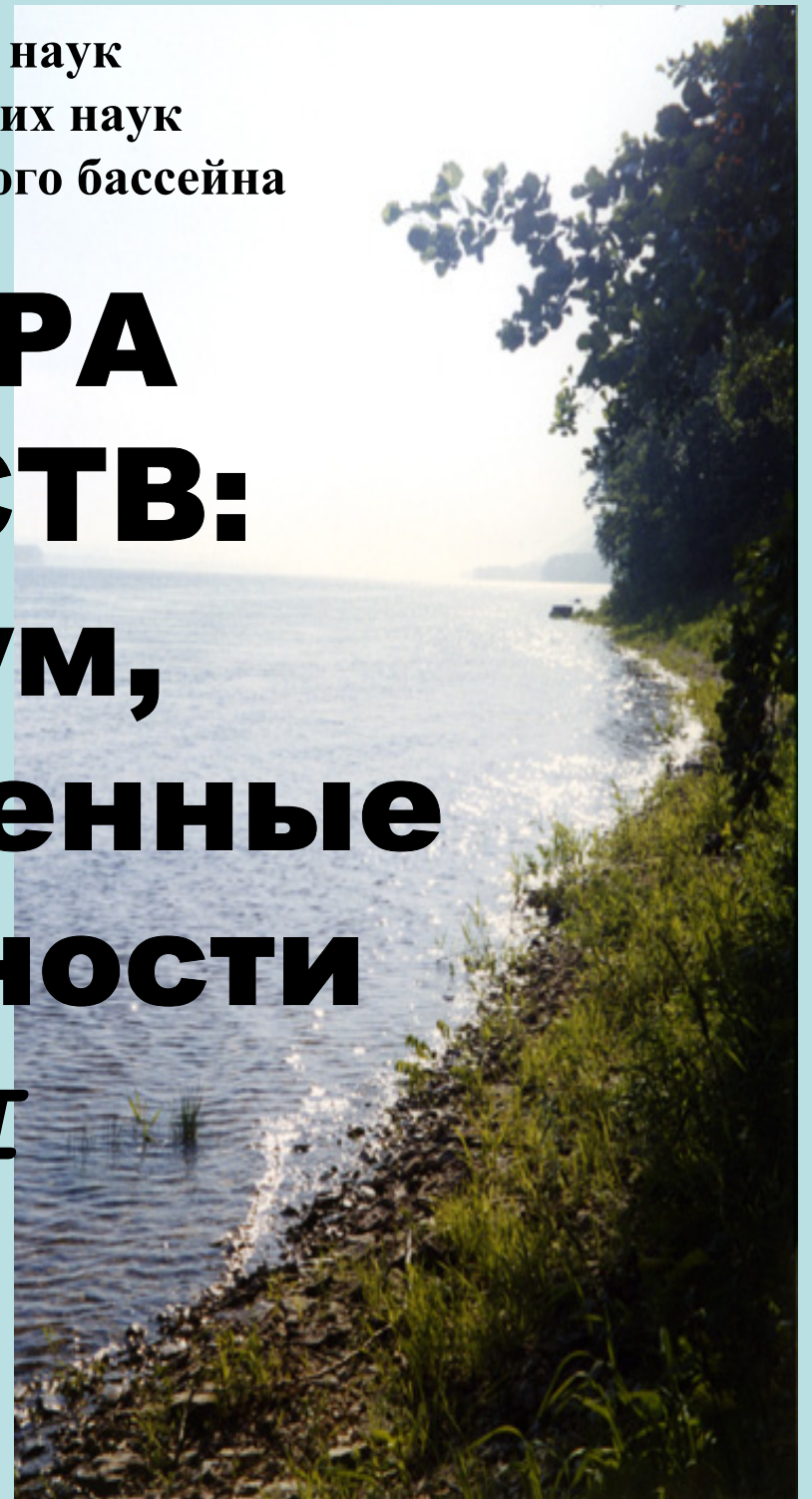


Российская академия наук
Отделение биологических наук
Институт экологии Волжского бассейна

**СТРУКТУРА
СООБЩЕСТВ:
КОНТИНУУМ,
пространственные
закономерности**

Часть I

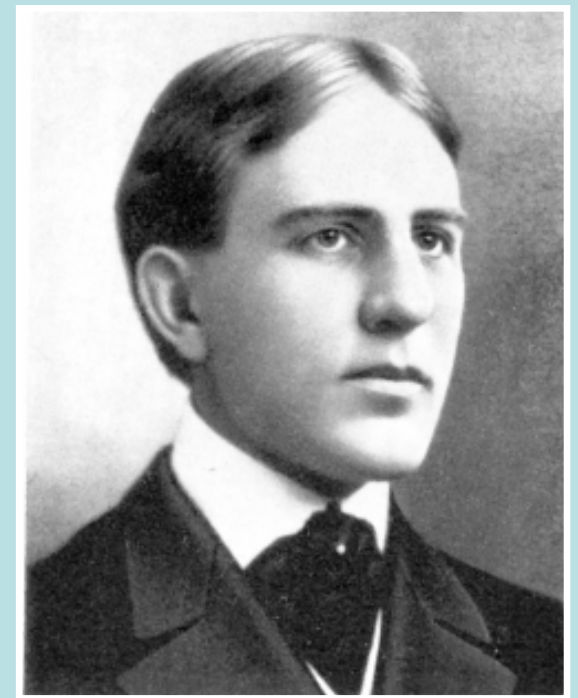
Г.С. Розенберг



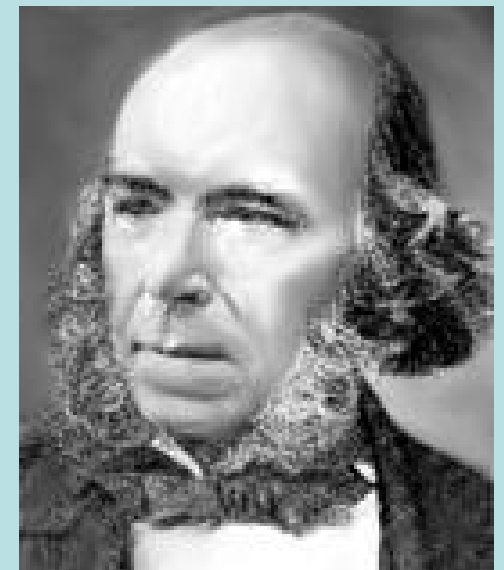
СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ. КОНТИНУУМ

Соотношение *дискретности* и *непрерывности* в экосистемах — один из интереснейших и важнейших вопросов современной экологии. Косвенным свидетельством этого являются незатухающие дискуссии по этой проблеме.

Представления о дискретности фитоценозов (**организмистские аналогии**) связаны с работами американского эколога **Ф. Клементса** начала XX в. Заметим, что Клементс продолжил философско-позитивистские аналогии английского философа **Г. Спенсера**, считавшего, что человеческое общество есть организм (классы общества – органы этого «организма»).



Фредерик Клементс
Frederic Edward Clements
(1874-1945)

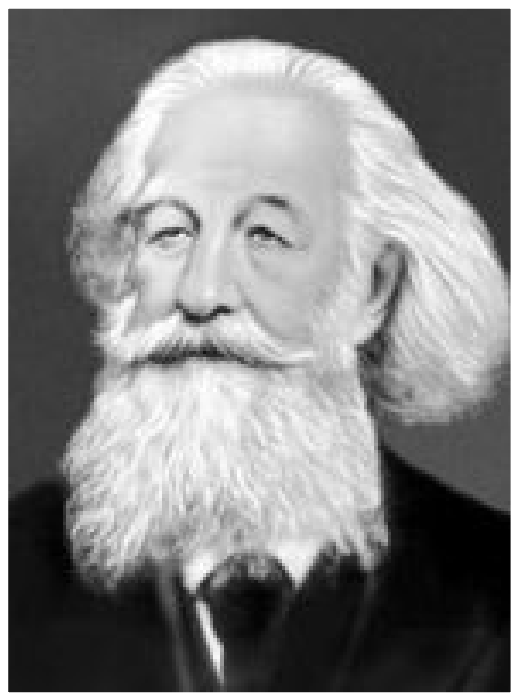


Герберт Спенсер
Herbert Spencer (1820-1903)

Однако в недрах парадигмы организмизма еще в конце XIX столетия возникли новые представления о непрерывности растительного покрова.

ПРЕДТЕЧИ

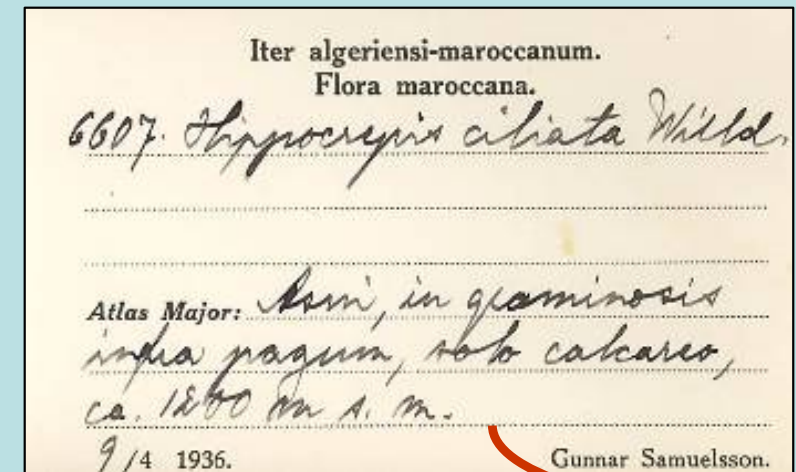
Андрей Николаевич
Бекетов (1825-1902)



Гавриил Иванович
Танфильев (1857-1928)



Гунар Самуэльсон
Gunner Samuelsson
(1885-1944)





**Леонтий Григорьевич
Раменский (1884-1953)**

КЛАССИКИ

1910 год

Позднее континуум был описан итальянцем Д. Негри (1914 г.) и французом Ф. Леноблем (Félix Lenoble, 1926 г.).



