книги, в 2006 году на территории Пермского края проводились природоохранные мероприятия по нескольким направлениям.

1. Работы по изучению состояния редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и других организмов;
2. Практические мероприятия, направленные на сохранение видов, занесённых в Красную книгу Пермской области, в частности, по сохранению растений в искусственно созданных условиях в целях изучения их биологических особенностей, возможностей дальнейшего разведения и возвращения в природную среду для поддержания численности природных популяций;
3. Развитие и совершенствование нормативной правовой базы в области ведения региональной Красной книги.

Основанием для внесения в Красную книгу РФ и Красные книги субъектов РФ редкого или находящегося под угрозой исчезновения животного, растения или гриба, а также для изменения его статуса (категории редкости) служат данные об опасном сокращении его численности и (или) ареала, о неблагоприятных изменениях условий существования этого вида.

Внесённые в Красную книгу Российской Федерации и Красные книги субъектов РФ редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды фауны и флоры относятся к природным ресурсам федерального значения и подлежат охране и изъятию из хозяйственного пользования на всей территории (акватории) РФ.

В 2008 г. вышла Красная книга Пермского края – региона, включающего в своем составе Пермскую область и Коми-Пермяцкий автономный округ. Это первое издание подобного рода. До этого нуждающиеся в охране виды были представлены сначала в Красной книге Среднего Урала, которая не имела юридического статуса, а затем в Красном списке, утвержденном губернатором Пермской области.

В Красную книгу ПК внесено 102 вида организмов, официально взятых под охрану. Отдельными списками в КК представлены 69 видов, которые занесены в ККРФ и 174 вида, нуждающихся в особом внимании к состоянию их популяций в природной среде. В книге представлены все таксономические группы, кроме мохообразных и водорослей. Впервые статус охраняемых в регионе и нуждающихся в особом внимании организмов получили лишайники.

Создание Красных книг само по себе ещё не решает проблему охраны растений и животных. Это, прежде всего сигнал тревоги, призывающий к принятию специальных природоохранных мер. В их числе создание особо охраняемых природных территорий (ООПТ) различного статуса и назначения. Порядок отнесения земель к особо охраняемым территориям, их использования и охраны устанавливает Правительство РФ на основании Федеральных законов. В Федеральном законе Российской Федерации «Об особо охраняемых природных территориях» ООПТ определяются как «участки земли, водной поверхности и воздушного пространства над ними, где располагаются природные комплексы и объекты, которые имеют особое природоохранное, научное, культурное, эстетическое, рекреационное и оздоровительное значение, решениями органов государственной власти полностью или частично изъяты из хозяйственного использования и для которых установлен режим особой охраны» (Об особо охраняемых..., 2008).

Развитие сети особо охраняемых природных территорий происходило в Пермском крае в течение нескольких десятилетий. К началу 50-х годов на территории Пермской области имелось 7 охотничьих заказников для охраны наиболее важных видов охотничьих ресурсов. К концу 60-х годов в области было организовано 35 ООПТ, а к концу 70-х годов статус «особо охраняемых» получили 53 природные территории.

В 1981 году в Пермской области создаётся заповедник «Басеги», а в 1988 году, на базе заказника, создаётся заповедник «Вишерский». В этот же период большим коллективом авторов был подготовлен к публикации «Перечень охраняемых и рекомендуемых к охране природных территорий Пермской области» (1988), включавший свыше 540 объектов. К 1992 году в Пермской области насчитывалось 663 ООПТ, из них 2- федерального значения – заповедники.

По данным на 01. 12. 01 г., в Пермской области законодательно утверждено 374 ООПТ, в том числе 2 заповедника федерального значения, 324 ООПТ регионального значения (из них 31 заказник, 167 памятников природы, 32 историко-природных комплекса, 81 охраняемый ландшафт, 12 природных резерватов и 1 ботанический сад) и 48-местного (районного и городского) (Овеснов и др., 2002).

В связи с объединением Пермской области и Коми-Пермяцкого автономного округа площадь особо охраняемых территорий регионального значения, за исключением биологических заказников, достигла 765,1 тыс. га, что составляет почти 5% от общей территории Пермского края (Особо охраняемые ..., 2009).

