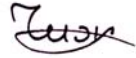


На правах рукописи



ЧИЖИКОВА НЕЛЛИ АЛЕКСАНДРОВНА

**НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ
ДИСКРЕТНЫХ СТРУКТУР
В КОНТИНУУМЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА**

Специальность 03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань – 2008

Работа выполнена на кафедре общей экологии Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Казанский государственный университет имени В. И. Ульянова-Ленина».

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор Рогова Татьяна Владимировна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Любарский Евгений Леонидович

кандидат физико-математических наук
Грабарник Павел Яковлевич

Ведущая организация: Институт экологии Волжского бассейна РАН,
г. Тольятти

Защита состоится « 19 » июня 2008 г. в 15.00 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при Казанском Государственном Университете им. В. И. Ульянова-Ленина по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 18.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке им. Н. И. Лобачевского Казанского государственного университета.

Автореферат разослан « 17 » мая 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Зелеев Р. М.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Континуальное распределение видов в градиентах экологических факторов и как следствие этого отсутствие границ между сообществами вместе с тем не исключает возможности образования более или менее выраженных дискретных группировок, как на уровне отдельного яруса, так и сообщества в целом. Эта возможность может определяться неоднородностью условий произрастания, но в еще большей степени она зависит от биологических особенностей размножения и распространения видов. Часто наблюдаемая мозаичность напочвенного покрова в лесных сообществах, четко фиксируемая визуально, казалось бы не вызывает сомнений в образовании группировок. Однако не снимаются вопросы относительно степени выраженности и достоверности формирования внутривидовых и надвидовых дискретных структур, обусловленных возрастными состояниями особей, связи межвидовых группировок различных ярусов друг с другом, зависимости их распределения вдоль градиентов факторов среды. Традиционные методы исследования и анализа растительного покрова не всегда позволяют точно ответить на поставленные вопросы, поэтому встает необходимость применения современных математических подходов¹. Достоверные знания о закономерностях пространственной структуры лесных сообществ позволят более адекватно решать задачи восстановления при локальных нарушениях и соответственно с меньшими затратами обеспечить ведение лесного хозяйства, например, в лесопарках пригородных зон; осуществлять мониторинг растительного покрова на протяженных территориях с помощью данных дистанционного зондирования.

Цель и задачи исследования. Целью проведенной работы является исследование закономерностей формирования пространственной структуры лесного покрова в экосистемах разного уровня. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- выявить закономерности горизонтальной пространственной неоднородности на локальном уровне организации фитоценоза, которая создается взаимодействием древостоя и микрогруппировок травянистого яруса;
- определить зависимость локальной эколого-ценотической структуры фитоценоза от его положения в эколого-топографическом ряду;

- оценить возможность использования видовых списков для изучения ландшафтных фитоценотических смен и выявить с их помощью пространственные закономерности изменения видовой и эколого-ценотической структуры фитоценозов в масштабе ландшафта.

Научная новизна работы. Проведен сопряженный статистический анализ пространственных закономерностей травянистого и древесного покровов на локальном уровне и уровне ландшафта. Впервые в российской фитоценологии был применен метод анализа функции Рипли на основе программных пакетов языка R. Численными методами анализа пространственной структуры достоверно выявлены скопления, оценен их размер и характер размещения некоторых возрастных групп основных лесобразующих видов. Показано, что мозаичность растительного покрова усиливается в фитоценозах широколиственных лесов, а также указаны виды, за счет которых формируется эта мозаичность. Было оценено влияние генерализованной информации о сообществе на выраженность фитоценотической смены. Показано, что пространственные взаимоотношения эколого-ценотических групп видов явление устойчивое и воспроизводимое на разных пространственных уровнях, за счет чего видовые списки геоботанических описаний больших по площади территорий могут быть использованы для изучения ландшафтных фитоценотических смен. Изучены процессы, формирующие пространственную структуру эколого-ценотического состава травянистого покрова на ландшафтном уровне. Показано, что автокорреляционные процессы, формирующие мелкомасштабную мозаичность, определяют меньшую долю пространственной вариации содержания неморальных видов, по сравнению с пространственной вариацией содержания бореальных видов.

Практическая значимость работы. Созданная автором геоинформационная база локальной структуры фитоценозов может применяться как основа для проведения популяционных и ценологических исследований. Современные аналитические возможности программных пакетов ade4, geoR, graphics, mgcv, sgeostat, spatstat, stats, vegan языка статистического программирования R (R Development core team, 2006), распространяющегося по бесплатной лицензии, могут быть широко использованы в научных исследованиях. Результаты данной работы, а также освоенные методы и компьютерные программы применяются автором в учебном процессе Казанского государственного университета факультета географии и экологии при чтении специального курса "Популяционная экология", в разработанном автором курсе «Ординация и синтаксономия».

¹ Соруководитель работы в области математического моделирования – д.б.н., к.ф.-м.н., профессор Савельев А. А.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы обсуждались: на VI международной конференции «Ecological modelling» (Триест, Италия, 2007), на международной конференции «Молодой ботаник» (Санкт-Петербург, 2006), на II и III Всероссийских научных конференциях «Принципы и способы сохранения разнообразия» (Йошкар-Ола, 2006), на международной конференции «Вопросы общей ботаники: Традиции и перспективы» (Казань, 2006), на Ежегодных итоговых научных конференциях Казанского университета (2006-2007), на VIII международной конференции «Сохранение орхидных и культивация» (Тверь, 2007), на Всероссийской конференции «Современные аспекты экологии и экологического образования» (Казань, 2005).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 печатных работ, из них две работы вошли в монографию (Zиш и др., 2007) и две работы были опубликованы в журналах списка ВАК.

Положения, выносимые на защиту.

1. Метод численного анализа рисунков с помощью функции Рипли достоверно выявляет скопления особей прегенеративного возрастного состояния большинства эдификаторных лесообразующих видов и позволяет сравнить их размер и характер размещения: для прегенеративных особей *Tilia cordata* размер и характер размещения скоплений в большей степени определяются биологическими особенностями вида, тогда как для прегенеративных особей *Picea x fennica* они связаны с пространственным распределением условий среды в фитоценозе. Влияние конкурентных взаимоотношений в результате процессов изреживания ведет к выравниванию распределения особей генеративного состояния, однако в редких случаях сохраняется достоверная неоднородность.
2. Мозаичность травянистого покрова имеет ценотический характер, её связь с пространственным распределением видов древесного яруса усиливается в условиях фитоценозов смешанных лесов, что связано преимущественно с реактивными видами и эдификаторофилами.
3. Наблюдается сохранение 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. Можно утверждать, что существующие пространственные взаимоотношения ценотических групп видов явление устойчивое и воспроизводимое на локальном и ландшафтном уровне.