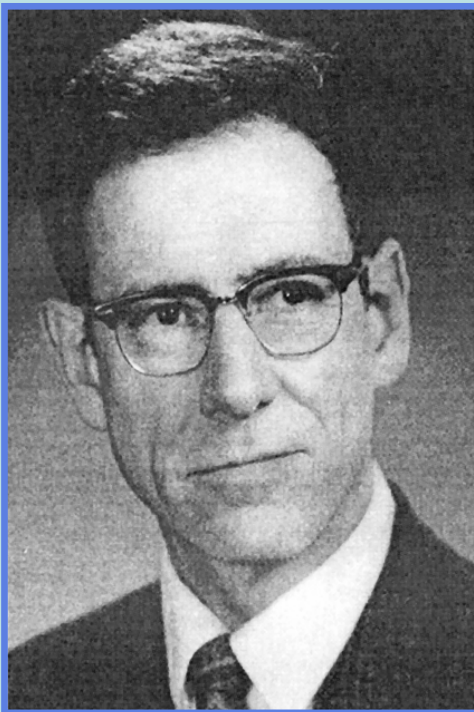
**Джованни Негри
Giovanni Negri
(1877-1960)**



**Генри Глизон
Henry Allan Gleason
(1882-1975)**

СОВРЕМЕННЫЕ КЛАССИКИ

Идеи континуума "пробили себе дорогу" лишь в 50-60-х годах XX в., когда были выполнены оригинальные исследования **Р. Уиттекера** (Whittaker, 1956) и школы американского фитоценолога и эколога **Дж. Кёртиса** (Curtis, 1959), исследовавших растительность штата Висконсин (США).



Роберт Уиттекер
Robert Harding Whittaker
(1920-1980)

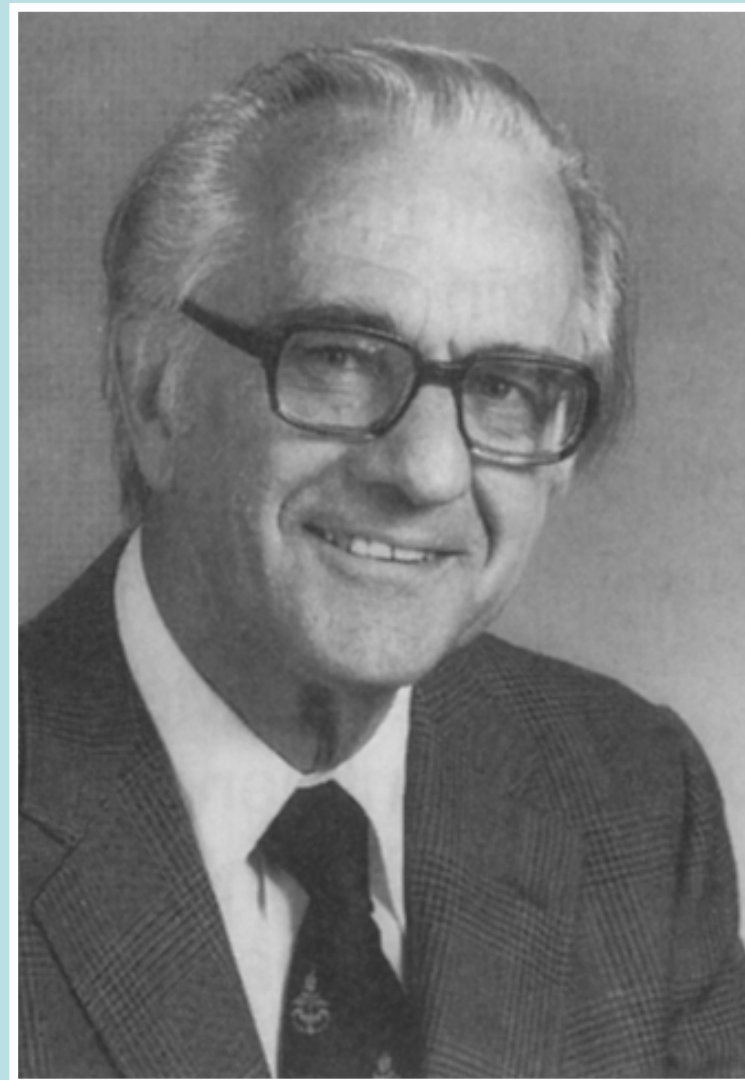


Джон Кёртис
John T. Curtis
(1913-1961)

В 1967-68 гг. по инициативе Р. Макинтоша в журнале "*The Botanical Review*" была организована дискуссия по проблеме «дискретность – континуум».

Из девяти участников трое высказались

в пользу дискретности:



**Роберт Макинтош
Robert McIntosh
(г.р. 1924)**



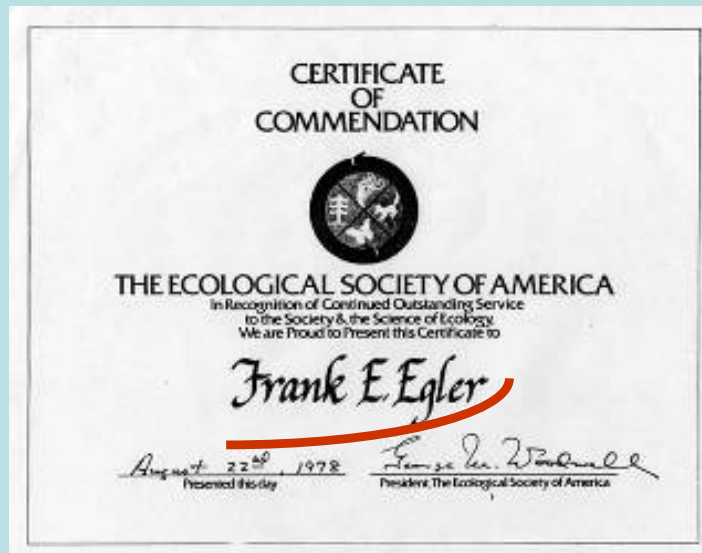
Франк Иглер
Frank Edwin Egler
(1911-1996) – США



Росс Робинс
Ross Gordon Robbins
(1919-1997) – Новая Гвинея



Марсель Гуно
Marcel Guinochet
(1909-1997) – Франция



В поддержку концепции континуума выступили:

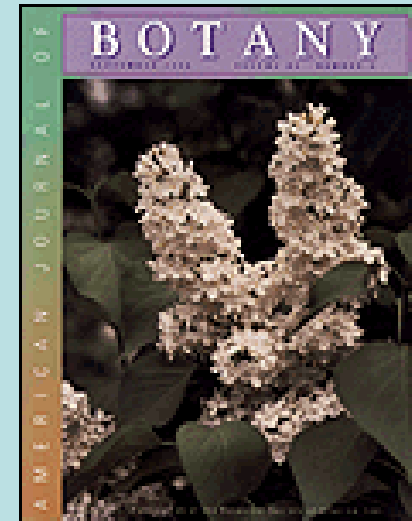


Чарльз Гаймингем
Charles H. Gimingham
(г.р. 1926) – Шотландия

**Kellogg biological Station,
Michigan State University**



Дж. Кэнтлон
John E. Cantlon
(г.р. 1921) – США



Карл Монк
Carl Douglas Monk
(г.р. 1913) – США



Владислав Иванович
Василевич (г.р. 1935) – СССР



Хельмут Лит
Helmut Lieth (г.р. 1925) –
Германия



Руджеро Томазелли
Ruggero Tomaselli
(1920-1982) –
Италия (г. Павия, Ломбардия)

Современные участники дискуссии «холизм – редукционизм»



