

## ФИТОИНДИКАЦИЯ РЕЛЬЕФООБРАЗОВАНИЯ И ОПЫТ ЕЕ ПРИМЕНЕНИЯ<sup>1</sup>

В.В. КОРЖЕНЕВСКИЙ, доктор биологических наук; А.А. КВИТНИЦКАЯ  
Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

### Введение

Один из основных вопросов экологии – связь растительности и среды. Попытки оценить среду по растительности оформились в раздел фитоценологии – индикационную геоботанику. Одно из перспективных ее направлений – биоиндикация процессов рельефообразования, где растительность выступает как индикатор проявления факторов развития рельефа. Эндогенные и экзогенные геологические процессы (ЭГП) являются объектом изучения нескольких наук, в связи с чем их называют рельефообразующими или геоморфологическими, исследуемые динамической геоморфологией – разделом науки о рельефе.

Крымский полуостров является ареной проявления разнообразных современных ЭГП, среди которых отмечены неблагоприятные и опасные, такие как землетрясения, эрозия, оползни, селевые потоки и др. Они воздействуют на ландшафты, ценные земли, населенные пункты и сооружения, сопровождаются материальным ущербом, а нередко и человеческими жертвами. Вредные последствия ЭГП можно ослабить, если составить надежный прогноз и своевременно осуществить оптимизацию. Но для этого необходимы сведения о их распространении, условиях формирования и количественных параметрах.

ЭГП изучаются с помощью различных прямых и косвенных методов, в том числе геоботанических – фитоценологических. Актуальность исследования взаимосвязей рельефа и растительности – задача фитогеоморфологии – обусловлена новым направлением геоморфологических и геоботанических исследований, которые разрабатывались в НБС–ННЦ начиная с 1980 года [61, 63] при непосредственном участии выдающегося геоморфолога современности А.А. Клюкина.

В настоящей итоговой статье рассмотрена биоиндикация процессов и условий рельефообразования с использованием разных типов, уровней и критериев – особей, ценопопуляций, сообществ, синтаксонов и ценохор. Кроме того, в вопросах изучения связи растительности и среды наметился определенный разрыв степени разработанности теории и методик исследований, в связи с чем предпринята попытка сократить этот разрыв.

### Объекты исследований

Рельеф земной поверхности создается и развивается в результате непрерывно–прерывистого взаимодействия ЭГП, вызываемых, соответственно, внутренними земными и внешними силами. Эти процессы изменяют и создают формы рельефа, разрушают одни и образуют другие горные породы, определенным образом воздействуют на почвы, растительность и природный комплекс – ландшафт в целом.

Тренд развития экосистем всегда направлен в сторону динамического равновесия. «Состояние динамического равновесия характеризуется минимальными расходами вещества и энергии, минимальной интенсивностью процессов, минимальными изменениями рельефа» [85, с. 211]. Природная система, выведенная из состояния равновесия, постепенно восстанавливает его на новом уровне.

Причина образования динамически устойчивых форм рельефа, как показал А.Л. Арманд [7], заключается в наличии обратной отрицательной связи и саморегуляции в ландшафтах. Вопросы саморегулирования и динамического равновесия в рельефообразовании достаточно подробно изложены в книге А.В. Позднякова и И.Г. Черванева [84], поэтому мы не станем подробно останавливаться на них.

Решение проблемы равновесия и устойчивости рельефа некоторые исследователи видят «... в перенесении идеи о сукцессионных рядах и климаксом состоянии из фитоценологии в геоморфологию. Геоморфологические климаксовые комплексы отражают проявление того гармоничного сочетания климатических, тектонических, почвенных и биотических

<sup>1</sup> Авторы выражают искреннюю благодарность А.А. Клюкину.

характеристик, при котором складывается подвижное равновесие между рельефообразующими процессам и средой» [85, с. 199]. Аксиоматично, что в условиях динамического равновесия рельефа формируются климаксовые сообщества растительности.

С двадцатого века человек стал одним из ведущих факторов рельефообразования. Ежегодная денудация, связанная с добычей полезных ископаемых, строительством, мелиорацией и другими антропогенными процессами, к концу столетия превысила в 7–8 раз денудацию, совершаемую реками, которые еще недавно рассматривались как главнейший фактор денудации суши Земли [14]. Рельфообразующие процессы являются процессами циклическими. Они повторяются или усиливаются через определенные промежутки времени в связи со сменой сезонов года, колебаний солнечной активности и других периодических явлений космической, климатической и тектонической природы.

Структура и пространственная изменчивость ЭГП во многом зависит от климата и растительности, в связи с чем они подразделяются на зональные и аazonальные. Ландшафтно–климатической зональности подчиняются эоловые, мерзлотные, ледниковые и другие экзогенные процессы. К аazonальным относятся все эндогенные, обвально–осыпные, морские береговые и некоторые другие экзогенные процессы.

Рельфообразующие процессы – многофакторны, они делятся на постоянные, медленно и быстро изменяющиеся [105]. Их также классифицируют по другим критериям: генезису, связи с элементами рельефа, приуроченности к определенным типам климата и т.д. [42]. В табл. 1 мы приводим один из вариантов классификации природных и природно–антропогенных процессов, ранее обсуждавшийся в работе В.В. Корженевского, А.А. Ключкина [51].

ЭГП в совокупности и каждый из них в отдельности разрушают горные породы и сносят продукты разрушения, то есть производят денудацию, откладывают их в понижениях земной поверхности или осуществляют аккумуляцию, образуя денудационные и аккумулятивные формы рельефа. Таким же эффектом «экзогенного» характера обладают грязевой вулканизм и землетрясения – эндогенные процессы, зарождающиеся в недрах Земли. Снижение, повышение, изменение наклона земной поверхности и другие изменения рельефа, совершаемые денудацией и аккумуляцией, могут фиксироваться и оцениваться с помощью биоиндикационных методов.

Таблица 1

**Классификация природных и природно–антропогенных экзогенных процессов**

Экзогенные процессы			Генетический тип	Характерные формы рельефа	
Классы ЭГП	Подклассы ЭГП	Виды ЭГП	отложений	денудационные	аккумулятивные
Подготовки пород к сносу		выветривание	элювий	форм рельефа не образует	
		разгрузка пород от напряжений	–	трещины бортового отпора, рвы и блоки отседания	
Склоновые, связанные с действием силы тяжести и неруслового стока	гравитационные	обвалы, осыпи, снежные лавины	коллювий, дерупций, десперсий	осыпные желоба, обвальные ниши, лавинные лотки	осыпи, обвалы, лавинные конусы
	оползневые	оползание, оплывание	деляпсий	стенки срыва	оползневые тела, оплывины
	массового движения чехла обломков	солифлюкция, крип	солифлюксий	делли	солифлюкционные языки, террасы и шлейфы, курумы
	неруслового стока и смыва	делювиальный процесс	делювий	эрозионные борозды и ложбины	делювиальные шлейфы

*продолжение табл. 1*

Флювиальные, русловые	постоянных водотоков – рек	эрозия и водная аккумуляция	аллювий	русла рек, склоны долин	поймы речной террасы дельты
	временных водотоков	эрозия и водная аккумуляция	пролювий	промоины, овраги, балки, склоны долин	конусы выноса и пролювиальные долины, днища балок, шлейфы, балочные террасы
	селевых потоков	эрозия и селевая аккумуляция	селевые отложения	селевые врезы	селевые конусы и гряды
	флювиогляциальных потоков	эрозия и водная аккумуляция	флювиогляциальные	флювиогляциальные ложбины, каналы	флювиогляциальные поймы, конусы
Инфильтрационные, инфлюационные, связанные с действием подземных вод	карст	хемогенные, остаточные	карры, карстовые воронки, котловины, поля, колодцы, шахты, пропасти, пещеры	сталактиты, сталагмиты, колонны, гуры, туфовые террасы	
	суффозия	–	суффозионные воронки, поноры, каналы, колодцы	–	
	просадки	–	просадочные блюдца	–	
Криогенные	криогенное растрескивание, пучение вымораживание, наледеобразование, протаивание грунтов	криогенные	морозобойные трещины и полигоны, аласы, термокарстовые воронки и др.	бугры пучения, наледи	
Гляциальные	экзарация и ледниковая аккумуляция	гляциальные	кары, трюги, ригели, карлинги	морены	
Береговые, морские и озерные	абразия, размыв и озерно-морская аккумуляция	морские, лимнические	клифы, бенчи, волноприбойные ниши, кекуры	пляжи, осушки, бары, косы, переймы, пересыпи	
Эоловые	дефляция, корразия и эоловая аккумуляция	эоловые	дефляционные котловины, ярданги и др.	дюны, барханы, грядовые и др. пески	

Неблагоприятные процессы и катастрофы, порождаемые ЭГП, нуждаются в прогнозе, который сводится к определению места, масштаба и времени. Количественная оценка и прогноз неблагоприятных процессов – необходимая база для разработки концепции устойчивого развития, рационального природопользования и охраны окружающей среды.

### Результаты и обсуждение

Фитоиндикация является составной частью раздела науки – биоиндикации [12], которую в целом можно охарактеризовать как прикладное направление экологии для оценки факторов среды по биологической компоненте. Это раздел биоиндикации, реализующий ее задачи с использованием растений в качестве индикаторов. Она может осуществляться на разных уровнях организации: клеточном, анатомо–морфологическом, организменном, популяционном, фитоценоотическом и ландшафтном [12]. С повышением уровня организации повышается сложность реакции индикаторов, так как цепочка причина–следствие (индикатор–индикат) удлиняется и происходит усложнение взаимосвязи факторов среды в экосистемах. Фитоиндикация на низших уровнях может использоваться сама по себе или диалектически включаться на высших, выступая там, в новом качестве (принцип эмерджентности).

Развитие методов фитоиндикации имеет длительную историю, корни которой уходят в глубокую древность, когда направленный поиск полезных растений связывался с определенными местообитаниями, и до наших дней, когда широкое распространение получили дистанционные методы изучения биосферы.

Не станем углубляться в историю вопроса, он многократно освещался в литературе СНГ и за рубежом [12, 23, 27, 28, 30, 38, 77, 135 и др.].

Применение методов фитоиндикации имеет широкий спектр задач от сельскохозяйственной оценки земель и поиска полезных ископаемых до определения количественных и качественных показателей загрязнения биосферы. Наиболее широко применялись ее методы в рамках гидроиндикации, галоиндикации, геоиндикации в различных природно–климатических зонах. Индикации современных процессов рельефообразования посвящено множество работ [15, 29, 32, 38, 57, 73, 81 98 – 100, , 107, 108, 113, 119 и др.].

Методы сининдикации использовались крайне редко и без строгой статистической оценки полученных результатов.

Все методы мы подразделяем на три группы: методы аутиндикации, сининдикации и симфитоценоиндикации (рис.).

