РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2009, том 70, № 4, с. 285–295

УДК 581.524.1

ВКЛАД МЕТОДА БРАУН-БЛАНКЕ В ОБЪЯСНЕНИЕ ПРИЧИН ВИДОВОГО БОГАТСТВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

© 2009 г. Б. М. Миркин[1], С. М. Ямалов[2], А. В. Баянов[2], Л. Г. Наумова[3]

[1] Институт биологии УНЦ РАН
450054 Уфа, ул. Проспект Октября, 69
[2] Башкирский государственный университет
450074 Уфа, ул. Фрунзе, 32
[3] Башкирский государственный педагогический университет
450000 Уфа, ул. Октябрьской Революции, 3а
e-mail: geobotanika@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.05.2008 г.

Обоснована возможность оценки факторов формирования видового богатства растительных сообществ по величине Н-функции как меры сложности фитосоциологического спектра сообществ. Фитосоциологический спектр отражает вклад в видовой состав сообществ ценофлор разных синтаксонов, индицирующих характер экотопа и сукцессионный статус сообществ. На примере широкой совокупности травяной растительности Южно-Уральского региона (от синантропной до естественной) показано, что между значениями Н-функции и видовым богатством имеется тесная линейная положительная связь. Главными факторами формирования видового богатства исследованных растительных сообществ являются общая благоприятность условий среды, переменность режима увлажнения и сукцессионный статус, отражающий процессы изменения растительности под влиянием внутренних (восстановительные сукцессии) и внешних (выпас скота) причин.

В ранее опубликованных статьях (Миркин и др., 2004; Миркин, Наумова, 2009) показана роль метода классификации растительности по Браун-Бланке для организации системы сохранения биологического разнообразия. Этот метод позволяет наиболее эффективно инвентаризировать растительность, редуцируя многомерный континуум до иерархии условно дискретных единиц. После создания классификации (синтаксономии) возможна оценка степени угрожаемости разных типов растительности на любом уровне: от высших (класс, порядок) до низших (ассоциация, субассоциация, вариант) единиц. Это позволяет рассматривать классификацию растительности по Браун-Бланке как основу организации долговременного мониторинга за состоянием биоразнообразия и разработки системы его охраны.

В этой статье авторы ставят задачей показать, как можно использовать метод классификации по Браун-Бланке для объяснения причин, формирующих видовое богатство, т.е. число видов, приходящихся на единицу площади растительного сообщества (альфа-разнообразие). В силу крайней сложности прямого измерения факторов, определяющих видовое богатство, предлагается использовать косвенный метод – оценку факторов по характеру фитосоциологического спектра сообществ, т.е. по соотношению в видовом составе сообществ ценофлор разных синтаксонов, отражающих условия экотопа и протекающие в этих сообществах сукцессионные процессы. В качестве полигона для апробации предлагаемого подхода была использована совокупность травяной растительности Южно-Уральского региона, включающая как синантропные (рудеральные, сегетальные), так и полуестественные (луга) и естественные (степи) сообщества.

О ФАКТОРАХ, ВЛИЯЮЩИХ НА ВИДОВОЕ БОГАТСТВО РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Вопрос о причинах существенных колебаний видового богатства в разных сообществах является одним из наиболее традиционных. Он обсуждается в любом из учебников по фитоценологии, геоботанике или науке о растительности (Шенников, 1964; Работнов, 1992; Миркин и др., 2000)[1].

Попытки объяснить природу видового богатства многочисленны. Так, в обзоре Палмера (Palm-

[1] Эти три названия науки о растительных сообществах близки, но не идентичны. По современным представлениям фитоценология – наука с более узким содержанием, охватывающим непосредственно анализ фитоценозов. Наука о растительности и геоботаника – науки с более широким спектром освещаемых проблем, наряду с фитоценозами в них рассматриваются вопросы ботанической географии и популяционной экологии растений.

er, 1994) приводится 120 гипотез объяснения видового богатства сообществ. Однако они не исчерпывают всех возможных комбинаций взаимодействия факторов, влияющих на биоразнообразие (Миркин, Наумова, 1998). Главными факторами, влияющими на видовое богатство растительных сообществ, являются следующие.

1. Флора (пул видов). Это важная предпосылка формирования видового богатства сообществ, роль которой в 1930-е годы подчеркивал лидер эстонской геоботанической школы Т. Липпмаа (см. Миркин, Наумова, 1998). Вопрос активно обсуждается и в современной литературе (Herben, 2000; Zobel, 2001; Biewer, Poschlod, 2005, и др.). Следует учитывать, что видовой пул выступает не как единое целое, а как совокупность разных по экологии наборов видов (парциальных флор, в понимании Б.А. Юрцева (1994а, б)), способных заселять различные местообитания. Так, для синантропных сообществ, формирующихся при нарушениях естественной растительности, основную роль играет наличие в составе видового пула достаточного числа эксплерентов, формирующих рудеральные сообщества как стадии восстановительной сукцессии, или патиентов для сообществ, испытывающих постоянный пресс антропогенных факторов, в первую очередь видов, толерантных к высокой пастбищной и рекреационной нагрузкам, а также загрязнению окружающей среды.

2. Условия экотопа ("инвайронментальное сито"). Наиболее важный фактор формирования видового богатства, который включает как средние значения факторов, формирующих экотоп, так и режим их флюктуации во времени. При этом именно переменность режимов среды, в первую очередь увлажнения, способствует повышению видового богатства, так как позволяет сочетаться во флористическом составе видам разной экологии. Например, в условиях континентального климата лесостепной зоны в наиболее богатых видами сообществах луговых (северных) степей представлены виды от мезогигрофитов до ксерофитов. Повышает видовое богатство также переменность засоления почв при их периодическом промывании, что позволяет сочетаться видам с разной устойчивостью к повышенной концентрации солей.

Видовое богатство может повышаться за счет пространственной гетерогенности экотопа в горизонтальном и вертикальном измерении. На горных склонах формируется мелкомасштабная мозаика микросайтов с разной глубиной и защебненностью почв, что обуславливает сочетание петрофитов, мезопетрофитов и видов, связанных с более глубокими почвами. На солонцах видовое богатство повышается за счет совмещения гликофитов, корни которых расположены в надсолонцовом горизонте, и галофитов, укорененных в солонцеватом слое. Аналогично в некоторых вариантах пустынь могут сочетаться ксерофиты, корневая система которых расположена в сухом слое, с гигрофитами (такими, как тростник), поглощающими воду из глубоко расположенного горизонта, насыщенного грунтовыми водами.