**Алексей Меркурьевич
Гиляров (г.р. 1943)**



**Станислав Михайлович
Разумовский (1929-1983)**



**Александр
Константинович
Тимонин (г.р. 1958)**

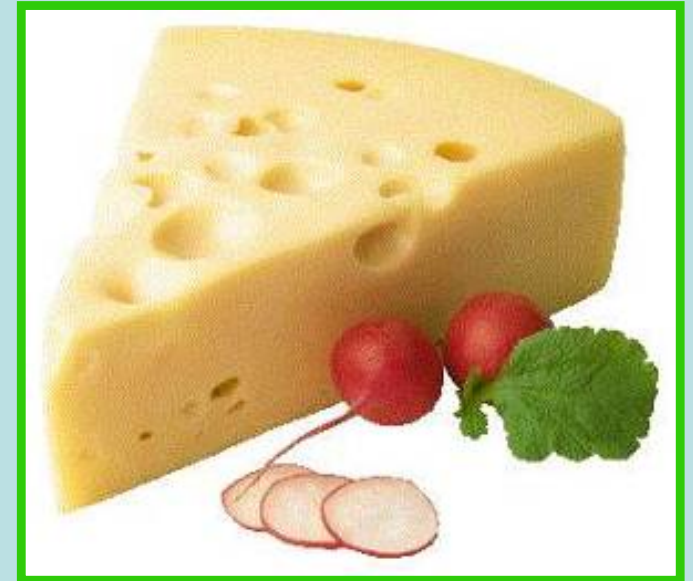


**Борис Михайлович
Миркин (г.р. 1937)**



**Александр Иванович
Кафанов (г.р. 1947)**

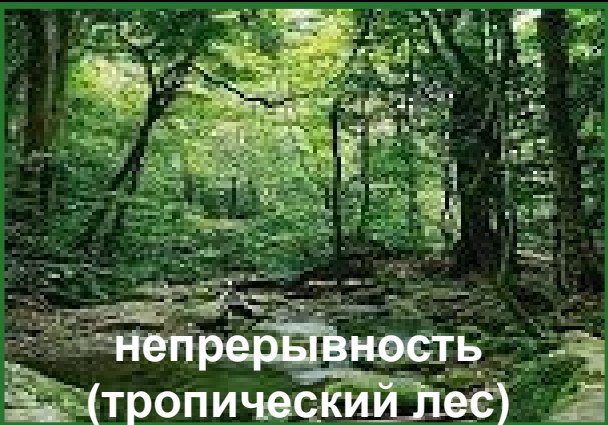
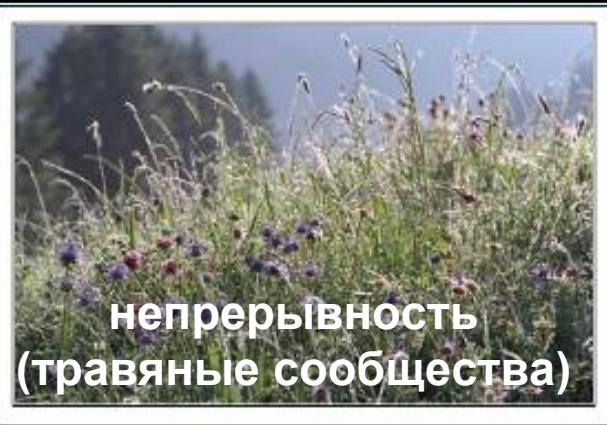
Дискретность – непрерывность



Причины непрерывности и дискретности растительности

Причины непрерывности	Причины дискретности
Постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве (непрерывность экотопа)	Наличие переломных пунктов в изменении прямодействующих факторов (дифференцированность экотопа)
Неспецифичность воздействия видов на среду	Специфичность трансформации среды растениями
Равномерность воздействия на среду природных факторов ("растекание" видов в пространстве)	Катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов
Непрерывность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека	Дискретность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека
Отсутствие экологических групп видов	Наличие экологических групп видов

Зависимость степени непрерывности растительного покрова от числа доминантов и видового разнообразия

Видовое разнообразие	Доминанты	
	сильные	слабые
высокое	 непрерывность (тропический лес)	 непрерывность (травяные сообщества)
низкое	 дискретность (бореальный лес)	 непрерывность (лишайники тундры)  дискретность (пустыня);

Для обоснования идеи **иерархии континуумов** полезны исследования **И. Хэнски** (Hanski, 1982): виды расклассифицированы по двум параметрам – широте амплитуды их распространения и обилию.

Континуумы высших уровней иерархии (зональные смены, высотная поясность) формируются центральными видами с различным составом **видов-спутников** и **видов-горожан** (последние дают вспышки обилия в отсутствии центральных видов).

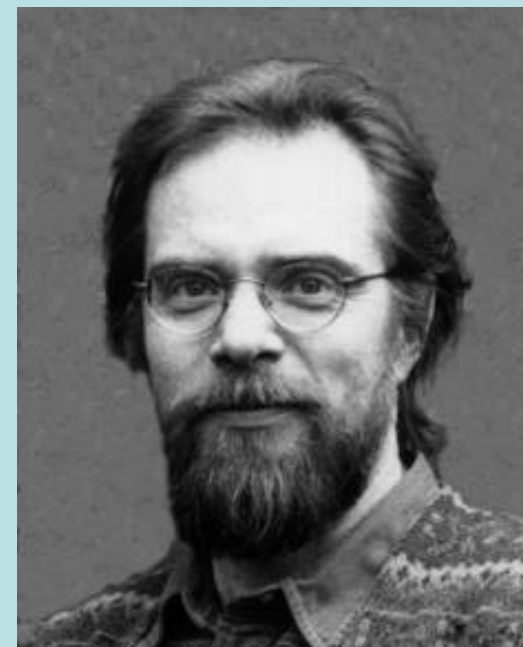
Континуумы низших уровней более «мобильны» и в пространстве, и во времени; на фоне ограниченного числа центральных видов непрерывность формируют **виды-селяне**, а мозаичность (например, в сообществах высокотравной прерии) – **виды-спутники**.

Классификация видов по И. Хэнски

Обилие	Диапазон условий среды	
	широкий	узкий
высокое	виды ядра (англ. core)	горожане (англ. urban)
низкое	селяне (англ. rural)	спутники (satellite)



Илкка Хэнски
Ilkka Hanski
(г.р. 1953)



КОНЦЕПЦИЯ КОНТИНУУМА

Концепция, отражающая одно из коренных свойств экосистем и позволяющая рассматривать их как непрерывную мозаику популяционных распределений, связанных условиями среды.

ИНДИВИДУАЛИСТИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА Раменского – Глизона



**Леонтий Григорьевич
Раменский (1884-1953)**



**Генри Глизон
Henry Allan Gleason
(1882-1975)**

Гипотеза, заключающаяся в признании **неповторимости экологии каждого вида:**

«...каждое растение по своему, своеобразно распределено по условиям среды, входя в ряд определенных группировок с другими видами. Нет двух кривых обилия, которые бы совпадали или были вполне параллельны друг другу: все кривые сложно пересекаются, на различных уровнях ориентируя свою вершину (уровень наибольшего обилия) и имея форму симметричную или неравнобокую, растянутую или сжатую с боков (стенотопные виды) и т.д. Видовая специфичность распределения несомненно является отражением факта **физиологического своеобразия** каждого вида организмов. Нет сомнения, что реакция каждого организма на внешние условия своеобразна; было бы непонятной странностью если бы, вопреки этому, растения в природе маршировали в ногу» (Раменский, 1925, с. 15).

ГИПОТЕЗА ГРАДИЕНТОВ ВИДОВ (эко-, топо-, хроноклины) И СООБЩЕСТВ (ценоэко-, ценотопо-, ценохроноклины)

Предположения о закономерно распределенных характеристиках видов и сообществ вдоль отдельных факторов среды или комплексных градиентов

(В известном смысле, эта гипотеза является развитием *индивидуалистической гипотезы* Л.Г. Раменского).

ГИПОТЕЗА СООБЩЕСТВ–ЕДИНИЦ

Представление, согласно которому виды образуют группировки, характеризующие определенные четко ограниченные друг от друга типы сообществ – синтаксоны (одна из иерархий синтаксонов, построенная на флористическом подходе к классификации растительности, включает субвариант, вариант, субассоциацию, ассоциацию, подсоюз, союз, класс и дивизион).

МЕТОДЫ (ЗАКОНЫ) ОРДИНАЦИИ

Методы анализа и описания закономерностей распределения видов или сообществ вдоль некоторых осей (гипотеза градиентов видов и сообществ), определяющих характер варьирования компонент экосистем.

Ординация (от лат. *ordination* – расположенный в порядке) – **упорядочение видов (*R-анализ*) или сообществ (*Q-анализ*) вдоль некоторых осей, определяющих характер их варьирования.**

По методам различают ординации:

- **прямую** (ординация ведется по реальным факторам среды – экологическим, пространственным, временным),
- **«полупрямую»** (ось фактора задается максимальными и минимальными значениями при невозможности прямым способом измерить все значения фактора – например, пастбищная нагрузка) и
- **непрямую** (упорядочение объектов происходит вдоль направления изменения сходства между описаниями или связи между видами),
- **одномерную** (ординация ведется вдоль одного фактора или одной оси) и
- **многомерную**,
- **экологическую** (призванную оценивать связь видов или сообществ с факторами среды, вскрывать влияние этих факторов и учитывать распределение видов вдоль них) и
- **синтаксономическую** (призванную оценивать структуру сообществ в пространстве выделенных осей).

- **Прямой градиентный анализ** – один из наиболее эффективных методов ординации, который выполняется при возможности прямого измерения фактора среды, используемого как ось ординации.

Количественный прямой градиентный R-анализ складывается из следующих этапов (по **Б.М. Миркину**):

- разбиение прямо измеренного фактора X на классы (градации – x_i);
- построение графика эмпирического распределения встречаемости (обилия, биомассы и пр.) некоторого вида в зависимости от градаций фактора среды – (p_i) ;
- проверка достоверности одновершинного характера этого распределения с использованием статистического критерия Стьюдента;
- если в одной или нескольких градациях на встречаемость вида оказывает достоверное влияние какой-либо другой фактор, приводящий к возникновению двух- или многовершинности эмпирического распределения, то проводится **процедура выравнивания** распределения методом скользящей средней до достоверно одновершинного распределения (эта процедура может осуществляться несколько раз);