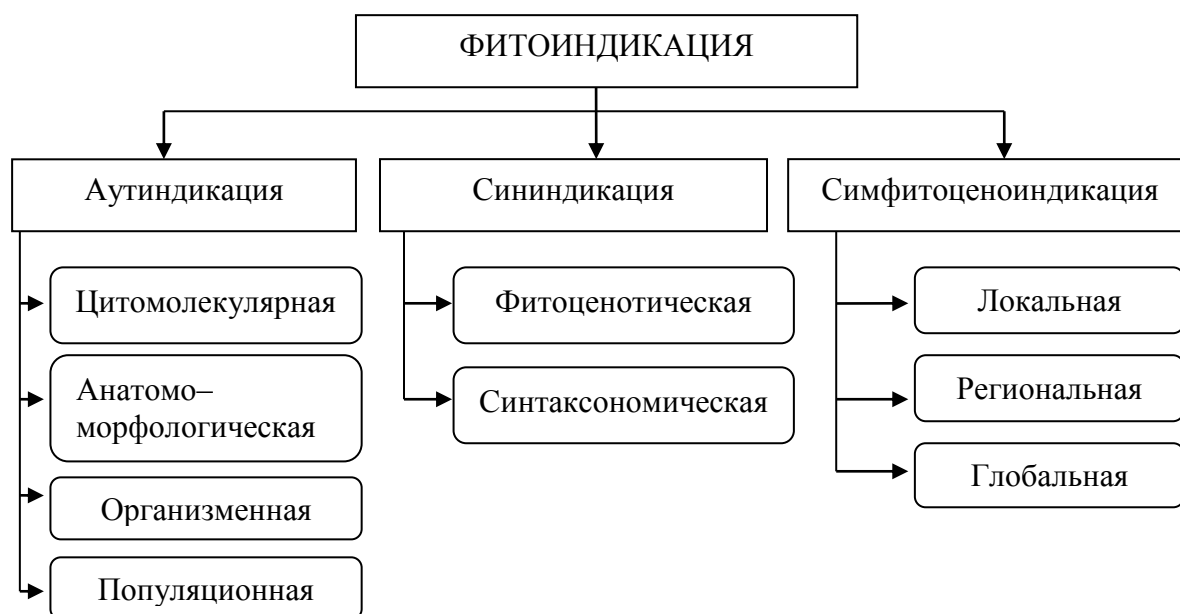


Рис. Соотношение типов и уровней фитоиндикации

### Аутиндикация

Аутэкологическая индикация включает оценку среды и ее изменений в процессе рельефообразования, основана на учете признаков отдельных растений и их популяций [50].

Аутиндикация базируется на следующих положениях: 1) каждый вид имеет оптимум и пределы толерантности на каждом из градиентов среды, то есть экологическую нишу в пространстве этих градиентов; 2) существует вероятностное соответствие между этой нишей и комплексом экологических факторов; 3) наличие особей дает информацию об экотопе.

Эффективность методов широко варьирует. Встречаются как абсолютные индикаторы (из числа видов, биология распространения которых гарантирует им занятие ниши, связанной с индикатором), так и очень слабые индикаторы. Это возможно потому, что даже вид, тесно связанный с определенной экологической нишей, может не развиваться по причине того, что его диаспоры не были доставлены или отсутствовала регенерационная ниша для приживания вида. Наконец, если исключить экстремальные условия, то соответствие фундаментальной и реализованной ниш не бывает полным и потому помешать появиться виду может и так называемый «фитоценотический барьер» [62, 87, 88].

Достаточно высокую вероятность прогнозов в индикации ЭГП позволяют получать анатомо–морфологические признаки. Используя информацию, заложенную в годичных кольцах, можно успешно решать задачи по оценке палеодинамики оползней, селей, снежных лавин, рассчитывать скорости денудации и аккумуляции. Наклоны, завалы и сбитости стволов деревьев указывают на время подвижек оползней, обвалов, снежных лавин и проседания поверхности.

Процессы рельефообразования могут влиять на основные параметры растительных популяций. Одним из наиболее чувствительных показателей является продуктивность, изменяющаяся в результате воздействия стрессора. Важным показателем также является возрастная структура и половой состав популяций. У двудомных растений мужские особи более пластичные и в восстановительных сукцессиях занимают лидирующее положение, в то время как женские преобладают на конечных стадиях.

Споро–пыльцевой анализ позволил проследить динамику склоновых процессов в Восточных Пиренеях во второй половине голоцена. Были выявлены периоды активизации, начинающиеся слабым делювиальным смывом, а завершающиеся сильной линейной эрозией, связанные с уничтожением лесов человеком и изменением климата [109].

В анатомо–морфологическом строении растений, особенно деревьев и кустарников, накапливается информация о проявлении различных рельефообразующих процессов за последние десятки, сотни и первые тысячи лет, что позволяет использовать индикационные признаки для датирования процессов, определения объема работы, совершенной ими за время жизни растения, расчета частоты или скорости процесса. Эти задачи решаются с помощью комплекса дендрохронологических методов. В основе частных методов лежат такие индикационные признаки, как обнаженные или деформированные корни, погребенные или изогнутые стволы, сбитости, погибшие деревья, пневая поросль и др. [38, 51, 98]. Применение этих методов для оценки скорости и частоты неблагоприятных процессов, создающих угрозу народнохозяйственным объектам, особенно важно в тех районах, где наблюдения ранее не велись и сведения о параметрах ЭГП отсутствуют.

Проявление процессов рельефообразования сопровождается прямыми или косвенными воздействиями на растительный покров, в результате этого отдельные растения и целые сообщества приобретают специфические особенности – индикационные признаки. Это позволяет использовать их для индикации современных процессов. С помощью растений–индикаторов определяются величина денудации или аккумуляции и даты их проявления, что позволяет рассчитать среднюю скорость, частоту, а иногда и некоторые другие параметры процессов, происходивших в прошлом.

Косвенное влияние процессов рельефообразования на растительность осуществляется через изменение градиентов факторов среды и нарушение нормальных физиологических функций организма: трансформацию гидротермического режима, условий аэрации, плодородия почв, повреждение растений, нарушение равновесия на склоне и др. Обычно эти новые условия

среды оказываются дискомфортнее во время и сразу после проявления процесса, следствием чего является уменьшение прироста древесины, отложение асимметричных колец и т.д. По индикационным признакам с помощью методов динамической аутиндикации оценивается активность современных процессов рельефообразования.

Место особей вида в ценозе предопределяется большим числом факторов среды, причем, согласно «закону минимума» Либиха [82], рост растения контролируется фактором, реализуемый градиент которого сужен. Другими словами, индикационное значение вида будет выше по отношению к тем факторам среды, реализуемые градации градиентов которых сужены или слабодоступны для других видов растений. К этой категории индикаторов, в первую очередь, относятся виды растений, занимающие на градиентах факторов среды краевое положение или локализованные на узком участке градиента. Установление индикаторного значения растения сопряжено с задачей определения лимитирующего фактора и границ толерантности вида по отношению к нему. Эти принципы положены в основу аутиндикации на организменном уровне.

Современные рельефообразующие процессы оказывают влияние на некоторые признаки растительных популяций, которые приобретают индикационное значение. Одним из наиболее чувствительных показателей является продуктивность, которая может изменяться в несколько раз. Происходит это чаще всего при подавлении фактором среды одного или нескольких видов, соперничающих за ресурс, причем оптимумы их на градиенте, как правило, сближены.

В результате воздействия рельефообразующего процесса изменяется также плотность популяции (число особей/площадь). Особенно заметны эти изменения на сукцессионных трендах, протекающих от пионерных группировок к климаксовым сообществам.

Индикационное значение имеет как возрастная структура популяций (процентная доля возрастных классов, в основе которых лежит динамика рождаемости, так и смертности). Динамика изменения возрастной структуры зависит от характера воздействия процесса рельефообразования на всхожесть, продуктивность, смертность, длительность протекания отдельных возрастных стадий, а также на мобилизацию различных способов размножения.

Популяционный уровень аутиндикации дает возможность получать качественную и количественную оценку состояния экотопа. Чаще других в качестве объекта анализа применяют популяции доминантных видов растений, однако это не является аксиоматичным. Лучше использовать особи видов, чувствительные к определенному стрессору, сопровождающему тот или иной ЭГП. К этой группе индикаторов вполне можно отнести детерминанты (эдификаторы) в смысле доминантной системы классификации или дифференциальных так же, как и характерных для эколого-флористической синтаксономии.

Характер изменения возрастной структуры зависит от степени воздействия стрессора на всхожесть, продуктивность, смертность и длительность прохождения отдельных возрастных стадий, а также на способы размножения. Например, на крутых склонах, близких к углу естественного откоса, очень низкая вероятность задержания и последующего прорастания семян, не имеющих специальных приспособлений к закориванию. Они удаляются с поверхности делювиальным смывом.

Рельфообразующие процессы влияют на половую структуру популяций. Отмечено, что на начальных стадиях сукцессии преобладают мужские растения, в то время как на более поздних – женские [118]. Наряду с потенциальной двуполостью (слабо выражен хромосомный диморфизм, связанный с полом), многократная дифференцировка генеративных органов у многолетних растений приводит к погодичной изменчивости половой структуры популяций вследствие недоразвития цветков в неблагоприятных условиях среды [43]. Колебания экологических факторов, не приводящие к полной гибели особей, – основная причина изменения соотношения полов в популяциях [121]. При стабилизации условий для некоторых двудомных и гинодиэичных видов (есть особи с женскими и особи с гермафродитными цветками) отмечается видоспецифичность половой структуры популяций, хотя для разных видов соотношение полов колеблется от почти полного преобладания одного пола до равных количеств мужских и женских особей [39].

### Сининдикация

Общепризнано, что лучшими индикаторами условий среды являются растительные сообщества. В основу этого тезиса положены следующие позиции синэкологического подхода.

1. Несколько видов со сходной экологией, но различными пределами толерантности и оптимумами, что соответствует индивидуалистической концепции Х. Глисона [70], составляют общее для всех видов экологическое пространство. Таким образом, в пределах фитоценоза можно говорить об экологических нишах особей, которые в целом составляют сообщество (местообитание).

2. Комбинация видов может характеризовать местообитание с соответствующими параметрами, причем за счет комбинации видов может быть выявлен код самых разных экотопов и в шкале определенной степени дробности. Переход от аутиндикации к сининдикации связан с повышением вероятностей соответствия индикаторов и индикатов, и, таким образом, с увеличением информации.

Достаточно очевидно, что сообщества предпочтительнее в роли индикаторов, чем отдельные виды, в особенности если речь ведется о многокомпонентных (многофакторных) экотопах. Это в полной мере относится к процессам рельефообразования, которые, как правило, сопряжены с вещественно–энергетическим переносом, который в результате деформаций поверхности субстрата может менять не только скорость, но и направление, вплоть до противоположного. Так, доминировавшие процессы аккумуляции могут сменяться денудацией и наоборот.

