

УДК 581.553

ПЕТРОФИТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ЕЕ КЛАССИФИКАЦИЯ

© 2011 Н.А. Гречушкина*

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти (Россия)

Поступила 19 августа 2010 г.

Публикуемая работа представляет собой обзор литературы по растительности каменистых местообитаний и ее классификации на основе подхода Браун-Бланке. Приведены основные высшие синтаксоны петрофитных сообществ, описанные для территорий Западной Европы и части стран бывшего СССР.

Ключевые слова: петрофитные сообщества, синтаксономия.

Grechushkina N.A. *The petrophyte vegetation and its classification.*

This is the review of the literature on vegetation of rocky habitats and its classifications on the basis of the Braun-Blanquet approach. The basic higher syntaxa of the petrophyte communities described for territories of the Western Europe and a part of the countries of the former USSR are given.

Key words: petrophyte communities, syntaxonomy.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕТРОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Растительность скалистых и каменистых местообитаний, широко распространенных во всех горных системах, отличается очень большим разнообразием и исключительной пестротой состава. На этом основании некоторые ученые (Голубев, Сазонов, 1989; Волкова, 1995) отрицают возможность и целесообразность выделения особого «петрофитного» типа растительности, а предлагают считать данные сообщества петрофитными вариантами разных типов кустарниковой и травяно-полукустарничковой растительности.

Однако большинство ботаников, учитывая своеобразие этих фитоценозов и общую адаптированность растений каменистых местообитаний к специфическим условиям среды, проявляющуюся в общности морфологических, биологических и физиологических приспособительных признаков, считают необходимым выделять их в один тип петрофитной растительности (петрофитон) либо в несколько близких флороцено типов (Долуханов, 1969; Гагнидзе, Шетекаури, 1988; Цинцадзе, Шетекаури, 1990; Шетекаури, 2001).

В составе петрофитной растительности того или иного региона обычно выделяют три флороцено типа: растительность скал, растительность осыпей и растительность обнаженных склонов (Поплавская, 1948 а; Цинцадзе, Шетекаури, 1990; Сергеева, 1991). Первые две группы нередко, особенно во флористических

* Гречушкина Наталья Александровна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: grenat1976@yandex.ru

исследованиях (Харадзе, 1960; Шхагапсоев, 1987; Шхагапсоев, Абрамова, 1987; Гагнидзе, Шетекаури, 1988; Шетекаури, 1989; Магомедова, Абачев, 2002; Онипченко, 2002; Ермошкин, 2004; Шхагапсоев и др., 2006), объединяют в единый скально-осыпной флороценотический комплекс.

Флористическое ядро фитоценозов скал, осыпей и обнажений составляют растения-петрофиты. По мнению В.Н. Голубева (1982), эта экологическая группа исторически сложилась в свободных от растительности местах обитания. Петрофиты приспособились к единичному или групповому произрастанию без затенения со стороны других растений и без воздействия опада и дернины. Автор отмечает, что эколого-биологические свойства петрофитов (исключительная выносливость, способность прорасти и поддерживать жизнедеятельность в крайне неблагоприятном режиме экологических факторов) обеспечивают им внеконкурентное развитие в экстремальных условиях. Петрофиты являются пионерами в освоении первично свободных горных пород и создают среду для поселения других видов. Иногда в качестве синонима термина «петрофит» дается название «литофит» (Рубцов и др., 1961; Цинцадзе, Шетекаури, 1990; Gravendeel et al., 2004), хотя, как правило, последний термин употребляется в более узком смысле для обозначения растений, живущих непосредственно на камнях и в их трещинах при минимальном количестве мелкозема. Петрофитные виды обычно подразделяют на две группы: облигатные петрофиты и факультативные петрофиты. Вторую группу А.Г. Долуханов (1969) предложил называть «петроадаптантами», но этот термин широкого признания не получил.

Я.П. Дидух (1992), вслед за Г.М. Зозулиным (1973), выделяет особую петрофитно-фриганоидную свиту растительности, представленную облигатными петрофитами, центр видообразования которых находится главным образом в Средней, Передней и Малой Азии. Ее обособление и развитие связано с альпийским орогенезом (обусловившим формирование экониш аридного типа и карбонатность субстратов), однако процессы видообразования продолжаются и в настоящее время.

Тезис об активном протекании видообразовательных процессов в экстремальных экологических условиях подтверждается фактом концентрации эндемиков на скалах и обнажениях (Гребенщиков, 1966; Сохадзе, 1981; Шведчикова, 1982; Абрамова, Шхагапсоев, 1984; Гагнидзе, Шетекаури, 1988; Горчаковский, 2000; Адзинба, 2005; Tomaselli, Rossi, 1989; Valachovič, 1990; Wiser, 1994; Tribsch, 2004). Высокое разнообразие физико-геохимических условий и соответствующее разнообразие экологических ниш способствует, особенно при географической изоляции этих экотопов, видообразованию, закреплению возникших новых форм, отсутствию конкуренции, оседанию и сохранению здесь представителей растительности различного генезиса и возраста (Сохадзе, 1982).

В качестве важных условий эндемичного видообразования выдвигаются высокая мощность светового потока, контрастный температурный режим и режим влажности, ветер, обрывистость склонов (Lakušič, 1987; Lovric, 1987; Baskin J., Baskin C., 1998). Однако главным фактором большинство ботаников все же признает влияние подстилающей породы. Как утверждает А.Г. Долуханов (1969), удельный вес эндемичного элемента в группе растений, более или менее безразлично относящихся к химизму субстрата своих местообитаний, во много раз

меньше, чем среди растений, проявляющих избирательность в этом отношении. Особую группу среди редких и эндемичных видов составляют реликты, которые, как правило, занимают экониши с неустойчивым состоянием, в том числе каменистые обнажения, избегая таким образом конкуренции со стороны видов, формирующих сообщества зонального типа (Дидух, 1988, 1992; Адзинба, 2004).

Наиболее тесное соприкосновение растений с материнской породой происходит на скалах. Условия произрастания на них растений своеобразны и сложны. Широкая амплитуда колебаний температуры в течение суток, неоднородность увлажнения скал, влияние направления господствующих ветров, непосредственность воздействия физических и химических свойств горных пород – все это создает особые условия существования и наряду с биоэкологическими особенностями растений определяет богатый и многообразный флористический комплекс данного экотопа (Привалова, 1956; Станюкович, 1960).

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СКАЛ

Скалы обычно покрыты чрезвычайно разреженной растительностью, представленной группировками облигатных или факультативных петрофитов. Растения, произрастающие в расщелинах скал, получили название хазмофитов (Быков, 1983).

Скалистые местообитания широко распространены во всех горных массивах Земли (Волкова, 1995), встречаются они и на равнинах, но, как отмечает Н.К. Шведчикова (1982), наиболее характерны для Древнего Средиземья, где скалистость и каменистость горных склонов способствует необычайному расцвету скальной флоры.

Скалы представляют собой первичные местообитания, на которых сначала поселяются пионерные лито-микроорганизмы, водоросли, затем лишайники и лишь после этого мхи, папоротники, голосеменные и цветковые растения (Магакьян, 1941; Гаджиев, Эфендиев, 1977; Стебаев, Пивоварова, 1992; Garty, Benyamini, 1990). Определенная роль в заселении скал, особенно на берегу моря, принадлежит птицам (Талиев, 1910; Guitián J., Guitián P., 1989). Процессы развития растительности на обнажениях скал подробно изучал А. А. Ниценко (1951, 1962). Он указывает: «Изучение процессов зарастания новых субстратов представляет ... большой теоретический интерес, так как проливает свет на закономерности смен растительного покрова вообще и его формирование на новых территориях в частности. Интересно установить, насколько на первых стадиях зарастания выражена специфика растительного покрова, связанная с определенными условиями, а насколько, наоборот, начальные фазы в разных условиях среды сближены благодаря наличию ядра общих пионерных видов с широкой амплитудой» (с. 16, 1962).

А.Г. Долуханов (1969), также занимавшийся этой проблемой, отмечает, что на плотных, еще не поддавшихся разрушению обнажениях растений очень мало, но по мере появления трещин, углублений, уступов и т.п. они довольно полно используются растительностью. Степень выветривания скальной поверхности в качестве главного фактора, определяющего характер растительности, называют и другие исследователи (Nuzzo, 1996).