Современным нормативно-правовым документом, устанавливающим статус, категорию, режим охраны и границы ООПТ является постановление правительства Пермского края №64-п от 28.03.2010 г. На сегодняшний день в Пермском крае

учреждено 2 ООПТ федерального значения (заповедники «Вишерский» и «Басеги») и 263 ООПТ регионального значения.

Начиная с 2007 г. в Пермском крае под патронажем Управления по охране окружающей среды реализуются целевые долгосрочные программы мониторинга особо охраняемых природных территорий регионального значения и видов животных, растений, грибов, занесенных в Красную книгу Пермского края. В задачи мониторинга ООПТ входит оценка состояния экосистем по степени деградации, которая определяется по состоянию почвы и растительности на основе ряда критериев.

Программа мониторинга видов, занесенных в Красную книгу Пермского края предусматривает:

- регулярное обследование уже известных и выявление новых мест обитания,
- отслеживание динамики численности природных популяций редких и находящихся под угрозой исчезновения видов,
- определение лимитирующих факторов, приводящих к сокращению численности.

На основании полученных результатов предполагается осуществление необходимых мер по устранению влияния негативных факторов на объекты, занесенные в Красную книгу, и на места их обитания.

1. Приведите примеры территориальных совокупностей видов растений, соответствующих понятиям: локальная, региональная, конкретная, парциальная флора.
2. Какие территориальные совокупности видов растений составляют ценофлоры? Приведите примеры различных ценофлор.
3. Определите различия между понятиями «ценофлора» и «флористический состав фитоценоза».
4. А. Используя данные таблицы, расположите представленные в ней региональные флоры в порядке убывания видового богатства. Б. Какие из перечисленных флор сопоставимы по степени видового богатства?

Региональные флоры	Количество видов сосудистых растений	Занимаемая площадь, тысяч км ²
Пермский край	1665	160.6
Башкортостан	1528	143,6
Литва	1439	65.2
Псковская область	1128	55.0

5. Проведите сравнительный анализ данных, представленных в таблице. Объясните причины сходства и различий в положении указанных семейств в составе флор Пермского края, Бореальной и Арктической флористических областей.

Семейства	Место, занимаемое во флорах		
	Пермского края	Бореальной области	Арктической области
<i>Asteraceae</i>	1	1	5
<i>Poaceae</i>	2	2	1
<i>Rosaceae</i>	3	4	9
<i>Cyperaceae</i>	4	3	3
<i>Ranunculaceae</i>	5	7	6
<i>Caryophyllaceae</i>	6	6	4
<i>Fabaceae</i>	7	9	12
<i>Brassicaceae</i>	8	5	2
<i>Scrophulariaceae</i>	9	8	11
<i>Lamiaceae</i>	10	10	16

6. Используя Определитель растений Пермского края (2007): составьте аннотированные списки видов растений семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Poaceae*,

Ranunculaceae, *Rosaceae*, *Scrophulariaceae*, характеризующихся широким распространением (встречающихся во всех ботанико-географических районах Пермского края) с указанием мест обитания и частоты встречаемости.

7. Руководствуясь Красной книгой Пермского края (2008) соотнесите охраняемые в регионе виды растений с их систематической принадлежностью и статусом охраны. Результаты занесите в таблицу:

Вид	Отдел	Семейство	Статус охраны

8. Сопоставьте данные таблиц № 4 и 5 (стр.) и установите, какому типу биомов соответствует соотношение жизненных форм во флоре Пермского края.
9. Составьте списки из 20-25 видов, которые по отношению к режиму увлажнения отнесены к экологическим группам мезофитов, ксеромезофитов, мезоксерофитов, оксилофитов, психрофитов, гигрофитов, гидрофитов.
10. Составьте перечень эндемичных видов Урала, произрастающих в Пермском крае
11. Приведите примеры видов растений, которые по эколого-фитоценотической стратегии можно отнести к виолентам, пациентам, эксплерентам. Укажите, в каких условиях произрастания у данных видов проявляются признаки виолентности, пациентности, эксплерентности.
12. Охарактеризовать ярусную структуру лесных сообществ в подзонах елово-широколиственных лесов, южной и средней тайги.
13. Привести примеры эдафотопической мозаичности в лесных, луговых и болотных фитоценозах.
14. Привести примеры клоновой мозаичности в лесных, луговых и болотных фитоценозах.
15. На примере елово-широколиственного леса проанализируйте сезонные изменения состава и структуры фитоценоза
16. Привести примеры различных вариантов сукцессий, указав причины их возникновения.
17. Охарактеризовать последовательность стадий восстановительной сукцессии после вырубki темнохвойного леса.
18. Указать диагностические виды мхов в ассоциациях ельников зеленомошных, долгомошных и сфагновых
19. Представьте экологический ряд типов среднетаежных сосновых лесов, расположив их по градиенту увлажнения.
20. Представьте экологический ряд типов среднетаежных еловых лесов, расположив их по градиенту увлажнения.