Использование сининдикации как инструмента распознавания уходит в глубокую древность [27, 28, 30], однако теоретическое обоснование метод получил благодаря широко известным работам Л.Г. Раменского [89, 106], а массовое распространение и признание – благодаря работам школы С.В. Викторова и его последователей (Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д., Чикишев А.Г. и др.).

В типе синэкологической индикации различают два уровня: фитоценотический и синтаксономический. В первом случае используют индикаторные группы видов, экологические шкалы, «биологические флоры», ординацию вдоль градиентов факторов среды. Во втором случае оценивают среду по типам сообществ, то есть по организованным средой комплексам видов.

Метод разрабатывался в разных научных школах и именовался по–разному: в Уфе – методом индикации с использованием (соотношением) индикаторных групп (или по детерминантам), в Риге – индикаторными биогруппами, в Москве – индикацией с использованием синузильного строения [5, 65, 104].

Метод основан на теоретических предпосылках, что виды одной биоэкогруппы имеют некоторые общие морфологические черты. В природе они не очень резко отличаются и размещены в фитоценозе сеткообразно в связи с неоднородностью среды. Сетка одной биоэкогруппы лежит над сеткой другой и каждая занимает свою экологическую нишу [6].

Индикация водно–солевого режима почв и грунтов на основе синузильного строения фитоценозов особенно перспективна для прогнозирования природных процессов при инженерно–геологических исследованиях и агромелиоративных изысканиях, а также при решении широкого круга практических вопросов, связанных с изучением физико–химических и гидрогеологических особенностей почв и грунтовой толщи [104].

Менее популярен метод оценки среды по растительности с использованием групповых индексов [67]. Суть его в том, что групповые индексы – это количественные показатели, выражающие участие в сообществах разных индикаторных групп видов, выделенных по результатам прямого градиентного анализа. Рассчитываются они как частное суммы голосов видов, встреченных в сообществе (число голосов устанавливается по величине дисперсии) и максимально возможной суммы голосов при полной представленности группы. За счет элиминации размера группы учитывается индикаторная информативность всех ее элементов. К одной группе относятся виды со значениями средневзвешенных среды в пределах одного класса градиента. Посредством формулы (набора) групповых индексов выражается экологический спектр сообществ, типы которого и являются обобщенными образами, подлежащими распознаванию.

Хотя метод индикаторных групп и выгодно отличается от рассматриваемых выше методов, все же в нем качеством индикаторов обладает ограниченное число видов, а значит часть информации будет утеряна, при этом нет уверенности, что она обусловлена протекающим процессом рельефообразования. Обусловлено это тем, что в фитоценозе нет двух особой разных видов, занимающих абсолютно сходные экологические ниши. Даже если за какой-то ресурс идет жесткая конкуренция, то на других градиентах оптимумы видов не совпадают. Метод Б.М. Миркина обладает строгой логической последовательностью и хорошо разработанным математическим аппаратом статистики, однако он крайне трудоемок и затраты времени не всегда оправдываются полученными результатами.

В основе метода лежат две главные процедуры, состоящие из поиска признаков – видов, характеризующих принадлежность описания к определенному классу среды и подбора алгоритма для разделения градиента на классы, которые могли бы распознаваться. Решение задачи распознавания в таком случае включает ряд этапов [91]: подбор индикаторных видов (выделение групп видов, сопряженных с теми или иными отрезками градиента и исключение заведомо неинформативных видов, случайных, а также сквозных), обучение, состоящее из процедуры запоминания ЭВМ групп описаний с известными оценками среды, причем каждая группа соответствует определенным отрезкам градиента исследуемого фактора, выбор алгоритма распознавания и экзамен, включающий сам процесс распознавания некоторого числа описаний, для которых известны значения фактора среды, что позволяет оценить качество всего алгоритма.

В практике исследований метод реализован для распознавания факторов гумусированности, скелетности, кислотности почв, содержания в них химических элементов [16, 52, 91]. Результаты показывают, что число градаций фактора, распознаваемых по растительности, сравнительно невелико и обычно не превышает трех достоверно распознаваемых градаций. Это, по мнению Б.М. Миркина [60], отражает реальный, к тому же невысокий уровень связи растительности и почв, большего в этом направлении ждать не приходится.

В связи с тем, что фитоценоз – это условно ограниченный, пространственно–временной фрагмент растительного континуума, представленный совокупностью ценопопуляций растений, связанных условиями местообитания и взаимоотношениями в пределах более или менее однородного комплекса факторов среды, максимально полная информация об экотопе может быть получена только при анализе всего флористического состава. В принципе нет индифферентных по отношению к факторам среды видов, как это отмечено в ряде шкал; могут быть растения с широкой амплитудой толерантности, реализующие свои потенции на значительной длине вектора градиента. Тем не менее, положение таких видов в экотопе контролируется другими факторами, что выявляется при анализе большого массива эколого–биологических признаков растений.

Фитоценозы отличаются тем, что, как правило, состоят из популяций нескольких видов и потому включают элементы двух категорий (виды и популяции), первые из которых могут реагировать на нарушение принципиально различным образом (положительно или отрицательно). Реакция ценоза на воздействие рельефообразующего процесса определяется вероятностью неодинакового как в количественном, так и в качественном отношении поведения его элементов. Изменению специфических структурных параметров фитоценоза придается особое значение, потому что его компоненты (по крайней мере, в большинстве наземных экосистем) обуславливают его пространственную структуру и по причине того, что они во многих случаях обладают для консументов не только соответствующей трофической значимостью, но и определяют специфику местообитания в целом [12].

Реакция растений из состава фитоценозов на рельефообразующие процессы зависит от нескольких факторов, которые включают тип, интенсивность и продолжительность воздействия. При этом необходимо также учесть наложение на действующий процесс параметров окружающей среды (например, метеофакторов, субстрата, антропогенных влияний и др.). Действие современных процессов может быть выявлено на ценотическом уровне – непосредственное наблюдение за параметрами всего ценоза (путем контроля материального баланса, пространственно–структурных показателей, общего числа видов, численности особей,



биомассы и пр.), на популяционном уровне (размер популяции, плотность, возрастная структура и др.) и при условии контроля всего состава ценоза.

Мониторинг материального баланса в природных условиях трудоемок и практически неосуществим. Он может реализоваться только в условиях хорошо технически оборудованных стационаров с компьютерной обработкой сигнальной информации.

Трансформация ценотической структуры, явившаяся причиной ЭПП, выражается изменением участия определенных экологических групп. Для количественного анализа временных изменений фитоценозов с помощью обозначенных структурных параметров реализуется метод закладки пробных площадей для многолетних наблюдений. Замечено, что фанерогамные сообщества могут служить весьма чувствительными индикаторами кратковременных интенсивных нарушений, в то время как криптогамные сообщества обладают сравнительно невысокой чувствительностью к определенным стрессорам [12].

Для количественной оценки реакции на нарушение фитоценоза и его компонентов в контексте их пространственно–временных характеристик применяют такой морфометрический параметр, как продуктивность. Так, на основании данных по стоку, высоте континентов, орографическому показателю, лесистости и испарению, аппроксимирующему продуктивность растительного покрова, рассчитаны уравнения, отражающие их комплексное влияние скорости денудации на континентах [48].

Использование видового состава фитоценозов для практики индикации реализовано в исследованиях на различных объектах. Известно много работ в русле этого подхода, среди них: оценка современного состояния луговых сообществ и пастбищ [40, 71, 138], характер влияния экспозиции и крутизны поверхности на видовой состав [54], соотношение рельефа и растительности [96, 131], определение свойств субстрата [112, 116, 142]. В рамках синдикации на фитоценотическом уровне выделяются два методических направления, – с использованием различных экологических шкал и «биологических флор». Их оригинальность и своеобразие требует отдельного рассмотрения.

Теоретической основой оценки условий по геоботаническим описаниям, как считает Т.А. Работнов [86], стало положение о возможности выделения в пределах градиента любого экологического фактора функциональных средних, под которыми понимался «... такой объект (почва, группировка растительности и т.д.) конкретного или более или менее абстрактного, обобщенного характера, который отражает условия и состояние, среднее для той группы объектов, из которой он выведен» [86, с. 45]. На основании аналитической проработки огромного числа описаний (около 20000) Л.Г. Раменским и его последователями были составлены таблицы (экологические шкалы), в которых отражено отношение растений к таким факторам среды, как почвенное богатство и засоление, увлажнение, переменность увлажнения, аллювиальность, отношение к выпасу. Пользуясь этими шкалами можно установить положение сообщества на градиенте фактора среды.

Предпринята попытка обосновать экологическую емкость местообитания для оценки планируемых мероприятий по оптимизации среды и выработки конкретных решений, которые не противоречили бы экологической обстановке в ландшафте [49].

Основным объектом анализа являются конкретные геоботанические описания, выполненные на профиле, заложенном в месте проведения предполагаемых мероприятий по оптимизации ландшафта. Основное и главное требование к описаниям – полный учет видового состава на пробных площадях. Для каждого конкретного вида растений, вошедшего в состав описания, отмечается нижняя и верхняя границы градиента фактора, для этого используются, как отмечалось выше, экологические шкалы Л.Г. Раменского.

Поскольку реакция видов сообщества на градиенте фактора описывается колоколообразной кривой, приближающейся к теоретически нормальному распределению, то для нее применимы методы расчета эмпирического распределения и, в частности, асимметрии и эксцесса. Асимметрия кривой распределения обусловлена тем, что по сторонам от модального значения располагается неравное число вариантов. В конкретном случае, например, при исследовании функции распределения видов фитоценоза на градиенте увлажнения правосторонняя асимметрия будет говорить о тенденциях смещения моды в сторону усиления признака мезофитности, а левосторонняя – в сторону усиления признака ксерофитности.

Когда большинство видов растений из состава фитоценоза имеют сходную реакцию на градиент фактора среды, то возникает положительный эксцесс и кривая плотности упаковки будет островершинной или эксцессивной. В противном случае возможен отрицательный эксцесс – плосковершинная или депрессивная кривая. При сильном отрицательном эксцессе вместо выпуклости может возникнуть вогнутость: кривая становится двухвершинной. Графическое выражение функции плотности вероятности распределения видов на градиенте фактора показывает степень упаковки видов. Теоретически, как считает П. Джиллер [41], кривые с эксцессом выше нормального отражают более плотную упаковку видов на градиенте фактора, чем те, у которых эксцесс ниже нормального.

Таким образом, предложенный метод интерпретации экологических шкал Л.Г. Раменского позволяет получить информацию о плотности распределения видов сообществ на градиенте фактора, установить тенденцию использования ресурса и плотность упаковки видов сообществ по градиентам градиента среды. Его целесообразно использовать для оценки тенденций смещения оптимума на градиенте как инструмент поиска видов и популяций растений с определенной реализованной нишей.

