

УДК 581.55+519.24

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП В ЗОНАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

Н.А. Чижикова, Т.И. Назарова, Т.В. Рогова, А.А. Савельев

Аннотация

Проанализировано влияние количественных и качественных данных об эколого-ценотических группах видов, детальности информации о сообществах, на выраженность фитоценотической смены. Используются методы ординации и анализа группового сходства ANOSIM. Показана устойчивость закономерностей пространственного взаимоотношения ценотических групп видов в ряду функциональной смены видового состава при уменьшении детальности обследования фитоценозов.

Ключевые слова: эколого-ценотические группы, пространственные закономерности, качественные и количественные данные, ординация, ANOSIM.

Введение

Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ) [1] понимают группы видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов, присущих биотопам того или иного типа, а также группы видов растений, характеризующихся высокой степенью взаимной сопряженности [2]. Анализ спектра ЭЦГ является удобным инструментом изучения фитоценотических смен, так как спектр включает в себе интегральную информацию о присутствии десятков и сотен видов. Этот инструмент наравне с анализом присутствия ключевых видов [3] используется в исследованиях дискретности сообществ, выраженности функциональных смен видового состава, что является одной из фундаментальных проблем фитоценологии.

Другой, не менее важной проблемой фитоценологии является субъективный фактор в оценке количественного участия видов (обилия, покрытия, числа особей) при выполнении геоботанических описаний сообществ [4]. Эта проблема становится более значимой, когда исследование опирается на описания, выполненные группой исследователей, что часто имеет место при работе с обширными многолетними геоботаническими базами данных. Редукция информации о количественном участии видов в сообществе до видовых списков может хотя бы частично решить проблему субъективной трактовки данных, однако здесь возникает риск, что эта информация окажется недостаточной для проведения исследования.

Третья проблема, затронутая в этой работе, обращена к масштабу проявления природных явлений и связанному с ним размеру учетных площадей для определения фитоценотического спектра. Пространственные взаимоотношения

ЭЦГ в первую очередь могут быть выявлены на ценотическом уровне, однако экологические требования некоторых ценотических групп настолько различны, что их совместное изучение требует исследования уже надценотических пространственных единиц. Вместе с тем подробное изучение фитоценозов на локальном уровне, вплоть до микрогруппировок, не всегда возможно из-за ограниченности временных и трудовых ресурсов. Поэтому исследователям приходится ограничиваться обобщенной информацией беглого учета видов на достаточно протяженных территориях, например в пределах лесотаксационного выдела.

На примере эколого-топографического ряда Раифского участка Волжско-Камского Государственного природного биосферного заповедника было оценено влияние информационных показателей участка ЭЦГ в составе ценоза (количественного (обилие), качественного (присутствие)) и детальности исследования фитоценоза (локального уровня конкретного фитоценоза, лесотаксационного выдела) на выраженность ценотической смены и наблюдаемых закономерностей пространственных взаимоотношений ЭЦГ.

1. Территория исследования

Исследования были проведены в Раифском лесничестве Волжско-Камского Государственного природного биосферного заповедника (ВКГПБЗ), находящегося в 25 км к западу от г. Казани. Выбор этой территории связан с тем, что здесь на небольшой территории сочетаются все основные лесные формации: подзоны южной тайги, смешанных и широколиственных лесов. По мере снижения высоты рельефа Раифского участка они закономерно сменяют друг друга в том же порядке, в каком следуют друг за другом с юга на север на протяжении лесной зоны европейской части России, имитируя ее широтную зональность. Данная смена формаций на территории Раифской части заповедника, находящейся в зоне хвойно-широколиственных лесов, во многом связана с особенностями ландшафта, с его закономерным изменением состава почв и климатических условий.

Раифский участок находится на третьей надпойменной (Днепровской) террасе реки Волги. В геоморфологическом отношении Раифа представляет собой котловинообразное понижение, склоны которого осложнены древними эрозионными, эоловыми формами рельефа и карстовыми провалами [5, 6]. Средняя часть понижения пересечена с востока на запад рекой Сер-Булак, которая впадает в озеро Раифское. С севера на юго-запад протекает река Сумка. В почвенном покрове преобладают дерново-слабо-, средне- и сильнооподзоленные почвы различного механического состава на песках, супесях и легких суглинках, закономерно распределяющихся по склонам Раифской котловины сверху вниз – от более тяжелых к более легким. Среднегодовая температура в Раифском понижении несколько ниже, а количество осадков выше, чем в окрестностях, что климатически близко к условиям южной тайги. Это сделало возможным формирование в Раифском понижении комплекса бореальной растительности. Главными лесобразующими видами Раифы являются сосна, ель, дуб. В прошлом на суглинках и супесях верхних террас они формировали хвойно-широколиственные леса, а на песках – сосновые боры. На торфяно-болотных и аллю-

виальных почвах формировались леса из сосны, березы пушистой, ольхи и ив, которые всегда были фрагментарными. В связи с антропогенной деятельностью состав растительного покрова стал более пестрым. На южных участках из древостоя выпали ель и пихта, в результате образовались широколиственные леса. Позднее произошла смена доминантов, вместо дуба стала господствовать липа.

2. Методика исследования

Для изучения пространственных взаимосвязей эколого-ценотических групп видов на локальном уровне отдельного биоценоза был заложен профиль протяженностью 5 км в направлении с юга на север, по ходу которого исследовано 15 стационарных площадок размером 50×50 м каждая. Площадки закладывались в характерных фитоценозах, последовательно сменяющих друг друга в эколого-топографическом ряду от широколиственных, хвойно-широколиственных к хвойным типам леса. Положение площадок в пространстве фиксировалось с помощью приемника глобальной спутниковой навигационной системы (GPS – global positioning system). Для каждой площадки было проведено подробное геоботаническое описание, визуально по составу доминирующих видов были выделены и закартированы микрогруппировки травянистого покрова. В каждой микрогруппировке был определен полный видовой состав и проективное покрытие видов. Всего было закартировано 327 микрогруппировок травянистого яруса.