В качестве условий, влияющих на состав хазмофитных сообществ, приводятся также высота над уровнем моря, климатические факторы, величина выходов скал,

характер материнской породы, экспозиция, угол наклона, ширина трещин и уступов, мощность аккумулярованного слоя почвы и т. д. (Гаджиев, Эфендиев, 1977; Focquet, 1982; Codogno et al., 1984; Tomaselli, Rossi, 1989; Funes, Cabido, 1995). Хотя, как указывают М. Tomaselli и G. Rossi (1989), геоморфологические факторы в большей степени воздействуют на структуру растительности, чем на флористический состав.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОСЫПЕЙ

Растительность осыпей, благодаря своей специфичности и широкой распространенности соответствующих местообитаний во всех горных странах, привлекала внимание многих ботаников и на сегодняшний день достаточно хорошо изучена в большинстве регионов Европы. Для ее обозначения иногда используются термины «гляреофитон» (Шхагапсоев, 1988; Голубев, Сазонов, 1989) или «подвижный петрофитон» (Голубев, 1992; Голубев, Голубева, 1992). Своеобразие растительности осыпей, обусловленное экстремальностью условий обитания, позволяет говорить о так называемом «феномене осыпей» (Корженевский, 1992; Somson, Baudiere, 1987; Valachovič, 1990).

Осыпи представляют собой не очень благоприятную среду для поселения растений и формирования ценозов. Основными ограничивающими факторами являются подвижность субстрата, отсутствие почвенного покрова и глубокое расположение мелкозема, большие колебания температурных показателей в суточном и годовом циклах, особый водный режим и т. д. (Джураев, 1975; Гагнидзе, Шетекаури, 1988; Шхагапсоев, 1988; Kosiński, 1994). Осыпи сильно варьируют по степени подвижности, гранулометрическому составу, типу горной породы, из которой они сложены, мощности слоя коллювия и другим параметрам (Долуханов, 1969; Kosiński, 1994). На особенности водного режима осыпей, который даже в условиях аридного климата делает возможным произрастание, как типичных ксерофитов, так и мезофитов, обратил внимание еще П.А. Баранов (1925) в своем классическом исследовании растительности каменистых осыпей Средней Азии. Большая влажность субстрата по сравнению с соседними склонами отмечается и другими исследователями (Магакьян, 1947; Джураев, 1975; Гагнидзе, Шетекаури, 1988; Голубев, 1992).

Осыпи как изначально свободные от растительности субстраты создают простор для поселения видов, не выдерживающих конкуренции на более выгодных местообитаниях (Valachovič, 1990). С другой стороны, жесткие условия существования приводят к экотопическому отбору, который могут выдержать лишь немногие жизненные формы (Шхагапсоев, 1988; Цинцадзе, Шетекаури, 1990). В результате на осыпях сложились высокоспециализированные сообщества видов, генотипически и фенотипически приспособленных к обитанию в данных условиях среды и обладающих особыми жизненными стратегиями (Valachovič, 1990). Основными типами адаптации являются: эффективные способы распространения, способность к быстрому возобновлению после засыпания, засухоустойчивость, различные формы роста и т. д. (Kosiński, 1994). Экологические и биоморфологические приспособления растений к подвижному щебнисто-каменистому субстрату и периодическому засыпанию надземных побегов описаны в работах П.А. Баранова (1925), Г.И. Поплавской (1948 б), А.П.

Стешенко (1974), А.Д. Джураева (1974, 1975), С.Х. Шхагапсоева (1988), В.Н. Голубева (1992), В.Н. Голубева, И. В. Голубевой (1992) и других авторов.

На основании представлений о том, что в результате экотопического отбора каждый вид занял на осыпях свою экологическую нишу, неоднократно предпринимались попытки подразделить гляреофиты на экологические группы в зависимости от формы роста и характера воздействия на осыпную среду (Магакьян, 1947; Джураев, 1975; Ellenberg, 1986; Kosiński, 1994). По сути дела, экологические группы соответствуют определенным стадиям зарастания (фитоценогенеза) осыпей. Ход этого процесса с учетом биоморфологических особенностей растений каждой стадии подробно рассмотрел С.Х. Шхагапсоев (1988) для осыпей альпийского пояса Кабардино-Балкарии. По его мнению, сукцессии на осыпях связаны преимущественно с изменениями эдафических условий, вызванных обогащением субстрата минеральными соединениями и гумусом. Сходную точку зрения высказывает и В.Н. Голубев (1992). В работе М. Kosiński (1994) в качестве фактора, инициирующего сукцессию, указано прекращение поступления обломочного материала из источника питания осыпи. Это приводит к нарушению сложившегося равновесия и резкому повышению скорости колонизации осыпи растениями, с чем вполне можно согласиться.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ДЕНУДАЦИОННЫХ СКЛОНОВ

Обнаженные склоны как тип ландшафта характерны преимущественно для области Древнего Средиземья. Они покрыты своеобразной растительностью, флористический состав и структура которой существенно различаются на протяжении ареала. Это одна из причин того, что разными авторами сообщества данного типа растительности именуется по-разному: «нагорно-ксерофитная растительность», «фригана», «фриганоидные сообщества», «томилляры» и т. д. Вообще, как отмечает Д.М. Арустамова (1973), «трудно назвать тип растительности, который бы вызвал столь много разногласий в отношении наименования, объема, экологии, господствующих жизненных форм, признания или отрицания его самостоятельности, экологического единства сообществ, входящих в его состав, как тип нагорно-ксерофильной растительности» (с. 57). История изучения этого типа растительности подробно рассмотрена в работах и Я.П. Дидука (1981, 1992).

Термин «нагорные ксерофиты» был предложен Н.И. Кузнецовым в 1910 году и применен им при описании растительности Кавказа для характеристики экологической группы ксерофильных растений, сопряженных с щебнистыми, незасоленными, хорошо аэрированными скелетными почвами. Впоследствии этот термин был поддержан другими учеными и широко использовался в русской и советской ботанической литературе (Гроссгейм, 1948; Толмачев, 1948; Рубцов, 1956, 1958; Гулисашвили и др., 1975; Волкова, 1995) уже в качестве наименования типа растительности. Наиболее развернутое определение этого типа дала Д.М. Арустамова (1973): «Нагорно-ксерофильная растительность – это сообщества нагорных ксерофитов – низкорослых кустарников, полукустарников и травянистых многолетников с чертами ксероморфизма (жестколистность, развитие колючек, опушения, выделение эфирных масел, подушковидный рост), обитающих в горных странах с засушливым вегетационным периодом на незасоленных деструктивных скелетных почвах или приуроченные к выходам коренных пород, находящихся на

разных фазах разрушения (от каменистой до щебнистой), без примеси или при незначительной примеси мелкозема» (с. 59–60).

Как отмечает Г. Гамс, этот тип растительности распространен только в сухих внетропических областях восточной части северного полушария с преобладанием зимних осадков и не имеет подлинных эквивалентов на других континентах (Gams, 1954: по Рубцову, 1958). По мнению А.И. Толмачева (1948), нагорно-ксерофитный тип растительности и соответствующий ему тип ландшафта наиболее свойственны югу Средней Азии, Афганистану, Ирану, Малой Азии, Армянскому нагорью, Северо-Западной Африке, югу Испании, Сицилии и Балканскому полуострову.

Тип нагорно-ксерофильной растительности является сборным и чаще всего подразделяется на три подтипа: трагакантники, фригана и томилляры (Арустамова, 1973; Дідух, 1981). Некоторыми авторами (Рубцов, 1956; Гулисашвили и др., 1975) в рамках типа особо выделяются колючеподушечники, колючетравники и более мелкие формации. Для нагорных ксерофитов Кавказа, кроме того, выделяют как тип (Тахтаджян, 1937) или вариант (Гроссгейм, 1948) гамаду, а также шибляк – сообщества с преобладанием листопадных ксерофильных кустарников (Гроссгейм, 1948).

Трагакантники представляют собой заросли колючеастроголовых или колючеэспарцетовых подушечников (Гроссгейм, 1948, Гулисашвили и др., 1975). Томилляры состоят из группировок различных ксерофильных губоцветных, как правило, сильно пахучих шерстисто-опушенных или белойоичных растений (Тахтаджян, 1937). Гамада, по трактовке Гроссгейма (1948), это растительность глыбистых и каменистых пространств, лишенных мелкозема, состоящая из ксерофильных полукустарников, в большинстве солянок. Фригана, как отмечает тот же автор, характеризуется сочетанием невысоких ксероморфных полукустарников или многолетников с одеревеневшими основаниями с незначительным числом терофитов или геофитов.