3. Ценотический режим сообщества. При благоприятных условиях экотопа видовое богатство может снизить наличие в составе сообщества сильного доминанта-виолента (эдификатора). Снижение видового богатства трав при смыкании полога деревьев выявлено для субальпийских пастбищ (Gillet et al., 1999) и саванн (Weiher, Howe, 2003). При этом чем более благоприятны условия среды, тем больше шансов для появления виолента. Например, в прирусловой пойме рек, где особо благоприятные условия создаются за счет ежегодного отложения обильного плодородного наилка, могут доминировать, подавляя прочие виды, канареечник тростниковидный или кострец безостый. В плавнях дельт (эстуариях) Волги, Дона, Урала и других рек в условиях обилия ресурсов влаги, тепла и элементов минерального питания формируются фактически одновидовые сообщества в силу высокой виолентности доминанта – тростника обыкновенного. Мертвопокровность буковых лесов в условиях теплого и влажного климата Карпат также связана с полным перехватом всех ресурсов видом-доминантом.

В целом при повышении уровня обеспечения ресурсами и продуктивности сообществ конкуренция усиливается, что ведет к снижению видового богатства (Waide et al., 1999; Gusewell, Edwards, 1999; Pausas, Austin, 2001; Schamp et al., 2003). При усилении конкуренции сообщества становятся, кроме того, более закрытыми для поселения инвазивных видов, которые также могут повышать видовое богатство (Миркин, Наумова, 2001). Впрочем, в некоторых случаях возможно увеличение числа видов и за счет положительных эффектов взаимовлияния растений внутри сообщества (Callaway et al., 2002; Valiente-Banuet, Verdu, 2007).

4. Островной эффект. Этот фактор, который исследовался классиками островной биогеографии Макартуром и Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967), может снижать видовое богатство изолятов с небольшой площадью, где процесс вытеснения видов оказывается более интенсивным, чем пополнение видового состава. Изолятами являются, к примеру, высокогорные сообщества (Акатов, 1999; Акатов и др., 2002). При интенсивном нарушении естественной растительности число изолятов увеличивается: как "острова" можно рассматривать небольшие участки степи среди пашни, березовые колки на фоне степной растительности и т.п.

В числе объектов, которые исследовали авторы, "островами" являются участки степей на тер-

ритории Башкирского государственного природного заповедника (Жирнова и др., 2007). Они занимают небольшие участки, расположенные в горно-лесной зоне на южных склонах, отдалены от зональных степей равнинной части Южно-Уральского региона несколькими десятками километров и поэтому отличаются низким видовым богатством (на 20–30 видов меньше, чем в равнинных степях). Изолятами являются и вторичные сообщества рудеральной растительности и лесных лугов, которые формируются на месте небольших заброшенных деревень среди сплошного массива лесов (Миркин и др., 2006; Ямалов, Сайфуллина, 2008). Как острова можно рассматривать и некоторые залежи, которые появились после прекращения пахотного использования склоновых земель и отдалены от степей, способных служить источниками семян для восстановления степных травостоев.

5. Сукцессионный статус сообщества. В это широкое понятие мы включаем влияние на флористический состав изменений сообществ после нарушений (восстановительные сукцессии) и в ходе аллогенных сукцессий под влиянием антропогенного пресса – выпаса, рекреации или загрязнения. "Режим нарушений" можно выделять в качестве отдельного фактора, однако после любого нарушения тут же начинается процесс восстановительной сукцессии, причем при повторных нарушениях сообщества становятся хронически-сериальными (Миркин и др., 2007). При умеренном режиме нарушений, влияние которых компенсируется восстановительными процессами, видовое богатство сообществ возрастает (гипотеза умеренных нарушений, Beckage, Stout, 2000). Кроме того, за счет континуальной и стохастической природы сукцессии в одном сообществе сочетаются виды разных сукцессионных стадий, и потому серийные сообщества часто оказываются более богатыми видами, чем климаксовые.

Однако при некоторых вариантах восстановительной сукцессии возможно проявление модели ингибирования с "остановкой" сукцессии в результате массового развития доминанта, который "тормозит" сукцессию и может удерживать свои позиции достаточно долго. На месте заброшенных деревень в горно-лесной зоне Южного Урала процесс сукцессии ингибируется рудеральными видами, в первую очередь крапивой двудомной. Это связано с эутрофным характером местообитаний и отсутствием использования, которое бы способствовало выносу элементов питания. Виды-ингибиторы удерживают свои сильные фитоценотические позиции в течение десятков лет и препятствуют восстановлению типичных лесных лугов и зональных сообществ широколиственных лесов (Миркин и др., 2006).

При аллогенных сукцессиях, как правило, происходит снижение видового богатства, что иллюстрируется процессами пастбищной дигрессии, которые многократно были описаны в литературе (Ash, McIvor, 1998; Todd, Hoffman, 1999; Юнусбаев, Баширова, 2008).

6. Микромасштабная циклическая динамика сообществ. Классическим примером такой динамики, повышающей видовое богатство, является так называемая гап-мозаика (Восточно-Европейские ..., 2004). При гап-мозаике после естественного (связанного с возрастом или влиянием внешних факторов, например, ветровалов) выпадения дерева или группы деревьев формируется "окно", которое заселяется серийными видами со стратегией эксплерентов (из числа деревьев это ольха серая, виды берез и ив). Со временем под пологом этих временных видов ("номадов") поселяются "дриады" – виды постоянного древостоя (ель, дуб и др.). Такая микромасштабная циклическая динамика возможна в условиях полупустынь, где неоднородность среды формируется роющей деятельностью грызунов (Керженцев, 2006), или на сфагновых болотах, где образуются кочки. Даже в луговых сообществах возможны "карусели" (Maarel, Sykes, 1993), при которых несколько видов поочередно занимают одно и то же микроместообитание.

7. Время (возраст сообществ). Этот фактор Р. Уиттекер (1980) рассматривал в эволюционном масштабе тысячелетий при анализе влияния оледенений на видовое богатство сообществ на серпентенитах. Более наглядно фактор времени в масштабе десятилетий проявляется при восстановительных сукцессиях на залежах, где число видов быстро увеличивается от первой стадии, сформированной однолетниками, через стадии двулетних и многолетних эксплерентов к стадии естественных сообществ. Закономерности увеличения видового богатства проявляются даже в ходе сукцессии посевов многолетних трав при их длительном использовании (Миркин и др., 2002).