Для анализа пространственных закономерностей ЭЦГ, характерных для надценотического уровня, была использована информация о видовом составе выделов лесной таксации [7], входящих в состав кварталов в пределах рассматриваемого эколого-топографического ряда. Всего было проанализировано 219 выделов из 15 кварталов. Количество и нумерация пробных площадок не совпадают с нумерацией кварталов, так как в зависимости от гетерогенности сообществ вдоль профиля в одном квартале могло быть заложено несколько площадок, тогда как в некоторых кварталах из-за физиогномического сходства фитоценозов с уже обследованными растительными сообществами не было заложено ни одной. В данной работе предполагается, что видовой состав выдела включает в себя видовые составы всех его фитоценозов. При анализе были использованы все геоботанические описания, выполненные на территории Раифы в период с 1990 по 2006 гг. и имеющиеся в базе данных Флора, созданной сотрудниками кафедр общей экологии и моделирования экосистем Казанского государственного университета.

Для анализа пространственных взаимосвязей ценотических групп видов в пределах эколого-топографического ряда на уровне микрогруппировок травянистого яруса и на уровне таксационных выделов и для выявления выраженности ценотической смены в травянистом покрове в зависимости от использования информации о проективном покрытии либо только о присутствии/отсутствии видов были выполнены и сравнены три не прямые ординации: а) травянистых микрогруппировок на основе информации о соотношении проективных покрытий групп видов, относящихся к различным эколого-ценотическим группам, б) травянистых микрогруппировок на основе информации о соотношении видового богатства групп видов, относящихся к различным эколого-ценотическим группам, в) таксационных выделов на основе информации о соотношении

видового богатства групп видов, относящихся к различным эколого-ценотическим группам. Ординации проведены с помощью метода соответствия (correspondence analysis) [8].

Для выделов лесной таксации имелась информация по гораздо большему спектру фитоценозов по сравнению с числом фитоценозов, обследованных на локальном уровне. В частности, на локальном уровне не были обследованы фитоценозы болот и прибрежные фитоценозы, поэтому они были удалены и из лесотаксационных данных. Еще одной причиной игнорирования этих фитоценозов является выраженная специфичность их видового и эколого-ценотического состава, которая ведет к дискретности фитоценозов как в реальном пространстве, так и ординационном. Совместная ординация всех фитоценозов, обследованных в пределах кварталов профиля, ведет к тривиальному и не поддающемуся более детальному анализу результату: из-за сильной разницы видовых составов все фитоценозы на ординационной диаграмме «рассыпаются» на два облака: 1) болотистые и прибрежные фитоценозы и 2) все остальные фитоценозы.

Рассматривали следующие экспертно выделенные ЭЦГ видов [9]: 1) бореальная, 2) неморально-бореальная, 3) неморальная, 4) боровая, 5) степная/лугово-степная, 6) лесолуговая, 7) виды влажных лугов, 8) виды влажных/прибрежных местообитаний, 9) рудеральные виды.

Для отображения ценотической информации в ординационном пространстве были выведены поверхности содержания той или иной ЭЦГ. Поверхности были аппроксимированы с помощью нелинейной регрессионной модели GAM (generalized additive model) [10–12], связывающей процент проективного покрытия видов какой-либо ЭЦГ (для ординации выделов – долю видов какой-либо ЭЦГ относительно общего списка видов) с координатами микрогруппировки (выдела) в ординационной плоскости.

Для сравнения ординаций травянистых микрогруппировок, полученных с использованием информации о проективном покрытии или присутствия/отсутствия видов, был использован прокрустов тест (procrustean test) [13, 14]. С помощью этого теста вычислялась оценка согласия между ординациями и ее значимость.

Для оценки различия в выборе местообитаний видами анализируемых ЭЦГ и анализа пространственных взаимоотношений ЭЦГ, наблюдающихся в разных масштабах, был проведен тест ANOSIM (analysis of similarities) [15]. С помощью этого теста оценивается также и значимость наблюдаемого межгруппового различия. Если виды сравниваемых ЭЦГ различаются в выборе местообитаний, то средняя метрика различия между наборами местообитаний видов разных ЭЦГ будет значительно больше, чем средняя метрика различия наборов местообитаний видов одной ЭЦГ. На основе ранговой разности этих средних метрик в тесте ANOSIM вычисляется тестовая статистика R межгруппового различия ЭЦГ, которая изменяется в интервале $[-1; 1]$. Значения статистики R , близкие к нулю, свидетельствуют о том, что виды сравниваемых ЭЦГ практически не отличаются в выборе местообитаний. Отрицательные значения R свидетельствуют о значительной экологической неоднородности видового состава ЭЦГ, то есть виды внутри группы не встречаются совместно в одних и тех же местообитаниях, на этом фоне различие между сравниваемыми ЭЦГ нивелиру-

ется. Значимость отклонения тестовой статистики R от нуля оценивалась с помощью метода симуляций. Для расчета метрики различия наборов местообитаний пары видов брался обратный коэффициент Жаккара при использовании информации о присутствии/отсутствии видов в выделах и травянистых микрогруппировках или евклидово расстояние при использовании информации об обилии видов в травянистых микрогруппировках. Обилия видов были стандартизованы, чтобы уравнивать дисперсии малообильных и обильных видов и предотвратить связанное с разностью дисперсий появление отрицательных значений тестовой статистики R межгруппового различия [16].