В.П. Малеев (1931) пишет, что «в наиболее чистом виде эта растительность развивается на сухих, сильно освещенных склонах, где настоящий почвенный слой отсутствует, и вместо него поверхность земли покрыта более или менее крупным щебнем или зарождающейся «скелетной» почвой. В таких условиях развивается открытая ассоциация ксерофитов, состоящая из отдельных разбросанных кустиков многолетников и полукустарников средиземноморского и переднеазиатского происхождения» (с. 96). По мнению В.П. Малеева (1948), фриганоиды могут иметь как первичное, так и вторичное происхождение. А Я.П. Дідух и Ю.Р. Шеляг-Сосонко (1982) утверждают, что это исторически молодые вторичные сообщества, сформировавшиеся на месте ксерофильных лесов, шибляка и степей в результате антропогенной деградации.

А.Л. Тахтаджян (1937) фригану, томилляры и гамаду относит к сукцессионным стадиям развития. Он пишет: «Первые два типа связаны с обломочным материалом выветривания и наносами, лишенными хлоридов и сульфатов, гамада же связана с полосой преобладающей сульфатной аккумуляции» (с. 66). Таким образом, он считает, что «каждому крупному эрозионному циклу рельефа соответствует свой сукцессионный цикл растительности» (там же).

КЛАССИФИКАЦИЯ ПЕТРОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В рамках доминантного подхода классификация петрофитных сообществ встречает немало трудностей даже на уровне таких крупных единиц, как типы растительности, не говоря уже о синтаксонах низших рангов (Дидух, 1983). Поэтому, как отмечается в монографии В.Н. Голубева и А.В. Сазонова (1989), «синтаксономия петрофитной растительности к настоящему времени разработана весьма неполно, в первую очередь из-за незначительной пространственной протяженности слагающих ее ценозов, обилия переходных группировок с размытыми границами, а также отсутствия во многих случаях ясно выраженных доминантов и других фитоцено типов» (с. 31-32).

Классики советской геоботаники вообще не признавали разреженную растительность выходов материнских пород фитоценозами, рассматривая ее в качестве группировок, агрегаций, комплексов синузий и т. п. (Сукачев, 1934; Шенников, 1964). Этому же взгляду придерживались и многие другие исследователи вплоть до наших дней (Ниценко, 1962; Долуханов, 1969; Норин и др., 1982; Цинцадзе, Шетекаури, 1990; Норин, 1991).

Тем не менее, давно назрела очевидная необходимость изучения и классификации растительности каменистых обнажений, особенно в районах их широкого распространения. Повсеместное распространение к концу XX в. методики западноевропейской фитоценологической школы Ж. Браун-Бланке, где в качестве критериев выделения единиц растительности используются не степень сомкнутости покрова и уровень непосредственного взаимодействия особей, а сходство флористического состава и экологических условий местообитаний (Александрова, 1969; Braun-Blanquet, 1964), позволило признать совокупности растений каменистых обнажений полноправными сообществами, которые могут изучаться и классифицироваться наравне с участками лесной, луговой, степной и других типов растительности.

Школой Ж. Браун-Бланке была разработана стройная система высших единиц, которая для Европы по последним данным включает 73 класса растительности (Mucina, 1997). Состояние синтаксономии, выполненной на эколого-флористической основе, на территории бывшего СССР отражено в продромусах растительности соответствующих территорий (Миркин и др., 1989; Шеляг-Сосонко и др., 1991; Соломаха и др., 1995; Соломаха, 1996; Корженевский, Багрикова, 1999; Миркин и др., 2007; Korotkov et al., 1991).

СИНТАКСОНОМИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СКАЛ

Растительность скал в рамках синтаксономической схемы школы Ж. Браун-Бланке обобщается, в основном, тремя классами: *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977, *Adiantetea* Br.-Bl. 1948, *Crithmo-Staticetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952 (Mucina, 1997). Последние два класса относительно узкие по флористическому объему и экологической характеристике. Класс *Adiantetea* включает хазмофитные сообщества с доминированием мхов и папоротников на скальных обнажениях с просачивающейся водой. Класс *Crithmo-Staticetea* обобщает хазмофитную растительность побережий, подверженную воздействию морских брызг. Большая часть сообществ скал, их трещин и уступов относится к классу *Asplenietea trichomanis*.

Несмотря на длительную историю изучения с эколого-флористических позиций растительности скал, которая первой, еще в 1934 г., была возведена основателем направления Ж. Браун-Бланке в ранг класса под названием *Asplenietea rupestris*, синтаксономия ее остается дискуссионной. Насколько известно, полная ревизия класса до сих пор не проводилась. В составе *Asplenietea trichomanis* разными авторами в Европе выделено не менее 10 порядков. Наиболее общепринятыми являются следующие: *Potentilletalia caulescentis* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926 – растительность скал из карбонатсодержащих пород в среднем и верхнем поясах гор; *Asplenietalia petrarchae* Br.-Bl. et Meier in Meier et Br.-Bl. 1934 – ксеротермная растительность скал из карбонатсодержащих пород в предгорьях и нижнем поясе гор в Средиземноморье; *Androsacetalia vandellii* Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934 – растительность скал из силикатсодержащих пород; *Parietarietalia judaicae* Rivas-Martínez in Rivas Goday (1955) 1964 – нитрофильная растительность скал и стен преимущественно из карбонатсодержащих пород. Последний порядок до недавнего времени чаще рассматривался в ранге класса *Parietarietalia judaicae* (Rivas-Martínez, 1978; Guitián J., Guitián P., 1989; Santos et al., 1989; Garcia-Gallo et al., 1991).

Реже при составлении классификационных схем используются порядки, предложенные позднее и не получившие широкого признания, а также порядки, имеющие локальное распространение: *Asplenietalia ruta-murariae* Oberdorfer et al. 1967 – космополитный порядок зоны альпийского орогенеза на разных горных породах (Корженевский, Ключин, 1989; Корженевский, 1992; Groza, 2004); *Asplenietalia septentrionalis* Oberdorfer et al. 1967; *Asplenietalia septentrionalis* Loisel 1970 – кальцефобные сообщества скал в западном Средиземноморье (Santos et al., 1989); *Anomodonto-Polypodietalia* O. de Bolós et Vives in O. de Bolós 1957 – умброфитная растительность скал с доминированием мхов и некоторых папоротников на Пиренейском полуострове (Rivas Goday, Borja Carbonell, 1961; Santos et al., 1989; Crespo, 1993; Ortiz, Rodriguez-Oubiña, 1993; Espirito Santo et al., 1995; Villar et al., 1997); *Phagnalo-Rumicetalia indurati* (Rivas Goday 1964) Rivas Goday et Rivas-Martínez 1971 = *Rumicetalia indurati* Rivas Goday et Rivas-Martínez ex Rivas-Martínez, Izco et Costa 1973 – растительность известняковых и силикатных скал побережья и нижнего высотного пояса гор на Пиренейском полуострове (Ortiz, Rodriguez-Oubiña, 1993; Espirito Santo et al., 1995); *Cheilanthesetalia marantomaderensis* Sáenz de Ribas et Rivas-Martínez 1979 – сообщества скал с доминированием папоротников на ультраосновных породах Пиренейского полуострова (Santos et al., 1989; Ortiz, Rodriguez-Oubiña, 1993; Espirito Santo et al., 1995); *Tortulo-Cymbalarietalia* Segal 1969 – хазмофитные сообщества в Центральной Европе (Borhidi, 1996). Кроме того, некоторыми венгерскими исследователями сообщества скальных обнажений классифицируются в рамках класса *Festuco-Brometea* (Kovács, Máthe, 1964; Zólyomi, 1966; Höhn, 1991).