Признаки растений по степени распространения и индикационным качествам можно разделить на три категории: эври-, мезо-, и стенотопные [35]. Первая, а отчасти и вторая группы признаков индицируют общезональные климатические условия в масштабе всего земного шара, третья – признаки локального значения, выявляющие внутри данной ботанико-географической области местные экологические особенности местообитаний: эдафические, гидрологические, микроклиматические и др.

К эвритопным признакам можно отнести, как считает В.Н. Голубев [35], общий габитус растений, к мезотопным – морфологические признаки сезонного развития, а к стенотопным – структурные особенности подземных органов.

Каждый тип биоморфологической структуры подземных органов может служить показателем почвенно-эдафических условий: стержневые поликарпики являются показателем хорошей аэрации почвы и глубокого залегания грунтовых вод; лугово-болотные плотнокустовые растения свидетельствуют о слабой аэрации почвы, возможном заболачивании и близком уровне грунтовых вод; длиннокорневищные растения характерны для рыхлой аэрируемой почвы богатого минерального состава; луковичные и клубнелуковичные, так же, как и монокарпики, являются верными спутниками аридных условий.

Широко известны попытки индикации отдельных факторов среды с использованием эколого-биологических параметров флор. Так, например, для индикации почвенных условий используют жизненные формы [79], гидрологический режим контролируют на основе признаков мезоморфности и общего габитуса растений [44], общую оценку местообитания и частный микроклиматический режим осуществляют по жизненным формам и экоморфам [103, 115], эрозионные процессы рассматривают в связи с биоморфологическими показателями [72]. Прогнозировать засушливые годы, отмечает Л.С. Мусина [74], можно по числу монокарпических побегов, фиксирующихся по рубцам на каудексе и по числу спящих почек на корневищах ряда видов, например у *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey et Schreb, *Centaurea salicifolia* Bieb., *Pyrethrum coccineum* (Willd.) Worosch.

В последнее время в качестве индикационных признаков используются различные морфометрические показатели семян. У терофитов флуктуации обилия сопряжены не с нарушениями, а с погодными условиями [123], в то время как нередко случаи прерывания покоя семян в почве воздействием факторов нарушения, среди которых значительное место отводится современным рельефообразующим процессам. Покой и дисперсия позволяют семенам «избегать» неблагоприятные условия среды во времени и в пространстве, более крупные семена дают проростки со значительным запасом обеспечения ресурсами, что повышает их шансы закрепиться в изменяющейся среде [137].

Таким образом, совокупность эколого-биоморфологических показателей отдельных растений является одной из наиболее информативных систем для индикации природных процессов при условии анализа всего флористического состава сообществ. Популярной и широко используемой в ботанических исследованиях является «Биологическая флора Крыма», составленная В.Н. Голубевым. Используя аналитические данные и синтетические показатели, ученики В.Н. Голубева выполнили практически полномасштабное эколого-биологическое

описание основных сообществ Крыма [13, 37, и др.]. Представляется полезным рассмотреть сквозь призму биологических флор синтаксонов растительности, установленных по методу флористической классификации Ж. Браун–Бланке.

Заслуживает внимания сводка по биолого–экологическим данным флоры Восточной Германии [120], в которой предпринята попытка сконцентрировать имеющийся в литературе материал по таким индикационным критериям, как тип стратегии, способы опыления, степени гемеробии, фитоценотической приуроченности, жизненной форме, длительности жизни листьев, экологической анатомии листьев, отношению к световому режиму, увлажнению, кислотности субстрата и т.д. Подобной характеристикой охвачено 2265 таксонов, что может служить отменной базой для расширения индикационных работ не только в регионе флоры, но и за ее пределами.

Широкое внедрение статистических методов в фитоиндикацию датируется концом 60–х годов и ознаменовано публикацией ряда работ уфимских ботаников [65, 90]. Традиционным количественным методом анализа связи отдельных таксонов и синтаксонов с факторами среды является корреляционный анализ [17, 65].

Кроме определения корреляционной связи, в качестве индикационных методик используют дисперсионный анализ [46], прямой градиентный анализ [63, 139, 140], факторный анализ [64, 68, 69, 94, 117], методы ординации, включая висконсинскую, а также метод главных компонент [64, 83, 111, 126, 129, 141]. Вышеотмеченные подходы, несмотря на математическую корректность, не выходят за рамки прединдикации, так как устанавливают связь, но не позволяют оценить достоверность прогноза на основе использования этих связей.

Наиболее формализованными и логически близкими к интуиции исследователя, пожалуй, можно признать три метода: регрессионный анализ, распознавание образов (рассмотренный выше) и самоорганизующееся моделирование. Эти подходы позволяют более адекватно судить о структуре системы растительность–среда и предостерегают от опрометчивости при объяснении причинно–следственных связей [36].

В отличие от корреляционного анализа, позволяющего установить тесноту связи в системе растительность–среда, регрессионный анализ показывает характер этой связи. В его основе лежат предположения о случайности отдельных оценок, конечности и одинаковости их дисперсий и равенство нулю их средней величины. Г.С. Розенберг [91] отмечает, что регрессионные модели экологических систем практически всегда содержат нарушение предпосылки об отсутствии автокорреляции ошибок, которые могут быть вызваны разными причинами – зависимостью структуры ошибок от времени, некоторых существенных переменных, не включенных в модель и пр. В то же время, считает В.И. Василевич [17], реализация для индикационных задач классических регрессионных моделей не всегда оправдана, так как, кроме нарушения предпосылки об отсутствии автокорреляции ошибок, недостатком является формальность подгонки регрессионной модели под эмпирический материал.

Практическое решение индикационных задач определения значений факторов среды по растительности [90], прогнозирования годичного роста деревьев [92] и ряда других позволяют выявить наиболее существенные факторы, оценить их вклад в общее варьирование и с определенной достоверностью проинтерпретировать. Однако положительные результаты относятся, скорее всего, к частным успехам, так как в реальных экосистемах принципы классического регрессионного анализа нарушаются детерминированностью связей и стохастичностью условий.

Используются в синдикации также самоорганизующиеся модели. Их отличительной особенностью является универсальность алгоритмов построения и наличие единственной модели оптимальной сложности [91]. Этот метод используется крайне редко из–за сложности математического аппарата, который реализуется с помощью мощных ЭВМ. Нельзя его по этой причине считать достаточно апробированным и надежным.

Оценивая эти подходы, Б.М. Миркин писал: «Г.С. Розенбергом были использованы количественные методы прогноза среды по растительности – уравнения множественной регрессии, самоорганизующиеся модели. Однако результаты их использования оказались примерно такими же и эти подходы, кроме как большей сложностью, ничем от «распознавания образов» не отличаются. ... Методические эксперименты по проверке вероятности прогноза

среды по растительности на основе использования единиц флористической классификации доказывают, что в разных случаях уровень связи синтаксонов разного ранга и почв различен и зависит от все того же соотношения дискретности и непрерывности. ... В тех случаях, когда дискретность преобладает, можно ожидать правильности оценки с вероятностью 60–80%. ... Эффективность такой оценки приближается к эффективности метода распознавания образов» [60, с. 100].

Приведенный ниже тест оценки распределения эмпирических вероятностей встреч индикаторов–синтаксонов, установленных по методу Ж. Браун–Бланке на индикатах–денудационных склонах [51], подтвердил предположение Б.М. Миркина. Практически во всех случаях достоверность прогноза была выше или на уровне 85%, то есть они являются отличными и хорошими индикаторами в понимании С.В. Викторова [28, 30] и не выходят за рамки прогнозной точности метода самоорганизующихся моделей, выгодно отличаясь простотой и надежностью.

В связи со сменой детерминистских представлений о природе взаимоотношений в экосистемах, стохастическим и абсолютным доминированием концепции о растительном континууме в фитоценологии, проблемы ландшафтной индикации должны получить теоретическое обоснование. К сожалению, современное вероятностное видение проблемы растительного континуума в условиях всеобщего перехода естествознания от эссенциализма к пробабилizmu не всегда находит поддержку у лидеров отечественной фитоиндикации. В определенной степени нонсенсом звучит обвинение в адрес Б.М. Миркина [60], высказанное С.В. Викторовым, Е.А. Востоковой и Д.Д. Вышивкиным [31, стр. 6] «Достаточно спорные подходы к индикации предлагает Б.М. Миркин, настойчиво пропагандирующий использование концепции растительного покрова как континуума. Они оторваны от реальной индикационной практики и полностью игнорируют существование дистанционных методов». Авторам упрека хочется ответить словами авторитетного эколога Р. Уиттекера [101, с. 316] «...Мозаика сообществ может быть охарактеризована как сложный популяционный континуум. По существу, характер мозаики сообществ есть результат особенности эволюции видов. Поскольку виды эволюционируют в направлении различий местообитаний, центры их популяций рассеяны в мозаике сообществ. Поскольку они также эволюционируют в направлении дифференциации ниш, их популяции могут в большинстве случаев широко перекрываться, формируя конусовидные распределения. Поскольку виды эволюционируют в направлении дифференциации ниш и местообитаний, они могут формировать мозаику сообществ, в которой распределения видов разнообразны и широко перекрыты и где виды совместно формируют сложный популяционный континуум».

Тем не менее, эти подходы широко используются для гидроиндикации [18, 22, 45, 56, 75, 80, 125, 128] и галоиндикации [1 – 4, 8 – 10, 22, 33, 58, 59, 102]. Определенный круг работ посвящен процессам рельефообразования и литологического состава [10, 11, 20, 21, 24 – 26, 34, 47, 55, 76, 97].

Типы сообществ или доминантные ассоциации зачастую индицируют оптимумы на градиентах факторов среды. Поэтому при использовании этого метода требуется хорошая статистическая проверка результатов индикации, хотя бы с помощью предложенных С.В. Викторовым шкал достоверности и значимости индикаторов. Однако в большинстве работ этого направления не проводятся результаты проверки правильности распознавания, что значительно снижает их ценность.