Ординация микрогруппировок и лесотаксационных выделов, прокрустов тест и ANOSIM были выполнены с помощью пакета *vegan* [17], аппроксимация поверхностей содержания ЭЦГ выполнены с помощью пакета *mgcv* [18–20] в среде R [21].

3. Результаты

При использовании данных о проективном покрытии видов микрогруппировки четко разделились в ординационном пространстве на три полюса по эколого-ценотическому спектру: I – с доминированием неморальных (рис. 1, *з*), II – бореальных (рис. 1, *е*) и III – боровых со значительным участием лесолуговых видов (рис. 1, *б*, *в*). Близость видов боровой и лесолуговой ЭЦГ как результат сходных требований к условиям существования отмечается многими авторами, например [22]. По распределению микрогруппировок между полюсами можно отметить, что наибольшее смешение наблюдается между видами бореального и борового комплексов. Реже встречаются вместе в одних микрогруппировках виды неморального и лугового комплексов. И что вполне ожидаемо, имеется незначительное число микрогруппировок, располагающихся между неморальным и бореальным полюсами (рис. 1, *з*, *д*), виды неморальной и бореальной ЭЦГ пространственно разделены, они не встречаются как в одних микрогруппировках, так и в одних фитоценозах. На ординационной плоскости и в реальном пространстве связующим звеном между ними выступает бореально-неморальная ЭЦГ.

Ординационная диаграмма микрогруппировок, основанная на соотношении числа видов, относящихся к различным ЭЦГ (рис. 2), показала сходную картину распределения эколого-ценотических групп в ординационном пространстве, как если бы для ординации было использовано соотношение проективных покрытий ЭЦГ (рис. 1). Сходство обеих ординаций подтверждено и прокрустовым тестом (коэффициент прокрустовой корреляции между ними составил 0.84, p -value < 0.001). Однако соотношение проективных покрытий разных ЭЦГ ведет к большему различию фитоценозов, тогда как их видовые составы могут значительно перекрываться. За счет этого перекрытия видовых составов фитоценозы на рис. 2 менее разнесены в ординационном пространстве, чем на рис. 1.

Ординационная диаграмма лесотаксационных выделов (рис. 3) показала картину распределения эколого-ценотических групп в ординационном пространстве, сходную с таковой для ординации микрогруппировок. Однако в данном случае картина распределения ЭЦГ на ординационной плоскости выглядит более упрощенной. Это связано с общеизвестной зависимостью числа