Из приведенного обзора порядков видно, что наиболее полно к настоящему моменту изучена скальная растительность Пиренейского полуострова, особенно Испании, синтаксономии которой, помимо вышеуказанных, посвящено большое число работ (Rigual et al., 1962; Fernández-Arecas et al., 1983; Loidi, Galan-Mera, 1988; Romo, 1989; Herrera Gallastegui et al., 1991; Carrillo, Ninot, 1992; Puente Garcia et al., 1992; Pérez et al., 1995; Izco, Amigo, 2000; Bernardos et al., 2003; Alonso, 2004;

Canto, 2004). Достаточно подробные сведения имеются о хазмофитной растительности Апеннинского (Orsino, Fossati Sanviti, 1986; Pedrotti, 1988; Biondi, 1989; Tomaselli, Rossi, 1989; Tomaselli, 1994; Camarda et al., 1995; Biondi, 1998) и Балканского полуостровов (Гребенщиков, 1960; Quézel, 1964; Mucina et al., 1990; Accetto, 1995; Groza, 2004), Карпат (Малиновский и др., 1991, 1992; Jurko, Peciar, 1963; Täuber, 1985; Coldea, 1991). Исследования растительности скал проводились и в других регионах Европы, в частности, во Франции (Royer, 1972, 1991; Gamisans, 1974), в Германии (Oberdorfer, 1957; Passarge, 1964; Hilbig, Reichhoff, 1977; Scheuerer, 1989), в Польше (Swierkosz, 2004). Существует множество публикаций, посвященных синтаксономии растительности приморских скал Средиземноморья и Северной Атлантики (Géhu, Géhu-Franck, 1984; Géhu et al., 1984 a, b; Géhu, Géhu-Franck, 1985; Géhu et al., 1989; Géhu, 1997). Классификация скальных сообществ высокогорных массивов Турции отражена в работе G. Parolly (2004).

СИНТАКСОНОМИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСЫПЕЙ

В соответствии с последним обзором классов растительности Европы (Mucina, 1997), сообщества осыпей и галечников обобщаются одним классом *Thlaspietea rotundifolii* Br.-Bl. 1948. Как отмечает М. Valachovič (1990) в статье, посвященной истории изучения растительности известняковых осыпей, фитоценозы осыпей в Альпах были одними из первых объектов изучения для основателей франко-швейцарской школы. Именно на описании этих сообществ была отработана теория и методология современной европейской фитоценологии.

Принципы классификации растительности осыпей и состояние ее синтаксономии в Европе обсуждаются в статье М. Kosiński (1994). К настоящему времени растительность осыпей в этом регионе исследована достаточно подробно. В силу исторических причин лучше всего изучены сообщества осыпей в Альпах (Braun-Blanquet, Jenny, 1926; Oberdorfer, 1957; Pignatti E., Pignatti S., 1984). В последние десятилетия большое внимание этому типу растительности уделяли ботаники Испании (Rivas Goday, Borja Carbonell, 1961; Monserrat Marti, 1987; Romo, 1989; Carrillo, Ninot, 1992; Stubing et al., 1992; Ortiz, Rodriguez Oubiña, 1993; Villar et al., 1997; Izco, Amigo, 2000; Alonso, 2004). С точки зрения синтаксономии изучали растительность осыпей также в Италии (Petriccione, 1986; Conti, Manzi, 1992; Tomaselli, 1994), во Франции (Royer, 1972; Somson, Baudiere, 1987), в Германии (Hilbig, 1971; Hilbig, Reichhoff, 1977), в Португалии (Ortiz, Marcos Samaniego, 1989), на Балканах (Гребенщиков, 1960; Quézel, 1964; Lakušić, 1987; Valachovič, 1989; Mucina et al., 1990; Groza, 2004), в Центральной и Восточной Европе (Maglocký, Mucina, 1980; Coldea, 1991, 1997; Pop, 1993; Kosiński, 1994), в Турции (Parolly, 2004).

Проводили исследования растительности каменистых осыпей и скальных обнажений в лесостепной и степной зонах Алтая и Западных Саян (Ermakov et al., 2006). Авторы указанной статьи для центрально-азиатского типа петрофитной растительности выделили новый класс *Artemisio santolinifoliae-Berberidetea sibiricae* Ermakov et al. 2006. Он объединяет ксерофитные кустарники подвижных каменистых осыпей и скальных обнажений различной литологии.

Описаны фитоценозы осыпей в украинских Карпатах (Малиновский и др., 1991, 1992; Малиновский, Кричфалушій, 2000) и Крыму (Корженевский, 1990; Рыфф, 1999). Классификация скально-осыпной растительности высокогорий и

среднегорий Западного Кавказа отражена в работах (Онипченко, 2002, 2004; Акатов, Акатова, 2003; Ермолаева, 2004, 2005, 2007; Onipchenko, 2002).

Собранный в различных горных системах Европы большой фактический материал позволил группе ботаников (Valachovič et al., 1997) провести доскональную ревизию растительности осыпей. В результате она была объединена в один класс *Thlaspietea rotundifolii*. Сообщества классифицированы в 8 основных групп в зависимости от высотного пояса и типа горной породы, слагающей осыпь. В составе класса выделено 17 порядков и 42 союза.

СИНТАКСОНОМИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДЕНУДАЦИОННЫХ СКЛОНОВ

Растительность фриганоидного типа средиземноморских районов Европы в синтаксономической схеме школы Ж. Браун-Бланке обобщается несколькими классами (Mucina, 1997). Класс *Cisto–Micromerietea julianae* Oberdorfer 1954 служит для обозначения низкорослых кустарниковых кальцефильных сообществ Средиземноморья (маторраля, гарриги, томилляров, фриганы). Фитоценозы такого же типа на силикатных и ультраосновных породах включены в состав класса *Cisto–Lavanduletea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1940. Существенное разнообразие флористического состава фриганоидных сообществ в разных частях региона привело к выделению большого числа локальных синтаксонов, в том числе и высшего ранга. Так, кальцефильные сообщества фриганы в горах Греции и островов Эгейского моря объединены в эндемичный класс *Daphno–Festucetea* Quézel 1964. Сходные сообщества на Корсике и Сардинии составляют эндемичный класс *Carici–Genistetea lobelii* Klein 1972. Кустарниковые горные ценозы Сицилии обобщены классом *Rumici–Astragaletea siculi* E. Pignatti et al. 1980. Высокогорные подушечники класса *Astragalo–Brometea* Quézel 1973 описаны на подверженных ветровой эрозии территориях в Турции и других странах Передней Азии. Новые классы горной термофильной растительности установлены в Иране: *Oxytropidetea persicae* Klein 1987, *Prangetea ulopterae* Klein 1987, *Onobrychidetea cornutae* Klein 1987 (Tatli, 1991; Perez et al., 1997; Izco et al., 1999; Izco, Amigo, 2000; Canto, 2004).

Для сообществ нагорно-ксерофитного типа денудационных склонов Горного Крыма В.В. Корженевским (1990) предложен самостоятельный класс *Onosmato polyphyllae–Ptilostemonetea* Korzh. 1990, который, по определению автора, включает открытые сообщества ксерофитных полукустарничков на флишевых поверхностях, а также известняках, конгломератах и других субстратах.

В.Б. Голубом и его коллегами (2009) исследованы и классифицированы петрофитные сообщества береговых обрывов северо-западной части Черноморского побережья Кавказа. Этими же авторами (Голуб и др., 2010) были обобщены материалы по растительности каменистых обнажений Крыма и побережья Кавказа и пересмотрены высшие синтаксоны класса *Onosmato polyphyllae–Ptilostemonetea* Korzh. 1990. В результате чего предложено данный класс рассматривать, как высший синтаксон, объединяющий низкогорные петрофитные сообщества Черноморского побережья Крыма (пор. *Onosmato polyphyllae–Ptilostemonetalia* Korzh. 1990) и Кавказа с доминированием многолетних трав и полукустарничков (пор. *Seselietalia ponticae* Golub et al. 2010).

Изучением петрофитной растительности Жигулевских гор занимался Л.М. Черепнин (1941). По материалам его неопубликованной диссертации составлена

классификация фитоценозов «каменистых степей» Жигулей (Голуб и др., 1995) в рамках класса *Festuco–Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный обзор синтаксономии растительности каменистых местообитаний Европы позволяет сделать вывод, что наименее изученными остаются петрофитные сообщества на территории России. Собранный российскими исследователями фактический материал пока не достаточен для проведения ревизий высших синтаксонов петрофитной растительности, как для различных горных систем, так и для отдельных каменистых экотопов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т.И., Шхагапсоев С.Х. Эндемичные, реликтовые и редкие виды растений Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 2. С. 114-118. – **Адзинба З.И.** Некоторые особенности колхидского флористического эндемизма // Биологическое разнообразие Кавказа: Мат. Междунар. конф. Т. 1. 2004. С. 13-15. – **Адзинба З.И.** Географическое распространение и анализ местообитаний кальцефильных эндемов флоры Колхиды // Горные экосистемы и их компоненты: Тр. Междунар. конф. 2005. С. 11. – **Акатов В.В., Акатова Т.В.** Состав и видовое богатство фитоагрегатов подвижных осыпей альпийского пояса Северо-Западного Кавказа // 80 лет Кавказскому заповеднику – путь от Великокняжеской охоты до Всемирного природного наследия: Юбил. сб. трудов, посвящ. 80-летию Кавказ. гос. прир. биосф. заповедника. 2003. Вып. 17. С. 216-240. – **Александрова В.Д.** Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука. 1969. 275 с. – **Арустамова Д.М.** О понятии «нагорные ксерофиты» и объеме типа нагорно-ксерофильной растительности // Вестн. Моск. ун-та. Сер. геогр. 1973. № 3. С. 57-62.