Таким образом, видовое богатство любого сообщества формируется под влиянием разных факторов, которые, кроме того, сложно взаимодействуют. Полимодельная концепция организации фитоценозов (Миркин, Наумова, 1998) позволяет свести все их разнообразие к нескольким типам, причем в растительных сообществах разных моделей вклад разных факторов формирования видового богатства различается. Так, в сообществах S-модели (пустыни, верховые болота, сообщества водных макрофитов), которые формируются в экстремальных условиях, число видов будет зависеть в первую очередь от экотопа, при R-модели (рудеральные и сегетальные сообщества) – от режима нарушений и соответственно сукцессионного статуса. В сообществах CS-модели (неморальные и бореальные леса) при наличии виолентов

(доминантов-эдификаторов) именно от них во многом будет зависеть видовое богатство. В луговых и степных сообществах CRS-модели доминанты, как правило, не выражены, взаимоотношения носят характер диффузной конкуренции, формирующей общий "фитоценотический фон". Поэтому главными факторами формирования видового богатства в данных сообществах выступают условия среды ("инвайронментальное сито") и сукцессионный статус.

В последние годы при обсуждении проблемы видового богатства роль условий среды и, отчасти, сукцессионого статуса отошла на второй план. Основное внимание уделяется выяснению роли внутренних механизмов организации разных сообществ в составе биоценозов и экосистем. В частности, значительное число работ посвящено модели нейтральности (Adler et al., 2007; Гиляров, 2007, и др.), в соответствии с которой дифференциация экологических ниш (Уиттекер, 1980) не рассматривается как главный фактор сосуществования видов. Согласно этой модели виды имеют равную конкурентную способность, поэтому не происходит конкурентного исключения одного из участников соревнования за освоение ниши. Такие виды могут неограниченно долго сосуществовать в одной экологической нише, что способствует формированию высокого видового богатства деревьев во влажных тропических лесах. Впрочем, о невысоком вкладе в организацию растительных сообществ фактора расхождения видов по разным экологическим нишам значительно раньше писал В.И. Василевич (1979, 1983). Авторы полагают, что модель нейтральности, которая сформировалась в первую очередь при изучении многовидовых сообществ тропических лесов, является основой организации травяных сообществ лугов и луговых степей, где доминанты не выражены, а характер взаимоотношений видов носит характер диффузной конкуренции.

Много внимания уделяется изучению влияния на видовое богатство отношений между растениями и гетеротрофными организмами. В частности, показаны роль мутуализма с микоризными грибами (Stampe, Daehler, 2003) и зоохорами (Bascompte et al., 2006), контролирующая функция патогенных грибов (Bell et al., 2006), растений паразитов и полупаразитов (Bardgett et al., 2006) и т.д.

Авторы статьи считают, что при анализе видового богатства внутрифитоценотические и биоценотические отношения в большинстве случаев должны рассматриваться как "факторы второго порядка". Для большинства сообществ "факторами первого порядка", определяющими видовое богатство, являются условия среды и сукцессионный статус сообществ. Именно на этом фоне действуют все прочие факторы, включая и тонкие фитоценотические и биоценотические механизмы.

ОБ ИНДИКАТОРНОМ ЗНАЧЕНИИ ЦЕНОФЛОР

Как уже отмечалось, главная задача метода Браун-Бланке – классификация растительности. Кроме того, этот подход позволяет решить и другие дополнительные задачи, например, составить экологическую классификацию видов. Синтаксоны индицируют определенные варианты среды (экотопы) и стадии сукцессии, и поэтому наборы видов, встречающиеся в этих синтаксонах чаще, чем в других (т.е. "центрированные" в них), являются экологическими (индикаторными) группами, связанными с разными экотопами и разными стадиями сукцессий. Такие группы видов мы будем называть индикаторными ценофлорами (ИЦФ). Разумеется, совокупности видов, встречающихся в составе синтаксонов (их ценофлоры), имеют значительно больший объем, чем ИЦФ, поскольку многие виды не центрированы в одном синтаксоне, имеют широкие экологические ареалы и потому могут входить в состав ценофлор нескольких синтаксонов. В нашем понимании ИЦФ включают совокупности диагностических видов, на основе которых можно отличить один синтаксон от другого.

Могут быть установлены ИЦФ любого уровня – от класса до ассоциации, причем при установлении ИЦФ высших единиц (классов, порядков, союзов) в них включаются и виды ИЦФ синтаксонов более низких рангов. Таким образом, ИЦФ класса включает не только виды, центрированные в нем, но и аналогичные виды порядков, союзов и ассоциаций, входящие в его состав. В силу условности любой классификации установление ИЦФ неизбежно несет элемент субъективизма, однако он сравнительно невелик при установлении ИЦФ рангов класса и порядка, которые отражают крупные градации изменений условий среды или разные стадии экологических сукцессий.

Возможно два варианта установления ИЦФ – выделение общих и региональных ИЦФ. В первом варианте к ИЦФ относятся все виды, которые центрированы в сообществах этого синтаксона на всем его ареале. Для таких классов с обширными ареалами, как тайга (***Vaccinio-Piceetea***)[2], широколиственные леса (***Querco-Fagetea***), степи (***Festuco-Brometea***) или луга (***Molinio-Arrhenatheretea***), в разных частях ареала синтаксона в его состав будут входить дополнительные региональные группы видов.

Во втором варианте выявления ИЦФ, который использовался авторами, устанавливается список видов, центрированных в синтаксоне только в конкретном регионе. Понятно, что такая региональная ИЦФ будет по объему меньше, чем общая, представляющая всю совокупность видов, тяготе-

[2] Поскольку статья не носит синтаксономического характера, авторы синтаксонов не приводятся.

ющих к сообществам класса на всем его ареале. Кроме того, ИЦФ некоторых классов оказываются усеченными, так как эти классы заходят в изучаемую растительность только краями своих ареалов. К примеру, в состав сообществ вторичных послелесных лугов класса ***Molinio-Arrhenatheretea*** могут входить как "реликты лесного прошлого" виды из классов ***Querco-Fagetea, Vaccinio-Piceetea*** или ***Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae.*** В таком случае ИЦФ этих классов будут крайне обедненными, поскольку включают лишь ограниченное число видов, сохранившихся в составе вторичных сообществ. Аналогично в состав лесных сообществ у границ их экологических ареалов могут входить виды из классов луговой и степной растительности, ИЦФ которых также будут иметь небольшой объем.

В соответствии с природой синтаксонов, в рамках которых выделены ИЦФ, они могут быть отнесены к двум разным группам.

А. Экологические (экотопические) ИЦФ. Это ценофлоры синтаксонов, связанных с разными экотопами. Такими ИЦФ являются совокупности видов, центрированных в классах степной (***Festuco-Brometea***) и прибрежно-водной (***Phragmiti-Magnocaricetea***) растительности, широколиственных (***Querco-Fagetea***) и бореальных (***Vaccinio-Piceetea***) лесов.