Перспективным направлением динамической сининдикации является использование в качестве индикаторов синтаксонов флористической классификации, каждый из которых по существу выступает «образом» в растительности, отражающим определенное сочетание факторов среды. Все единицы флористической классификации системы Ж. Браун–Бланке отличаются высокой индикаторностью, так как основным ассоциатором видов выступают именно условия среды. В последние годы этот метод получает все большее распространение [61], хотя индикационной по существу является любая работа, где растительность классифицируется по Ж. Браун–Бланке, так как экологическая природа синтаксонов этой системы общеизвестна. При этом варьируют синтаксоны от фации до класса, которые можно положить в основу шкалы оценки среды по растительности. Любая диагностическая комбинация видов ассоциирована условиями среды, которые могут быть распознаны по

сообществам, диагностируемым этой комбинацией [62]. Можно говорить, по крайней мере, о пяти достоинствах синтаксонов флористической классификации при использовании их в качестве индикаторов:

1) они обладают четкой экологической обособленностью и несколько экологически равноценных местообитаний характеризуются сходным флористическим составом;

2) количество синтаксонов ограничено, а каждая новая единица устанавливается и публикуется согласно принятым нормам. Это значит, что сходные динамические процессы на разных территориях будут индцироваться флористически близкими вариантами;

3) корректность и объективность метода, его универсальность в сочетании с логической последовательностью от описания фитоценоза до проверки выделенной единицы в поле, а также относительная простота классификационной процедуры позволяют использовать его с большим успехом во всех регионах;

4) достаточно высокая связь единиц растительности, установленных по методу Ж. Браун–Бланке, с процессами и факторами рельефообразования позволяет проводить достоверное распознавание объектов индикации;

5) синтаксоны флористической классификации, положенные в основу сигма–синтаксонов, имеют пространственные границы. Выделенные по ним ландшафтные единицы, как показывает опыт, тождественны по строению и рельефу.

Характеризующая синтаксон флористическая композиция интегрирует в своем составе сенситивные, то есть реагирующие на действие стрессора в данный момент времени, и аккумулятивные аутиндикаторы, последние подразделяются на стресс–толерантные и стресс–избегающие. Примером последних могут служить растения с удлиненной корневой системой экстенсивного типа, которая позволяет им существовать в условиях дефицита влаги во время засухи. В рамках синдикации на синтаксономическом уровне сформировались несколько методичных подходов, способствующих выявлению индикаторной роли отдельных видов и единиц в приложении к современным экзогенным процессам. В качестве примера приводим тест вероятности распознавания форм рельефа и сопряженных с ними рельефообразующих процессов (табл. 2). Перечисленные формы рельефа имеют сходный генезис, разный возраст, отличаются характером и степенью современного воздействия моря.

Таблица 2

**Вероятность распознавания форм рельефа по синтаксонам растительности**

Формы рельефа	Современные экзогенные процессы	Воздействие моря	Синтаксоны		
			<i>Puccinellio distansii-Limonietum mejerii</i>		
			<i>typicum</i>	<i>halimionetosum</i>	<i>asparagetosum brachyphyllii</i>
клиф активный	абразия, обвалы, карст, эрозия	сильное, (прямое и косвенное)	80,0	15,0	5,0
клиф отмерший	карст, сплывы, плоскостной смыв	слабое (косвенное)	6,0	88,0	6,0
морская терраса	эрозия, оползни, карст, дефляция	отсутствует или очень слабое, (импульверизация)	7,0	20,0	73,0

Установление индикаторной роли сообществ, входящих в те или иные синтаксоны, проводят методом фонового контроля. Суть его заключается в сравнении синтаксонов, экотопы которых не подвержены воздействию фактора рельефообразования (исследуемого фактора), с синтаксонами, ассоциирующими фитоценозы, подверженные ЭГП. Тогда флористический состав синтаксона–индикатора будет включать стресс–толерантные виды и не содержать стресс–избегающих, то есть в нишевой структуре фонового синтаксона и синтаксона–

индикатора большинство осей градиентов факторов среды сходны, за исключением тех, которые в данный момент сопряжены с проявляющимися процессами.

Одним из краеугольных камней подобных методов (метод эталонов) является несостоятельность зависимой диагностики, когда распознавание типов растительных сообществ и объекта индикации проводится при согласовании результатов непосредственно в поле. Это приводит к гипертрофированию связей. Б.М. Миркин отмечает, что реальная мера соответствия почв и растительности может быть выявлена только при независимом наблюдении растительности и среды в одних и тех же точках: «Как это не парадоксально, но согласование в поле точек зрения геоботаника и почвовед в большинстве случаев приносит не пользу, а вред, так как ведет к появлению «теорий» об абсолютной связи растительности и среды» [65, с. 154].

Устранить субъективность «зависимой диагностики» можно достаточно простым способом. Описание растительного покрова проводит геоботаник, а описание условий – геоморфолог или географ–ландшафтовед на одном и том же бланке. При этом до камеральной обработки материалов обмениваться мнениями не следует.

Надежность единиц флористической классификации и их индикаторная значимость устанавливаются с помощью специальных тестов, которые обычно приурочены к этапу корректировки синтаксонов в полевых условиях. Этап корректировки является обязательным в методике Ж. Браун–Бланке. Суть тестов заключается в подсчете числа объектов с проявлением изучаемого рельефообразующего процесса, достоверно распознаваемых по совпадению блока диагностических видов растений выделенного синтаксона с реально существующей флористической композицией фитоценоза. Обычно на профиле, пересекающем участок ландшафта с проявлением современных ЭП, по синтаксонам–индикаторам проводят распознавание нескольких градаций фактора или составляющих процесса. В качестве примера приводим результаты распознавания видов склонов низкогогорья Крыма (табл. 3), сложенных терригенным флишем таврической серии, отличающихся друг от друга склоновыми процессами и скоростями денудации [51]. Денудация в данном случае выступает в качестве интегрального показателя, который по Р. Уиттекеру [101] является не чем иным, как проявлением комплексного градиента.

Таблица 3

**Вероятность распознавания видов склонов по ассоциациям–индикаторам**

Виды склонов	Крутизна склонов, °	Склоновые процессы	Средняя скорость денудации, мм/год	Синтаксоны			
				<i>Crataego–Carpinetum</i> Korzh. 1990	<i>Diantho humilis – Valesietum</i> Korzh. 1990	<i>Melissito–Ziziphoretum</i> Korzh. 1990	<i>Meliloto–Acachmenetum</i> Korzh. 1990
1	11 (3–19)	плоскостной сток	0,07 (0–0,3)	43/93,5*	3/6,5	–	–
2	24 (20–30)	делювиальный смыв	0,6 (0,2–1,6)	5/8,5	52/88,1	2/3,4	–
3	35 (31–38)	делювиальный смыв, крип	5,3 (1,4–10,0)		3/4,3	66/94,3	1/1,4
4	47 (39–70)	осыпной снос и делювиальный снос	13,6 (10,0 – 30,0)	–	–	–	35/100

\* – в числителе – число совместных встреч индикатора и индиката, в знаменателе – процентное выражение.

В табл. 3 приведено распределение эмпирических вероятностей встреч индикаторов и индикаторов – денудационных склонов. Практически во всех случаях достоверность прогноза выше 85%, то есть они являются отличными и хорошими индикаторами в понимании С.В. Викторова.

Метод фонового контроля, как это указано выше, позволяет установить диагностические блоки синтаксонов–индикаторов, сопряженных с местами проявления современных экзогенных процессов, и таким образом определить пространственное размещение, повторяемость в ландшафте и общую площадь индиката. Чтобы определить границы сообществ синтаксонов–индикаторов, а также направленность тренда сукцессии и характер смен растительного покрова, следует использовать метод полигон–трансект.

В основу метода положена идея линейного пересечения [66], согласно которой ширина трансекта близка к нулю. В рассматриваемом методе она имеет величину от 2 до 20 м в зависимости от состава и структуры фитоценозов. В процессе изучения одновременно составляется профиль и план трансекта, на которые наносят границы фитоценозов. Полигон–трансект создается для последующего многолетнего изучения динамики растительности и процессов рельефообразования.

Полные геоботанические описания выполняются последовательно вдоль всего профиля. Это трудоемкая операция, требующая значительных затрат времени. Тем не менее, она позволяет получить исчерпывающую информацию о растительности. Если территория, подлежащая описанию, больше стандартной пробной площади, то закладывается серия мелких площадок, но результаты фиксируются в одном бланке, что следует заранее предусмотреть. Идеальным считается обследование десяти площадок, заложенных на участке фитоценоза случайным образом. Независимо от количества выполненных описаний должен быть учтен весь видовой состав фитоценоза. Успех может быть гарантирован только при соблюдении этого условия.

На участке с заметным проявлением экзогенных процессов существенную роль в формировании растительных сообществ играет микрорельеф. С ним связаны экотопические различия на небольших пространствах. Так например, струйчатый размыв склонов сопровождается образованием эрозионных борозд, что снижает плодородие почв и увеличивает гидротермический контраст между размытой и неразмытой поверхностью склона. Длина отрезков градиентов факторов среды претерпевает изменения, которые ведут к изменению ширины экологических ниш, а последние, в свою очередь, провоцируют дрейф растений. Экотопическая мозаичность создает предпосылки к формированию горизонтальной и вертикальной структур растительных сообществ, их изучение вносит существенный вклад в общее познание индикаторной роли синтаксонов.

Полигон–трансект в формализованном виде представляет собой результат интеграции рельефа и растительности. Суть интеграции состоит в том, что под каждым элементом рельефа вдоль всего профиля проставляются количественные показатели участия видов в сложении фитоценозов. Итоговая модель представляет схему ординации вдоль тренда комплексного градиента среды.

Успех выделения индикаторов будет гарантирован, если синтаксоны, установленные по видовым отличиям, исключают друг друга таким образом, что ни один из них нельзя отнести к двум группам, то есть подмножества одного множества не должны содержать общих качеств. Когда за основание деления принята неопределенная диагностическая группа, граница между синтаксонами выглядит расплывчато, неясно. Согласно принципу континуальности, широкие перекрытия экологических амплитуд и рассредоточенность центров оптимумов вдоль градиентов среды приводит к тому, что сообщества переходят одно в другое гораздо чаще, чем разграничиваются. Сторонники флористической классификации рассматривают основные единицы иерархии – ассоциации – как «ядра», отграниченные достаточно четко [65]. Отсюда вытекает постулат: чем точнее выделен фрагмент градиента среды, сопряженный с процессами рельефообразования, тем определеннее будет группа диагностических видов растений синтаксона, центры оптимумов которых сближены. Такую точность обеспечивает использование метода полигон–трансекта, гарантирующего ординацию растительных сообществ и выявление участков градиента, на которых императивным фактором является определенный экзогенный процесс.

### Симфитоценоиндикация

Взаимодействие между фитоценозами и средой является настолько тесным, что фактически синтаксоны растительности – это единственный интегральный «образ», отраженный в ландшафте и экосистеме. Картирование растительности представляет собой наиболее эффективный метод выявления пространственного «экологического порядка». Эколого–флористическая классификация позволяет по комбинациям диагностических видов выделять и разграничивать гомогенные в фитоценоотическом отношении участки. Каждый такой участок, занятый одним растительным сообществом, однородный по набору и размещению видов, обладает также значительной экологической гомогенностью. С определенной достоверностью можно сказать, что совокупное действие факторов местообитания в его пределах повсюду теоретически одинаково. Провести границы между мозаикой сообществ можно только на основе установления диагностических блоков.