4. Для неморальной и бореальной эколого-ценотических групп тренд климатических факторов, определяющий широкомасштабные пространственные вариации содержания этих групп в фитоценозах на уровне ландшафта, имеет большее значение, чем автокорреляционные процессы, определяющие мелкомасштабные пространственные структуры. Автокорреляционные процессы вносят меньший вклад в пространственные вариации содержания видов неморальной эколого-ценотической группы, по сравнению с пространственными неоднородностями содержания видов бореальной ЭЦГ.

Личный вклад. Полевой материал по локальной пространственной структуре фитоценозов был собран и переведен в электронные карты автором самостоятельно. Данные о локальной пространственной структуре фитоценозов были самостоятельно организованы автором в геоинформационную базу. Численный анализ с применением программных пакетов и формулирование выводов на его основе проведен автором самостоятельно. Ряд публикаций вышел в соавторстве с научными руководителями д.б.н., профессором, заведующим кафедрой общей экологии Т. В. Роговой и д.б.н., к.ф.-м.н., профессором А. А. Савельевым, а также ученым, работающим в смежной области – популяционной экологии – к.б.н., доцентом кафедры общей экологии М. Б. Фардеевой и студентами, работавшими под прямым руководством автора.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, списка литературы и приложений. Работа изложена на 115 страницах, содержит 102 страницы основного текста, 29 рисунков и 7 таблиц, 24 листа приложений. Список литературы включает 130 наименований, в том числе 82 на иностранных языках.

Благодарности. Автор сердечно благодарит за всестороннюю поддержку, чуткое руководство своих учителей Т. В. Рогову и А. А. Савельева, без которых бы эта работа не состоялась. Автор выражает благодарность за помощь инженеру кафедры общей экологии Т. И. Назаровой, к.б.н. Г. А. Шайхутдиновой, к.б.н. М. Б. Фардеевой, к.б.н. В. Е. Прохорову, С. С. Мухарамовой, А. Г. Пилюгину и другим преподавателям и сотрудникам кафедр общей экологии и моделирования экосистем.

Автор благодарен своей семье за терпение, понимание и поддержку.

ГЛАВА 1. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ И СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

1.1 Представления о неоднородности и структуре фитоценозов.

Рассматриваются понятия неоднородности и структуры фитоценозов, соотношение данных понятий. Дана классификация факторов, обуславливающих неоднородность растительного покрова: неоднородность микросреды экотопа, внутренняя неоднородность компонентов сообщества, неоднородность изменения среды эдификаторами фитоценоза, неоднородность воздействия на сообщество животных и человека (Мазинг, 1965). Приводятся примеры влияния факторов на структуру фитоценоза.

Рассмотрен масштаб проявления ключевых факторов, определяющих неоднородность сообщества: ценоотические взаимодействия обуславливают неоднородность на небольших расстояниях, тогда как климатические, геологические факторы проявляются на региональном уровне. Таким образом, пространственная структура растительного покрова является комбинацией проявления нескольких разномасштабных процессов (Legendre, Legendre, 1998; Василевич, 1969). Свойства пространственной структуры могут систематично варьировать от места к месту, создавая неоднородность в более крупном масштабе (Ripley, 1981). Исходя из этого, интерпретация пространственных вариаций на площади конкретного исследования может различаться в зависимости от масштаба наблюдений: небольшие по сравнению с размерами изучаемой территории вариации могут быть, в общем, рассмотрены как элементы структуры, тогда как крупномасштабные вариации элементов будут создавать неоднородность (Wiens, 1989).

Проблема пространственной структуры сообщества и в целом растительного покрова сводится в общих чертах к расчленению его на различающиеся между собой части (Лавренко, 1976). Существуют два направления в представлении о горизонтальной неоднородности растительного покрова и возможности членения его на пространственные элементы: ценологическое и индивидуалистическое (Александрова, 1969; Трасс, 1976; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, 2001). Преобладающей точкой зрения является мнение, что в природе плавные, постепенные переходы встречаются чаще, чем резкие границы (Ярошенко, 1961; Денисова, Миркин, 1970; Тюрюканов, Федоров, 1996). Однако на локальном уровне контрастность переходов может усиливаться с увеличением эдификаторной способности доминантов (Экосистемы... , 1989).

1.2 Обзор математических методов исследования пространственной структуры. Дано деление существующих методов исследования пространственной структуры фитоценозов в зависимости от видов данных, для которых они могут быть применены:

1. Точечные методы, оперирующие:
 - неделимыми объектами – индивидами растений;
 - непрерывными переменными – измеренными в пространстве по случайно или регулярно выбранным точкам;
2. Площадные методы, оперирующие с протяженными в пространстве объектами, к примеру, микрогруппировками в древесном или травянистом ярусе.

Рассмотрены общие предположения о процессах, формирующих пространственную неоднородность растительного покрова, выполнение которых необходимо для проведения анализа его пространственной структуры: наличие автокорреляции, стационарность процесса. Показана важность учета анизотропии пространственного процесса.

ГЛАВА 2. ПРИРОДНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРРИТОРИИ 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. Рельеф назван одной из причин, обусловившей эту смену посредством закономерного распределения почв и климатических условий по мере снижения высот ландшафта.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В рамках поставленной цели решались задачи исследования растительного покрова на разных уровнях: на локальном уровне отдельных фитоценозов и на уровне ландшафта. Для каждого пространственного уровня были использованы свои методы сбора данных и их анализа, поэтому каждая группа методов более подробно освещена в главах 4-5. В этой главе приведен краткий перечень подходов к сбору данных, методов анализа и программного обеспечения.