Б. Сукцессионные ИЦФ. Эти ИЦФ более многочисленны и представляют классы, формирование которых связано с процессами динамики растительности при постоянных нарушениях (класс ***Secalietea*** – сообщества пашен), восстановительных сукцессиях (классы рудеральной растительности – ***Chenopodietea, Bidentetea tripartiti, Artemisietea vulgaris***) или под влиянием сильного выпаса (классы ***Plantaginetea majoris*** и ***Polygono-Artemisietea austriacae***). Как уже отмечалось, в положение сукцессионных ИЦФ попадают ценофлоры классов лесной растительности, если они входят в состав вторичных лугов, и наоборот, ценофлоры классов лугов и степей, если они входят в состав лесной растительности.

Различие экотопических и сукцессионных ИЦФ в ряде случаев является достаточно условным. К примеру, ИЦФ лугов класса ***Molinio-Arrhenatheretea*** может рассматриваться как сукцессионная, так как представляет квази-естественные сообщества, сформированные на месте лесов. Тем не менее, поскольку возраст луговой растительности измеряется многими тысячелетиями и она устойчиво сохраняется при хозяйственном использовании травостоев (выпас, сенокошение), мы отнесли ее флору к экотопическим ИЦФ.

Среди ИЦФ синантропных классов также есть экологические варианты. Так, пастбища классов ***Plantaginetea majoris*** и ***Polygono-Artemisietea austriacae*** представляют две градации увлажнения – луговое и степное. Классы ***Chenopodietea*** и ***Bidentetea tripartiti*** аналогично представляют сообщества однолетников в условиях нарушенных местообитаний при разном режиме увлажнения. Экологическими вариантами класса ***Artemisietea vulgaris*** являются порядки ***Artemisietalia vulgaris*** (нормальное увлажнение) и ***Onopordetalia acanthii*** (недостаточное увлажнение). Для упрощения анализа все ИЦФ классов синантропной растительности были отнесены к сукцессионным.

Размер ИЦФ варьирует в широких пределах. Они достаточно велики (даже при региональных ИЦФ) у классов, связанных с благоприятными условиями среды (***Festuco-Brometea, Molinio-Arrhenatheretea***), и включают небольшое число видов у классов экстремальных условий – при засолении (***Scorzonero-Juncetea gerardii, Festuco-Puccinellietea***), переувлажнении (***Phragmiti-Magnocaricetea***), сильном выпасе (***Plantaginetea majoris, Polygono-Artemisietea austriacae***), интенсивных нарушениях (***Secalietea***) и т.д. О малом объеме усеченных ИЦФ классов, которые заходят в изучаемую растительность границами своего ареала, мы уже говорили.

При анализе фитосоциологических спектров сообществ как отражения условий экотопа и их сукцессионного статуса возможно использование ИЦФ разного ранга. Мы выбрали синтаксономический уровень порядка, так как для решения поставленной нами задачи он оптимален: с одной стороны, порядки лучше, чем классы, индицируют экотоп, а с другой – их число (по сравнению с числом союзов или ассоциаций) сравнительно невелико.

В табл. 1 показаны объемы ИЦФ порядков, которые наиболее важны для формирования видового богатства травяной растительности, изученной авторами.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

В большинстве случаев факторы формирования видового богатства растительных сообществ изучаются на ограниченном количестве объектов (Alard, Poudevigne, 2000), причем оценивается влияние на этот показатель факторов, которые легко измерить, например конкретных значений эдафических факторов (Welle et al., 2003). О работах, в которых в качестве факторов формирования видового богатства использовали степень сомкнутости древесного яруса и продуктивность сообществ, мы уже говорили. Нам известна лишь одна работа, где комплекс экологических условий, обуславливающих видовое богатство, оценивали по растениям-индикаторам (Müller, Gusewell, 2003).

Авторы поставили задачей проанализировать факторы, определяющие видовое богатство в широкой совокупности травяных сообществ умерен-

Таблица 1. Объем индикаторных ценофлор (ИЦФ) порядков, виды которых встречаются в составе травяной растительности Республики Башкортостан

ИЦФ порядков	Экологическая характеристика	Тип ИЦФ	Число видов
Festucetalia valesiacae	Луговые степи	Э	76
Molinietalia	Влажные луга	Э	51
Arrhenatheretalia	Настоящие луга	Э	41
Carici macraurae-Crepidetalia sibiricae	Лесные луга	С	31
Origanetalia vulgaris	Опушки	С	31
Onosmetalia	Петрофитные степи	Э	19
Onopordetalia acanthii	Рудеральные сообщества ксеротермных многолетников	С	17
Secalietalia	Сегетальные сообщества	С	16
Helictotricho-Stipetalia	Настоящие степи	Э	14
Sisymbrietalia	Рудеральные сообщества однолетников	С	14
Magnocaricetalia	Крупноосоковые луга	Э	13
Plantaginetalia majoris	Пастбища на умеренно-увлаженных почвах	С	12
Artemisietalia vulgaris	Рудеральные сообщества мезофитных многолетников	С	10
Fagetalia sylvaticae	Широколиственные леса	С	10
Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris	Мелколиственные гемибореальные травяные леса	С	8
Lamio albi-Chenopodietalia	Рудеральные нитрофильные сообщества	С	8
Polygono-Artemisietalia	Степные пастбища	С	6
Bidentetalia	Рудеральные сообщества однолетних гигрофитов	С	5
Polygono-Chenopodietalia	Сегетальные сообщества	С	5
Agrostietalia stoloniferae	Пастбища на переувлажненных почвах	С	4
Agropyretalia repentis	Рудеральные сообщества с преобладанием корневищных злаков	С	4
Alnetalia glutinosae	Заболоченные леса	С	3
Phragmitetalia	Околоводные сообщества	Э	3
Quercetalia pubescentis	Остепненные дубовые леса	С	3
Piceetalia excelsae	Хвойные леса	С	2
Scorzonero-Juncetalia gerardii	Засоленные луга	Э	2
Oenanthetalia aquaticae	Прибрежные сообщества	Э	2
Salicetalia purpureae	Пойменные леса	С	2
Atropetalia	Сообщества вырубок и гарей	С	1
Festuco-Sedetalia	Луга на бедных песчаных почвах	Э	1

Примечание. Э – экологические ИЦФ, С – сукцессионные ИЦФ.