Литература

1. Абрамов Н.В. Флора республики Марий Эл: инвентаризация, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов. Йошкар-Ола. Изд-во Марийского государственного ун-та. 2000. 164 с.
2. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала.– Свердловск, 1969. 286 с.
3. Горностаев Г.Н., Забинкова Н.Н., Каден Н.Н. Латинские названия животных и растений. Изд-во Московского ун-та, 1974. 146 с.
4. Данилова М.М. Болота юго-западных районов Пермской области // Учен. зап. Перм. ун-та. – Пермь, 1964. – Т. 114. – С. 79-96.
5. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / под ред. С.А. Овеснова. – Пермь: Книжный мир, 2007. 743 с.
6. Князев М.С. Опыт флористического деления Урала и сопредельных территорий // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. Всероссийской конф. Часть 4. Петрозаводск, 2008.– С.46-48.
7. Красная книга Пермского края.– Пермь: Книжный мир, 2008. 256 с.
8. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР.–9-е изд., М.:– Л.: 1964. 878 с.
9. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985, 136 с.
10. Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности: учебник. М.: Логос, 2001. 262 с.
11. Об особо охраняемых природных территориях Пермского края/ Состояние и охрана окружающей среды Пермского края в 2007 году. Пермь, 2008.- С. 168-173.
12. Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь. Изд-во Перм. ун-та. 1997. 251 с.
13. Овеснов С.А. Биоморфы флоры Пермской области. // Вестник Перм. ун-та. Биология. Вып. 6. 2005. – С.16-19.
14. Особо охраняемые территории Пермской области. Реестр. - Пермь: Книжный мир, 2002. 464 с.
15. Особо охраняемые природные территории Пермского края / Состояние и охрана окружающей среды Пермского края в 2008 году. Пермь, 2009. - С. 168--181.
16. Переведенцева Л.Г. Конспект агарикоидных базидиомицетов Пермского края. Пермь: Перм. гос.пед. ун-т, 2008. 86 с.
17. Прохоров В.П. Ботаническая латынь: Учебник для студ. биол. и пед. фак. высш. учеб. Заведений – М: Издательский центр «Академия», 2004. 272 с.
18. Работнов Т. А. Фитоценология. 3-е издание. М.: Изд-во МГУ, 1992. 350 с.
19. Раменский Л.Г. Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.
20. Растительный мир Прикамья. Пермь. Пермское кн. изд-во, 1988. 166 с.
21. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника: Т. 3. М.; Л., 1964.– С. 146-205.

- 22.Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- 23.Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). М.; Л.: Книга, 1928. 232 с.
24. Сукачев В.Н. Проблемы фитоценологии. Избранные труды. Т.3.Л.: Наука,1975. 543 с.
- 25.Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- 26.Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- 27.Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
- 28.Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, изд-во Перм. ун-та, 1991. 80 с.

Словарь терминов, используемых в комплексе наук о растительности

Ассектатор – вид, занимающий в фитоценозе второстепенное положение даже при самых благоприятных условиях произрастания.

Болото – избыточно увлажненный участок поверхности земли, характеризующийся накоплением в верхних горизонтах мертвых неразложившихся растительных остатков, превращающихся затем в торф. При слое влажного торфа в 30 см – болото, менее 30 см – заболоченные земли.

Биота – совокупность видов микроорганизмов, грибов, растений и животных на определенной территории.