Баранов П.А. К познанию растительности горных каменистых осыпей // Бюл. Средне-Азиат. ун-та. 1925. Вып. 9. С. 1-17. – **Быков Б.А.** Экологический словарь. Алма-Ата: Наука. 1983. 215 с.

Волкова Е.А. К вопросу о типологии высокогорной растительности // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 10. С. 24-29.

Гагнидзе Р.И., Шетекаури Ш.К. Анализ высокогорного скально-осыпного и каменисто-россыпного флороценологических комплексов южных склонов Центрального Кавказа (Сванетии, Рача-Лечхуми, Юго-Осетии) // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 202-226. – **Гаджиев В.Д., Эфендиев П.М.** Флора и растительность скальных обнажений Бабадагского массива // Проблемы ботаники. Т. 13: Флора и растительность высокогорий СССР и их хозяйственное использование. 1977. С. 49-55. – **Голуб В.Б., Гречушкина Н.А., Сорокин А.Н., Николайчук Л.Ф.** Растительные сообщества на каменистых обнажениях северо-западной части Черноморского побережья Кавказа // Растительность России. 2009. № 14. С. 3-14. – **Голуб В.Б., Гречушкина Н.А., Сорокин А.Н., Николайчук Л.Ф.** Высшие Растительные сообщества класса *Onosmato polyphyllae–Ptilostemonetea* Korzhenevsky 1990 на территории Черноморского побережья Кавказа и Крымского полуострова // Растительность России. 2010. № 17. С. 3-16. – **Голуб В.Б., Саксонов С.В., Ужамецкая Е.А.** Характеристика каменистых степей Жигулевских гор (по материалам исследований Л.М. Черепнина) // Бюл. Самарская Лука. 1995. № 6. С. 73-96. – **Голубев В.Н.** Первичное зарастание и восстановительная сукцессия растительности на Никитской яйле в условиях заповедности // Тр. Никит. бот. сада. 1982. Т. 86. С. 7-26. – **Голубев В.Н.** Подвижный петрофитон в высокогорьях Крыма // Бюл. Никит. бот. сада. 1992. Вып. 74. С.

5-9. – **Голубев В.Н., Голубева И.В.** Среднегорный подвижный петрофитон на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор // Бюл. Никит. бот. сада. 1992. Вып. 74. С. 9-16. – **Голубев В.Н., Сазонов А.В.** Эколого-биологическая структура скальнодубовых лесов заказника Аюдаг. Ялта, 1989. 234 с. Деп. в ВИНТИ 19.04.89, № 2795-89. – **Горчаковский П.А.** Реликтовая степная растительность Ильменских гор на Южном Урале: проблемы охраны и мониторинга // Степи Северной Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке: Мат. Междунар. симпоз. 2000. С. 123-124. – **Гребенщиков О.С.** О растительности высокогорий Югославской (Вардарской) Македонии // Проблемы ботаники. Т. 5: Материалы по изучению флоры и растительности высокогорий. 1960. С. 104-114. – **Гребенщиков О.С.** Высокогорная растительность Греции и сопоставление ее с растительностью высокогорий Кавказа // Проблемы ботаники. Т. 8: Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. 1966. С. 117-129. – **Гроссгейм А.А.** Растительный покров Кавказа // Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. М., 1948. 240 с. – **Гулисашвили В.З., Махатадзе Л.Б., Прилишко Л.И.** Растительность Кавказа. М.: Наука, 1975. 233 с.

Джураев А.Д. Растительность первичных осыпей высокогорий Гиссарского хребта и ее роль в их закреплении // Проблемы ботаники. Т. 12: Растительный мир высокогорий и его освоение. 1974. С. 142-144. – **Джураев А.Д.** Биолого-экологические группы и жизненные формы растительности первичных осыпей Гиссарского хребта // Вопросы интродукции и биологии растений. 1975. С. 38-50. – **Дідух Я.П.** Томіяри Гірського Криму // Укр. бот. журн. 1981. Т. 38, № 4. С. 84-89. – **Дідух Я.П.** Опыт классификации ксерофильной полукустарничковой и травянистой растительности Горного Крыма // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 11. С. 1456-1466. – **Дідух Я.П.** Эколого-ценотические особенности поведения некоторых реликтовых и редких видов в свете теории отгеснения реликтов // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1686-1698. – **Дідух Я.П.** Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). К.: Наук. думка, 1992. 256 с. – **Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р.** Карадагский государственный заповедник. Растительный мир. К.: Наук. думка, 1982. 152 с. – **Долуханов А.Г.** О некоторых особенностях скально-осыпной высокогорной растительности в верховьях Большой Лиахвы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 6. С. 86-93.

Ермолаева О.Ю. Биологическое разнообразие растительности Альпийского пояса известняковых массивов Западного Кавказа // Мат. 6-й Междунар. конф. Нальчик, 2004. С. 126-127. – **Ермолаева О.Ю.** Синтаксономия растительности высокогорных известняковых массивов Западного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2005. 23 с. – **Ермолаева О.Ю.** Петрофитные сообщества высокогорных известняковых массивов Западного Кавказа // Растительность России. 2007. № 10. С. 23-37. – **Ермошкин А.В.** Флора береговых скал Комсомольского района // Естественно-географические исследования: Научный альманах. Вып.2. 2004. С. 89-93.

Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 8. С. 1081-1092.

Корженевский В.В. Синтаксономический состав растительности флишевого низкогорья юго-восточного Крыма // Биоморфоструктура и классификация растительности Крыма: Сб. науч. тр. 1990. Т. 110. С. 80-90. – **Корженевский В.В.** Индикация современных процессов рельефообразования на основе эколого-флористической классификации (на примере Крыма): Дис. ... д-ра биол. наук. Ялта, 1992 б. 385 с. – **Корженевский В.В., Багрикова Н.А.** Растительные сообщества // Вопросы развития Крыма. Науч.-практ. дискус.-аналит. сб. Вып. 11: Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. Симферополь: Сонат, 1999.

С. 75-80. – **Корженевский В.В., Клюкин А.А.** Растительность гротов Крыма // Бюл. Никит. бот. сада. 1989. Вып. 70. С. 14-19.

Магакьян А.К. Растительность Армянской ССР. М.: Изд-во АН СССР, 1941. 276 с.: ил., карт. – **Магакьян А.К.** Этапы развития высокогорных лугов Закавказья. Ереван, 1947. 199 с. – **Магомедова М.А., Абачев К.Ю.** Флористический состав и разнообразие мест обитания петрофитов истоков реки Хварши // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Материалы 15-й Межреспуб. науч.-практ. конф. Краснодар, 2002. С. 14-17. – **Малеев В.П.** Растительность района Новороссийск-Михайловский перевал // Зап. Никит. бот. сада. 1931. Т. 13, вып. 2. С. 71-174. – **Малеев В.П.** Растительность Южного Крыма // Тр. Никит. бот. сада. 1948. Т. 25, вып. 1-2. С. 29-48. – **Малиновский К.М., Кричфалушій В.В.** Високогірна рослинність. Т. 1. Київ, 2000. 232 с. – **Малиновский К.А., Кричфалуший В.В., Ишбирдин А.Р.** Синтаксономия высокогорной растительности Украинских Карпат. I. Сообщества скал, осыпей, снежников. М., 1991. 51 с. Деп. в ВИНТИ 1991 г., № 3891-В91. – **Малиновський К.А., Міркін Б.М., Ішбірдин А.Р., Комендар В.І., Кричфалушій В.В.** Флористична класифікація високогірної рослинності Українських Карпат // Укр. бот. журн. 1992. Т. 49, № 3. С. 5-12. – **Миркин Б.М., Соломещ А.И., Ишбирдин А.Р., Алимбекова Л.М.** Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР. Ин-т эволюц. морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР, 1989. С. 46. – **Миркин Б.М., Ямалов С.М., Мартыненко В.Б.** Синтаксономия растительности Башкортостана: 25 лет развития (1979–2004 гг.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Вып. 112, № 1. С. 72-77.