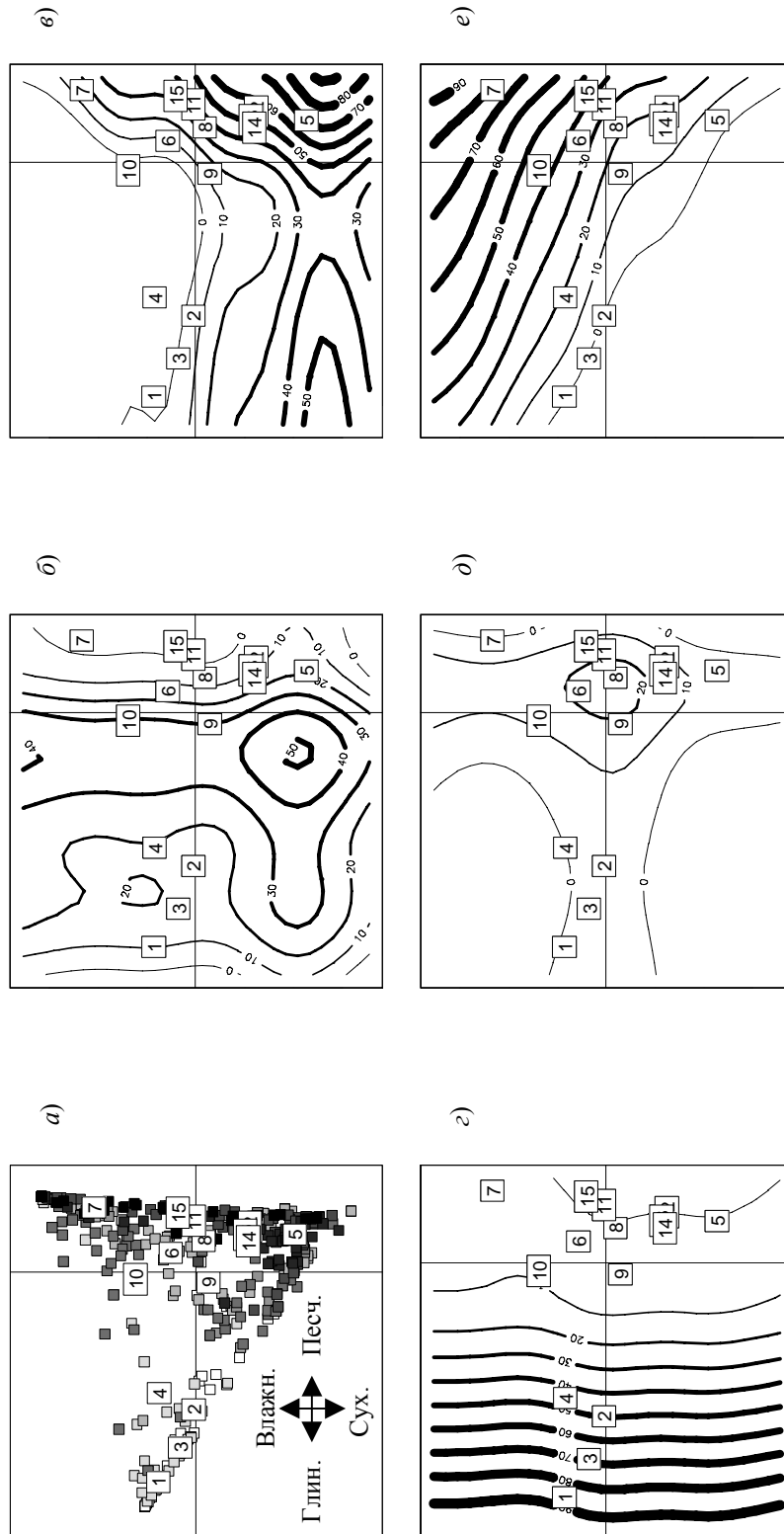


Рис. 1. Ординация травянистых микрогруппировок (а) по эколого-ценотическому спектру составляющих их видов (две первые ординационные оси). Положение площадки обозначено квадратом с цифрой. Микрогруппировки показаны серыми квадратами, чем темнее тон, тем севернее находится ее фитоценоз. Толщиной изолиний показано изменение в составе микрогруппировок доли (% от общего покрытия микрогруппировки) видов: б) лесолугового, в) борového, г) неморального, д) бореально-неморального, е) бореального комплекса

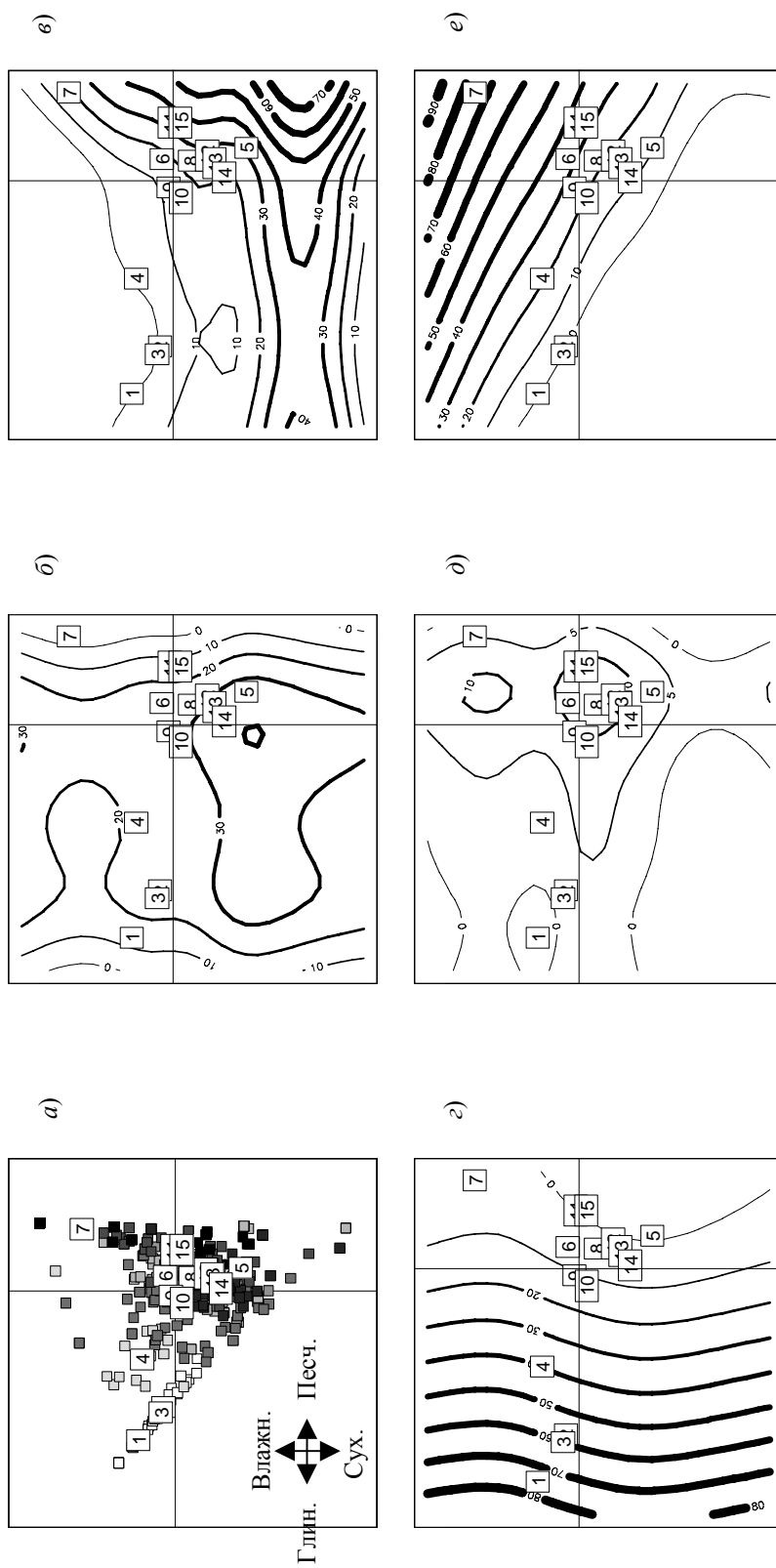


Рис. 2. Ординация травянистых микрогруппировок (а) по эколого-ценотическому спектру составляющих их видов (две первые ординационные оси). Положение площадки обозначено квадратом с цифрой. Микрогруппировки показаны серыми квадратами, чем темнее тон, тем севернее находится её фитоценоз. Толщиной изолиний показано изменение в составе микрогруппировок доли (% от общего числа видов микрогруппировки) видов: б) лесонаморенного, в) борového, г) лесостепного, д) лесостепного, е) лесостепного