Бонитет леса – показатель хозяйственной производительности участка леса. Зависит от природных условий и воздействия человека на лес. Характеризуется размером прироста древесины (нередко высотой насаждения) в сравнимом возрасте. Выделяют пять классов бонитета: от I (наиболее производительного) до V.

Видовое богатство фитоценоза – число видов на единицу площади в пределах фитоценоза.

Виды аборигенные – естественно возникшие на территории изучаемой флоры

Виды автохтонные – возникшие в пределах пространства, занимаемого данной флорой или произрастающих на этой территории со времени своего становления.

Виды адвентивные – случайно или преднамеренно завезенные человеком.

Виды аллохтонные – первоначально возникшие за пределами занимаемой флорой территории и появившиеся в составе данной флоры в результате своего расселения.

Виоленты («львы») – конкурентно мощные виды растений, захватывающие территорию и удерживающие ее за собой, подавляя соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов.

Возраст древостоя – число лет, прошедших с момента появления древесных растений, образовавших данный древостой. По возрасту насаждения делят на классы и соответствующие им группы возраста, где класс возраста – это период времени, в течение которого древостой считается хозяйственно однородным. Для хвойных и твердолиственных семенных насаждений установлены классы возраста длительностью в 20 лет. Древостой I класса возраста называют молодняками, II – жердняками, III – средневозрастными, IV – приспевающими, V- спелыми, VI -VII класса и выше – перестойными.

Встречаемость – частота нахождения определенного вида в фитоценозе.

Гейтогенез – локальные изменения конкретных фитоценозов.

Гологенез – изменение фитоценозов в пределах целого ландшафта.

Динамика растительности (синдинамика) – различные варианты постепенных направленных изменений, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними факторами и, как правило, имеют необратимый характер.

Древостой – совокупность деревьев верхних ярусов, составляющих основу лесного насаждения. Деревья, образующие древостой, относятся к лесообразующим

породам. Существует другой, популяционный, подход, где древостой понимается как совокупность разновозрастных поколений деревьев

Живой напочвенный покров – совокупность травянистых растений, полукустарников, мхов, лишайников, покрывающих почву под пологом леса.

Жизненность (витацитет) – показатель состояния особей или популяций, характеризующийся качественными параметрами развития и количественными параметрами роста

Климат – финальная, установившаяся стадия развития растительности, находящаяся в наиболее полном единстве с климатом данной местности

Конкурентоспособность (виолентность, конкурентная мощьность) – способность видов создавать и контролировать среду в сообществе, а также подавлять другие организмы вследствие высокой энергии жизнедеятельности и большой интенсивности использования среды.

Константность – постоянная встречаемость вида в различных частях фитоценоза, обусловленная равномерным размещением его особей.

Константные виды высокого постоянства – имеющие встречаемость в фитоценозе выше 80 %.

Лес – один из основных типов растительности, состоящий из совокупности древесных, кустарниковых, травянистых и др. растений (мхи, лишайники), включающий животных и микроорганизмы, биологически связанные в своем развитии и влияющие друг на друга и на внешнюю среду. Лес представляет собой природную систему, состоящую из взаимодействующих и взаимосвязанных компонентов. Она характеризуется динамическим равновесием, устойчивостью, высокой способностью к восстановлению и обновлению, особым балансом энергии и веществ, динамичностью процессов с тенденциями к их стабильности, географической обусловленностью.

Лес хвойный – с преобладанием в составе древостоя ели, пихты, сосны, кедра, лиственницы. Доля участия в составе древостоя хвойных пород 70 % и выше.

Лес лиственный – с преобладанием в составе березы, осины, липы и др. лиственных пород. Доля участия лиственных пород в составе древостоя составляет не менее 70 %.

Лес мелколиственный – с преобладанием в составе березы, осины и др. мелколиственных пород. Доля участия мелколиственных пород в составе древостоя составляет не менее 70 %.

Лес темнохвойный – с преобладанием в составе ели, пихты и кедра. Доля участия темнохвойных пород (ель, пихта, сосна сибирская (кедр)) в составе древостоя 70 % и выше.

Лес светлохвойный – с преобладанием сосны и лиственницы. Доля участия светлохвойных пород (сосны обыкновенной, лиственницы) в составе древостоя составляет более 70 %.