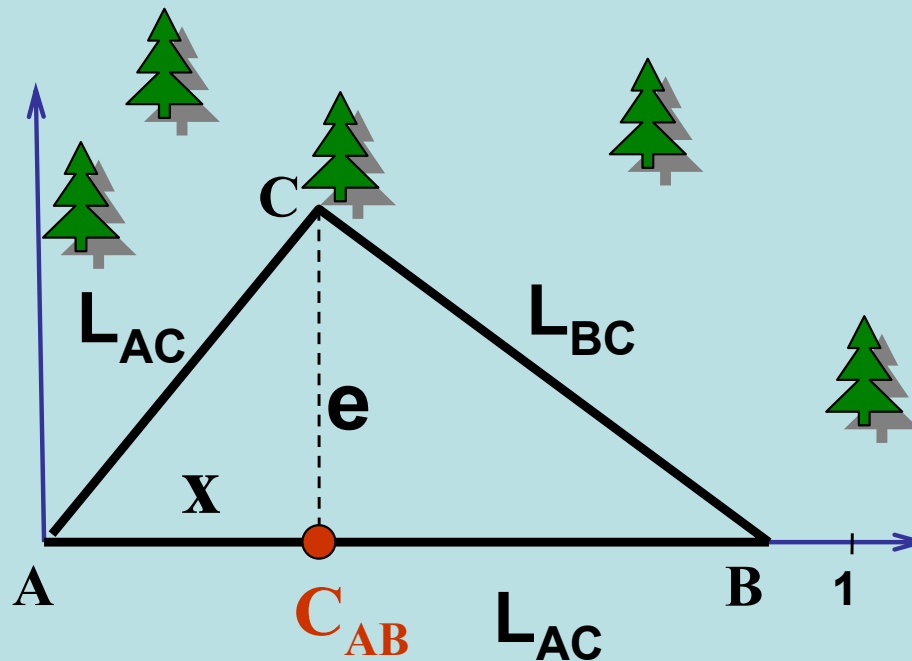
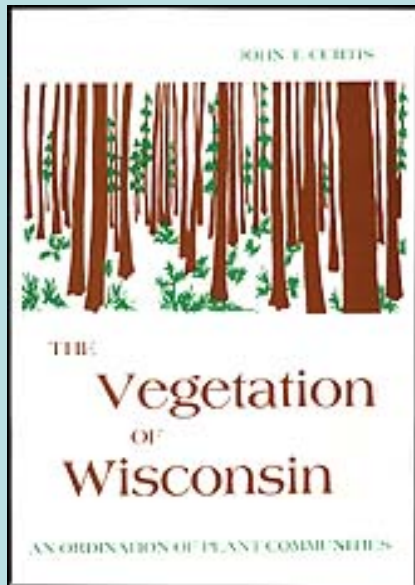
**Борис Михайлович
Миркин (г.р. 1937)**

- проводится *оценка силы влияния фактора* с использованием однофакторного дисперсионного анализа (η^2) или критерия хи-квадрат (χ^2);
- если влияние на выровненное распределение встречаемости вида оценено (например, по критерию Фишера) как достоверное, то проводится определение *средневзвешенной напряженности фактора* и ее *дисперсии*:

$$X = \sum x_i \cdot p_i ,$$

$$\sigma^2 = \sum (x_i - X)^2 \cdot p_i .$$

- **Висконсинская ординация (полярная, сравнительная).** Метод «полупрямой» ординации был предложен Дж. Бреем (J.R. Bray) и Дж. Кертисом в 1957 г.



$$x = (L_{AB}^2 + L_{AC}^2 - L_{BC}^2) / (2 \cdot L_{AB}^2) ,$$

$$e = (L_{AC}^2 - x^2)^{1/2} .$$



Джон Кёртис
John T. Curtis
(1913-1961)

- **Факторный анализ** – раздел статистического многомерного анализа, объединяющий методы оценки размерности множества наблюдаемых переменных путем исследования структуры **корреляционных** (или ковариационных) **матриц** связи или сходства этих переменных.

Основное предположение, лежащее в основе всех методов факторного анализа, заключается в том, что корреляционные связи между всеми наблюдаемыми переменными определяются существенно меньшим числом гипотетических, ненаблюдаемых переменных или факторов.

Одним из наиболее часто используемых (в том числе и в экологии) методов факторного анализа является **метод главных компонент** (англ. *principal component analysis*; PCA).

Основная идея этого метода состоит в предположении, что все разнообразие коэффициентов корреляции между N параметрами A_i объясняется наличием небольшого числа $n \leq N$ простых, линейно независимых факторов X_j , через которые эти переменные выражаются следующим образом:

$$A_i = \sum a_{ij} \bullet X_j ,$$

где a_{ij} – факторные нагрузки признака A_i на ось X_j , определяемые методами матричной алгебры с использованием собственных значений и собственных векторов исходной корреляционной матрицы.

Достоинства метода главных компонент являются:

- количественное определение доли общего варьирования переменных, которую берет на себя та или иная выделенная ось максимального варьирования;
- хорошее математическое обеспечение;
- удобная форма представления результатов ординации в независимых (перпендикулярных) осях варьирования.

Недостатками метода главных компонент являются:

- линейность исходной модели (особенно заметным этот недостаток становится при размерности корреляционных матриц для более 50 признаков);
- сложность идентификации получаемых осей максимального варьирования (преодоление этого недостатка возможно при использовании для интерпретации осей максимального варьирования результатов **прямого градиентного анализа**).

МЕТОДЫ (ЗАКОНЫ) КЛАССИФИКАЦИИ

Методы анализа экосистем как дискретных образований (*гипотеза сообществ-единиц*), осуществляемые по их функциональным или структурным признакам.

Классификация является неотъемлемой частью практически любой науки, выполняя систематизирующую, объяснительную и прогностическую функции теории. Не случайно **С.В. Мейен** (1978) рассматривал классификацию (таксономию, мерономию) как раздел **теоретической биологии**.

Систематизирующая функция классификации заключается в упорядочении имеющегося знания об объекте,

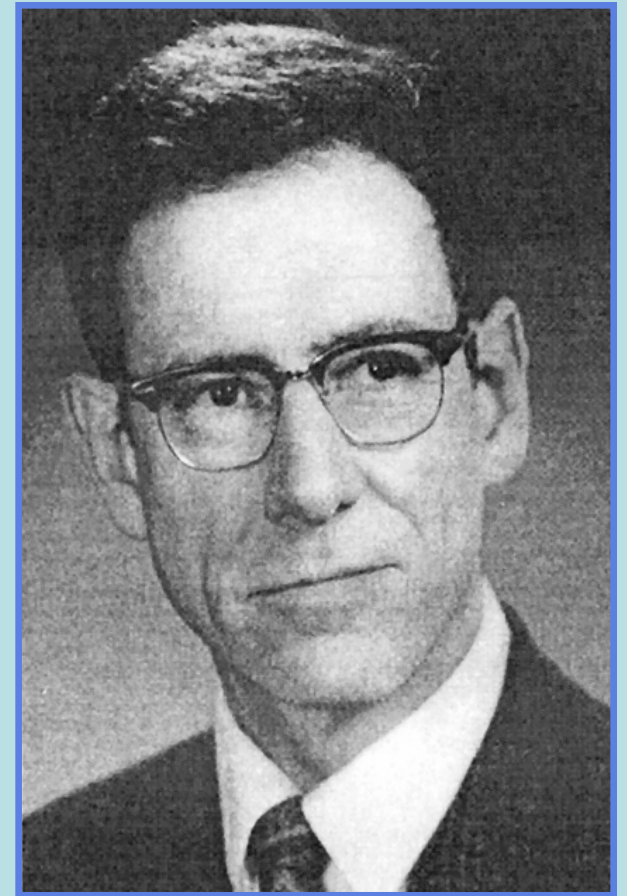
объяснительная — в определении и оценке связей и сходства между объектами,

прогностическая — в способности на основе выявленных закономерностей предсказывать существование новых объектов и связей.

Сергей Викторович
Мейен (1935-1987)



Роберт Уиттекер
Robert Harding Whittaker
(1920-1980)



Р. Уиттекер (Whittaker, 1962), рассмотрев множество классификационных подходов в фитоценологии (классификация растительности, во многом, определяет классификацию экологических сообществ в целом) разделил их на **две основные группы**:

- использование в качестве основного критерия классификации **доминантов сообщества** (этот подход еще называется **физиономическим** или **морфолого–флористическим**); этот подход широко использовался и продолжает использоваться экологами северных стран – России, США, Швеции (основными объектами исследований были бореальные леса с заметным превалированием дискретности над непрерывностью); развитие подхода у нас в стране связано с именем академика **В.Н. Сукачева**, его коллег и учеников.



В. Сукачев

Владимир Николаевич
Сукачев (1880-1967)

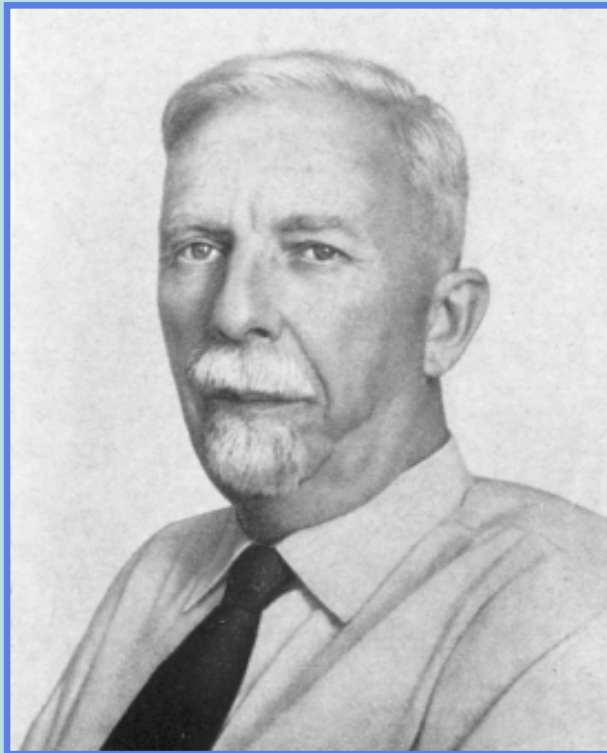
- использование в качестве критерия **всех видов** с отбором из общего числа тех, которые индицируют различные экологические условия (такой подход называется **эколого-флористическим**);

этот наиболее популярный в мире подход к классификации (в числе ее сторонников не менее 80% фитоценологов мира) был разработан в 20-х годах XX века франко-швейцарским фитоценологом **Жозья Браун-Бланке**.