Ниценко А.А. О процессах развития растительности на обнажениях скал // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. Биология. 1951. Т. 143, № 30. С. 86-111. – **Ниценко А.А.** Наблюдения над зарастанием известковых субстратов // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Биология. 1962. № 15, вып. 3. С. 16-24. – **Норин Б.Н.** Структурно-функциональная организация фитоценозов // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 4. С. 525-536. – **Норин Б.Н., Китсинг Л.И., Михайлова О.И., Саввон М.С., Устинова Н.В.** Растительность каменистых осыпей плато Путорана (север Среднесибирского плоскогорья) // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 12. С. 1609-1617.

Онипченко В.Г. Типификация некоторых ассоциаций скально-осыпной растительности Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. № 3. С. 88-89. – **Онипченко В.Г.** Синтаксономия высокогорной растительности Тебердинского заповедника (продромус и диагностические виды) // Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника. 2004. С. 75-82. – **Поплавская Г.И.** Растительность Горного Крыма // Тр. Ботанич. ин-та им. Комарова. Сер. 3. Геоботаника. 1948 а. Вып. 5. С. 7-88.

Поплавская Г.И. Экология растений. М.: Сов. наука, 1948 б. 296 с. – **Привалова Л. А.** Растительный покров восточного нагорья Крыма и его хозяйственное использование // Тр. Никит. бот. сада. 1956. Т. 26. 153 с.

Рубцов Н.И. Ксерофитные редколесья, нагорные ксерофиты и субтропические степи // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 573-594. – **Рубцов Н.И., Привалова Л.А., Крюкова И.В.** Краткий биоэкологический анализ флоры Крыма // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 8. С. 1087-1097. – **Рыфф Л.Э.** Растительность осыпей на магматических породах и роговиках в горном Крыму // Укр. фітоцен. зб. Сер. А. 1999. Вип. 3 (14). С. 67-84.

Сергеева В.В. О видовом составе петрофитов Черноморского побережья (на примере хребта Маркотх) // Актуал. вопросы экологии и охраны природы Черноморского побережья. Ч. 1. 1991. С. 85-87. – **Соломаха В.А.** Синтаксономія рослинності України // Укр. фітоцен. зб. 1996. Сер. А, вип. 4 (5). 120 с. – **Соломаха В.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р.,**

Дідух Я.П., Корженевський В.В., Костильов О.В., Малиновський К.А., Сипайлова Л.М. Фітосоціологічна схема синтаксонів рослинності України. Київ, 1995. 40 с. – **Сохадзе Е.В.** Растительность горных известняковых экосистем и необходимость ее охраны // Человек и природа в географической науке. 1981. С. 146-150. – **Сохадзе Е.В.** Известняки и растительность (ботанико-географический анализ на примере Евразии). Тбилиси: Мецниереба, 1982. 162 с. – **Станюкович К.В.** Растительность высокогорий СССР. Ч. 1. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР, 1960. 169 с. – **Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф.** Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах // Журн. общ. биол. 1992. Т. 53, № 5. С. 714-729. – **Стещенко А.П.** О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей высокогорий Памира // Проблемы ботаники. Т. 12: Растительный мир высокогорий и его освоение. 1974. С. 213-219. – **Сукачев В.Н.** Что такое фитоценоз? (Доклад 23 марта 1934 г. на диспуте в Ботаническом институте АН СССР) // Сов. ботаника. 1934. № 5. С. 4-18.

Талиев В.И. О растительности недоступных мест горной части Крыма // Тр. общ-ва испыт. природы при Харьков. ун-те. 1910. Т. 18. С. 1-20. – **Тахтаджян А.Л.** Ботанико-географический очерк Армении // Тр. Бот. ин-та АрИФАНА. 1937. С. 38-206. – **Толмачев А.И.** Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33, № 2. С. 161-180.

Харадзе А.Л. Эндемичный гемиксерофильный элемент высокогорий Большого Кавказа // Проблемы ботаники. Т. 5: Материалы по изучению флоры и растительности высокогорий. 1960. С. 115-126.

Цинцадзе Г.Н., Шетекаури Ш.К. Петрофильная флора горной Гушетии (восточная часть Большого Кавказа) // Тр. 3-й молодеж. конф. ботаников. Ч. 3. 1990. С. 173-179. Деп. в ВИНТИ 14.11.90 г., № 5709-В90.

Черепнин Л.М. Растительность каменистых степей Жигулевских гор. Диссертация на соискание ученой степени канд. биол. наук. Рукопись. 1941. 365 с.

Шведчикова Н.К. Нагорно-ксерофитная растительность района Судака в восточном Крыму. М., 1982. 12 с. Деп. в ВИНТИ 1982 г., № 4656-82. – **Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дідух Я.П., Костильов О.В., Попович С.Ю., Дубина Д.В., Устименко П.М.** Аналіз синтаксонів рослинності України // Укр. бот. журн. 1991. Т. 48, № 1. С. 5-11. – **Шенников А.П.** Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с. – **Шетекаури Ш.К.** Вопросы охраны высокогорных флороценологических комплексов и их компонентов Центрального Кавказа // Проблемы экологии горных регионов: Тез. докл. секции приклад. экологии Всесоюз. науч.-практ. конф. 1989. С. 13-19. – **Шетекаури Ш.К.** Закономерности высотного распространения высокогорного петрофитона на Центральном и Восточном Кавкасиони (Большой Кавказ) // Тез. докл. 3-й Междунар. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа». 2001 а. С. 47-49. – **Шхагапсоев С.Х.** Географический анализ скально-осыпной флоры Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника // Горные регионы: природа и проблема рационального использования ресурсов. 1987. С. 51-56. – **Шхагапсоев С.Х.** Растительность и процессы зарастания осыпей альпийского пояса в Кабардино-Балкарии // Изв. Сев.-Кавк. науч. центра высш. шк. Естеств. науки. 1988. № 2. С. 5-9. – **Шхагапсоев С.Х., Абрамова Т.И.** К охране скально-осыпной растительности в Кабардино-Балкарском высокогорном заповеднике // Природа малых охраняемых территорий. 1987. С. 84-90. – **Шхагапсоев С.Х., Мурзаканова А.М., Гавашели Г.Ш.** Анализ ксерофитного флористического комплекса Кабардино-Балкарии // Биологическое разнообразие Кавказа: Мат. 8-й Междунар. конф. 2006. С. 99-102.

Accetto M. *Neckero crispae-Campanuletum justiniana* ass. nova v Sloveniji // Razpr. Razr. naravosl. vede. SAZU. 1995. V. 36. S. 31-48. – **Alonso José Luis Benito.** Notas

fitosociológicas del Pirineo central: Comunidades rupícolas y glareícolas // Lazaroa. 2004. T. 25. P. 251-266.

Baskin J.M., Baskin C.C. Vegetation of limestone and dolomite glades in the Ozarks and Midwest Regions of the United States: A review: Abstr. Ann. Meet. Bot. Soc. Amer. // Amer. J. Bot. 1998. V. 85, № 6, Suppl. P. 1. – **Bernardos S., Crespi A.L., Arizaleta J., Amich F.** Datos sobre la vegetación casmofítica basófila de la alianza *Asplenio-Saxifragion cuneatae* y *Sarcocapnion enneaphyllae* en La Rioja (España) // Lazaroa. 2003. T. 24. P. 37-41. – **Biondi E.** Flora und vegetation des Mte. Conero (zentraladriatische Küste), eine pflanzengeographische und pflanzensoziologische studie // Dusseldorf. Geobot. Kolloq. 1989. № 6. S. 19-34. – **Biondi E.** Diversita fitocenotica degli ambienti costieri italiani // Rapp. 13 Convegno del Gruppo per l'Ecologia di Base "G. Gadio": "Aspetti ecologici e naturalistici dei sistemi lagunari e costieri". Boll. Mus. civ. stor. natur. Venezia, 1998. № 49, Suppl. P. 39-105. – **Borhidi A.** Critical revision of the Hungarian plant communities. Pécs (Hungary): Janus Pannonius Univ., 1996. 138 p. – **Braun-Blanquet J.** Pflanzensociologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien, N.-Y., 1964. 865 s. – **Braun-Blanquet J., Jenny H.** Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen // Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 1926. V. 63. S. 183-343.