Лес смешанный – с древостоем, сложным лиственными и хвойными породами. Отличают хвойно-широколиственные и хвойно-мелколиственные (сосново-березовые, пихтово-липовые и др.) леса. Доля участия любых пород в составе древостоя менее 70 %.

Лес широколиственный – с преобладанием в составе дуба, клена, липы и др. широколиственных пород. Доля участия широколиственных пород (липа, клен и т.д.) в составе древостоя не менее 70 %.

Лесная подстилка – скопление на поверхности почвы растительного опада, находящегося на разной стадии разложения.

Луг – тип зональной и интразональной растительности с господством многолетних травянистых растений (особенно злаков и осок), растущих в условиях достаточного или избыточного увлажнения. Отличают пойменные, суходольные или материковые, лесные, субальпийские и альпийские луга.

Мозаичность – неравномерность расположения растений в фитоценозе.

Ординация – метод анализа растительности, заключающийся в распределении видов, сообществ, их описаний или списков флоры по ряду градиентов какого-либо определяющего фактора или по осям координат нескольких факторов.

Пациенты («верблюды») – виды, выдерживающие конкуренцию за счет своей выносливости к крайне суровым условиям, в которых не могут существовать виоленты.

Пашня – земельная площадь, систематически обрабатываемая и используемая для посева, в том числе пропашных многолетних культур.

Подлесок – кустарники, реже невысокие деревья, произрастающие под пологом леса и не способные образовывать древостой в данных условиях местообитания.

Подрост – молодое поколение лесобразующих пород, растущее под пологом леса или на вырубках, способное сформировать древостой.

Продуктивность – способность организмов или их группировок создавать органическое вещество (фитомассу).

Продуктивность первичная – создание органического вещества автотрофами.

Продуктивность вторичная – создание органического вещества гетеротрофами.

Продукция – количество органического вещества, создаваемого фитоценозом в единицу времени на единицу площади.

Продукция общая или валовая, первичная – количество органического вещества, созданного в фитоценозе растениями в процессе фотосинтеза.

Продукция чистая первичная – количество органического вещества, сохраняющегося в растениях после использования части органического вещества на дыхание.

Проективное покрытие – величина проекции надземных органов растений на поверхность почвы, выраженная в %.

Пустырь – гарь или вырубка, находящаяся более 10 лет в безлесном состоянии.

Растительность – совокупность растительных комплексов (сообществ), образующих растительный покров отдельных территорий, стран, континентов и планеты в целом.

Растительность внеярусная – совокупность лиан, эпифитных лишайников, мхов и др. растений, поселяющихся на деревьях.

Реактивность (эксплерентность, динамичность, пионерность, рудеральность) – способность видов к максимально быстрому освоению

освободившихся ресурсов в сообществе за счет быстрого роста и значительного репродуктивного усилия.

Синморфология – раздел фитоценологии о пространственном взаиморасположении растений (и их частей) в растительном сообществе.

Синузия – экологически и фитоценологически обособленная группа растений

Систематическая (таксономическая) структура флоры – территориальная ранжированная совокупность надвидовых таксонов растений того или иного ранга

Сукцессии – это постепенные и необратимые изменения фитоценозов, вызванные внутренними или внешними по отношению к фитоценозам причинами.

Сукцессии автогенные – изменения, вызванные внутренними причинами

Сукцессии аллогенные – изменения, вызванные внешними по отношению к фитоценозу причинами.

Сукцессии сингенетические (сингенез) – Изменения происходят под влиянием взаимоотношений между растениями.

Сукцессии эндоэкогенетические (эндоэкогенез) – изменения условий среды в результате жизнедеятельности растений

Территория – часть поверхности суши (с присущими ей природными и антропогенными свойствами и образованиями). Характеризуется протяженностью (площадью), особенностями географического положения, ресурсного потенциала для человека.

Тайга – тип растительности и географическая зона с преобладанием хвойных лесов. В древостое тайги преобладают темнохвойные (ель, пихта, кедр) или светлохвойные (сосна, лиственница) породы. Подлесок, как правило, беден (рябина, ольха и др.). травяно-кустарничковый и моховой ярусы состоят из черники, брусники, кислицы, лесных осок, злаков, мхов и лишайников.