Для выявления равноценных местообитаний необходима параллелизация гомогенных сообществ, которую получают путем построения графических моделей полигон–трансект, выполненных для участков со сходными процессами рельефообразования. Основой сопоставления при этом всегда служит естественная растительность изучаемых ландшафтов. Информация о ней, как это указывалось выше, может быть получена при помощи метода фонового контроля.

Поскольку потенциальная растительность фоновых участков отражает современные условия местообитаний и необратимые антропогенные преобразования, то сведения о ней важны для разработки мероприятий по оптимизации ландшафтов с активными проявлениями ЭГП. При составлении индикационной карты следует принять во внимание следующие соображения:

1) необходимо учитывать степень воздействия ЭГП на растительность и по мере возможности отразить ее на карте;

2) для каждого региона нужно учитывать при выделении, проведении границ, типизации, выборе названия и последующем анализе всю мозаику сообществ, включая соотношения их площадей и взаимное расположение гомогенных исходных единиц.

Связь фитоценозов с определенными условиями экотопов позволяет проводить флористико–ценотическую типизацию и их экологическую интерпретацию. Растительность приобретает статус основного и наиболее различимого экологического признака пространственной топографии ландшафтов. Растительные сообщества, размещенные на разных отрезках сукцессионного тренда, объединяются относительно местообитания как экологически гомологичные ряды в сигма–ассоциации. Геотопы характеризуются «формами растительности» как растительно–географическими элементарными единицами, а геохоры – «растительно–мозаичными типами» [133, 134].

Симфитоценология основана на представлениях Р. Тюксена [цит. по 78], что сигма–синтаксоны это сумма всех встречающихся на достаточно гомогенной и достаточно большей площади растительных сообществ (синтаксонов), которые имеют определенное количественное соотношение и форму, то есть можно предположить, что сигма–синтаксон является топографическим выражением территориальных единиц или в понимании В.Б. Сочавы [95] – ценохорами.

Симфитосоциологическое направление развивает методический аспект установления сочетаний с использованием метода фитоценологических таблиц, но с заменой пробной площади на трансекту, а видов – на синтаксоны, роль которых выявляется при линейной таксации, отмечает Б.М. Миркин [62]. Симфитосоциологи в ходе обработки таблиц выделяют группы сходных профилей и далее, следуя в русле синтаксономического подхода, устанавливают ранги сигмет: сигма–ассоциация, сигма–союз, сигма–порядок, сигма–класс [122]. Название присваивается по одному или двум наиболее выраженным особенностям сигмет (обычно доминирующих) синтаксонов [78].

В предложенной картографами шкале масштабности выделены микро– (микросигметум, микросигмион, микросигметалиа, микросигметеа), мезо– и макросигметы [62, 78, 93]. Названия сигметам дают по ассоциациям, аналогичным дифференциальным видам [62], причем по своей природе мезосигметы – это экологические ряды, а микросигметы – динамические серии [78].



Хотя Б.М. Миркин [62] считает, что сигма-синтаксономия выглядит крайне переусложненной и трудно воспринимаемой, тем не менее общий подход ее очень перспективен для обоснования содержания легенды геоботанических карт и может повысить их информативность, особенно в плане фитоиндикации.

В рамках реализации подхода Р. Тюксена проведены работы по типизации растительных сообществ побережья Балтийского моря [136], ландшафтов Испании [130], Португалии [127] и береговых дюн Италии [114], мониторинг послепожарных восстановлений средиземноморских фитоценозов [132].

Всеобъемлющее рассмотрение проблем геосиндикации не входит в круг задач, обсуждаемых в данной работе, а касается только методологии и современного состояния фитоиндикации.

Ландшафты содержат информацию о природных условиях продолжительного отрезка времени, а растительный покров является индикатором существующих, сравнительно кратковременных условий окружающей среды. Вместе они объединяют важные характеристики, которые могут служить индикаторными признаками.

Решение индикаторных задач в ландшафтной индикации осуществляется на трех уровнях-масштабах: локальном (масштаб 1 : 10000 и больше), региональном (1 : 10000 – 1 : 100000) и глобальном (1 : 100000 и меньше) с использованием на первом уровне материалов аэросъемки, втором – аэро- и космосъемки, на третьем – космосъемки. Идентификация рисунка ландшафтов базируется на представлениях, что местообитания в значительной степени обеспечивают наличие и распределение других факторов, которые функционируют как единое целое, в связи с чем могут быть разделены на различного ранга единицы. В ландшафтной классификации J.A. Howard, C.W Mitchell [124] выделяются на глобальном уровне (макроуровне) ландшафтная зона, провинция, область и т.д., на региональном уровне (мезоуровне) – ландшафтная система, катена, фасет и на локальном (микроуровне) – ландшафтный ряд и другие, более мелкие единицы вплоть до фации.

Информация, полученная с помощью дистанционных методов, должна быть подтверждена наземными исследованиями. Только в этом случае можно получить надежные результаты. Выбор того или иного метода зависит в каждом конкретном случае от поставленной задачи и возможностей ее реализации.

### Выводы

Подводя итог рассмотрению современного состояния фитоиндикации, следует отметить, что нет абсолютно хороших и совсем плохих методов (табл. 4). В редких случаях перечисленные методы индикации работают на прогноз с очень высокой и низкой вероятностью, поэтому выбор метода всегда должен быть обоснован и подтвержден статистическими тестами. Не следует переоценивать интуицию, хотя роль ее очевидна и достаточно велика. Последовательность решения индикаторных задач должна быть всегда одной и той же: вначале установление общих закономерностей на качественном уровне – интуитивно (прединдикация), а затем индикация, как вероятностная количественная задача, исходящая из нуль-гипотезы, утверждающей отсутствие связи между индикатором и индикатором. Только доказав, что имеет право на жизнь альтернативная гипотеза, следует сделать определенные выводы. К сожалению, в странах СНГ большинство индикаторных исследований завершаются на уровне прединдикации, что создает хорошие предпосылки для логического завершения этих исследований и вероятностной оценки правильности выявленных закономерностей.

Разрешающая возможность методов фитоиндикации достаточно высокая, сферы приложения к выполнению различных практических задач самые разнообразные, от биоиндикации антропогенного воздействия до оценки глобальных изменений ландшафтов и экосистем (табл. 4).

Таблица 4

**Характеристика основных типов фитоиндикации**

Тип индикации	Уровни индикации	Индикаторы	Сфера приложения индикаторов	Вероятность прогноза
Аутиндикация	анатомо–морфологический	изменения анатомо–морфологических показателей	дендроиндикация, активный и пассивный мониторинг условий среды	высокая
	организменный	присутствие–отсутствие видов, обилие, продуктивность	активный и пассивный мониторинг условий среды	варьирует
	популяционный	возрастной и половой состав, жизненность	биоритмология, климатоиндикация, мониторинг антропогенных нагрузок	варьирует
Сининдикация	фитоценотический	доминанты, продуктивность, структура и состав фитоценозов	индикация условий экотопа, пассивный мониторинг	варьирует
	синтаксономический	синтаксоны	индикация условий среды и процессов рельефообразования	высокая
симфитоцено–индикация	локальный	сигма–синтаксоны (сочетание мозаики растительности и форм рельефа)	картографирование растительности и условий. Экологическая оценка среды.	высокая
	региональный			высокая
	глобальный	ландшафтное планирование	высокая	

**Список литературы**

1. Агбальянц Э.А. Геоботаническая индикация миграции солей на Устюрте // Узб. биол. ж. – 1984. – №3. – С. 34-40.
2. Акжигитова Н.И. Экологическая классификация галофитов // Докл. АН Уз.ССР. – 1981. – №10. – С. 58-60.
3. Акжигитова Н.И. Галофильная растительность Средней Азии и ее индикационные свойства. – Ташкент: ФАН, 1982. – 190 с.
4. Алахвердиев Ф.Д. Фитоиндикация ранних стадий засоления в тростниковых плавнях Кизлярского залива // Экология. – 1987. – № 6. – С. 67-68.
5. Апаля Д.К. Выделение ассоциаций по индикаторным биогруппам // Методы выделения растительных ассоциаций. – Л.: Наука, 1971. – С. 38-51.
6. Апаля – Шиндле Дз. Об индикаторных биоэкогруппах // Теоретические вопросы фитоиндикации. – М.: Наука, 1971. – С. 37-43.
7. Арманд А.Д. Обратная связь и саморазвитие рельефа // Количественные методы в геоморфологии. – М.: Географгиз, 1963. – С. 49-63.
8. Атаев Э.А. Экологические ряды растительных сообществ и их индикационное значение в предгорной равнине Западного Копетдага // Изучение растительности Туркмении. – Ашхабад: Ылым, 1975. – С. 29-32.
9. Атаев Э.А. Связь растительных сообществ возвышенности Кюки (Юго–западный Туркменистан) с некоторыми эдафическими условиями // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. н. – 1976 – №1. – С.81-83.