ной зоны на территории Республики Башкортостан. Разнообразие изученных сообществ включило как типичные синантропные сообщества – сегетальные и рудеральные (Миркин и др., 2007), так и полуестественные сообщества лугов, включая опушки и лесные луга, формирующиеся на месте заброшенных населенных пунктов, а также естественные сообщества степей и близких к ним по экологии остепненных лугов (Филинов и др., 2002; Ямалов и др., 2003, 2007, 2008; Мартыненко и др., 2005; Ямалов, 2005; Ямалов, Баянов, 2006; Ямалов, Сайфуллина, 2008; Ямалов, Суюндукова, 2008).

В целом для этих сообществ характерны:

а) благоприятные условия среды – достаточно теплый климат, богатые почвы и количество осадков в пределах 400–600 мм/год. Однако в течение вегетационного сезона осадки поступают неравномерно, что является причиной переменного водного режима всех почв, кроме тех, которые находят-

ся в условиях постоянного переувлажнения за счет высокого уровня грунтовых вод;

б) полидоминантность, что ослабляет потенциальный эффект влияния виолентов на видовое богатство. Как уже отмечалось, для этих сообществ характерна неспецифическая диффузная конкуренция, при которой многие виды влияют друг на друга, причем в соответствии с моделью "нейтральности" конкурентные возможности разных видов достаточно сходные. Именно поэтому дифференциация экологических ниш играет сравнительно небольшую роль, и можно говорить о неком общем "фитоценотическом фоне", на котором проявляются отношения видов к условиям среды и их поведение в сукцессионных процессах;

в) отсутствие выраженной внутриценотической динамики, подобной "гап-мозаике" в лесах;

г) наличие близко расположенных источников диаспор (видового пула), что ослабляет возможное влияние островного эффекта (хотя в некоторых случаях, как отмечалось выше, островной эффект проявляется).

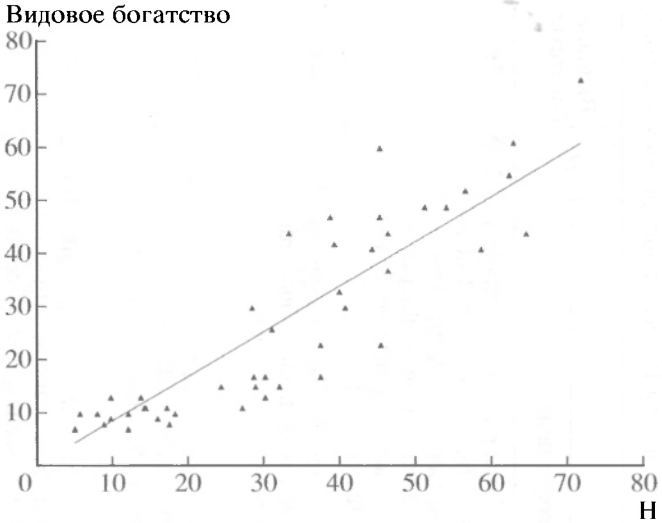
Таким образом, в качестве основных факторов формирования видового богатства растительных сообществ авторы считали возможным рассмотреть всего два.

1. Условия экотопа ("инвайронментальное сито"), включая переменность водного режима, которая для условий континентального климата района исследования играет особо важную роль.

2. Сукцессионный статус сообществ. Под сукцессионным статусом понимается совокупность всех процессов, протекающих в сообществе: восстановительные сукцессии после нарушений (рубки леса, забрасывания пашни, локального нарушения целостности сообщества) и аллогенные сукцессии, которые возникают под влиянием выпаса и рекреационного воздействия. Статус сообществ отражает и "сукцессионное время".

Поскольку изучение режима увлажнения требует достаточно дорогостоящих стационарных исследований, а определение сукцессионного статуса – длительного периода наблюдений за динамикой состава растительных сообществ, то прямые методы изучения этих факторов, влияющих на видовое богатство, нереально трудоемки. В связи с этим определение условий экотопа и выявление сукцессионного статуса проводили косвенным методом по характеру фитосоциологических спектров (Мартыненко, Миркин, 2003), т.е. учитывали соотношение во флоре сообществ ИЦФ разных синтаксонов, каждый из которых индицирует определенный режим экотопа и сукцессионный статус.

Анализ проводили на уровне ассоциаций или сообществ, установленных дедуктивным методом Копечки – Гейни (Kopecky, Hejny, 1974; Миркин и др., 2007) при использовании геоботанических



Связь H-функции (меры сложности фитосоциологического спектра) и видового богатства сообществ.

описаний на площадках 100 м^2. Учитывали только виды флористического "ядра", которые имели постоянство выше 20%. Более редкие виды не учитывали ввиду того, что их наличие во многом зависит от случайных факторов.

В качестве меры сложности фитосоциологического спектра был использован индекс (H-функция) Шеннона – Уивера:

$$H = -\sum_{i=1}^{N} \frac{u_i}{S} \lg_2\left(\frac{u_i}{S}\right),$$

где u_i – число видов в порядке i, N – общее число порядков, $S = \sum_{i=1}^{N} u_i$.

АНАЛИЗ ВКЛАДА ЭКОТОПА И СУКЦЕССИОННОГО СТАТУСА В ФОРМИРОВАНИЕ ВИДОВОГО БОГАТСТВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Результаты выполненного исследования показаны на рисунке, на котором приведены оценки связи H-функции и видового богатства для 58 типов сообществ, а также в табл. 2, иллюстрирующей выявленную закономерность примерами некоторых ассоциаций, представляющих разные экологические варианты растительности.

Из рисунка очевидно, что зависимость между величиной H-функции и видовым богатством является положительной и линейной. Коэффициент корреляции Пирсона между величиной H-функции и видовым богатством составляет 0.81 ($P < 0.001$). Из табл. 2 также очевидно, что с повышением сложности фитосоциологического спектра и

ся в условиях постоянного переувлажнения за счет высокого уровня грунтовых вод;

б) полидоминантность, что ослабляет потенциальный эффект влияния виолентов на видовое богатство. Как уже отмечалось, для этих сообществ характерна неспецифическая диффузная конкуренция, при которой многие виды влияют друг на друга, причем в соответствии с моделью "нейтральности" конкурентные возможности разных видов достаточно сходные. Именно поэтому дифференциация экологических ниш играет сравнительно небольшую роль, и можно говорить о неком общем "фитоценотическом фоне", на котором проявляются отношения видов к условиям среды и их поведение в сукцессионных процессах;

в) отсутствие выраженной внутриценотической динамики, подобной "гап-мозаике" в лесах;

г) наличие близко расположенных источников диаспор (видового пула), что ослабляет возможное влияние островного эффекта (хотя в некоторых случаях, как отмечалось выше, островной эффект проявляется).