Толерантность (патиентность), – способность видов длительно существовать на территории, занятой другими организмами, за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности, которое проявляется в сокращении интенсивности ростовых и продукционных процессов.

Феноритмотип – группа видов, имеющих сходный сезонный ритм развития

Флора - совокупность видов растений, встречающихся в данной области (местности, стране), слагающих все свойственные ей растительные сообщества, и заселяющих все типы местообитаний, встречающиеся в данной местности.

Флора естественная – совокупность видов растений того или иного естественного территориального выдела, устойчиво отличающегося от соседних выделов флористическими показателями.

Флора региональная – территориальная совокупность видов растений любого контура регионального или планетарного уровня размерности.

Флора конкретная (элементарная) – совокупность видов растений в пределах элементарного флористического выдела

Флора парциальная – совокупность видов растений любого экологически и флористически своеобразного подразделения ландшафта.

Ценофлора – совокупность видов растений флористически и экологически однотипных сообществ в пределах флористического выдела

Флористический состав фитоценоза – список видов, составляющих фитоценоз, включая низшие растения.

Флюктуации – многогодичные изменения, вызываемые изменением различных экологических факторов с цикличностью до 10 лет.

Ценопопуляция (фитоценотическая популяция) – совокупность особей одного вида в пределах одного экотопа (границы экотопа совпадают с границами фитоценоза).

Эдификатор – устойчиво доминирующий в фитоценозе вид, оказывающий большое влияние на формирование фитосреды.

Экобиоморфный состав фитоценоза – разнообразие жизненных форм и экологических групп растений в фитоценозе.

Экологическая ниша – значения экологических факторов, в которых может существовать данный вид или комплекс условий пригодных для существования вида. Понятие близкое по значению с экотопом.

Экотоп – «ниша фитоценоза в ландшафте», его местообитание. Экотоп объединяет занимаемое фитоценозом пространство и ресурсы, используемые для производства биологической продукции.

Эколого-фитоценотическая стратегия (ЭФС) – совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих биоценозах.

Эксплеренты («шакалы») – виды с низкой конкурентной мощностью, обладающие способностью очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями (виолентами), после чего, также легко вытесняются последними.

Элементарный флористический выдел – занимаемая флорой территория, через которую не проходит ни одной флористической границы регионального уровня. Характеризуется постоянством экотопов и видового состава растений на всем протяжении выдела.

Основные правила произношения названий таксонов растений

Согласно номенклатурному кодексу научные названия таксонов рассматриваются как латинские независимо от их происхождения, и подчиняются правилам латинской грамматики. Создание и применение латинских названий таксонов высших растений, водорослей, лишайников и грибов регламентируются Международным кодексом ботанической номенклатуры, названия таксонов животных – Международным кодексом зоологической литературы. Разработаны специальные правила создания и применения названий бактерий. Названия на живых языках (русском, английском, немецком и др.) не считаются научными, никаких правил, регламентирующих их создание и применение, не существует. Латинский язык около 1500 лет назад перестал быть живым языком, исчез этнос, использовавший этот язык в повседневном общении. С этого времени латинский язык продолжал существовать как письменный язык официального делопроизводства, богослужения и науки. Вследствие этого грамматика и орфография латинского языка остались почти неизменными, тогда как фонетика с течением времени сильно изменилась под влиянием живых языков, приобретая в разных странах свои особенности. Например, классически правильно произносимое *Acacia* (акакиа) англоязычные ботаники произносят как «экэйша», немецкоязычные – «акация», русскоязычные – акация. В силу того, что российская ботаническая наука имеет германские корни, в ней сложились традиции немецкого произношения латинских слов, адаптированного к фонетическим нормам русского языка.