Для исследования пространственной структуры на локальном уровне в Раифском участке ВКГПБЗ было проведено подробное картирование древесного и травянистого яруса в пятнадцати выбранных фитоценозах. Для обработки этой информации использовались программы Easy Trace, Map Info, Microsoft Access. Были использованы

следующие методы анализа пространственной структуры сообществ: визуальный анализ карт локальных плотностей (программные пакеты spatstat, graphics в среде статистического программирования R), анализ пространственного распределения видов деревьев с помощью функции Рипли (пакет spatstat); сопряженный анализ локального пространственного распределения видов деревьев и травянистых видов на каждой площадке с помощью перестановочных тестов Мантеля и анализа сходства ANOSIM (пакет vegan); анализ пространственных закономерностей распределения видовой структуры древесных видов и локальной эколого-ценотической структуры травянистых видов в пределах эколого-топографического ряда Раифы с помощью не прямой ординации травянистых микрогруппировок по соотношению суммарных проективных покрытий эколого-ценотических групп методом соответствия (correspondence analysis, пакеты vegan, ade4, mgcv).

Для анализа пространственной неоднородности растительного покрова на уровне ландшафта были использованы данные геоинформационной системы Флора (Прохоров, 2006). Для решения задач исследования ландшафтного пространственного уровня были использованы методы не прямой ординации, анализа сходства ANOSIM, прокрустова анализа, методы нелинейного аддитивного моделирования, вариограммного анализа и анализа коррелограмм сходства.

Также в этой главе рассмотрены математические основы некоторых методов, применявшихся в работе: построение карт локальной плотности особей, функция Рипли, перестановочный тест Мантеля, анализ сходства ANOSIM.

ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗОВ НА ЛОКАЛЬНОМ УРОВНЕ

4.1 Методика сбора данных. Для решения поставленных задач, связанных с изучением закономерностей на локальном уровне фитоценоза, был заложен профиль протяженностью 5 км в направлении с юга на север. Профиль проходит через различные типы растительных ассоциаций, начиная от липняков в южной части заповедника и заканчивая сосняками в северной; пересекает пойму реки Сумки. В рассмотрение были взяты и территории, подвергшиеся значительной антропогенной нагрузке. По ходу этого профиля было исследовано 15 стационарных площадок каждая размера 50x50 м, в соответствии с методикой изучения лесных фитоценозов Сукачева (1930). 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 полное геоботаническое описание. Помимо геоботанического описания на каждой площадке были закартированы микрогруппировки травянистого покрова и стволы лесобразующих древесных видов (рис. 1, А). Контур микрогруппировок выделялись визуально по составу доминирующих видов. В каждой микрогруппировке определялся полный видовой состав и проективное покрытие видов. За исключением проростков картировались взрослые деревья и подрост. На карте обозначался также сухостой и валеж. Для каждого нанесенного на карту дерева на высоте 1.3 м измерялся диаметр ствола. Всего было закартировано 3820 деревьев и 327 травянистых микрогруппировок. На этапе камеральной обработки данных для всех закартированных деревьев были определены онтогенетические состояния (Диагнозы и ключи..., 1989). В последующем при проведении анализа пространственного распределения особи древесных видов были объединены по онтогенетическому состоянию в два более широких класса: прегенеративные и генеративные. Это было сделано для того, чтобы получить пространственные выборки большего размера и на их основе вычислить статистически более надежные значения характеристик пространственной структуры.

4.2 Пространственная структура древесных видов.

Пространственная структура древостоя была проанализирована с помощью функции Рипли для возрастных групп видов с численностью стволов хотя бы на одной площадке не менее пятнадцати: *Picea x fennica*, *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata*, *Betula pendula*, *Betula pubescens*.

Сходный вид функций Рипли для прегенеративных и генеративных особей *Tilia cordata* в инвазивных популяциях липы, где в верхних ярусах еще присутствуют реликты доминантов прежних сообществ – *Pinus sylvestris*, *Picea x fennica*, и для генеративных особей в зрелом широколиственном фитоценозе может свидетельствовать о близких условиях для возобновления липы как в прошлом, в начале фитоценотической смены хвойно-широколиственных сообществ широколиственными, так и на настоящий момент, когда смена еще идет или почти закончена. Статистически значимый пик функции Рипли на небольших расстояниях показывает характерный радиус вегетативных локусов – чуть менее 2 метров, и свидетельствует о преимущественно вегетативном способе размножения *Tilia cordata* в хвойно-широколиственных фитоценозах. Вегетативные локусы прегенеративных особей образуют агломерации большего радиуса, соответствующие возрастной парцелле (Дылис, 1978) или возрастному локусу (Смирнова и др., 1990) порядка 10 м, однако с возрастом эти агрегации значительно разреживаются. В зрелом липняке (площадка № 1) возобновление липы

замедлено и в основном связано с семенным размножением: функция Рипли прегенеративных особей лишена яркого пика на малых радиусах.

Стволы прегенеративных особей *Picea x fennica* также преимущественно агрегированы в скопления, однако, в отличие от прегенеративных и генеративных особей *Tilia cordata*, вид функции Рипли на каждой площадке различен, что вероятно связано с более высокой требовательностью прегенеративных особей *Picea* к условиям существования и различной пространственной неоднородностью условий среды на каждой площадке. Средний размер агрегаций прегенеративных особей ели 3-4 м в радиусе, однако в редких случаях может достигать и 10 м, при этом характер размещения агрегаций относительно друг друга различен для каждой площадки. Вследствие внутривидовой конкуренции генеративные особи *Picea x fennica* менее агрегированы.

Генеративные особи *Pinus sylvestris* распределены на площадках преимущественно случайным образом, лишь на площадке № 11 выявлены значимые пространственные агрегации радиусом 10 м. Возможно, в условиях достаточно увлажненных почв в ельниках зеленомошных пространственное распределение сосны как менее конкурентоспособного содоминанта в древостое определяется елью.

4.3 Сопряженный анализ пространственных структур травянистых и древесных видов. Травянистый ярус как часть экосистемы функционирует в пространственной структуре доминирующих древесных видов (Grime, 1979; Campbell, Grime, 1991). Вместе с тем, связь эта значительно осложнена и опосредована как биотическими межвидовыми взаимоотношениями, так и неоднородностью почвенных условий, поэтому визуальный анализ связи пространственных структур древесного и травянистого яруса затруднен и часто практически невозможен. На территории исследования исключением является фитоценоз № 7 – участок сфагнового болота. Здесь черничные куртины закономерно связаны с приствольными повышениями, поэтому размер пятен и характерное расстояние между ними повторяют размер и характер размещения древесных группировок (рис. 1).