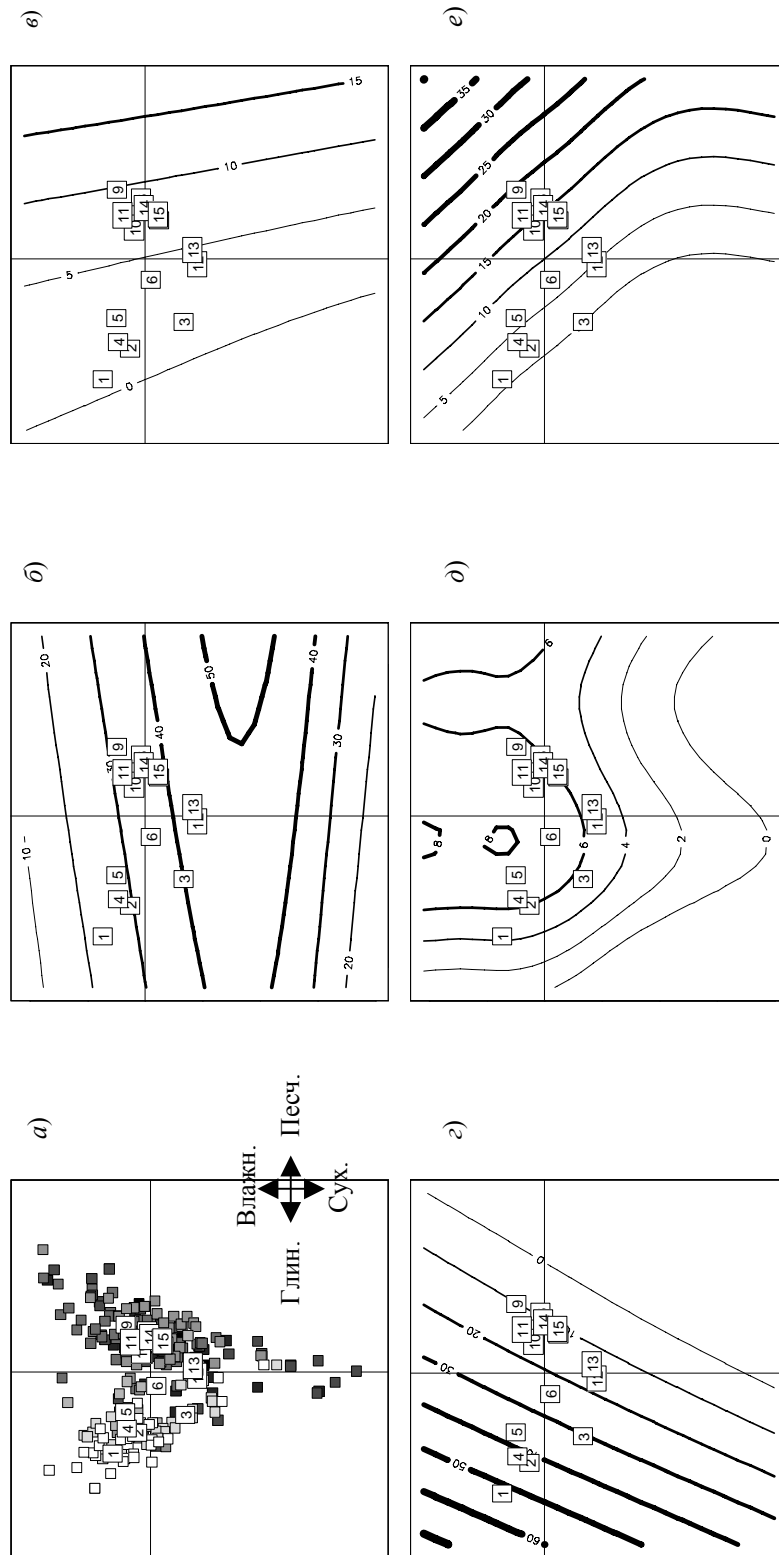


Рис. 3. Ординация лесотаксационных выделов (а) по эколого-ценотическому спектру составляющих их видов (две первые ординационные оси). Положение выдела обозначено квадратом с цифрой. Выделы показаны серыми квадратами, чем темнее тон, тем южнее находится его квартал. Толщиной изолиний показано изменение в видовом составе выделов доли (% от общего числа видов) видов: б) лесолугового, в) борového, г) неморального, д) бореально-неморального, е) бореального комплекса

видов от размера площади [23, 24]: лесотаксационные выделы содержат больший спектр местообитаний и больший набор видов, что в данном масштабе ведет к пространственному перекрытию присутствия видов разных ЭЦГ. Тем не менее общие закономерности пространственных взаимоотношений различных ЭЦГ сохраняются, что вероятно связано с большим β -разнообразием [25] анализируемого спектра местообитаний [26]. Визуально иначе повела себя в ординационном пространстве лесотаксационных выделов лишь боровая группа видов (рис. 3, б), она более отошла от лесолуговой ЭЦГ (рис. 3, в) и несколько сместилась в область повышенной встречаемости бореальных видов (рис. 3, г).

В целом можно отметить, что ординация как лесотаксационных выделов, так и травянистых микрогруппировок позволила получить закономерное следование соответствующих им фитоценозов и участков эколого-топографического ряда: более северные фитоценозы тяготеют к бореальному и боровому полюсам, а более южные – к неморальному.

Визуальная близость и ЭЦГ в ординационном и их расхождение в реальном пространстве выделов и микрогруппировок были проверены статистически, с помощью теста ANOSIM (табл. 1–3). Для выведенных на ординационные графики поведения пяти основных ЭЦГ (рис. 1–3) тест ANOSIM показал значимое различие между видами этих групп в выборе местообитаний. Несмотря на кажущуюся близость бореально-неморальной к неморальной и бореальной ЭЦГ и ее промежуточное положение в ординационном пространстве, что наблюдается как на уровне травянистых микрогруппировок, так и лесотаксационных выделов, тест показал слабое (тестовые статистики межгруппового различия R сравнительно низки по сравнению с различием, к примеру, бореальной и неморальной ЭЦГ), но значимое различие между ними (в каждом случае p -value < 0.1).