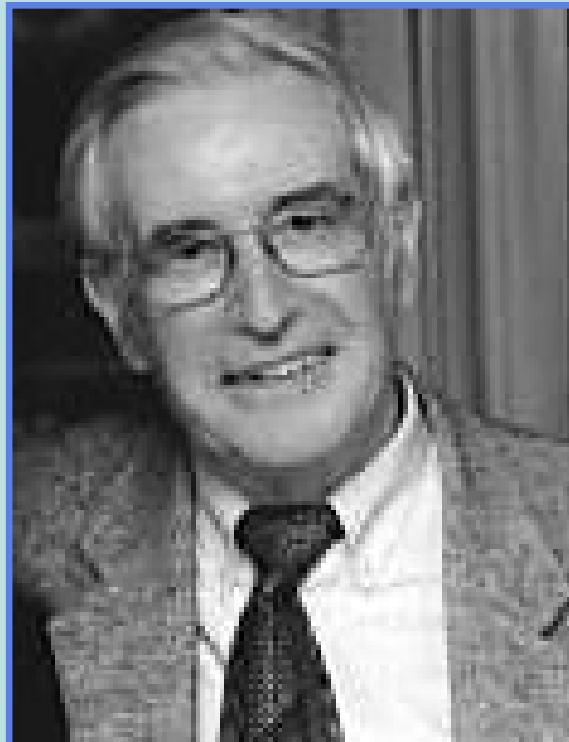


Жозья Браун-Бланке
Josias Braun-Blanquet (1884-1980)

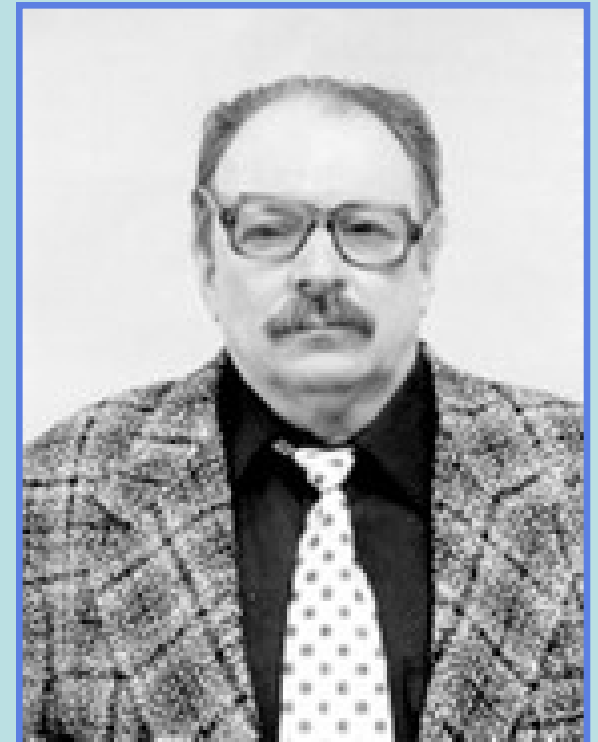
В развитие и использование этого метода большой вклад внесли **Рейнольд Тюксен** (Германия), **Эдди Ван-дер-Маарель** (Нидерланды) и многие другие, у нас в стране – **Б.М. Миркин**.



Рейнольд Тюксен
Reinhold Tüxen
(1899-1980)



Эдди Ван-дер-Маарель
Eddy van der Maarel
(г.р. 1934)



Борис Михайлович
Миркин (г.р. 1937)

Количественные методы **автоматической классификации** могут быть сгруппированы по целому ряду критериев:

- по **объектам классификации** (как и при ординации) различают ***R-анализ*** (классификация видов) и ***Q-анализ*** (классификация сообществ);
- по **принципам построения алгоритмов** ***эвристические*** (интуитивные) и ***вариационные*** (достижение экстремума некоторого функционала качества классификации);
- по **числу признаков классификации** – ***моно-*** и ***политетические***;

- **по логике классификации – объединяющие** (**индуктивные** – от отдельных объектов к общей совокупности) и **делящие (дедуктивные** – от общей совокупности к отдельным объектам);
- **по порядку выделения классов – иерархические** (группа i -го ранга целиком входит в группу $(i+1)$ -го ранга) и **неиерархические** (все группы выделяются одновременно);
- **по объему классифицируемой совокупности – тип А** (размерность задачи измеряется десятками объектов) и **тип В** (размерность измеряется сотнями и тысячами объектов); для задач типа **А** можно использовать процедуры полного перебора и вариационные алгоритмы, для типа **В** такие возможности исключаются.

Прежде чем переходить к иллюстрациям тех или иных классификационных построений, рассмотрим некоторые из самых распространенных в экологии *коэффициентов связи* видов и *индексов сходства* описаний.



Владислав Иванович
Василевич (г.р. 1935)

Существует несколько классификаций *коэффициентов связи*, предложенных Дэвидом Гудолом (David W. Goodall, г.р. 1914), Эвелин Пилу, В.И. Василевичем и др.



Эвелин Крис Пилу
Evelyn C. Pielou (г.р. 1924)

Различают

коэффициенты корреляции,

меры расстояния (определяются по количественным признакам) и

коэффициенты сопряженности (по качественным признакам: присутствие – отсутствие видов),

симметричные (связь видов **A** и **B** равна связи видов **B** и **A**) и

несимметричные,

центрированные (меняются от -1 через 0 до +1) и

нецентрированные.

Коэффициенты сопряженности, кроме того, подразделяются на

полные (элиминируют влияние различий встречаемости признаков) и

абсолютные (достигают своего максимального значения только при равной встречаемости признаков),

перекрывающиеся (элиминируют влияние клетки d четырехпольной таблицы) и собственно

коэффициенты межвидовой сопряженности (испытывают влияние d -эффекта).

Четырехпольная таблица имеет следующий вид:

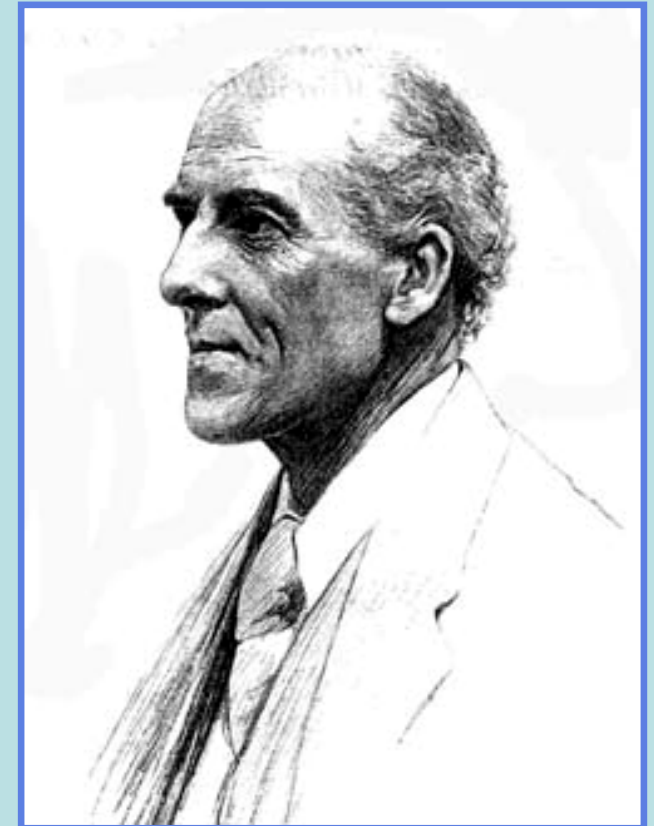
Объект	A	$-A$	
B	a	b	$a + b$
$-B$	c	d	$c + d$
	$a + c$	$b + d$	$N = a + b + c + d$

где N – общее число наблюдений за встречаемостью видов A и B , a – число случаев совместной встречаемости видов A и B ; b и c – число случаев встречаемости только видов B или A ; d – число случаев совместного отсутствия видов A и B в N описаниях ($-A$ и $-B$ – отсутствие видов).

- **Коэффициент линейной корреляции** – центрированный, симметричный, абсолютный индекс межвидовой сопряженности (**коэффициент Пирсона**):

$$r = (ad - bc) / \sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)} ,$$
$$S_r^2 = (1 - r^2) / (N - 2) ,$$

где S_r – ошибка коэффициента. Область применения этого коэффициента в экологии весьма ограничена, так как разные виды обычно имеют разную встречаемость, связанную с их биологическими и экологическими свойствами. Поэтому даже для очень близких по экологии видов, если один из них распространен массово, а другой – редко, связь оказывается крайне низкой.



Карл Пирсон
Karl Pearson (1857-1936)

- **Трансформированный коэффициент Дайса** – центрированный, несимметричный, полный индекс перекрытия:

$$\text{ТКД} = [a - \min(b,c)] / [a + \min(b,c)] ,$$

$$S_{\text{ТКД}}^2 = 4 \{ a - \min(b,c) / [a + \min(b,c)]^{3/2} \} .$$

Этот коэффициент свободен от **d-эффекта** (не зависит от разной встречаемости сравниваемых видов).

ТКД целесообразно применять при высоком **бета-разнообразии**, когда амплитуды сравниваемых видов попадают в выборку целиком.