Связь пространственной структуры древесного яруса и распределения травянистых видов напочвенного покрова в работе была оценена с помощью перестановочного теста Мантеля, который оценивает значимость корреляции между двумя матрицами расстояний. Для расчета матриц, описывающих пространственную структуру древесного и травянистого покрова, площадка разбивалась сеткой 5x5 ячеек, в каждой ячейке была определена средняя плотность каждой возрастной группы древесных видов, а также обилие каждого травянистого вида. Матрицы расстояний рассчитывались с помощью метрик расстояния между каждой

парой ячеек на площадке. Также с помощью теста ANOSIM, который оценивает значимость межгруппового различия, для каждой пары исследованных фитоценозов было проанализировано их различие по (а) распределению плотности видов древесного яруса и валежа, (б) видовой структуре травянистого яруса напочвенного покрова и (в) эколого-ценотической структуре травянистого яруса.

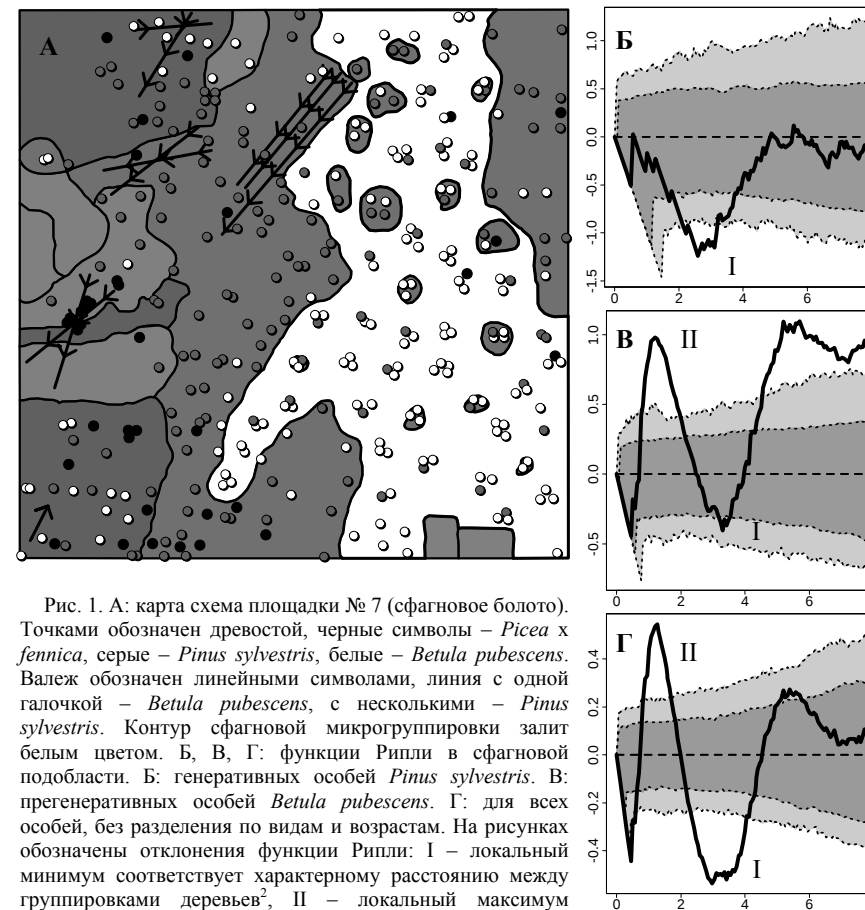


Рис. 1. А: карта схема площадки № 7 (сфагновое болото). Точками обозначен древостой, черные символы – *Picea x fennica*, серые – *Pinus sylvestris*, белые – *Betula pubescens*. Валеж обозначен линейными символами, линия с одной галочкой – *Betula pubescens*, с несколькими – *Pinus sylvestris*. Контур сфагновой микрогруппировки залит белым цветом. Б, В, Г: функции Рипли в сфагновой подобласти. Б: генеративных особей *Pinus sylvestris*. В: прегенеративных особей *Betula pubescens*. Г: для всех особей, без разделения по видам и возрастам. На рисунках обозначены отклонения функции Рипли: I – локальный минимум соответствует характерному расстоянию между группировками деревьев², II – локальный максимум соответствует характерному размеру группировок деревьев

² Размер неоднородностей, характерных для наблюдаемой пространственной структуры, всегда будет несколько меньше, чем значения r , на которых наблюдаются максимумы и минимумы функции Рипли, что связано с её кумулятивным характером.

Тест Мантеля показал наличие связей между пространственным распределением некоторых травянистых видов и локальной плотностью некоторых возрастных групп древесных видов, что отмечалось и другими авторами, к примеру (Уранов, 1965; Казанцева, 1979; Ястребов, 1993). Однако ни в одном рассматриваемом фитоценозе не было выявлено связи полного видового состава травянистого покрова с локальной плотностью возрастных групп древесных видов. Это можно считать статистическим подтверждением того, что пространственная структура травянистого покрова не является прямой проекцией древесного яруса. Такая точка зрения высказывалась Смирновой и др. (1990) на примере широколиственных лесов европейской части СССР. Тем не менее, наблюдается тенденция к увеличению доли видов травянистого покрова, зависящих от пространственной структуры древесного яруса, по отношению к общему числу травянистых видов в фитоценозах смешанных лесов (фитоценозы № 2-4, рис. 2).

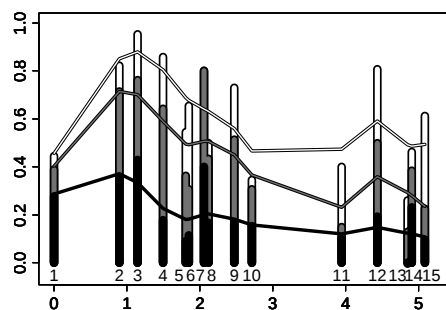


Рис. 2. Доля травянистых видов, зависящих от плотности возрастных групп древесных видов. По горизонтали — координаты площадки на профиле (в км), по вертикали — число травянистых видов, для которых выявлена значимая связь в локальной плотности хотя бы одной возрастной группы древесного вида. Цифра в основании столбца обозначает номер фитоценоза. Черные столбцы соответствуют видам, связь которых значима при 0.99, темно-серые при 0.95, и с белой заливкой при 0.90 уровне доверия. Для каждого уровня доверия выведена линия бегущего среднего.