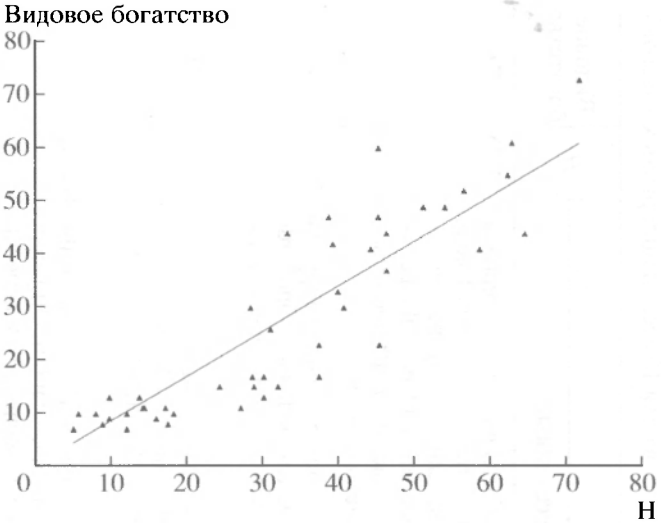
Таким образом, в качестве основных факторов формирования видового богатства растительных сообществ авторы считали возможным рассмотреть всего два.

1. Условия экотопа ("инвайронментальное сито"), включая переменность водного режима, которая для условий континентального климата района исследования играет особо важную роль.

2. Сукцессионный статус сообществ. Под сукцессионным статусом понимается совокупность всех процессов, протекающих в сообществе: восстановительные сукцессии после нарушений (рубки леса, забрасывания пашни, локального нарушения целостности сообщества) и аллогенные сукцессии, которые возникают под влиянием выпаса и рекреационного воздействия. Статус сообществ отражает и "сукцессионное время".

Поскольку изучение режима увлажнения требует достаточно дорогостоящих стационарных исследований, а определение сукцессионного статуса – длительного периода наблюдений за динамикой состава растительных сообществ, то прямые методы изучения этих факторов, влияющих на видовое богатство, нереально трудоемки. В связи с этим определение условий экотопа и выявление сукцессионного статуса проводили косвенным методом по характеру фитосоциологических спектров (Мартыненко, Миркин, 2003), т.е. учитывали соотношение во флоре сообществ ИЦФ разных синтаксонов, каждый из которых индицирует определенный режим экотопа и сукцессионный статус.

Анализ проводили на уровне ассоциаций или сообществ, установленных дедуктивным методом Копечки – Гейни (Kopecky, Hejny, 1974; Миркин и др., 2007) при использовании геоботанических



Связь H-функции (меры сложности фитосоциологического спектра) и видового богатства сообществ.

описаний на площадках 100 м^2. Учитывали только виды флористического "ядра", которые имели постоянство выше 20%. Более редкие виды не учитывали ввиду того, что их наличие во многом зависит от случайных факторов.

В качестве меры сложности фитосоциологического спектра был использован индекс (H-функция) Шеннона – Уивера:

$$H = -\sum_{i=1}^{N} \frac{u_i}{S} \lg_2\left(\frac{u_i}{S}\right),$$

где u_i – число видов в порядке i, N – общее число порядков, $S = \sum_{i=1}^{N} u_i$.

АНАЛИЗ ВКЛАДА ЭКОТОПА И СУКЦЕССИОННОГО СТАТУСА В ФОРМИРОВАНИЕ ВИДОВОГО БОГАТСТВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Результаты выполненного исследования показаны на рисунке, на котором приведены оценки связи H-функции и видового богатства для 58 типов сообществ, а также в табл. 2, иллюстрирующей выявленную закономерность примерами некоторых ассоциаций, представляющих разные экологические варианты растительности.

Из рисунка очевидно, что зависимость между величиной H-функции и видовым богатством является положительной и линейной. Коэффициент корреляции Пирсона между величиной H-функции и видовым богатством составляет 0.81 ($P < 0.001$). Из табл. 2 также очевидно, что с повышением сложности фитосоциологического спектра и

Таблица 2. Зависимость сложности фитосоциологического спектра (величины Н-функции) и видового богатства для 10 ассоциаций разных классов

Ассоциация	Класс, характеристика	Число ИЦФ порядков	Варианты ИЦФ		*H*	Видовое богатство
			экологические	сукцессионные		
Bistorto majoris-Caricetum polyphyllae	Molinio-Arrhenatheretea, лесные луга	14	Arrhenatheretalia, Festucetalia valesiacae, Molinietalia	Artemisietalia vulgaris, Carici macraurae-Crepidetalia sibiricae, Fagetalia sylvaticae, Lamio albi-Chenopodietalia, Onopordetalia acanthii, Origanetalia vulgaris, Poligono-Chenopodietalia, Quercetalia pubescentis, Sisymbritalia, Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris, Plantaginetalia majoris	71.75	73
Koelerio delavignei-Caricetum supinae	Molinio-Arrhenatheretea, остепненные луга	11	Arrhenatheretalia, Festucetalia valesiacae, Helictotricho-Stipetalia, Molinietalia, Onosmetalia	Artemisietalia vulgaris, Carici macraurae-Crepidetalia sibiricae, Lamio albi-Chenopodietalia, Onopordetalia acanthii, Origanetalia vulgaris, Plantaginetalia majoris	51.14	49
Poo palustris-Alopecuretum pratensis	Molinio-Arrhenatheretea, влажные луга	10	Arrhenatheretalia, Festucetalia valesiacae, Helictotricho-Stipetalia, Magnocaricetalia, Molinietalia	Artemisietalia vulgaris, Carici macraurae-Crepidetalia sibiricae, Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris, Onopordetalia acanthii, Plantaginetalia majoris	46.8	45
Anthoxantho-Agrostietum tenuis	Molinio-Arrhenatheretea, настоящие луга	10	Arrhenatheretalia, Festucetalia valesiacae, Molinietalia	Carici macraurae-Crepidetalia sibiricae, Lamio albi-Chenopodietalia, Onopordetalia acanthii, Origanetalia vulgaris, Quercetalia pubescentis, Plantaginetalia majoris, Sisymbrietalia	46.32	44
Cerastio holosteoides-Deschampsietum cespitosae	Molinio-Arrhenatheretea, влажные луга	9	Arrhenatheretalia, Magnocaricetalia, Molinietalia	Alnetalia glutinosae, Artemisietalia vulgaris, Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris, Lamio albi-Chenopodietalia, Plantaginetalia majoris, Oenanthetalia aquaticae	37.21	41
Axyrido-Artemisietum absinthii	Artemisitea vulgaris, рудеральные сообщества мезоксерофитов	8	Нет	Agropyretalia repentis, Sisymbrietalia, Artemisietalia vulgaris, Onopordetalia acanthii, Plantaginetalia majoris, Secalietalia, Polygono-Artemisietalia, Polygono-Chenopodietalia	28.04	15
Inulo-Trifolietum repentis	Plantaginetea majoris, пастбища на умеренно-увлажненных почвах	8	Arrhenatheretalia	Sisymbrietalia, Artemisietalia vulgaris, Agropyretalia repentis, Agrostietalia stoloniferae, Onopordetalia acanthii, Bidentetalia, Plantaginetalia majoris	27.41	15
Leonuro-Urticetum dioicae	Artemisitea vulgaris, нитрофильные рудеральные сообщества	6	Нет	Sisymbrietalia, Artemisietalia vulgaris, Onopordetalia acanthii, Secalietalia, Plantaginetalia majoris, Lamio albi-Chenopodietalia	21.44	9
Lactucetum tataricae	Secalietea, сегетальные сообщества	4	»	Sisymbrietalia, Plantaginetalia majoris, Lamio albi-Chenopodietalia, Secalietalia	9.5	14
Matricario matricarioidis-Polygonetum avicularis	Plantaginetea majoris, пастбища на умеренно-увлажненных почвах	3	»	Sisymbrietalia, Onopordetalia acanthii, Plantaginetalia majoris	5.25	7