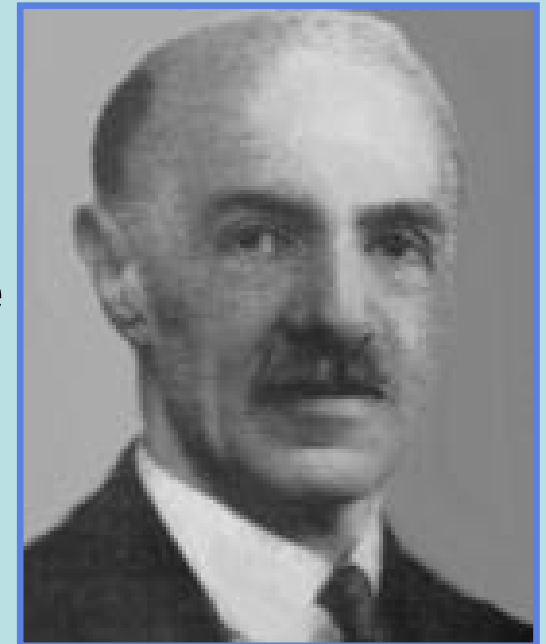
Ли Дайс
Lee Raymond Dice
(1887-1977)

- **Коэффициент ранговой корреляции Спирмена** – симметричный и центрированный показатель связи:

$$\rho = 1 - [6 \sum d_i^2 / \{N(N^2 - 1)\}] ,$$

$$S_{\rho^2} = (1 - \rho^2) / (N - 2) ,$$

где d_i – разность рангов признаков сравниваемых видов на i -ой площадке. Этот коэффициент используется для предварительной ориентации в материале и при оценке признаков, полученных с использованием шкал (например, шкала проективного покрытия)



Чарльз Эдвард Спирмен
Charles Edward Spearman (1863-1945)

- **Мера расстояния Евклида (ED)** – наиболее популярная в экологии мера расстояния, различия независимых признаков (или объектов) в многомерном пространстве объектов-описаний (или признаков-видов):

Евклид (3 в. до н.э.)



$$ED = D_E(A,B) = \left[\sum_{i=1}^N (A_i - B_i)^2 \right]^{1/2} ,$$

$$ED = D_{0,1}(A,B) = \sqrt{b + c} ,$$

где первый коэффициент – для количественных признаков, второй – для качественных.

Число используемых в экологии ***показателей сходства*** объектов-описаний также огромно (не менее 50).
Роберт Сокэл (Sokal, 1968)
подразделил коэффициенты
сходства на три
основных типа:

Роберт Сокэл
Robert R. Sokal
(г.р. 1925)



- **коэффициенты ассоциации** (выражают различные отношения числа совпадающих признаков к общему их числу и изменяются обычно от 0 до +1);
- **коэффициенты корреляции** (указывают на степень зависимости между объектами и могут определяться как по количественным, так и по качественным признакам; изменяются в пределах от -1 до +1);
- **меры расстояния** (определяют относительное расположение объектов в рассматриваемом пространстве видов-признаков).

К этому списку следует добавить:

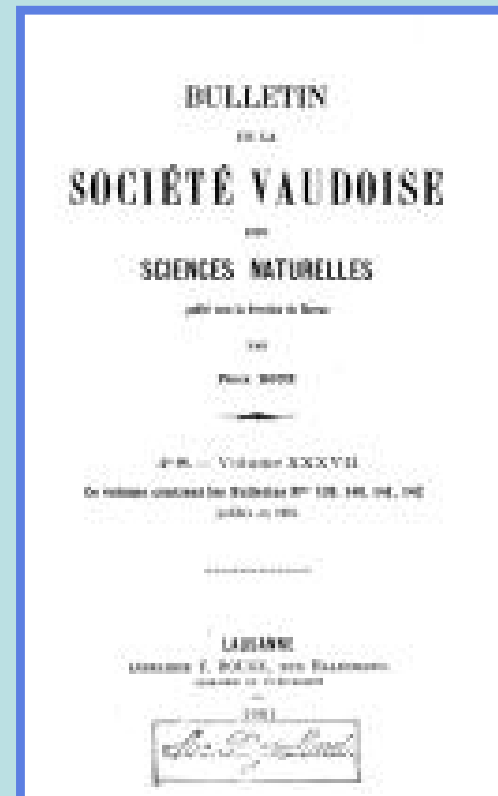
- **вероятностные меры** (оценивающие вероятность того, что сравниваемые объекты будут идентичными);
- **информационные меры** (оценивают количество информации, содержащейся в совместном распределении признаков сравниваемых объектов);
- **преобразование показателей** (различные алгебраические или иные действия над мерами сходства и различия).

- Коэффициент сходства Жаккара:**

$$K_J = N_{A+B} / (N_A + N_B - N_{A+B}) ,$$

где N_{A+B} – число общих видов в сравниваемых описаниях **A** и **B**, N_A и N_B – число видов в каждом из описаний.

Этот показатель был предложен в 1901 г. швейцарским ботаником **Полем Жаккаром** (Paul Jaccard; 1868-1944).

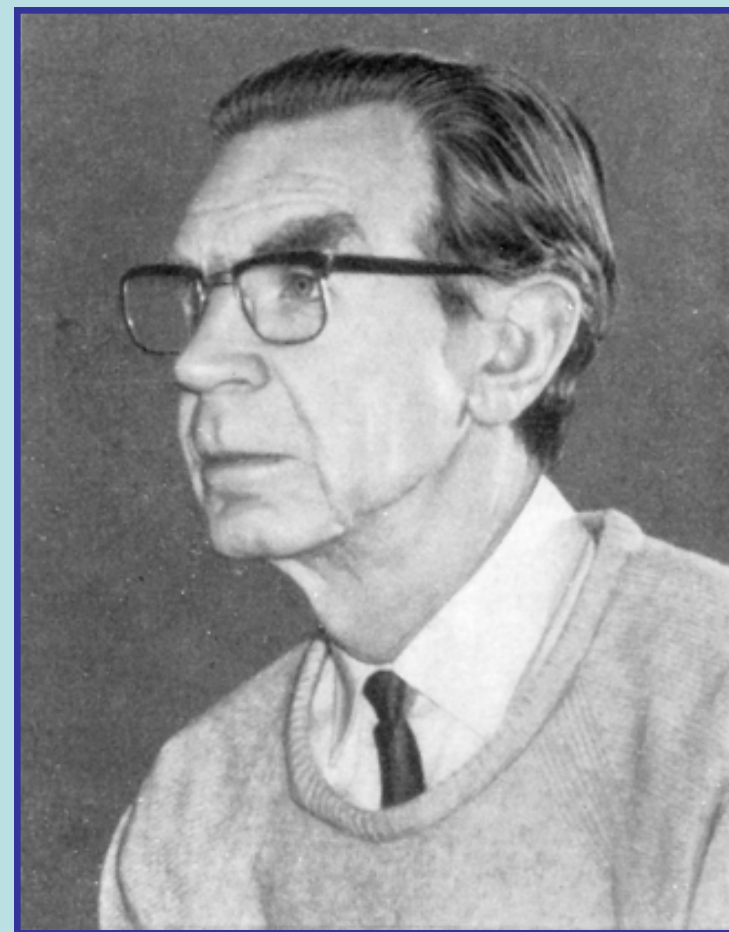


- **Коэффициент сходства Сьеренсена:**

$$K_S = 2 N_{A+B} / (N_A + N_B) .$$

Этот показатель был предложен в 1948 г. датским ботаником и экологом **Торвальдом Сьёренсеном**.

Сегодня – самый популярный показатель сходства.

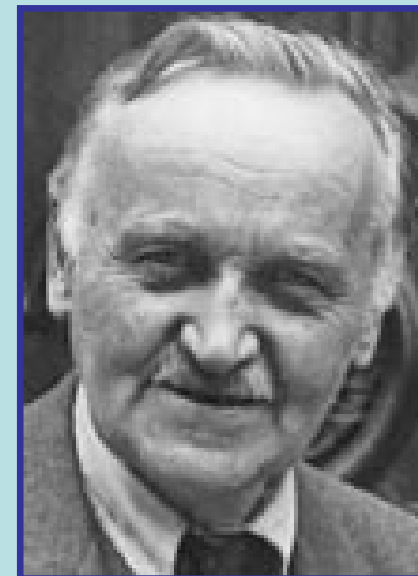


Торвальд Сьёренсен
Thorvald Julius Sørensen (1902-1973)

Для количественных данных этот коэффициент иногда носит название **коэффициента Чекановского**:

$$K_s = \frac{\sum_{i=1}^N \min(A_i, B_i)}{\sum_{i=1}^N A_i + \sum_{i=1}^N B_i},$$

где A_i и B_i – количественные значения вида i в описаниях A и B , N – общее число видов. Этот показатель был предложен польским антропологом **Яном Чекановским** в 1962 г.

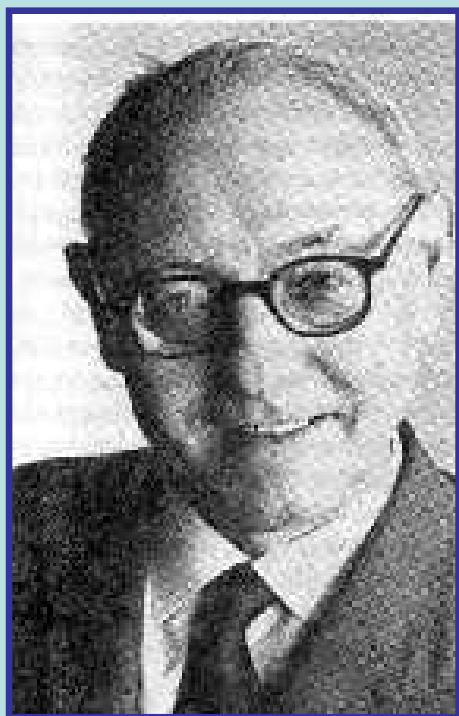


Ян Чекановский
Jan Czekanowski (1882-1965)

Описанию конкретных **методов классификации** и их результатов посвящена огромная литература. Поэтому в качестве примера ограничимся лишь одним небольшим результатом автоматической классификации.