Анализ видов, для пространственного распределения которых была подтверждена связь с локальной плотностью древесных видов, позволил заключить, что выраженные дискретные структуры в фитоценозах со смешанным древостоем формируются за счет реактивных видов в пространстве свободном от влияния основных конкурентоспособных видов, а также за счет повторения эдификаторофилами в травостое мозаики эдификаторов. Вероятно, в таких фитоценозах взаимоотношения видов разных экологических групп обострены, что определяет интенсивную мозаичность травостоя.

Следует отметить, что каждая из пятнадцати обследованных площадок в силу своего положения в эколого-топографическом ряду характеризуется уникальным комплексом условий, микроклиматом, и как результат обладает уникальным составом видов древесного и травянистого ярусов, что обуславливает особенную физиогномию травянистого покрова. Тест ANOSIM показал, что каждая пара площадок значительно различается по полному видовому составу (среднее значение статистики R для всех пар площадок 0.71, наблюдаемый уровень значимости для каждой пары площадок менее 0.01). Состав древесного яруса и обилие валежа, а также ЭЦГ спектра травянистого яруса не обнаруживает различия лишь для фитоценозов № 2 (липняк осоково-пролесниковый с березой) и № 3 (липняк пролесниковый с сосной и березой): тест ANOSIM не подтвердил существование значимого различия в составе видов древесного яруса и обилии валежа ($R=0.01$, $p\text{-value}=0.68$), и в ЭЦГ составе травянистого яруса ($R=0.005$, $p\text{-value}=0.29$). Все остальные пары площадок следует признать различающимися по составу древесного яруса и ЭЦГ составу травянистого яруса (среднее значение статистики R для всех остальных пар площадок 0.39 и 0.68 по составу древесного и травянистого ярусов соответственно, все значения $p\text{-value}<0.01$). Вероятно, видовой состав древесного яруса и обилие валежа до некоторой степени определяет эколого-ценотическую структуру, но не видовой состав фитоценоза как таковой.

4.4 Пространственные закономерности распределения древесных видов и травянистых видов напочвенного покрова в пределах эколого-топографического ряда. Чтобы проследить сопряженность структуры древесного и травянистого ярусов в пределах эколого-топографического ряда в масштабе ландшафта была проведена непрямая ординация травянистых микрогруппировок по эколого-ценотическому спектру составляющих их видов с помощью метода соответствия (correspondence analysis, Ter Braak, 1988-1992). Эколого-ценотический спектр микрогруппировки в данной работе был определен как процентное соотношение суммарного покрытия видов, относящихся к различным эколого-ценотическим группам.

В ординационном пространстве микрогруппировки четко разделились на три полюса по эколого-ценотическому спектру: I — с доминированием неморальных, II — бореальных и III — боровых со значительным участием лесо-луговых видов. Близость видов боровой и лесо-луговой ЭЦГ как результат сходных требований к условиям существования отмечается многими авторами, к примеру (Смирнов и др., 2006). Анализ положения фитоценозов в ценотическом пространстве выявляет некоторые отступления структуры травянистого покрова от порядка следования фитоценозов в реальном пространстве, т.е. в общей

ЭЦГ структуре одних фитоценозов встречаются микрогруппировки, состав которых более близок фитоценозам, следующим далее в топографическом ряду. При этом общая картина ценотической взаимосвязи травянистого и древесного покровов не утрачивается. Можно сказать, что профиль, заложенный в данной работе, позволил отобразить две широко-масштабные фитоценотические смены. Первая, это смена ЭЦГ травянистого покрова «неморальные-боровые», отображающая смену широколиственных лесов хвойными, на фоне изменения механического состава почвы по ходу топографического ряда. После вхождения профиля в область устойчивого существования хвойных древесных видов следует второй выраженный градиент эколого-ценотического спектра травянистого покрова «боровые-бореальные», связанный с изменением влажности почвы. В каждом случае имеет место ландшафтный градиент условий местообитания, осложненный экотопологическими условиями микроэкоотопов отдельных фаций и различными формами экзогенного воздействия на растительный покров в ходе его формирования, которые определяют возникновение относительно дискретных скоплений видов и межвидовых группировок как в древесном, так и травянистом ярусах.

ГЛАВА 5. ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В МАСШТАБАХ ЛАНДШАФТА

5.1 Методика сбора данных. Для анализа пространственных закономерностей ЭЦГ, характерных для ландшафтного уровня, была использована информация о видовом составе выделов лесной таксации (План лесонасаждений..., 1994), входящих в состав кварталов в пределах рассматриваемого эколого-топографического ряда. Видовой состав был установлен по геоботаническим описаниям геоинформационной системы Флора (Прохоров, 2006).

5.2 Влияние генерализованной информации о видовом составе на выраженность ландшафтной фитоценотической смены. Для изучения выраженности ценотической смены в травянистом покрове в зависимости от степени детальности информации о фитоценозе, был проведен анализ пространственных взаимосвязей ценотических групп видов в пределах эколого-топографического ряда на уровне микрогруппировок травянистого яруса и на уровне лесотаксационных выделов. 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 чисел видов, относящихся к различным

эколого-ценотическим группам и (в) таксационных выделов на основе информации о соотношении чисел видов, относящихся к различным эколого-ценотическим группам. Для ординации было отобрано 219 лесотаксационных выделов, входящих в состав прилегающих к профилю кварталов. Ординации проведены с помощью метода соответствия (correspondence analysis, Ter Braak, 1988-1992). Для сравнения ординаций травянистых микрогруппировок, полученных с использованием информации о проективном покрытии или присутствии/отсутствии видов, был использован прокрустов тест (procrustean test) (Peres-Neto, Jackson, 2001; Dray и др., 2003). Этот тест вычисляет оценку согласия между ординациями и её 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) (Clarke, 1993). ANOSIM вычисляет тестовую статистику R межгруппового различия ЭЦГ и оценивает значимость различия.

Ординационная диаграмма микрогруппировок, основанная на соотношении числа видов, относящихся к различным ЭЦГ, показала сходную картину распределения эколого-ценотических групп в ординационном пространстве, как если бы для ординации было использовано соотношение проективных покрытий ЭЦГ. Сходство обеих ординаций подтверждено и прокрустовым тестом (коэффициент прокрустовой корреляции между ними составил 0.84, $p\text{-value} < 0.001$).