Не было подтверждено различие между пространственным распределением обилия в травянистых микрогруппировках видов боровой и лесолуговой ЭЦГ (табл. 1, $R = -0.09$, p -value > 0.1). Однако учет только присутствия видов этих ЭЦГ в травянистых микрогруппировках обеспечивает значимое отрицательное значение тестовой статистики R межгруппового различия ЭЦГ. Это связано, вероятно, со свойственной каждой из этих ЭЦГ большой разнородностью микроместообитаний, в которых их виды присутствуют с незначительным обилием. В масштабе лесотаксационных выделов боровая и лесолуговая ЭЦГ показывают небольшое, но уже значимое расхождение в выборе местообитаний.

На всех пространственных уровнях и независимо от вида информации о видах (обилие или присутствие) не подтверждается различие между боровой и лугово-степной группами. Гигрофитная ЭЦГ незначительно представлена в микрогруппировках, возможно поэтому также не подтвердилось ее значимое различие в выборе местообитаний от большинства других ЭЦГ.

Наблюдалась следующая закономерность в различии пространственного распределения видов ЭЦГ: степень различия в выборе местообитаний уменьшается от травянистых микрогруппировок к лесотаксационным выделам, однако значимость различия при этом сохраняется. К примеру, наибольшая величина тестовой статистики R межгруппового различия составляет 0.66 и 0.42 для пространственного распределения видов боровой и неморальной ЭЦГ в травянистых микрогруппировках при использовании информации об обилии и при-

Табл. 1

Тестовая статистика R межгруппового различия ЭЦГ. Метрика различия между видами вычисляется как *евклидово расстояние обилия видов в травянистых микрогруппировках*. Названия ЭЦГ даны с сокращением, порядок следования ЭЦГ в таблице соответствует их нумерации в п. 2 «Методика исследования»

	Б-нем	Нем	Боров	Л-степ	Л-луг	Вл-луг	Гигр	Рудер
Бореал	0.17*	0.56***	0.22**	0.40**	0.19**	0.17	0.13	0.36***
Б-нем		0.47***	0.12*	0.13	-0.04	0.16	0.20	0.20**
Нем			0.66***	0.66**	0.30***	0.51**	0.52*	0.36***
Боров				0.1	-0.09	0.17	0.51*	0.38***
Л-степ					-0.11	-0.37***	-0.04	0.28**
Л-луг						-0.04	0.16	0.01
Вл-луг							0.08	0.29*
Гигр								0.36*

Значимость коэффициента R: * < 0.1, ** < 0.01, *** < 0.001.

Табл. 2

Тестовая статистика R межгруппового различия ЭЦГ. Метрика различия между видами вычисляется как *обратный коэффициент Жаккарда присутствия видов в травянистых микрогруппировках*

	Б-нем	Нем	Боров	Л-степ	Л-луг	Вл-луг	Гигр	Рудер
Бореал	0.15*	0.34***	0.11*	0.20	0.06	0.28*	0.19	0.17***
Б-нем		0.34**	0.10*	-0.02	0	0.07	0.04	0.03
Нем			0.42***	0.45*	0.19***	0.48*	0.41*	0.30***
Боров				0.01	-0.19**	0.23	0.50*	0.07
Л-степ					-0.18*	-0.24***	0	-0.17*
Л-луг						0.03	0.13	0.130*
Вл-луг							-0.17***	-0.01
Гигр								-0.02

Табл. 3

Тестовая статистика R межгруппового различия ЭЦГ. Метрика различия между видами вычисляется как *обратный коэффициент Жаккарда присутствия видов в лесотаксационных выделах*

	Б-нем	Нем	Боров	Л-степ	Л-луг	Вл-луг	Гигр	Рудер
Бореал	0.12***	0.24***	0.14***	-0.05	0.15**	0.03	0.04	0.31***
Б-нем		0.11**	0.13***	0.07*	0.18***	0.03	0	0.06
Нем			0.18***	0.29***	0.12**	0.16***	0.33*	0.20*
Боров				0.04	0.15***	0.07**	0.11	0.16**
Л-степ					0.06	-0.07*	-0.01	0.31***
Л-луг						0.16***	0.06	0.24***
Вл-луг							-0.05	0.03
Гигр								0.15*

сутствии соответственно (табл. 1–2), тогда как аналогичная тестовая статистика межгруппового различия на уровне лесотаксационных выделов составляет уже всего 0.18 (p -value < 0.001, табл. 3). Это уменьшение различия ЭЦГ связано, вероятно, с тем, что лесотаксационные выделы более протяженные по площади

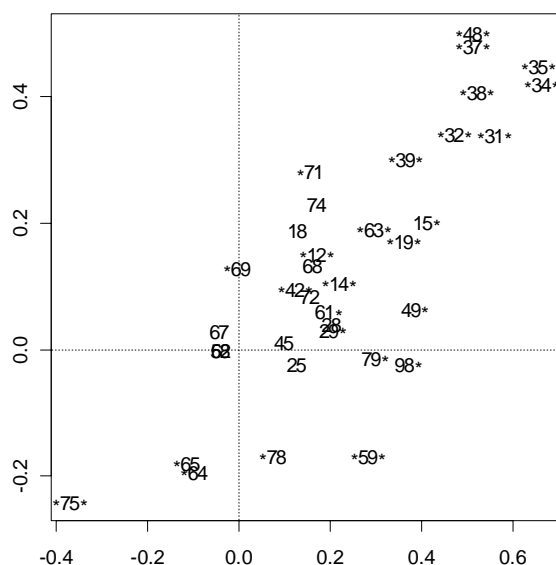


Рис. 4. Тестовые статистики R межгруппового различия ЭЦГ в травянистых микрогруппировках. Ось абсцисс – значение тестовой статистики R межгруппового различия ЭЦГ, использовано *обилие видов и евклидово расстояние в качестве метрики различия*. Ось ординат – значение тестовой статистики R межгруппового различия ЭЦГ, использовано *присутствие/отсутствие видов и обратный коэффициент Жаккара в качестве метрики различия*. Цифры на графике соответствуют нумерации сравниваемых ЭЦГ, нумерация ЭЦГ приведена в п. 2 «Методике исследования» (например, «31» – сравниваются неморальная и бореальная ЭЦГ). Значимость тестовой статистики R межгруппового различия ($p\text{-value} < 0.1$) по оси абсцисс обозначена звездочкой с правой стороны от пары цифр, по оси ординат – с левой