соответственно величины Н-функции видовое богатство увеличивается.

Достаточно сложно количественно сопоставить величину вклада в формирование видового богатства экотопа и сукцессионного статуса. Тем не менее полученные нами данные свидетельствуют о том, что видовое богатство большинства изученных сообществ во многом связано именно с сукцессионными процессами. Анализ списков ИЦФ, которые входят в состав разных сообществ, показывает, что главными вкладчиками в фитосоциологический спектр являются ИЦФ порядков, отражающих как процессы восстановительных сукцессий, так и аллогенных сукцессий, связанных прежде всего с выпасом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение подчеркнем, что предложенный нами подход – оценка факторов, определяющих видовое богатство по фитосоциологическому спектру, вполне оправдал себя. Фитосоциологический спектр хорошо отражает особенности экотопа и в первую очередь переменность режима увлажнения почвы, которая позволяет сосуществовать в одном сообществе видам разных экологических групп (от гигрофитов до мезоксерофитов). Еще более тонко он фиксирует все разнообразие процессов динамики, протекающих в сообществах под влиянием внутренних и внешних факторов.

Значительный вклад сукцессионного статуса в видовое богатство должен учитываться при определении системы сохранения биологического разнообразия. Например, заповедывание богатовидовых травяных сообществ лугов и степей не может быть полным, так как в этом случае неминуемо произойдет их обеднение за счет выпадения видов из состава сукцессионных ИЦФ. Отсюда возникает необходимость обоснования регламентированного режима нарушений, в первую очередь сенокошения или легкого выпаса.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 07-04-00030а и 08-04-97019-р_поволжье_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В.В., 1999. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп. 114 с.

Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В., 2002. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 2. С. 112–121.

Василевич В.И., 1979. Почему существуют многовидовые растительные сообщества? // Ботан. журн. Т. 64. № 3. С. 341–350.

Василевич В.И., 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 248 с.

Восточно-Европейские леса: история в голоцене и современность, 2004 / Под ред. Смирновой О.В. В 2-х кн. М.: Наука. 495 с., 575 с.

Гиляров А.М., 2007. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. № 11. С. 29–37.

Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М., 2007. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 112. Вып. 5. С. 36–45.

Керженцев А.С., 2006. Функциональная экология. М.: Наука. 256 с.

Мартыненко В.Б., Миркин Б.М., 2003. О формальных и неформальных оценках флористического разнообразия (на примере сосняков Южного Урала) // Экология. № 5. С. 336–340.

Мартыненко В.Б., Ямалов С.М., Жигунов О.Ю., Филинов А.А., 2005. Растительность государственного природного заповедника "Шульган-Таш". Уфа: Гилем. 272 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем. 413 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2001. Адвентивизация растительности: инвазивные виды инвазибильность сообществ // Успехи соврем. биологии. Т. 121. Вып. 6. С. 550–562.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2009. Метод классификации растительности по Браун-Бланке в России // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 1. С. 66–77.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И., 2000. Современная наука о растительности. М.: Логос. 264 с.

Миркин Б.М., Хасанова Г.Р., Абрамова Л.М., Суюндуков Я.Т., 2002. Сукцессии в посевах многолетних трав: закономерности, вклад в биоразнообразие и устойчивость агроэкосистем // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 107. Вып. 4. С. 39–45.

Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Наумова Л.Г., 2004. Значение классификации растительности для современной экологии // Журн. общ. биологии. Т. 65. № 2. С. 167–177.

Миркин Б.М., Сайфуллина Н.М., Ямалов С.М., 2006. Модель ингибирования автогенной сукцессии восстановления растительности на месте заброшенных деревень в горно-лесной зоне Южного Урала // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 8. № 2. С. 522–526.

Миркин Б.М., Ямалов С.М., Наумова Л.Г., 2007. Синантропные растительные сообщества: модели организации и особенности классификации // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 6. С. 435–443.

Работнов Т.А., 1992. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ. 350 с.

Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 328 с.

Филинов А.А., Ямалов С.М., Соломещ А.И., 2002. О четырех ассоциациях порядка Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae Ermakov et al. 1999 в Республике Башкортостан // Растительность России. № 3. С. 63–76.

Шенников А.П., 1964. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ. 447 с.

Юнусбаев У.Б., Баширова Э.В., 2008. Динамика степей Зауралья под влиянием выпаса // Синантропная растительность Зауралья и горно-лесной зоны Республики Башкортостан: фиторекультивационный

эффект, синтаксономия, динамика. Уфа: Гилем. С. 227–254.

Юрцев Б.А., 1994а. Предисловие // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Л.: Наука. С. 3–9.

Юрцев Б.А., 1994б. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: материалы III рабочего совещ. по сравнительной флористике. Кунгур. 1988. СПб.: Наука. С. 15–33.

Ямалов С.М., 2005. Настоящие луга порядка Arrhenatheretalia R.Tx. 1931 в Республике Башкортостан // Растительность России. № 7. С. 97–111.

Ямалов С.М., Баянов А.В., 2006. О лугах ассоциации Anthoxantho-Agrostietum tenuis Sillinger 1933 em. Jurko 1969 в Республике Башкортостан // Вестн. Башк. гос. ун-та. Вып. 2. С. 63–66.

Ямалов С.М., Сайфуллина Н.М., 2008. Растительность заброшенных населенных пунктов горно-лесной зоны // Синантропная растительность Зауралья и горно-лесной зоны Республики Башкортостан: фиторекультивационный эффект, синтаксономия, динамика. Уфа: Гилем. С. 196–226.