10. Атаев Э.А. Растительность как индикатор литологических и геохимических условий возвышенности Сырт–Яйла (Юго–западный Туркменистан) // Изв. АН Туркм.ССР. Сер. биол. н. – 1977 – №5 – С.34-39.
11. Атаев Э.А., Бердыев Б.Б. Фитоиндикация районов проявления современной тектонической активности на предгорной равнине Кюрен–Дага // Экология. – 1974. – № 6. – С. 76-78.
12. Биоиндикация загрязнения наземных экосистем: Пер. с нем. / Под ред. Р. Шуберта. – М.: Мир, 1988. – 350 с.
13. Большакова Т.А. Эколого–биологическая структура солеросово–сарсазановой ассоциации южной части Арабатской стрелки // Тр. Никитск. ботан. сада. – 1986. – Т. 98. – С. 62-77.
14. Бондарев Л.Г. Вечное движение. – М.: Мысль, 1974. – 158 с.
15. Брундза К.В. Проблемы и задачи фитоиндикации наших дней // Индикация природных процессов и среды. – Вильнюс, 1976. – С. 6-9.
16. Бурцева Е.И., Кононов К.Е., Розенберг Г.С. Статистический анализ растительности лугов поймы реки Лена. II. Геоботаническая индикация // Научные докл. высш. шк. Биол. науки. – 1979. – №6. – С. 132-139.
17. Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. – Т.1. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1972. – С. 7-83.
18. Вейсов С.К. Индикация изменений обводненности ландшафта по растительным сообществам // Экономо–географические аспекты особенностей пустынь: Тез. докл. 16 науч.–практ. конф. мол. ученых и спец. ин–та пустынь АН Туркм.ССР. – Ашхабад, 1987. – С. 9-11.
19. Введение в индикационную геоботанику. – М.: Изд–во МГУ, 1962. – 227 с.
20. Викторов С.В. Индикация природных процессов // Теоретические вопросы геоботаники. – Л.: Наука, 1971. – С. 62-70.
21. Викторов С.В. Растительность как индикатор литологических условий в горах Кум–Булак и Терменбес (Северное Приаралье)// Бюл. Моск. о–ва испыт. природы. Отд. биол. – 1975. – Т.80, №2. – С. 92-94.
22. Викторов С.В. Растительные индикаторы линз подземных пресных вод в ущелье Касарма (Юго–восточный Устюрт) // Изв. Всес. географ. о–ва. – 1976. – Т.108, №6. – С. 566-568.
23. Викторов С.В. Фитоиндикация в работах русских геоботаников конца XIX – начала XX века // Биогеография и индикационные исследования. – М., 1977. – С. 16-17.
24. Викторов С.В. Связи растительности с литологическими условиями в песках Тюе–Су (равнинный Мангышлак) // Изв. Всес. геогр. о–ва. – 1980. – Т.112, №4. – С. 347-356.
25. Викторов С.В. Пески Картпайкум (Устюрт) и индикационное значение их растительности // Проблемы освоения пустынь. – 1982. – №3. – С. 49-52.
26. Викторов С.В. Фитоценозы и геологические тела // Эколого–ценотические и географические особенности растительности. К 100–летию В.В. Алехина. – М., 1983. – С. 15-27.
27. Викторов С.В., Востокова Е.А. Основы индикационной геоботаники. – М.: Госгеолиздат, 1961. – 87 с.
28. Викторов С.В., Ремезова Г.Л. Индикационная геоботаника: Учебн. пособ. – М.: Изд–во Моск. ун–та, 1988. – 168 с.
29. Викторов С.В., Чикишев А.Г. Ландшафтная индикация. – М., 1985. – 96 с.
30. Викторов С.В., Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д. Введение в индикационную геоботанику. – М.: Изд–во МГУ, 1962. – 227 с.
31. Викторов С.В., Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д. Ландшафтно–индикационные исследования на современном этапе // Ландшафтная индикация для рационального использования природных ресурсов. – М., 1988. – С. 3-11.
32. Викторов С.В., Лясовская Л.М., Утепбергенов Ж. К методике составления индикационно–социоэкологических карт пустынь // Вопросы географии. – 1980. – Вып. 114. – С. 51-58.

33. Вышивкин Д.Д. Современное состояние проблем галоиндикации // Ландшафтная индикация для рационального использования природных ресурсов. – М.: Наука, 1988. – С. 122-131.
34. Вянкус З. Растительные сообщества как индикаторы некоторых особенностей ландшафта в условиях холмисто–моренного рельефа // Индикация природных процессов и среды. – Вильнюс, 1976. – С. 40-41.
35. Голубев В.Н. Морфологические признаки растений как индикаторы условий среды // Теоретические вопросы фитоиндикации. – М.: Наука, 1971. – С. 137-142.
36. Голубев В.Н., Корженевский В.В. Новинка геоботанического моделирования / Рец. Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. – М.: Наука, 1984. – 240 с. // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1985. – Т. 73, Вып. 5. – С. 140-142.
37. Голубев В.Н., Сова Т.В. Ритмика цветения растительных сообществ Керченского полуострова Крыма // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1988. – Т. 93, Вып. 3. – С. 77-87.
38. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природные процессы в высокогорьях. – М.: Наука, 1985. – 208 с.
39. Демянова Е.И., Пономарева А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Ботан. ж. – 1979. – Т. 64, № 7. – С. 1017-1024.
40. Джафаров М.И., Бабаева АД. Экологическая оценка почвы и связь между почвой и растительным покровом // Изв. аграр. науки. – 2005. – Т. 3, № 3. – С. 90-92.
41. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 182 с.
42. Динамическая геоморфология / Под. ред. Г.С. Ананьева и др. – М.: МГУ, 1992. – 448 с.
43. Заугольнова Л.В., Жукова А.А., Комарова А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 184 с.
44. Иванова Р.Д. Влияние гидрологического режима в зоне подтопления Саратовского водохранилища на анатомо–морфологическое строение некоторых сложноцветных // Тр. Комплексн. экспедиции Саратовского ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Вып. 5. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1975. – С. 33-44.
45. Илюшина М.Т. Растительность как показатель динамики некоторых гидрогеологических условий в депрессиях обсыхающих озер Барабинской низменности // Водный обмен в основных типах растительности СССР как элемент круговорота вещества и энергии. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 319-325.
46. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Ботан. ж. – 1977. – Т. 62, № 10. – С. 1441-1445.
47. Исаченков В.А. Влияние рельефа и геологического строения на растительный покров северо–запада Русской равнины // Растительный покров Псковской области и вопросы его охраны. – Л.: Наука, 1983. – С. 3-7.
48. Казанкин А.П. Продуктивность фитоценозов и денудация на континентах // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1986. – № 2. – С. 309-314.
49. Корженевский В.В. Об одном простом способе интерпретации экологических шкал // Экология. – 1990. – № 6. – С. 60-63.
50. Корженевский В.В. Об индикации процессов рельефообразования // Новые подходы к структурно–динамическим исследованиям геосистем: Тез. докл. респ. науч.–прак. конф. Татарского филиала Геогр. об-ва СССР, май 1989. – Казань, 1989. – С. 42-44.
51. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Методические рекомендации по фитоиндикации современных экзогенных процессов. – Ялта: Изд-во ГНБС, 1987. – 41 с.
52. Корженевский В.В., Розенберг Г.С. Использование методов распознавания образов для индикации химических элементов почв по растительности // Укр. ботан. ж. – 1986. – Т. 43, № 2. – С. 62-65.
53. Корженевский В.В., Волкова Т.А., Клюкин А.А. О синтаксономическом положении растительности пляжей и формирующихся дюн азовского побережья Керченского полуострова // Ботан. ж. – 1984. – Т. 69, № 11. – С. 1462-1467.

54. Краснянский Ф.Г., Литвинская С.А. Влияние экспозиций и крутизны склонов на видовой состав растительности в районе хребта Облиго бассейна р. Пщады. – Краснодар, 1978. – 8 с. – Деп. в ВИНТИ 14.09.78 г., № 3022 – 78.
55. Кузьмичев А.И., Антонов И.С. Эколого–топографические ряды растительности эрозионных форм рельефа северного склона Черниговщины // Укр. ботан. ж. – 1982. – Т. 32, № 2. – С. 217-219.
56. Кузьмина И.В., Шевченко Л.А. Гидроиндикационные исследования на облесенных болотах лесной зоны // Водный обмен в основных типах растительности СССР как элемент круговорота вещества и энергии. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 315-319.
57. Лехатинов А.М. Дендрохронологические методы прогнозирования экзогенных рельефообразующих процессов // Климат, рельеф и деятельность человека. – М., 1981. – С. 248-254.
58. Лясовская Л.М. Геоботаническая индикация гипсоносности почв и подпочв Каракалпакского Устюрта // Вестник Каракалпакского филиала АН УзССР. – 1982.– № 1. – С. 15-17.
59. Лясовская Л.М. Растительные индикаторы некоторых инженерно–геологических условий Каракалпакского Устюрта // Изучение природных условий и его прикладные аспекты. – М., 1985. – С. 34-37.
60. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
61. Миркин Б.М. Еще раз о континууме в растительности // Тез. докл. симп. «Перспективы теории фитоценологии», Лаэлату–Пухту, 16–20 мая 1988. – Тарту. –1988. – С. 34-40.
62. Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун–Бланке // Итоги науки и техники. Сер. Ботан. ВИНТИ.– 1989. – Т. 9. – С. 1-128.
63. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Градиентный анализ растительности // Успехи соврем. биологии. – 1983. – Т. 95, Вып. 2. – С. 304-318.
64. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Факторный анализ в фитоценологии. I. Общая характеристика модели // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки.–1977. – № 12. – С. 121-126.
65. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
66. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 133 с.
67. Миркин Б.М., Карпов Д.Н., Максимова О.А. Оценка среды по растительности с использованием групповых индексов // Ботан. ж. – 1976. – Т.61, №12. – С. 1709-1719.
68. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Бурцева Е.А. Факторный анализ в фитоценологии. II. Сравнение ведущих факторов // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1978. – № 4. – С. 136-143.
69. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Факторный анализ в фитоценологии. IV. Приложение к классификации растительности // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1979. – № 2. – С. 102-106.
70. Миркин Б.М., Коротков К.О., Морозова О.В., Наумова Л.Г. Что такое класс в системе Браун–Бланке? // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол.– 1984.– Т. 89, Вып. 3.– С. 69-79.
71. Микляева И.П., Швергунова Л.В. Использование флористического состава луговых сообществ для индикации их современного состояния // Ландшафтная индикация для рационального использования природных ресурсов. – М., 1988. – С. 157-163.
72. Михайлова Н.Ф. Об оценке почвозащитных свойств растений на основе биоморфологических показателей // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений: Материалы конф. к 80–летию со дня рождения А.А. Уранова, 27–29 янв. 1981. – М., 1981. – С. 69-73.
73. Михайлова В.А. Растительность оврагов Башкирского Предуралья и возможность ее использования для оценки интенсивности процессов линейной эрозии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Башкир, гос. ун-т – Уфа, 2000. – 16 с.