и «обобщают» больший спектр местообитаний и фитоценозов, чем травянистые микрогруппировки, что приводит к увеличению частоты совместных встреч видов из различных ЭЦГ.

При замене на уровне травянистых микрогруппировок информации об пространственном распределении обилия информацией о присутствии/отсутствии видов общая картина пространственных взаимоотношений видов различных ЭЦГ сохраняется (рис. 4). Корреляция между тестовыми статистиками R межгруппового различия, рассчитанными на основе различной информации о видах, составила 0.79 ($p\text{-value} < 0.001$).

При обобщении информации о пространственном распределении видов, относящихся к разным ЭЦГ, от уровня травянистых микрогруппировок до уровня лесотаксационных выделов общая картина пространственных взаимоотношений ЭЦГ нарушается (рис. 5). Корреляция между R-статистиками межгруппового различия ЭЦГ, рассчитанными для выделов и микрогруппировок, составила 0.37 и 0.48 (при использовании информации о присутствии/отсутствии и обилии видов соответственно). Однако эта непоследовательность пространственных взаимоотношений в большей степени характерна двум наиболее девиантным ЭЦГ – лесолуговой и рудеральной (цифры 6 и 9 на рис. 5). Корреляция тестовых статистик R межгруппового различия за вычетом статистик этих двух ЭЦГ составила уже 0.72 и 0.73 соответственно.

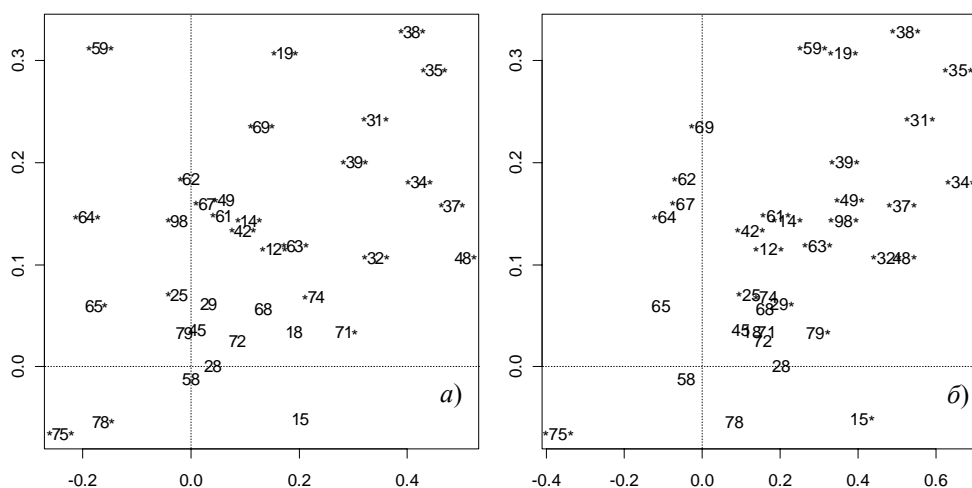


Рис. 5. Тестовые статистики R межгруппового различия ЭЦГ в *травянистых микрогруппировках* и *лесотаксационных выделах*. Ось ординат – значение тестовой статистики R межгруппового различия ЭЦГ в лесотаксационных выделах, использовано *присутствие/отсутствие видов* и *обратный коэффициент Жаккара* в качестве метрики различия; а) ось абсцисс – значение тестовой статистики R межгруппового различия ЭЦГ в травянистых микрогруппировках, использовано *обилие видов* и *евклидово расстояние* в качестве метрики различия между видами; б) ось абсцисс – значение тестовой статистики R межгруппового различия ЭЦГ травянистых микрогруппировках, использовано *присутствие/отсутствие видов* и *обратный коэффициент Жаккара* в качестве метрики различия. Остальные условные обозначения см. рис. 4

4. Выводы

На основании анализа проведенных ординаций фитоценозов и результатов теста ANOSIM различия пространственного распределения видов различных ЭЦГ можно утверждать, что более обобщенная информация о видовом составе фитоценозов позволяет получить сходные результаты, что и при использовании более детальных данных. Это относится как к анализу списков присутствия видов против обилия видов, так и к использованию генерализованной информации состава лесотаксационных выделов против детального учета травянистых микрогруппировок.

Тем не менее, тогда как для анализа функциональных смен растительности, анализа гетерогенного спектра местообитаний и фитоценозов достаточно лишь видовых списков, то при анализе более однородного спектра местообитаний большее значение приобретает информация о проективном покрытии видов, как отмечают Отыркова и Chitry [26].