Наблюдалась следующая закономерность в различии пространственного распределения видов ЭЦГ при использовании информации разной детальности: 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 ЭЦГ составляет 0.66 и 0.42 для пространственного распределения видов боровой и неморальной ЭЦГ при использовании информации об обилии и присутствии соответственно, тогда как аналогичная тестовая статистика межгруппового различия ЭЦГ на уровне лесотаксационных выделов составляет уже всего 0.18 ($p\text{-value} < 0.001$). Это уменьшение различия ЭЦГ связано, вероятно, с тем, что лесотаксационные выделы более протяженные по площади и «обобщают» больший спектр местообитаний и фитоценозов, чем травянистые микрогруппировки, что приводит к увеличению частоты совместных встреч видов различных ЭЦГ.

При замене на уровне травянистых микрогруппировок информации о пространственном распределении обилия информацией о присутствии-отсутствии видов общая картина пространственных взаимоотношений

видов различных ЭЦГ сохраняется. Корреляция между тестовыми статистиками R межгруппового различия ЭЦГ, 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 несколько нарушается. Корреляция между R-статистиками межгруппового различия ЭЦГ, рассчитанными для выделов и микрогруппировок составила 0.37 и 0.48 (при использовании присутствия-отсутствия и обилия видов соответственно). Однако эта непоследовательность в пространственных взаимоотношениях в большей степени характерна двум наиболее девиантным ЭЦГ – лесо-луговой и рудеральной. Корреляция тестовых статистик R-межгруппового различия за вычетом статистик этих двух ЭЦГ составила уже 0.72 и 0.73 соответственно.

5.3 Изучение пространственных процессов, формирующих ЭЦГ структуру растительного покрова на уровне ландшафта. В данной работе была предпринята попытка исследовать факторы и процессы, обуславливающие на уровне ландшафта крупно- и мелкомасштабные пространственные вариации содержания видов бореальной и неморальной ЭЦГ. Бореальная и неморальная ЭЦГ характеризовались как доли видов данных групп, по отношению к общему числу видов, отмеченных в местообитании. Доля видов бореальной ЭЦГ от общего числа видов фитоценоза была названа автором в данной работе как *бореальность*. Доля видов неморальной ЭЦГ была названа *неморальностью*.

В качестве факторов, определяющих крупномасштабный тренд, были взяты данные о температуре и влажности, полученные с помощью снимков дистанционного зондирования спутника LANDSAT 5. Также в качестве косвенного фактора была взята Y-координата (широта) геоботанического описания на профиле. Предполагается, что с положением описания на профиле могут быть связаны некие неизмеренные факторы (механический состав почвы, прогреваемость склонов и т.п.).

Для связи пространственного распределения бореальности и неморальности с широкомасштабным трендом климатических факторов и положения на профиле были использованы обобщенные аддитивные модели (generalized additive model, GAM). Для исследования были взяты 534 геоботанических описания, выполненных в июне 2000-2004 гг. в кварталах изучаемого профиля Раифского участка ВКГПБЗ. Всего в описаниях было отмечено 485 видов, 327 из них отмечены более, чем в трех описаниях. В том числе это 31 вид лесной неморальной ЭЦГ, и 22

вида лесной бореальной ЭЦГ, выделенных в соответствии с (Бакин и др., 2000).

Факторы, использованные для предсказания содержания видов рассматриваемых ЭЦГ, позволили получить адекватный прогноз (корреляция прогнозных и наблюдаемых значений бореальности составила около 0.82, и столько же при прогнозировании неморальности). Тем не менее, эти модели широкомасштабного тренда позволили учесть изменчивость данных лишь частично (доля объясненной дисперсии данных³ составила около 45% и 58% для моделей бореальности и неморальности соответственно). В предположении, что необъясненная пространственная изменчивость ЭЦГ состава обусловлена мелкомасштабными автокорреляционными процессами, на следующем этапе параметры автокорреляционных процессов были изучены с помощью вариограммного анализа с использованием функций пакета geoR.

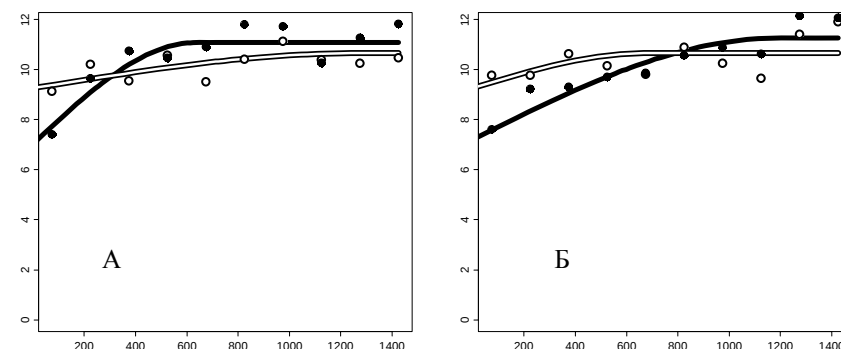


Рис. 3. Сферические модели вариограммы. А: направление 0° (по азимуту). Б: направление 90° (по азимуту). Черные точки соответствуют значениям эмпирической вариограммы для отклонения значений бореальности от широкомасштабного тренда, белые – эмпирическая вариограмма значений неморальности. Пунктирные линии – модели поведения вариограмм. Черная линия – модель поведения вариограммы отклонений бореальности, белая линия – модель поведения вариограммы отклонений неморальности

Для каждой переменной (бореальности и неморальности) были вычислены две направленные эмпирические вариограммы: для 0° и для 90° (рис. 3, А, Б). На основании визуального анализа графиков был сделан вывод, что автокорреляционные процессы содержания обеих ЭЦГ-групп

³ Доля объясненной дисперсии считается как отношение дисперсии разности прогнозируемых значений моделируемой переменной и среднего значения наблюдаемой переменной, по отношению к общей дисперсии моделируемой переменной.

характеризуются направленной анизотропией: в направлении 0° схожесть свойств убывает быстрее, чем в направлении 90°, что подтверждается многими исследователями Раифы (Порфирьев, 1968), указывавших на зональность растительного покрова Раифы, которая выявляется в меридиональном направлении.

Параметры автокорреляции (nugget, порог, nugget-эффект, ранг и выраженность анизотропии) были оценены в рамках сферической модели автокорреляционной структуры (рис. 3, табл. 1).

В целом, процессы, формирующие крупно- и мелкомасштабные пространственные структуры, оказывают разное влияние на пространственное распределение видов бореальной и неморальной ЭЦГ (табл. 2).