74. Мусина Л.С. Почки травянистых сложноцветных – индикаторы погодных условий // Погода и хозяйство Чечено–Ингушской АССР (Грозный). – 1989. – № 5. – С. 113-116.
75. Мяло Е.Г., Горяинова И.Н. Растительность речных долин как индикатор гидрологических условий на тектонически активных участках (на примере Подуральского плато в Прикаспийской низменности // Водный обмен в основных типах растительности СССР как элемент круговорота веществ и энергии. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 325-331.
76. Мяло Е.Г., Горяинова И.Н. Особенности динамики растительного покрова на участках проявления некоторых природных процессов // XXIII Международ. геогр. конгресс. Москва, 1976. Секц. 4. – М., – 1976. – С. 21-25.
77. Мяло Е.Г., Горяинова И.Н. Современные проблемы геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Сер. Биогеография ВИНТИ. – М., 1980. – Т. 3. – С. 22-56.
78. Наумова Л.Г., Гоголева П.А., Миркин Б.М. О симфитоценологии // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1987. – Т.92, № 6. – С. 60-72.
79. Немцов М.И. Жизненные формы растений, их учет и значение при почвенных исследованиях // Докл. Моск. с-х акад. им. К.А. Тимирязева. – 1963. – Вып. 83. – С. 382-388.
80. Новоселова И.В. Растительность как индикатор гидрогеологических условий в Актюбинском Приуралье // Водный обмен в основных типах растительности СССР как элемент круговорота вещества и энергии. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 309-315.
81. О возможности использования геоботанических данных при крупномасштабном картировании активных разломов / Шаталов Н.Н., Верховцев В.Г., Сиренко В.А., Шаталов А.Н. // Доп. Нац. АН Украины. – 2000. – № 1. – С. 128-131.
82. Одум Ю. Экология. Т.1. – М.: Мир, 1986. – 328 с.
83. О методе многомерного анализа соотношения растительности с экологическими факторами / Семкин Б.И., Петропавловский Б.С., Кошкарев А.В., Варченко Л.И., Усольцева Л.А. // Ботан. ж. – 1986. – Т. 71, № 9. – С. 1167-1181.
84. Поздняков А.В., Черванев И.Г. Самоорганизация в развитии форм рельефа. – М.: Наука, 1990. – 207 с.
85. Проблемы теоретической геоморфологии / Ю.Г. Симонов, Д.А. Тимофеев Г.Ф., Уфинцев и др. – М.: Наука, 1988. – 257 с.
86. Работнов Т.А. Рец.: Грайм Дж. Стратегия жизни растений и динамика растительности. – Чичестер и др.: Джон Вилли и сыновья, 1979 // Новые книги за рубежом. – 1981 а. – № 3. – С. 30-32.
87. Работнов Т.А. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1986. – Т. 91, № 3. – С. 3-18.
88. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 160 с.
89. Раменский Л.Г. Избранные работы. – Л.: Наука, 1971. – 334 с.
90. Розенберг Г.С. Сравнение различных методов экологического прогнозирования. Прогноз структуры экосистем (на примере геоботанической индикации) // Экология. – 1980. – № 4. – С. 5-12.
91. Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. – М.: Наука, 1984. – 265 с.
92. Розенберг Г.С., Феклистов П.А. О прогнозировании прироста сосны и ели методами регрессионного анализа // Лесн. ж. – 1981. – № 2. – С. 18-21.
93. Синтаксономия и симфитоценология растительности аласов Центральной Якутии. / Гоголева П.А., Кононов К.Е., Миркин Б.М., Миронова С.И. – Иркутск: Изд-во Ирк. ун-та, 1987. – 176 с.
94. Соломещ А.И. Факторный анализ рудеральной растительности // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1988. – № 5. – С. 76-82.
95. Сочава В.Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. – Л.: Наука, 1972. – С. 3-18.
96. Сушеня В.А. Внутриландшафтная структура растительного покрова и ее индикационное значение // Ландшафтная индикация и ее использование в народном хозяйстве. – М., 1981. – С. 56-73.

97. Сымпилова Д.П., Сосорова С.Б., Фролова Г.В. Индикаторная роль растительности ландшафтов района дельты р. Селенги // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. Улан-Удэ, 7–10 сент. 2004.– Улан-Удэ, 2004. – С. 48-49.
98. Толстых Е.А., Клюкин А.А. Методика измерения количественных параметров экзогенных геологических процессов. – М.: Недра, 1984. – 117 с.
99. Турманина В.И. Использование некоторых морфолого–анатомических особенностей деревьев для индикации склоновых процессов // Теоретические вопросы фитоиндикации. – М.: Наука, 1971. – С. 151-154.
100. Турманина В.И. Опыт составления фитоиндикационных схем для горных районов // Вопр. соврем. фитогеографии. – М., 1975. – С. 14-17.
101. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
102. Утепбергенов Ж. Растительные индикаторы некоторых почвенных условий в бессточных впадинах Устюрта // Вест. Каракалпакского филиала АН УзССР. – 1982. – № 1. – С. 11-15.
103. Цыганов Д.Н. Системы экоморф и индикация основных экологических режимов местообитаний // Экология. – 1976. – № 6. – С. 15-22.
104. Швыряева А.М. Перспективы использования синузального строения фитоценозов для индикационных целей // Теоретические вопросы фитоиндикации. – М.: Наука, 1971. – С. 44-50.
105. Шеко А.И. Закономерности формирования и прогноз селей. – М.: Недра, 1980. – 296 с.
106. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
107. Alestalo J. Dendrochronological interpretation of geomorphic processes // Fennia. – 1971. – Vol. 105. – P. 140.
108. Alestalo J. The dendrochronology of accumulation processes // Ann. acad. sci. fenn. – 1987. Ser. A3, N 145. – P. 67-77.
109. Allee Ph., Deneffe M., Lia Coma del Tech. Un exemple de ravinement protohistorique dans les Pyrenees orientales // Bull. Assoc. Geogr. Fr. – 1989. – Vol. 66. N 1. – P. 57 – 72.
110. Braun–Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde – 3. Aufl. – Wien, N.–Y., 1964. – 865 s.
111. Carleton T.J. Residual ordination analysis: a method for exploring vegetation–environment relationships // Ecology. – 1984. – Vol. 65, N2. – P. 469-477.
112. Ciric M. Neka zapazanja o vegetaciji kao indikatoru zemljisnih svojstva // Zemljiste i biljka. – 1965. – T. 14, N 2. – S. 201-210.
113. Corona E. La dendrocronologia Italia: situazione e applicazioni // Inform. bot. ital. – 1987. – V. 19, N 1. – P. 67-76.
114. Donnees sur la vegetation maritime des cotes meridionales de l’Ile de Chypre (Plages, Dunes, Lacs Sales et Falaises) / Gehu Jean–Marie, Costa M., Biondi E., Peris J.B., Arnold N. // Doc. phytosociol. – 1984. – V. 8. – P. 343-364.
115. Duke J.A. Perennial weeds as indicators of annual climatic parametrs // Agr. Meteorol. – 1976. – Vol. 16, N 2. – P. 291-294.
116. Eberhardt Robert W., Latham Roger Eari. Relationships among vegetation, surficial geology and soil water content at the Pocono mesic till barrens // J. Torrey Bot. Soc. – 2000. – Vol. 127, N 2. – С. 115-124.
117. Estudio ecologico de la vegetacion de ecotono («vera») de la reserva biologica de Donana (Huelva). II. Tipificacion ecologica de las comunidades vegetales / Merino J., Ramirez D.L., Sancho R.F., Torres M.A. // An. edafol. y agrobiol. – 1980. – V. 39, N 11 – 12. – P. 1879-1894.
118. Filinski J.B. Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer deciduous woody plants // Vegetatio. – 1980. – V. 43, N 1 – 2. – P. 23-38.
119. Fosberg F.R. Vegetation and geologist // Trop. Ecol. – 1965. – Vol. 6, P. 3-18.
120. Frank D., Klotz S. Biologisch–okologische Daten zur Flora DDR // Wiss. Beitr. M. – Luther–Univ. Halle–Wittenberg. – 1988. – N 35. – S. 1-103.

121. Freeman D.C., McArthur E.D. The relative influences of mortality, nonflowering, and sex changes in the sex ratios of six *Atriplex* species // *Bot. Gaz.* – 1984. – Vol. 145, N 3. – P. 1077-1089.
122. Gehu J.M. Le concept de sigmassociation et son application a l'étude du paysage vegetal des falaises atlantiques francaises // *Vegetatio.* – 1977. – Vol. 34, N 2. – P. 117-125.
123. Grubb P.J. The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistence of plant populations at the regional and local scales // *Ann. zool. fenn.* – 1988. – Vol. 25, N 1. – P. 23-36
124. Howard J.A., Mitchell C.W. Phytogeomorphic classification of the landscape // *Geoforum.* – 1980. – Vol. 11, N 2. – P. 85-106.
125. Hundt R. Phytozonosen als Indikatoren für die Standort – veränderung im Unstrut – Ruckhaltebecken bei Strausfurt durch den periodischen Wasserstau // *Hercynia.* – 1981. – Bd. 18, N 2. – S. 105-133.
126. Orloci L. An algorithm for predictive ordination // *Vegetatio.* – 1980. – Vol. 42, N 1 – 3. – P. 23-25.
127. Peinado L.M. Ensayo sinfitosociológico sobre la vegetación de Ciudad Real (España) // *Rev. biol. (Port.).* – 1983. – 1984. – V. 12, N 3-4. – P. 507-517.
128. Prosser I.P., Melville M.D. Vegetation communities and the empty pore space of soils as indicators of catchment hydrology // *Catena.* – 1988. – Vol. 15, N 5. – P. 393-405.
129. Rijmenams J. Een mathematische methode ter beschrijving van de relaties tussen bodem en vegetatie // *Agricultura.* – 1982. – V. 30, N 1. – P. 37 – 63.
130. Rivas M.S. Sinfitosociología, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal // *Ann. Inst. bot. Cavanilles.* – 1976. – V. 33. – P. 179-188.
131. Rot Byron W., Naiman Robert J., Bilby Roberts E. Stream channel configuration landform and riparian forest structure in the Cascade Mountains, Washington // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* – 2000. – Vol. 57, N 4. – P. 699-707.
132. Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires / Diaz-Delgado Ricardo, Lloret Francisco, Pons Xavier, Terradas Jaume. // *Ecology (USA).* – 2002. – Vol. 83, N 8. – P. 2293-2303.
133. Schlüter H. Geobotanisch-vegetationsökologische Grundlagen der Natyrraumerkundung und – kartierung // *Petermanns geogr. Mitt.* – 1981. – Bd. 125, N 2. – S. 73-82.
134. Schlüter H. Vegetation-ecological characterization and evaluation of natural regions and landscape units // *Ecologia.* – 1987. – Vol. 6., N 3. – P. 283-293.
135. Sykora L. Rosliny v geologickem // *Ces. Ak. VED. Sekce geol. – geogr.* – Praha, 1959. – 323 s.
136. Thannheiser D. Synsoziologische Untersuchungen an der Küster vegetation // *Abh. Westfäl. Mus. Naturk.* – 1986. – Bd. 48, N 2 – 3. – S. 229-22.
137. Venable D.L., Brown J.S. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments // *Amer. Natur.* – 1988. – Vol. 131, N 3. – P. 360-384.
138. Vertes F. Role diagnostic de la phytosociologia pour une evaluation scientifique de la valeur pastorale d'un territoire // *Colloq. phytosociol.* T. 15. – Berlin, Stuttgart, 1988. – S. 667-674.
139. Whittaker R. Direct gradient analyses: techniques / *Handbook of vegetation science.* Pt. 5. Ordination and classification. – The Hague: Dr. Junk., 1973. – P. 9-31.
140. Whittaker R. Direct gradient analyses: results / *Handbook of vegetation science.* Pt. 5. Ordination and classification. – The Hague: Dr. Junk., 1973. – P. 35-51.
141. Whittaker R.H., Gauch H.G.J. Evaluation of ordination techniques // *Handb. Vegetat. – Sci.* Part. 5. – Ordination and classific. Commub. – The Hague, 1973. – P. 287-321.
142. Wilson E.A., Sauer E.K. Vegetation indicators for terrain evaluation in a prairie environment // *Can. Geotechn. J.* – 1977. – Vol. 14, N 4. – P. 445-465.