В этом случае сложно утверждать о самоподобии пространственных взаимоотношений, характерных для разных пространственных масштабов, так как был исследован один и тот же пространственный ряд местообитаний – профиль протяженностью 2.5 км, различался лишь размер пространственных единиц, на уровне которых учитывалось взаимодействие ценотических групп. По результатам проведенной работы нельзя, к примеру, утверждать, что пространственные взаимоотношения ценотических групп видов внутри фитоценоза подобны

взаимоотношением ценотических групп целого лесотаксационного квартала, в котором этот фитоценоз находится. Однако итоги исследования позволяют сделать вывод о сохранении подобия пространственных взаимоотношений ценотических групп видов, взятых в рамках системной фитоценотической смены, несмотря на вариацию масштаба генерализации или степени детализации информации о поведении ценотических групп видов. Иными словами, существующие пространственные взаимоотношения ценотических групп видов – устойчивое и воспроизводимое на локальном и надценотическом уровне явление.

Summary

N.A. Chizhikova, T.I. Nasarova, T.V. Rogova, A.A. Saveliev. Spatial Relationships of Ecological-coenotical Groups.

The influence of qualitative versus quantitative and detailed versus generalized community data on ordination results and species co-occurrence pattern was investigated. Analysis of similarities ANOSIM and procrustean test were used. It is shown that spatial relationships of ecological-coenotical species groups in community functional replacement series are stable with respect to generalization of phytocommunities data.

Key words: ecological-coenotical groups, spatial relationships, qualitative and quantitative data, ordination, ANOSIM.

Литература

1. *Ниценко А.А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. – 1969. – Т. 54, № 7. – С. 1002–1014.
2. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. / Отв. ред. О.В. Смирнова. – М.: Наука. 2004. – Кн. 1. – 479 с.; Кн. 2. – 575 с.
3. *Арманд А.Д.* Особенности переходной зоны между лесным и болотным ландшафтом в области Валдайского поозерья // Организация экосистем ельников южной тайги. – М.: Ин-т географии АН СССР, 1979. – С. 194–213.
4. *Greig-Smith P.* The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities // *Ann. Bot.* – 1952. – No 16. – P. 293–316.
5. *Тайсин А.С.* Рельеф и воды. Волжско-Камский государственный заповедник. – Казань: Татар. кн. изд-во, 1969. – 152 с.
6. *Тайсин А.С.* О влиянии рельефа на природные территориальные комплексы Раифы // Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. – 1972. – Вып. 2. – С. 5–14.
7. План лесонасаждений Раифского лесничества ВКГПЗ. Лесоустройство 1993 г. Масштаб 1 : 10 000. – Н. Новгород: Поволжское гос. лесостроительное предприятие Федеральной службы лесного хозяйства России, 1994.
8. *Ter Braak C.J.F.* CANOCO – a FORTRAN program for Canonical community Ordination (version 2.1). – Ithaca, N. Y.: Microcomputer Power, 1988–1992.
9. *Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П.* Сосудистые растения Татарстана. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. – 496 с.
10. *Hastie T., Tibshirani R.* Generalized Additive Models. – London: Chapman and Hall, 1990. – 335 p.
11. *Wood S.N.* Modelling and smoothing parameter estimation with multiple quadratic penalties // *J. Royal Statistical Soc. Ser. B.* – 2000. – V. 62, No 2. – P. 413–428.
12. *Wood S.N., Augustin N.H.* GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling // *Ecol. Mod.* – 2002. – V. 157. – P. 157–177.

13. *Peres-Neto P.R., Jackson D.A.* How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test // *Oecologia*. – 2001. – V. 129. – P. 169–178.
14. *Dray S., Chessel D., Thioulouse J.* Procrustean co-inertia analysis for the linking of multivariate datasets // *Ecoscience*. – 2003. – V. 10, No 1. – P. 110–119.
15. *Clarke K.R.* Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure // *Australian J. Ecology*. – 1993. – No 18. – P. 117–143.
16. *Chapman M.G., Underwood A.J.* Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests // *Marine ecology progress series*. – 1999. – V. 180. – P. 257–265.
17. *Oksanen J., Kindt R., O'Hara R.B.* Vegan: Community Ecology Package version 1.6-10 [Электронный ресурс]. – 2005. – Режим доступа: <http://cc.oulu.fi/~jarioksa>, свободный.
18. *Wood S.N.* Mgcsv: GAMs and Generalized Ridge Regression for R // *R News*. – 2001. – V. 1, No 2. – P. 20–25.
19. *Wood S.N.* Thin-plate regression splines // *J. Royal Statistical Soc. Ser. B*. – 2003. – V. 65, No 1. – P. 95–114.
20. *Wood S.N.* Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models // *J. Am. Statistical Association*. – 2004. – V. 99. – P. 673–686.
21. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing [Электронный ресурс]. – 2006. – Режим доступа: <http://www.R-project.org>, свободный.
22. *Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В.* Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // *Бюл. МОИП. Сер. Биол.* – 2006. – Т. 111, № 2. – С. 36–47.
23. *Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир. – 1992. – 184 с.
24. *Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А.* Биологическое разнообразие и методы его оценки // *География и мониторинг биоразнообразия*. – М.: Изд-во Науч. метод. центра, 2002. – С. 13–142.
25. *Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. – 1972. – No 21. – P. 213–251.
26. *Отыrkova Z., Chytry M.* Effects of plot size on the ordination of vegetation samples // *J. Vegetation Science*. – 2006. – V. 17. – P. 465–472.

Поступила в редакцию
24.10.07

Чижикова Нелли Александровна – аспирант кафедры общей экологии, ассистент кафедры моделирования экосистем Казанского государственного университета.

E-mail: chizhikova_n@rambler.ru

Назарова Татьяна Ивановна – инженер кафедры общей экологии Казанского государственного университета.

Рогова Татьяна Владимировна – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой общей экологии Казанского государственного университета.

E-mail: Tatiana.Rogova@ksu.ru

Савельев Анатолий Александрович – доктор биологических наук, профессор кафедры моделирования экосистем Казанского государственного университета.

E-mail: saa@ksu.ru