- **Метод построения дендрита** – один из простейших эвристических, объединяющих, политетических и неиерархических методов; наиболее часто используемый в экологических исследованиях.

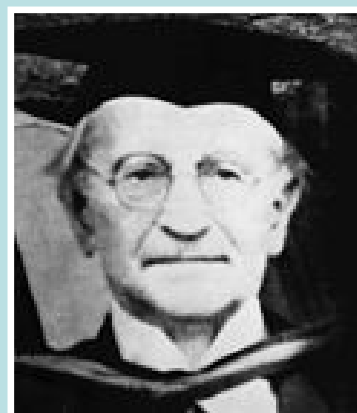
В 1926 г. чешский математик **Отакар Борувка** и в 1928 г. независимо от него отечественный герпетолог **П.В. Терентьев** предложили алгоритм построения «минимального древа», который польскими математиками **К. Флореком** (Kazimierz Florek; ?), **Я. Лукашевичем**, **Ю. Перкалом** (Julian Perkal; 1913-1965), **В. Штейнхаузом** и **С. Зубрзуски** в 1951 г. был оформлен в **метод построения дендрита**.



Отакар Борувка
Otakar Borůvka (1899-1995)



Зубрзуски Стефан
Stefan Zubrzycki
(1927-1968)



Я. Лукашевич
Jan Lukaszewicz
(1878-1956)



Владислав Штейнхауз Wladyslaw Hugo
Dionizy Steinhaus (1887-1972)



Павел Викторович
Терентьев (1903-1970)

Построение дендрита начинается с выбора наиболее сходных (тесно связанных) объектов. В дальнейшем к одному из них присоединяется следующий, имеющий с ним максимальное сходство (или связь); эта процедура продолжается до тех пор, пока в одну разветвленную цепь не будут увязаны все объекты. Задавая далее граничное значение коэффициента сходства (или связи), производится разбиение полученного графа связей на подграфы, которые и принимаются в качестве синтаксонов (или корреляционных плеяд).

Роберт Макинтош (Robert McIntosh) называет методы, основанные на теории графов, **методами сцепления** (англ. *plexus techniques*). Простота вычислительных алгоритмов позволяет быстро получить самые общие представления о скоплении классифицируемых объектов.

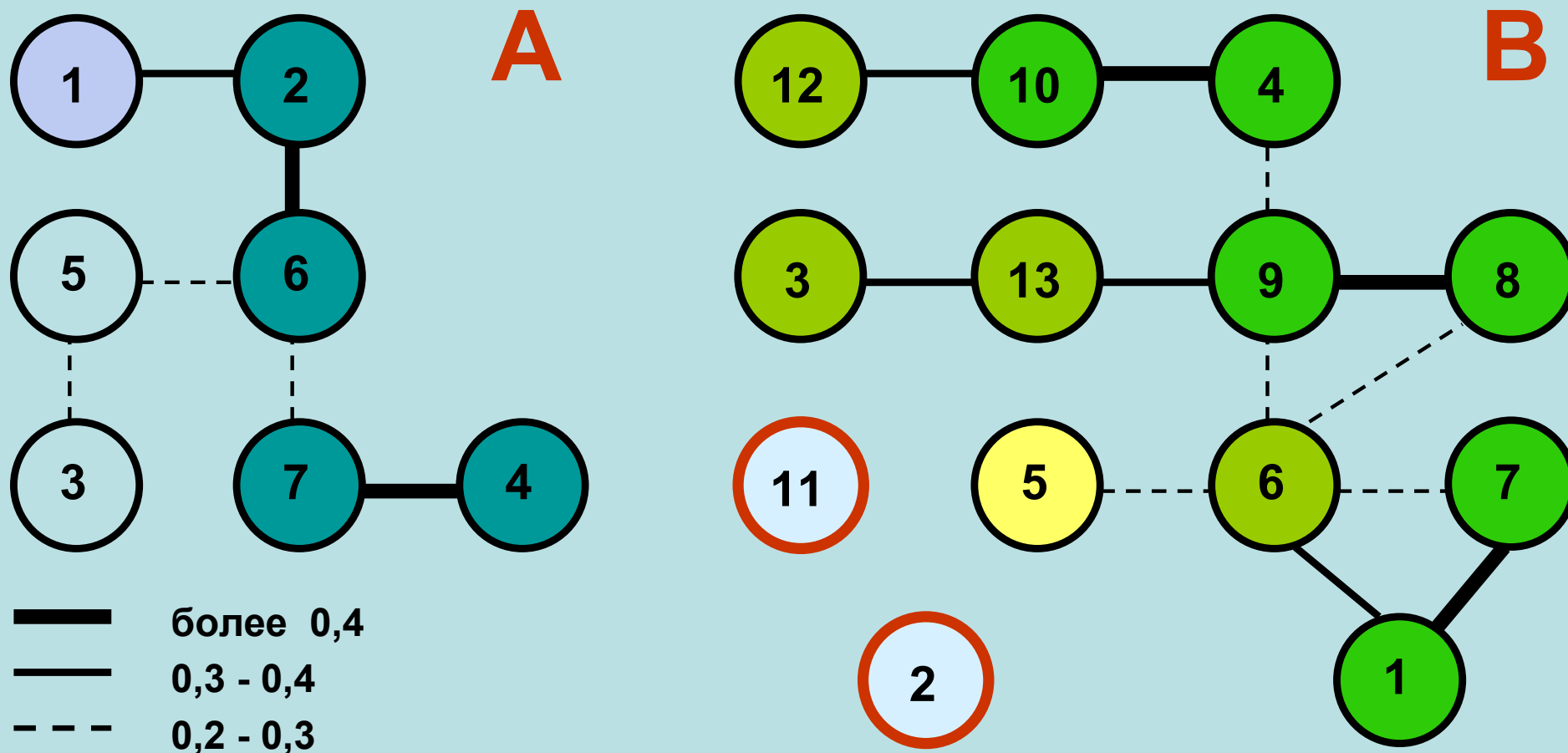


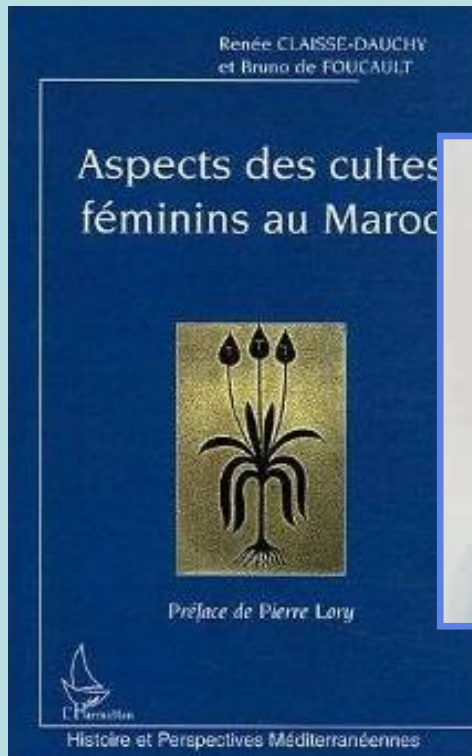
Рис. Корреляционные плеяды основных видов трех типов лугов поймы р. Лены:

А (остепненный луг) 1 – *Cerastium maximum*, 2 – *Stellaria dahurica*, 3 – *Bromus ircutensis*, 4 – *Pulsatilla flavescens*, 5 – *Koeleria gracilis*, 6 – *Poa stepposa*, 7 – *Kobresia filifolia*;

Б (влажный луг) 1 – *Carex lithophila*, 2 – *C. wuluica*, 3 – *Orthostachys*, 4 – *Heleocharis intersita*, 5 – *Poa subfastigiata*, 6 – *P. palustris*, 7 – *Achillea cartilaginea*, 8 – *Sanguisorba officinalis*, 9 – *Equisetum arvense*, 10 – *Caltha palustris*, 11 – *Iris setosa*, 12 – *Calamagrostis neglecta*, 13 – *Alopecurus arundinaceus*; 1, 2, 3 – уровень связи видов

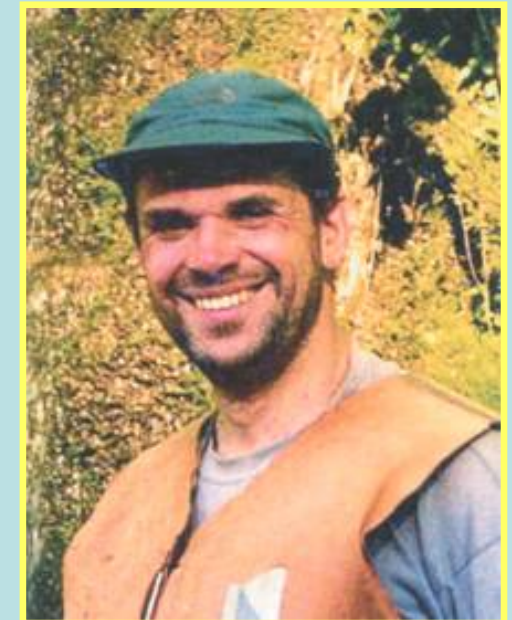
ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ СООБЩЕСТВ

Синтаксоны как близких, так и отдаленных типов растительных сообществ, характеризуются параллельными рядами изменчивости флористического состава.



Бруно Фуко
Bruno De Foucault

«Идеология» закона была предложена в середине 90-х годов XX века **Б. Фуко** и **А.И. Соломещом**.