Таблица 1

Параметры автокорреляции, установленные с помощью анализа вариограммы

	Nugget	Порог	Nugget - эффект	Ранг, м	Анизотропия
Бореальная ЭЦГ 0°	7.20	11.25	64%	633	1.88
Бореальная ЭЦГ 90°				1187	
Неморальная ЭЦГ 0°	9.25	10.65	87%	515	1.31
Неморальная ЭЦГ 90°				673	

Таблица 2

Оценка вклада пространственных процессов в вариацию изучаемых характеристик растительного покрова

Доля всей пространственной вариации (%)	Широкомасштабный тренд климатич. факторов	Мелкомасштабные структуры, формируемые автокорр. процессами	Случайные факторы
Бореальность	45	20	35
Неморальность	58	6	36

Для обеих ЭЦГ, характеризующих растительный покров, наибольшее значение имеет распределение климатических факторов, формирующих их крупномасштабный тренд. Однако для пространственного распределения бореальности автокорреляционными процессами может быть объяснена большая доля вариации, чем характерно для пространственного распределения неморальности. Вероятно, это может свидетельствовать о том, что на ландшафтном

уровне мелкомасштабные вариации содержания бореальных видов более выражены, более дискретны. Тем не менее, необъясненная дисперсия распределения видов анализируемых ЭЦГ равна. На данном этапе исследования сложно утверждать, что для обеих характеристик растительного покрова эта вариация связана с одними и теми же случайными процессами.

5.4 Изучение пространственных процессов, формирующих видовую структуру растительного покрова на уровне ландшафта.

Для того, чтобы проследить закономерности изменения видового состава фитоценозов в масштабе ландшафта, чтобы изучить зональность, связанную с рельефом и изменением почвенных и микроклиматических условий, была проанализирована *коррелограммы* их видового состава (Sokal и Oden, 1978). Для построения коррелограмм были взяты геоботанические описания всех раифских кварталов из базы Флора. В данной работе были проанализированы коррелограммы коэффициента различия фитоценозов, учитывающего присутствия видов в сообществах. В качестве коэффициента различия был взят индекс I , обратный индексу видового сходства Жаккара (Faith и др., 1987; Legendre, Legendre, 1998; Pielou, 1984):

$$I = 1 - \frac{c}{a + b + c},$$

где a и b – это число видов, отмеченных только в первом фитоценозе и только во втором фитоценозе, c – это число видов, отмеченных в обоих сообществах. Значения индекса I изменяются в интервале $[0;1]$. Значения индекса, близкие к нулю показывают, что состав анализируемых сообществ практически не отличается; значения индекса, близкие к единице, соответственно показывают, что видовой состав сообществ практически не имеет общих видов, или их число очень невелико. Коррелограммы рассчитывались для двух направлений *разделяющих векторов*⁴ (0° и 90° по азимуту), так как на предыдущем этапе исследования было установлено, что пространственные процессы, формирующие пространственную неоднородность растительного покрова Раифского участка ВКГПБЗ, обладают анизотропией. Также коррелограммы различия были рассчитаны отдельно по видовому составу древостоя и травостоя. Для видового состава древесного и травянистого ярусов характерен большой диапазон различий (не показано на рисунке). Полное совпадение видовых составов наблюдается довольно редко, характерное минимальное значение коэффициента несходства видовых составов – 0.2, максимальное – 1, независимо от того, как далеко или

⁴ Разделяющий вектор – это вектор, начало которого (в геостатистике – «голова») лежит в центре одного фитоценоза, а конец («хвост») в другом.

близко друг к другу находятся сравниваемые фитоценозы. В целом, можно отметить, что для каждого класса расстояний размер диапазона, в котором колеблются значения различия древесного видового состава, составляет $\pm 15\%$ от среднего значения, и $\pm 10\%$ для различий видового состава травянистого яруса. Также можно отметить, что несходство фитоценозов по видовому составу в травянистом ярусе характеризуется большими значениями, чем в древесном ярусе (рис. 4). Одной из причин этого может являться большая разнородность травянистого покрова, и математически – большее число видов в травянистом ярусе, по сравнению с числом древесных видов, приводит к большим значениям коэффициента различия между сравниваемыми фитоценозами. Общий вид графиков изменения коэффициента видового различия травостоя схож с таковым графиком древостоя, изменения на коррелограммах происходят синхронно (рис. 4). Коррелограмма нарастания различий в составе травостоя для направления 90° (рис. 4, Б) также имеет более пологую форму, по сравнению с коррелограммой для направления разделяющего вектора 0° (рис. 4, А). Это свидетельствует о менее выраженных различиях в видовом составе вдоль зон сходных лесорастительных условий, выделяемых и характеризующихся многими исследователями Раифы как самостоятельные зоны (Порфирьев, 1968).

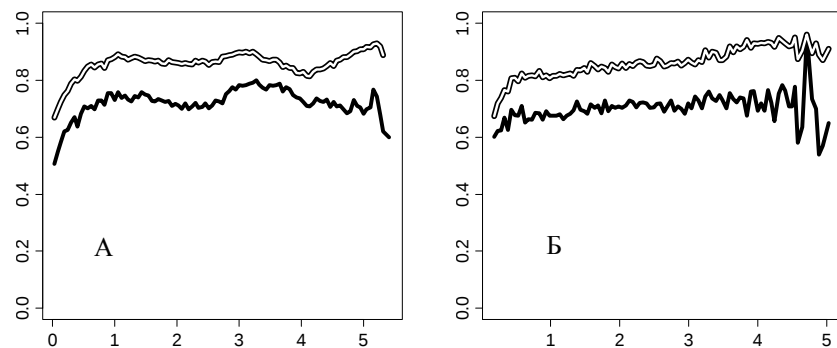


Рис. 4. Среднее различие состава травянистого (белая линия) и древесного яруса (черная линия) фитоценозов в зависимости от расстояния между сообществами в физическом пространстве. По вертикали – метрика различия, по горизонтали – расстояние между фитоценозами. А: фитоценозы находятся на оси север-юг (направление разделяющего вектора 0°), Б: фитоценозы находятся на оси запад-восток (направление разделяющего вектора 90°)

Достаточно интересным являются волнообразные спады и нарастания коэффициентов различия травянистого и древесного составов в направлении с юга на север (рис. 3, А). Для фитоценозов, находящихся на расстоянии около 2.5 км, характерно некоторое увеличение сходства

видовых составов травостоя и древостоя. Это можно объяснить тем, что в центре Раифской части заповедника в условиях понижения рельефа наряду со специфическими приозерными и болотными биотопами, занятых гигрофитными сообществами, возвышенные участки надпойменных террас заняты фрагментами как неморальных, так и бореальных комплексов. Это высокое видовое и ценотическое разнообразие центральной части заповедника и определяет повышенное сходство сообществ, располагающихся друг от друга на расстоянии около 2.5 км.