Таблица I. Латинский алфавит с названиями букв и обозначаемыми ими звуками

Буква	Название	Произношение	Буква	Название	Произношение
Aa	а	[а]	Nn	эн	[н]
Bb	бэ	[б]	Oo	о	[о]
Cc	цэ	[к] или [ц]	Pp	пэ	[п]
Dd	дэ	[д]	Qq	ку	–
Ee	э	[э] (нем.[e])	Rr	эр	[р]
Ff	эф	[ф]	Ss	эс	[с] или [з]
Gg	гэ	[г]	Tt	тэ	[т] или [ц]
Hh	ха (аш)	[х] (нем. [h])	Uu	у	[у]
Ii	и	[и]	Vv	вэ	[в]
Jj	йота	[й]	Ww	дубль-вэ	[в]
Kk	ка	[к]	Xx	икс	[кс]
Ll	эль	[л] (нем.[l])	Yy	ипсилон	[и] (нем. [y:])
Mm	эм	[в]	Zz	зэта	[з]

Современный латинский алфавит включает 25 букв и несколько отличается от алфавита классической эпохи. В то время буквы Vv и Ii означали и гласные (современные Uu; Ii) и согласные (Vv; Jj). Буква Yy использовалась только в

словах греческого происхождения и обозначала звук [ü], произношение [i] возникло позже. Буква Zz также использовалась только в словах, заимствованных из греческого языка. Буква Kk сохранилась лишь в некоторых латинских словах. Буквы Ww в латинском алфавите нет, но в современной науке ее используют в латинизированных словах, заимствованных из некоторых современных языков.

Правила произношения гласных

В классическом латинском языке различают долгие и краткие гласные. Долгий был вдвое протяженнее краткого. Долгий гласный принято обозначать надстрочным знаком ā, краткий – ā̄. Количество гласного было смыслоразличительным (*sēro* – поздно и *sēro* – я сею; также как в русском – мука́ и му́ка), служило средством выражения грамматической формы (*vēnit*– он приходит, и *vēnit* – он пришел), а также во многих случаях определяло место ударения в слове. В настоящее время количество гласного используется лишь для определения ударного слога, и обычно указывается в словарях.

Различают одногласные (монофтонги), их шесть: *a, e, i, o, u, y*, в классической латыни их было 12: соответственно 6 долгих и 6 кратких. Кроме монофтонгов в латинском языке, как и во многих других языках, имеются дифтонги – сочетания двух гласных, произносимых в один слог: *ai, ei, eu, ae, oe*.

Дифтонг *ai* соответствует в произношении русскому [ау]: *Centaurea* – *центаурea*. В словах, заимствованных русским языком, часто произносится как [ав] – *автор, автоспора, автохория*.

Дифтонг *ei* встречается только в словах греческого происхождения и в произношении соответствует русскому [эй] : *cleistogamus* – *закрытый, клейстогамный*.

Сочетание гласных *eu* является дифтонгом очень редко, соответствует русским [эу], [эв], или [эй] : *flōres neutri* – *флорес неутри* (*цветки бесполое*); *Deuteromycetes* – *дейтеромицеты*. Гораздо чаще эти гласные не составляют дифтонга, образуя разные слоги: *de-ús-tus, pró-te-us*.

Двугласные *ae, oe* превратились в диграфы – изображаются двумя буквами, но произносятся как один звук. Диграф *ae* произносится как [э] : *aequālis* – *эквалис*; *erigāeus* – *эпигеус*. Диграф *oe* произносится как немецкое и французское [ø], в русском языке передается буквой [э или е]: *Oedogonium* – *эдогониум*. В тех случаях, когда сочетания *ae, oe* требуется читать отдельно, над [e] ставится разделительный знак (трема) : *Alöë* – *Алоэ*.

Правила произношения согласных

Буква *x* произносится как два согласных звука [кс] : *Cárex* – *карекс*, *Rútex* – *румекс*, *Xáanthium* – *ксантиум*.

Произношение согласных *c, s, t* зависит от их сочетания с другими буквами. Буква *c* перед *e, i, y, ae, oe* произносится как русское [ц]; в остальных случаях, т.е. перед *a, o, u*, перед согласной, в конце слова произносится [к] : *Sýperus* – *циперус*, но *Vaccínium* – *вакциниум*.

Буква *s* в положении между гласными произносится как русское [з] : *Rósa* – роза, *Písium* – пизум. В остальных положениях – в начале и конце слова, перед и после согласного, а также *ss* произносится как [с]: *Capsélla búrsa-pastóris*; *Crassuláceae*.