Camarda I., Lucchese F., Pignatti E., Pignatti S. La vegetazione dell'area Pantaleo-Gutturu Mannu-Punta Maxia-Monte Arcosu nel Sulcis-Iglesiente (Sardegna sud-occidentale) // Webbia. 1995. V. 49, № 2. P. 141-177. – **Canto P.** Estudio fitosociológico y biogeográfico de la sierra de San Vicente y tramo inferior del valle del Alberche (Toledo, España) // Lazaroa. 2004. T. 25. P. 187-249. – **Carrillo E., Ninot J. M.** Flora i vegetació de les Valls d'Espot i de Boi. V. 2. Barcelona, 1992. 351 p. – **Codogno M., Lausi D., Nimis P. L.** Correlation between floristic and structural features of plant communities. An example concerning lithophytic vegetation in the Julian Alps (NE-Italy) // Boll. Soc. Adr. di Scienze. 1984. V. 68. P. 31-44. – **Coldea Gh.** Prodrome des associations vegetales des Carpates du sud-est (Carpates Roumaines). Doc. phytosoc. V. 13. Camerina, 1991. 540 p. – **Coldea Gh.** Classe *Thlaspietea rotundifolii* // Les associations végétales de Roumanie. T. 1. Les associations herbacées naturelles. 1997. P. 169-184. – **Conti F., Manzi A.** Una nuova associazione dei ghiaioni calcarei delle Mainarde (Appennino centrale) // Doc. phytosoc. 1992. V. 14. P. 499-504. – **Crespo Manuel B.** Las comunidades valencianas de la alianza *Bartramio strictae-Polypodium serrulati* O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957 (*Asplenetia, Anomodonto-Polypodietalia*) // Ecol. mediterr. 1993. V. 19, № 1-2. P. 1-13.

Ellenberg H. Vegetation ecology of Central Europe. 4-d ed. Cambridge: Univ. Press, 1986. 732 p. – **Ermakov N., Chytry M., Valachovic M.** Vegetation of the rock outcrops and screes in the forest-steppe belts of the Altai and Western Sayan Mts., southern Siberia // Phytocoen. 2006. V. 36, № 4. P. 509-545. – **Espirito Santo M., Ladero M., Lousa M.** Comunidades rupícolas do Parque Natural das Serras de Aire e Candeeiros // Stud. bot. 1995. V. 14. P. 13-22. – **Fernández-Areces M. P., Penas A., Díaz González T. E.** Aportaciones al conocimiento de las comunidades vegetales de los paredones rocosos calizos de la Cordillera Cantábrica. (Revisión de la Alianza *Saxifragion trifurcato-canaliculatae*; clase *Asplenetia trichomanis*) // Anal. Jard. Bot. 1983. V. 40. P. 213-235.

Focquet P. La végétation des parois siliceuses de la Vallée de la Vésubie (Alpes Maritimes, France) // Doc. phytosoc. 1982. V. 7. P. 1-188. – **Funes G., Cabido M.** Variabilidad local y regional de la Córdoba, Argentina // Kurtziana. 1995. T. 24. P. 173-188.

Gamisans J. La végétation rupicole dans la région du Monte d'Oro (Corse) // Bull. Soc. bot. France. 1974. T. 121, № 3-4. P. 123-132.

Garcia-Gallo A., Rodriguez-Delgado O., Wildpret-de-la-Torre W., Carque-Alamo E. Contribucion al estudio de la clase *Parietarietea judaicae* Rivas-Martínez in Rivas Goday (1955) 1964 em. nom. Oberdorfer 1977 en las Isles Canarias // Doc. phytosoc. V. 13. 1991. P.

239-246. – **Garty J., Benyamini N.** Establishment of pioneer litho-microorganisms on chalk rocks after severe forest fire in Israel // *Environ. and Exp. Bot.* 1990. V. 30, № 2. P. 127-139. – **Géhu J.-M.** Excursion géobotanique dans le Kent (Sud-Est anglais). Pays de la craie et des falaises blanches // IIe Congrès International de la Fédération Internationale de Phytosociologie. 1997. P. 1-18. – **Géhu J.-M., Costa M., Biondi E., Peris J.B., Arnold N.** Données sur la végétation maritime des côtes méridionales de l'île de Chypre (Plages, dunes, lacs salés et falaises) // *Doc. phytosoc.* 1984 a. V. 8. P. 343-364. – **Géhu J.-M., Franck J., Scoppola A.** Observations sur la végétation aérohaline des falaises maritimes du centre-ouest Français // *Doc. phytosoc.* 1984 b. V. 8. P. 147-164. – **Géhu J.-M., Géhu-Franck J.** Végétation litoralis Europaea. Notulae sparsae II. Sur quelques groupements chasmophytiques littoraux nord-atlantiques et pour un nouveau schéma synsystematique des végétations aérohalines des falaises atlantiques // *Doc. phytosoc.* 1984. V. 8. P. 127-146. – **Géhu J.-M., Géhu-Franck J.** Données sur les forêts littorales hyperatlantiques thermophiles de la côte d'Émeraude (d'Erquy à Cancale, Bretagne) // *Colloques phytosociologiques. XIV. Phytosociologie et Foresterie.* 1985. P. 115-132. **Géhu J.-M., Uslu T., Costa M.** Apport à la connaissance phytosociologique du littoral sud de la Turquie méditerranéenne // *Colloques phytosociologiques. V. 19. Végétation et qualité de l'environnement côtier en Méditerranée.* Cagliari. 1989. P. 591-622. – **Gravendeel B., Eurlings Marcel C.M., van den Berg Cassio, Cribb Phillip J.** Phylogeny of *Pleione* (Orchidaceae) and parentage analysis of its wild hybrids based on plastid and nuclear ribosomal ITS sequences and morphological data // *Syst. Bot.* 2004. V. 29, № 1. C. 50-63. – **Groza Gh.** Calcophilous grasslands in Pădurea Craiului Mountains // *Not. bot. horti agrobot.* 2004. № 32. P. 5-14. – **Gutián J., Gutián P.** La influencia de las colonias de aves marinas en la vegetación de los acantilados del Noroeste Iberico // *Bol. Soc. boter.* 1989. T. 62. P. 77-86.

Herrera Gallastegui M., Loidi J., Prieto F., José A. Vegetación de las montañas calizas vasco-cantábricas: Comunidades culminícolas // *Lazaroa.* 1991. T. 12. P. 345-359. – **Hilbig W.** Kalkschuttgesellschaften in Thüringen // *Hercynia.* 1971. Bd. 8, № 2. S. 85-95. – **Hilbig W., Reichhoff L.** Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teiles der DDR. XIII. Die Vegetation der Fels- und Mauerspalten, des Steinschuttes und der Kalkgesteins-Pionierstandorte // *Hercynia.* 1977. Bd. 14, № 1. S. 21-46.

Höhn M. A décai Maros-szoros sziklanövényzete // *Bot. közl.* 1991. V. 78, Suppl. P. 63-67.

Izco J., Amigo J. Precisiones nomenclaturales sobre la vegetación noroccidental ibérica (España y Portugal). 2 // *Lazaroa.* 2000. T. 21. P. 143-149. – **Izco J., Amigo J., García-San Leon D.** Análisis y clasificación de la vegetación lenosa de Galicia (España) // *Lazaroa.* 1999. T. 20. P. 29-47.

Jurko A., Peciar V. Pflanzengesellschaften an schaftigen Felsen in den West-Karpaten // *Vegetatio.* 1963. V. 11, № 4. S. 199-209.

Korotkov K. O., Morozova O. V., Belonovskaja E. A. The USSR vegetation syntaxa Prodrum: Prepr. Moscow: Published by E.E. Vilchek, 1991. 346 p. – **Kosiński M.** Roslinność piargów wysokogórskich: ekologia i zróżnicowanie // *Wiad. Bot.* 1994. V. 38, № 3-4. S. 45-52.

Kovács M., Máthe I. A mátrai flórajárás (Agriense) sziklavegetációja // *Bot. közl.* 1964. Köt. 51, füz. 1. S. 1-18.

Lakušič R. Horološko-filogenetička diferencijacija endemičnih biljnih vrsta na Dinaridima // *Poseb. izd. Akad. nauka i umjetr. BiH. Od. prir. i mat. nauka.* 1987. V. 83, № 14. S. 159-166. – **Loidi J., Galan-Mera A.** Datos sobre la vegetación rupícola de la comarca Madrileña de Torrelaguna // *Stud. bot.* 1988. T. 7. P. 159-171. – **Lovric A.Z.** Coastal endemism in Mediterranean and lacustrine vegetation of Balkans and SW Asia // *Poseb. izd. Akad. nauka i umjetr. BiH. Od. prir. i mat. nauka.* 1987. V. 83, № 14. S. 125-146.