ВЫВОДЫ

1. На фоне континуальной пространственной организации растительного покрова, проявляющейся как в топографическом, так и в ординационном экологическом пространстве, методом анализа точечных паттернов достоверно выявляются скопления для особей прегенеративного возрастного состояния большинства эдификаторных лесобразующих видов. Размер и характер размещения скоплений прегенеративных особей *Tilia cordata* в большей мере определяется биологическими особенностями вида, тогда как для прегенеративных особей *Picea x fennica* характер размещения скоплений более связан с пространственным распределением факторов среды. Влияние конкурентных взаимоотношений в результате процессов изреживания ведет к выравниванию распределения особей генеративного состояния, однако в редких случаях сохраняется достоверная неоднородность.
2. Мозаичность травянистого покрова и её связь с пространственным распределением видов древесного яруса усиливается в условиях фитоценозов смешанных лесов, что связано преимущественно с реактивными видами и эдификаторофилами. На основании ординационного анализа также можно заключить, что в ряду континуальной смены условий среды эта неоднородность травянистого покрова имеет ценотический характер.
3. 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 вместо обилия видов, так и к использованию генерализованной информации о видовом составе

- лесотаксационных выделов вместо детального описания травянистых микрогруппировок.
4. Наблюдается сохранение подобия пространственных взаимоотношений ценоотических групп видов, взятых в рамках системной фитоценотической смены, несмотря на вариацию масштаба генерализации или степени детализации информации о поведении ценоотических групп видов. Существующие пространственные взаимоотношения ценоотических групп видов явление устойчивое и воспроизводимое на локальном и ландшафтном уровне.
 5. Для неморальной и бореальной ЭЦГ тренд климатических факторов, определяющий широкомасштабные пространственные вариации содержания этих групп в фитоценозах на уровне ландшафта, имеет большее значение, чем автокорреляционные процессы, определяющие мелкомасштабные пространственные вариации. Автокорреляционные процессы вносят меньший вклад в пространственные вариации содержания видов неморальной ЭЦГ, по сравнению с пространственными вариациями содержания видов бореальной ЭЦГ.
 6. Зональное распределение лесорастительных условий вызывает анизотропию автокорреляционных процессов, формирующих мелкомасштабную пространственную неоднородность содержания видов бореальной и неморальной ЭЦГ. Более выраженное изменение видового состава обусловлено более значительными изменениями условий среды. Фитоценозы, соседствующие друг с другом на малых расстояниях (до 200 м) могут отличаться по видовому составу древостоя и травостоя, при этом различие древостоя менее выражено по сравнению с травостоем (средний индекс различия видового состава достигает 0.5 против 0.7 соответственно).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Чижилова Н. А. Пространственные взаимоотношения эколого-ценоотических групп в зональных условиях хвойно-широколиственных лесов / Н. А. Чижилова, Т. И. Назарова, Т. В. Рогова, А. А. Савельев // Ученые записки Казанского Государственного Университета, серия «Естественные науки». – 2008. – Том 150, кн. 1. – С. 133-146.
2. Чижилова Н. А., Рогова Т. В., Савельев А. А. Закономерности пространственной структуры бореальной и неморальной эколого-ценоотических групп. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всероссийской научной конференции / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола; Пушкино, 2008. – С. 498-499.
3. Chizhikova N. A. Spatial relationships of tree and herbaceous species along environmental gradient / N. A. Chizhikova, T. V. Rogova, A. A. Saveliev // Proceedings of 6th European Conference on Ecological Modelling. – Trieste, Italy, 2007. – P. 110-111.
4. Rogova T. V. Spatial modelling of forest community features in the Volzhsko-Kamsky reserve / T. V. Rogova, N. A. Chizhikova, O. E. Lyubina, A. A. Saveliev, S. S. Mukharamova, A. F. Zuur, E. N. Ieno, G. M. Smith // Analysing ecological data / A. F. Zuur, E. N. Ieno, G. M. Smith. – Springer-Verlag, 2007. – Chapter 37. – P. 362-648.
5. Saveliev A. A. Spatially continuous data analysis and modeling / A. A. Saveliev, S. S. Mukharamova, N. A. Chizhikova, R. Budgey, A. F. Zuur // Analysing ecological data / A. F. Zuur, E. N. Ieno, G. M. Smith. – Springer-Verlag, 2007. – Chapter 19. – P. 341-372.
6. Fardeeva M. B. Age and spatial population dynamics of tuberous orchids / M. B. Fardeeva, N. A. Chizhikova, O. V. Korchebokova // Вестник Тверского государственного университета. – Тверь: ТвГУ, 2007. – С. 272-277.
7. Chizhikova N. A. Spatial analysis of vegetation / N. A. Chizhikova, T. I. Nasarova // Proceedings of I (IX) conference of Young Botanists in Saint-Petersburg, 21-26 May 2006. – Saint-Petersburg, 2006. – P. 106.
8. Чижилова Н. А. Некоторые подходы к моделированию пространственной неоднородности растительного покрова / Н. А. Чижилова, Т. В. Рогова, А. А. Савельев // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы II Всероссийской научной конференции, 28-31 января 2006 г. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т., 2006. – С. 352-353.
9. Чижилова Н. А. К исследованию зависимости пространственной структуры древесного и травянистого ярусов / Н. А. Чижилова, Т. И. Назарова, Т. В. Рогова // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: материалы международной научной конференции, 23-27 января 2006 г. – Казань: КГУ, 2006. – С. 265-266.
10. Назарова Т. И. Структурные характеристики синузального покрова / Т. И. Назарова, Т. В. Рогова, Н. А. Чижилова // Современные аспекты экологии и экологического образования. – Казань, 2005. – С. 143-144.
11. Рогова Т. В. Оценка биоразнообразия и пространственной дифференциации растительного покрова. / Т. В. Рогова, О. Е. Любина, Н. А. Чижилова / Современные аспекты экологии и экологического образования. – Казань, 2005. – С. 158-159.