Сочетание *ti* в классическую эпоху всегда произносилось как [ти]. Позднее перед гласными оно стало произноситься как [ци] в русском языке : *Minuártia* – минуартия. Однако в сочетаниях *sti, xti, tti* и в положении перед согласным сочетание *ti* произносится как [ти] : *pistillátus*.

Буква *l* произносится мягко, как во французском или немецком языке: *Láppula* – ляппуля.

Буква *h* произносится как английское [h] в слове horse. В русском языке этот звук условно передается как фрикативное [г].

Буква *j* произносится как русский звук [й] : *Majánthemum* – майантемум.

Буква *q* используется исключительно в сочетании с буквой *u* в положении перед гласными. Сочетание *qu* произносится как [кв] : *Equisétum*; *quinelobátus*.

Сочетание *ngu* перед гласными произносится как [нгв] : *Sanguisórba*.

Сочетание *su* перед *a, e* произносится как [св] : *Suāēda* – сведа, *suavéolens* – сваеоленс.

В словах, заимствованных из греческого языка, греческие аспираты (придыхательные согласные) передаются буквосочетаниями с *h*, которая в сочетаниях *rh, th* полностью утратила свое звуковое значение. Эти буквосочетания произносятся соответственно как [р] и [т] : *Rhámnus*, *Rhéum*, *Thalíctrum*, *Thláspi*. Две другие аспираты *ch, ph* произносятся соответственно русским согласным [х] и [ф] : *Chelidónium*, *Núphar*.

Сочетание *sch* произносится как [сх] : *Schizachne* – схизахне.

Среди согласных звуков имеются так называемые немые (смычные) и плавные. Сочетание смычного звука с плавным принято называть *múta cum líquida*. К возможным сочетаниям *múta cum líquida* относятся *bl, br, cl, cr, dl, dr, gl, gr, pl, pr, tl, tr*. Эти сочетания букв не разделяются при делении слова на слоги, и в некоторых случаях могут оказывать влияние на определение ударного слога.

Определенные затруднения возникают при произношении названий таксонов, образованных от личных имен, в которых очень часто встречаются несвойственные латинскому языку буквосочетания. Существует два мнения относительно правил чтения таких названий:

- произносить их так, как это принято в современных языках, из которых они заимствованы;

- произносить согласно нормам латинского языка.

С соответствующими рекомендациями и примерами произношений таких названий можно ознакомиться в методическом руководстве «Латинские названия животных и растений» (Горностаев и др., 1974).

Слогораздел и правила ударения

Число слогов в словах латинского языка соответствуют числу гласных, при этом дифтонг рассматривается как один слог. Разделение на слоги происходит:

1. перед одиночным согласным (в том числе перед *qu*), при этом согласная, находящаяся между двумя гласными, относится к следующему слогу: *ró-sa, á-qua, i-nér-mis*;
2. перед сочетанием *múta cum líquida* и перед последним согласным других сочетаний согласных: *e-lon-gá-tus, punc-tá-tum, lá-crí-mans*. Средняяязычный звук *j* между гласными при произношении и слогоделении удваивается, распределяясь между двумя слогами: *májor – [maj-jor]*;

Место ударения определяется следующими правилами:

1. ударение никогда не ставится на последнем слоге;
2. ударение никогда не ставится далее третьего слога от конца слова;
3. в двусложных словах ударение всегда ставится на втором от конца слоге;
4. для определения ударного слога в многосложных словах необходимо знать количество (долготу) предпоследнего слога. Если в слоге за гласным следует гласный или два согласных (*múta cum líquida*), такой слог обычно **краток**. Если слог содержит дифтонг или гласный, за которым следуют два или более согласных, тогда такой слог **долг**. Если в слоге за гласным следует один согласный, то слог может быть или кратким или долгим в зависимости от количества (долготы) гласного.
5. в многосложных словах ударение ставится на предпоследнем слоге, если он долгий, и на третьем слоге от конца слова, если предпоследний слог краткий. Однако из этого правила имеются исключения, поэтому для правильного определения ударного слога нужно обращаться к специальным руководствам (Горностаев и др., 1974). Для родовых названий и видовых эпитетов растений ударения указаны также в некоторых флористических сводках (см. : Маевский П.Ф., 1964).