Ямалов С.М., Суюндукова Г.Я., 2008. Синтаксономия сообществ нарушенных местообитаний населенных пунктов // Синантропная растительность Зауралья и горно-лесной зоны Республики Башкортостан: фиторекультивационный эффект, синтаксономия, динамика. Уфа: Гилем. С. 79–120.

Ямалов С.М., Филинов А.А., Соломещ А.И., 2003. Остепненные луга порядка Galietalia veri Mirkin et Naumova 1986 на Южном Урале // Растительность России. № 5. С. 62–80.

Ямалов С.М., Шайхисламова Э.Ф., Миркин Б.М., 2007. Сегетальная растительность Башкирского Зауралья // Растительность России. № 10. С. 89–99.

Ямалов С.М., Суюндукова Г.Я., Юнусбаев У.Б., 2008. Синтаксономия сообществ пастбищ // Синантропная растительность Зауралья и горно-лесной зоны Республики Башкортостан: фиторекультивационный эффект, синтаксономия, динамика. Уфа: Гилем. С. 121–157.

Adler P.B., HilleRisLambers J., Levine J.M., 2007. A niche for neutrality // Ecology Letters. V. 10. № 2. P. 95–104.

Alard D., Poudevigne I., 2000. Diversity patterns in grasslands along a landscape gradient in northwestern France // J. Veget. Sci. V. 11. № 2. P. 287–294.

Ash A.J., McIvor J.G., 1998. How season of grazing and herbivore selectivity influence monsoon tall-grass communities of northern Australia // J. Veget. Sci. V. 19. № 1. P. 123–132.

Bardgett R.D., Smith R.S., Shiel R.S., Peacock S., Simkin J.M., Quirk H., Hobbs P.J., 2006. Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems // Nature. V. 439. P. 969–972.

Bascompte J., Jordano P., Olesen J.M., 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance // Science. V. 312. P. 431–433.

Beckage B., Stout I.J., 2000. Effects of repeated burning on species richness in a Florida pine savanna: A test of the intermediate disturbance hypothesis // J. Veget. Sci. V. 11. № 1. P. 113–122.

Bell T., Freckleton R.P., Lewis O.T., 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree // Ecology Letters. V. 9. P. 569–574.

Biewer H., Poschlod P., 2005. Diaspore and gap availability limiting species richness in wet meadows // Folia Geobotanica. V. 40. № 1. P. 13–34.

Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F.I., Newingham B., Aschehoug E.T., Armas C., Kikodze D., Cook B.J., 2002. Positive interaction among alpine plants increase with stress // Nature. V. 417. P. 844–848.

Gillet F., Murisier B., Buttler A., Gallandat J.-D., Gobat J.-M., 1999. Influence of tree cover on the diversity of herbaceous communities in subalpine wooded pastures // App. Veget. Sci. V. 2. № 1. P. 47–54.

Güsewell S., Edwards P., 1999. Shading by Phragmites australis: a threat for species-rich fen meadows? // App. Veget. Sci. V. 2. № 1. P. 61–70.

Herben T., 2000. Correlation between richness per unit area and the species pool cannot be used to demonstrate the species pool effect // J. Veget. Sci. V. 11. № 1. P. 123–126.

Kopecky K., Hejny S., 1974. A new approach to the classification of anthropogenic plant commuities // Vegetatio. V. 29. P. 17–20.

Maarel E. van der, Sykes M.T., 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept // J. Veget. Sci. V. 4. № 2. P. 179–188.

MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. The theory of Island Biogeography. Princeton N.Y.: Princeton Univ. Press. 203 p.

Müller P., Güsewell S., 2003. Predicting the species richness of Alpine pastures using indicator species // Bul. Geobot. Instit. ETH. V. 69. № 1. P. 107–116.

Palmer M.W., 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses // Folia Geobotanica. V. 29. № 4. P. 511–530.

Pausas J.G., Austin M.P., 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal // J. Veget. Sci. V. 12. № 2. P. 153–166.

Schamp B.S., Lonnie W., Aarssen L.W., Lee H., 2003. Local plant species richness increases with regional habitat commonness across a gradient of forest productivity // Folia Geobotanica. V. 38. № 3. P. 273–280.

Stampe E.D., Daehler C.C., 2003. Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study // Oikos. V. 100. P. 362–372.

Todd S.W., Hoffman M.T., 1999. A fence-line contrast reveals effects of heavy grazing on plant diversity and community composition in Namaqualand, South Africa // Plant Ecology. V. 142. № 1–2. P. 169–178.

Valiente-Banuet A., Verdu M., 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities // Ecology Letters. V. 10. № 11. P. 1029–1036.

Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F., Mittelbach G., Gough L., Dodson S.I., Juday G.P., Parmenter R., 1999. The relationship between productivity and species richness // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 30. P. 257–300.

Weiher E., Howe A., 2003. Scale-dependence of environmental effects on species richness in oak savannas // J. Veget. Sci. V. 14. № 6. P. 917–920.

Welle M.E.W., van der, Vermeulen P.J., Shaver G.R., Berendse F., 2003. Factors determining plant species richness in Alaskan artic tundra // J. Veget. Sci. V. 14. P. 711–720.

Zobel K., 2001. On the species-pool hypothesis and on the quasi-neutral concept of plant community diversity // Folia Geobotanica. V. 36. № 1. P. 3–8.

Contribution of the Brown-Blanquet method to the explanation of species richness of the plant communities

B. M. Mirkin[1], S. M. Yamalov[2], A. V. Bayanov[2], L. G. Naumova[3]

[1]Institute of Biology, URC RAS
450054 Ufa, ul. Prospekt Oktyabrya, 69
[2]Bashkir State University
450074 Ufa, ul. Frunze, 32
[3]Bashkir State Pedagogical University
450000 Ufa, ul. Oktybrskoi Revolutsyi, 3a
e-mail: geobotanika@rambler.ru

A possibility of estimation of factors of formation of species richness of the plant communities by H-function as a measures of complexity of the phyto-sociological spectrum of communities is proved. The phyto-sociological spectrum reflects contribution of those various syntaxa to the coenofloras that indicate ecotope character and the successional status of communities. Analysis of a wide set of grassy vegetation of the South Ural region (from synanthropic to natural) revealed a linear positive correlation between H-function values and species richness. Primary factors of formation of species richness of the vegetation investigated are general favorability of the environment, variability of the moistening regime and successional status reflecting processes of vegetation transformation under influence of internal (regenerative succession) and external (cattle pasture) causes.