Maglocký Š., Mucina L. Gesellschaften aus dem Verband *Stipion calamagrostis* in der Südwestslowakei // *Folia Geobot. Phytotax.* 1980. V. 15, № 2. S. 125-135. – **Monserrat**

Marti G. La vegetación de las gleras y pedregales en el Cotiella y la Sierra de Chia // Colloq. int. bot. pyrénienne. Toulouse (France). 1987. P. 427-441. – **Mucina L.** Conspectus of Classes of European Vegetation // Folia Geobot. Phytotax. 1997. V. 32, № 2. P. 117-172. – **Mucina L., Valachovič M., Jarolimek I., Šeffler J., Kubinská A., Pišut I.** The vegetation of rock fissures, screes and snow-beds in the Pirin Planina Mountains (Bulgaria) // Stud. Geobot. 1990. № 10. P. 15-58.

Nuzzo V.A. Structure of cliff vegetation on exposed cliffs and the effect of rock climbing // Can. J. Bot. 1996. V. 74, № 4. P. 607-617.

Rivas-Martínez S. Síntesis de la vegetación nitrófila rupestre (*Parietarietea judaicae*) // Anal. Inst. bot. Cavanilles. 1978. V. 35. P. 225-233.

Oberdorfer E. Süddeutsche Pflanzengesellschaften // Pflanzensociologie. 1957. Bd. 10. 564 s. – **Onipchenko V.G.** Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // Veröffentlichungen des Goebotanischen Institutes der ETH. 2002. 168 S. – **Orsino F., Fossati Sanviti F.** La vegetazione del promontorio di Portofino (Liguria orientale) // Webbia. 1986. V. 39, № 2. P. 199-231. – **Ortiz S., Marcos Samaniego N.** Una nueva asociación de las gleras graníticas de la Serra de Estrela (Portugal): *Violetum langeanae* // Bol. Soc. broter. 1989. V. 62. P. 205-210. – **Ortiz S., Rodríguez-Oubiña J.** Synopsis of the rupicolous vegetation of Galicia (north-western Iberian Peninsula) // Folia Geobot. Phytotax. 1993. V. 28, № 1. P. 15-49.

Parolly G. The high mountain vegetation of Turkey – a state of the art report, including a first annotated conspectus of the major syntaxa // Turk J. Bot. 2004. V. 28. P. 39-63. – **Passarge H.** Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. I // Pflanzensoziologie. 1964. Bd. 13. 324 s. – **Pedrotti F.** Über das Vorkommen von Fels- und Mauer-Chasmophyten in Monte S. Angelo (Gargano, Italien) // Flora. 1988. V. 180, № 1-2. S. 145-152. – **Pérez Lattore A.V., Cabezudo B., Nieto J.M.** Nota fitosociológica sobre *Rupicapnos africana* subsp. *decipiens* en el sur de España // Acta bot. malac. 1995. V. 20. P. 310-311. – **Pérez Latorre A. V., Navas Fernandez P., Nieto Caldera J. M., Cabezudo Baltasar.** Los jarales de la clase *Cisto-Lavanduletea* en el sur de la Península Ibérica (Andalucía, España) // Acta bot. malac. 1997. V. 32. P. 171-185. – **Petriccione B.** La vegetazione dei brecciai del Monte Marsicano (Parco nazionale d'Abruzzo) // Ann. bot. 1986. V. 44, suppl. P. 113-123. – **Pignatti E., Pignatti S.** Zur syntaxonomie der Kalkschuttgesellschaften der südlichen Ostalpen // Acta bot. croat. 1984. V. 43. S. 243-255. – **Pop I.** Considerații asupra alianței *Papavero-Thymion pulcherrimi* Pop 1968. Caracteristica pentru Carpații din România // Stud. Univ. Babeș-Bolyai. Biol. 1993. V. 38, № 1-2. P. 13-22. – **Puente Garcia E., Lopez Pacheco M.J., Garcia Gonzalez M.E., Penas Merino A.** La clase *Asplenietea trichomanis* en la provincia de Leon // Stud. bot. 1992. V. 10. P. 25-37.

Quézel P. Végétation des hautes montagnes de la Grèce méridionale // Vegetatio. 1964. V. 12. P. 289-385.

Rigual A., Esteve F., Rivas Goday S. Contribución al estudio de la *Asplenietea rupestris* de la región sudoriental de España // Anal. Inst. bot. Cavanilles. 1962. T. 20. P. 129-158. – **Rivas Goday S., Borja Carbonell J.** Estudio de Vegetación y Flórula, del Macizo de Gúdar y Jabalambre // Anal. Inst. bot. Cavanilles. 1961. T. 19. 550 p. – **Rivas-Martínez S.** Vegetatio Hispaniae. Notula V // Anal. Inst. Bot. Cavanilles. 1978. V. 34(2). P. 553-570. – **Romo A.** Flora i vegetació del Montsec (pre-pirineus Catalans). Barcelona, 1989. 535 p. – **Royer J.-M.** Essai de synthèse sur les groupements végétaux de pelouses, éboulis et rochers de Bourgogne et Champagne méridionale // Ann. Univ. Besançon. 1972. V. 13. P. 157-316. – **Royer J.-M.** Etude phytosociologique de quelques associations végétales nouvelles ou rares pour la Bourgogne et la Champagne méridionale // Doc. phytosoc. V. 13. Camerino, 1991. P. 209-237.

Santos M.T., Ladero M., Amor A. Vegetación de las intercalaciones básicas de la provincia de Cáceres (Extremadura, España) // Stud. bot. Univ. Salamanca 1989. T. 7. P. 9-147. – **Scheuerer M.** Vegetationskundliche Untersuchungen an Scheuchenberg (Landkreis Regensburg) als Grundlage für den Naturschutz // Hoppea. 1989. Bd. 47. S. 91-147. – **Somson**

P., Baudiere A. Les milieux d'éboulis oriento-pyrénéens: analyse critique // Colloq. int. bot. pyrénienne. Toulouse (France), 1987. P. 443-465. – **Stübing G., Peris J.B., Figuerola R., Ballester P., Estes F.** La alianza *Scrophularion sciophilae* en el territorio Valenciano // Folia bot. misc. 1992. № 8. P. 181-187. – **Swierkosz K.** Notes on the syntaxonomy of the *Asplenietea trichomanis* class in Poland // Pol. Bot. J. 2004. 49, № 2. C. 203-213.

Tatli A. Phytosociological investigation of vegetation of wind-eroded areas of Eastern Anatolia // Ecol. mediterr. 1991. V. 17. P. 161-168. – **Täuber F.** Endemische Phytoassoziationen aus den Rumänischen Karpaten // Folia Geobot. Phytotax. 1985. V. 20, № 1. S. 1-16. – **Tomaselli M.** The vegetation of summit rock faces, talus slopes and grasslands in the northern Apennines (N Italy) // Fitosociologia. 1994. V. 26. P. 35-50. – **Tomaselli M., Rossi G.** The rock-crevice vegetation of the Pietra di Bismantova (northern Apennines – Italy) // Arch. Bot. ital. 1989. V. 65, № 1-2. P. 1-16. – **Tribsch A.** Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation // J. Biogeogr. 2004. V. 31, № 5. P. 747-760.

Valachovič M. Zur kenntnis der Felsschuttvegetation an den südlichen Hängen des Pršivec-Berger (Bohinjsko jezero, Jugoslawien) // Acta bot. croat. 1989. V. 48. S. 103-106. – **Valachovič M.** Historický vývoj názorov na vyššie syntaxóny radu *Thlaspietalia rotundifolii* v Európe a na Slovensku // Preslia. 1990. V. 62, № 2. S. 131-137. – **Valachovič M., Dierssen K., Dimopoulos P., Hadač E., Loidi J., Mucina L., Rossi G., Valle Tendero F., Tomaselli M.** The vegetation on screes – a synopsis of higher syntaxa in Europe // Folia Geobot. Phytotax. 1997. V. 32, № 2. P. 173-192. **Villar L., Sesé J.A., Ferrández J.V.** Atlas de la flora del Pirineo Aragonés. 1997. 648 p. – **Wiser S. K.** High-elevation cliffs and outcrops of the Southern Appalachians: vascular plants and biogeography // Castanea. 1994. V. 59, № 2. P. 85-116.

Zólyomi B. A pannóniai flóratartomány és a környező területek sziklagyepjeinek új osztályozása // Bot. közl. 1966. Köt. 53, füz. 1. S. 49-54.