Айзик Израйлевич
Соломещ (г.р. 1962)

Заметим, что в синтаксономии с конца 80-х годов (Мейен, 1989, Миркин и др., 1989, с. 158) используется понятие «рефрен» (от фр. *refrain* – припев) – повторяющиеся синтаксоны-аналоги в параллельных экологических рядах (например, ряды по отношению к фактору засоления при разных режимах увлажнения).

В этом контексте «рефрены» являются полным аналогом гомологических рядов в понимании **А.И. Соломеща**.

МЕТОДЫ (ЗАКОНЫ) КООРДИНАЦИИ

Координация – это **ординация** вдоль некоторых факторов или абстрактных осей не отдельных видов или сообществ, а групп видов (*корреляционных плеяд*; **R-анализ**) или синтаксонов (**Q-анализ**).

Методы координации практически ни чем не отличаются от ординационных, если не считать того, что для координации стараются привлечь самые простые и наглядные алгоритмы.

Классической координационной схемой является, так называемый, **«крест Сукачева»** – эдафо-фитоценоотические ряды типов еловых лесов (Сукачев, 1928).

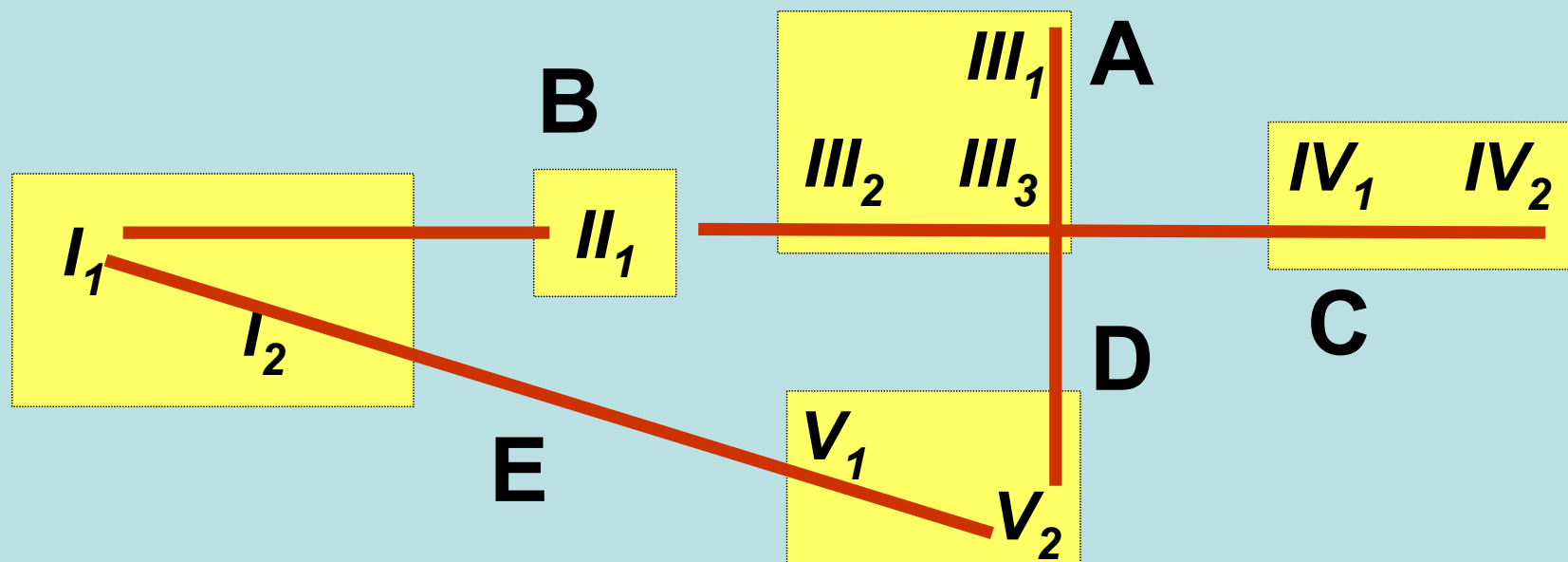


Рис. Координация типов еловых лесов («крест Сукачева»)

I – *Piceeta sphagnosa* (*I*₁ – ельник сфагновый, *I*₂ – ельник осоково-сфагновый),

II – *Piceeta polytrichosa* (*II*₁ – ельник-долгомошник), *III* – *Piceeta hylocomiosa*

(*III*₁ – ельник-брусничник, *III*₂ – ельник-черничник, *III*₃ – ельник-кисличник),

IV – *Piceeta composita* (*IV*₁ – ельник липовый, *IV*₂ – ельник дубовый),

V – *Piceeta herbosa* (*V*₁ – ельник сфагново-травяной, *V*₂ – ельник приручьевой)

МОДЕЛЬ КОЛОКОЛОВИДНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДА ВДОЛЬ ГРАДИЕНТА СРЕДЫ

Одна из формализаций *нормальной* (Работнов, 1983) или *равновесной* (Злобин, 1989) реакции популяций на изменения окружающей среды вдоль одного фактора, проявление *принципа лимитирующих факторов*.

Данная модель используется как основа ряда методов ординации (*гауссова ординация*). Она также широко используется при описании *взаимодействия популяций* и при формализации представлений об *экологической нише*.

признак
вида

opt

min

фактор

max

 теоретическая кривая
 экспериментальная кривая



Иоганн Фридрих
Карл Гаусс
Carl Friedrich
Gauss (1777-1855)

ПОСТУЛАТ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ НЕЗАВИСИМОСТИ АДАПТАЦИИ

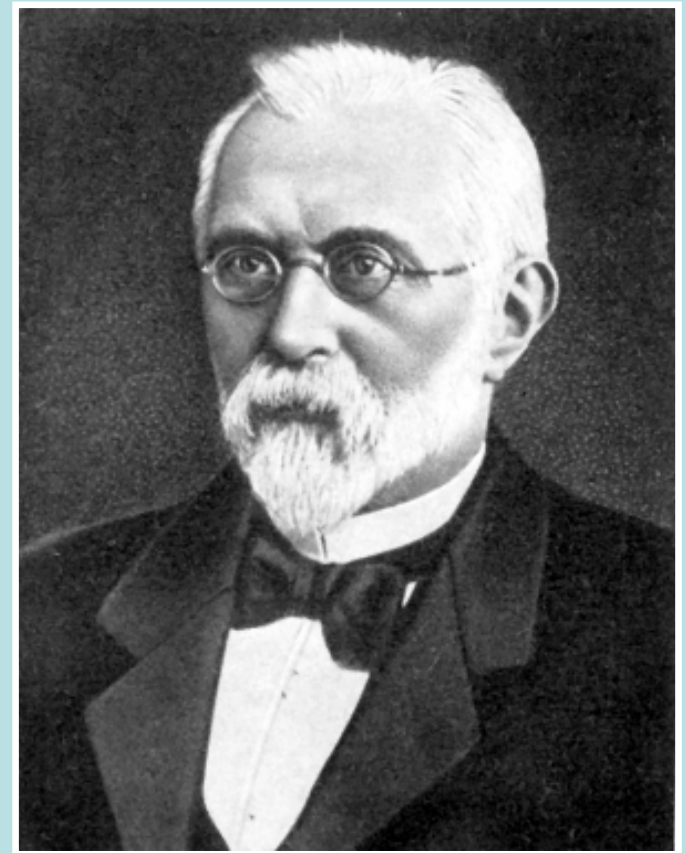
Допущение, согласно которому степень выносливости по отношению к какому-либо фактору не означает соответствующей реакции вида по отношению к другим факторам.

Более того, естественные популяции состоят из неодинаковых особей, также по-разному адаптированных не только к различным, но и к одному фактору. Эта неоднородность определяется *генотипическими* и *фенотипическими причинами*. Это повышает устойчивость популяций в сообществе, так как они более полно используют ресурсы среды и легче переносят неблагоприятные условия.

ПОСТУЛАТ ОБЪЕДИНЕНИЯ ВИДОВ ПО ЖИЗНЕННЫМ ФОРМАМ

Все виды сообщества (как систематически близкие, так и далекие) могут быть объединены в **группы по сходству типов приспособления (адаптации) к сходным условиям среды (жизненные формы)**.

Само понятие «жизненная форма» было предложено в 1884 г. датским ботаником **Е. Вармингом**.



Евгений Варминг
Johannes Eugenius Bülow
Warming (1841-1924)

Классификаций жизненных форм существует большое количество: каждая из них отражает ту или иную особенность и среды обитания организмов, и их приспособленности к ней.

Нейстон (совокупность живых организмов, обитающих у поверхности воды на границе водной и воздушной сред) подразделяется на:

- **эпинейстон** (организмы, располагающиеся как бы сверху этой пленки сгущения жизни, – водоросли, бактерии, цианеи, некоторые голые амёбы, известные клопы-водомерки и пр.);
- **гипонейстон** (организмы, «прикрепленные» снизу к поверхности этой пленки, – водоросли, бактерии, многие рачки и мальки рыб, имеющие на спине что-то вроде присоски для присоединения к этой пленки, моллюски-янтиниды передвигаются на особых пенистых плотиках из слизи и пр.).

Почвенные организмы, исходя из размеров, подразделяются на три группы жизненных форм:

- **микробиота** (почвенные водоросли, бактерии, грибы, простейшие);
- **мезобиота** (нематоды, энхитреиды, личинки насекомых, микроартроподы, клещи, ногохвостки и пр.);
- **макробиота** (корни растений, крупные насекомые, черви, роющие позвоночные [кроты, суслики и др.] и пр.).



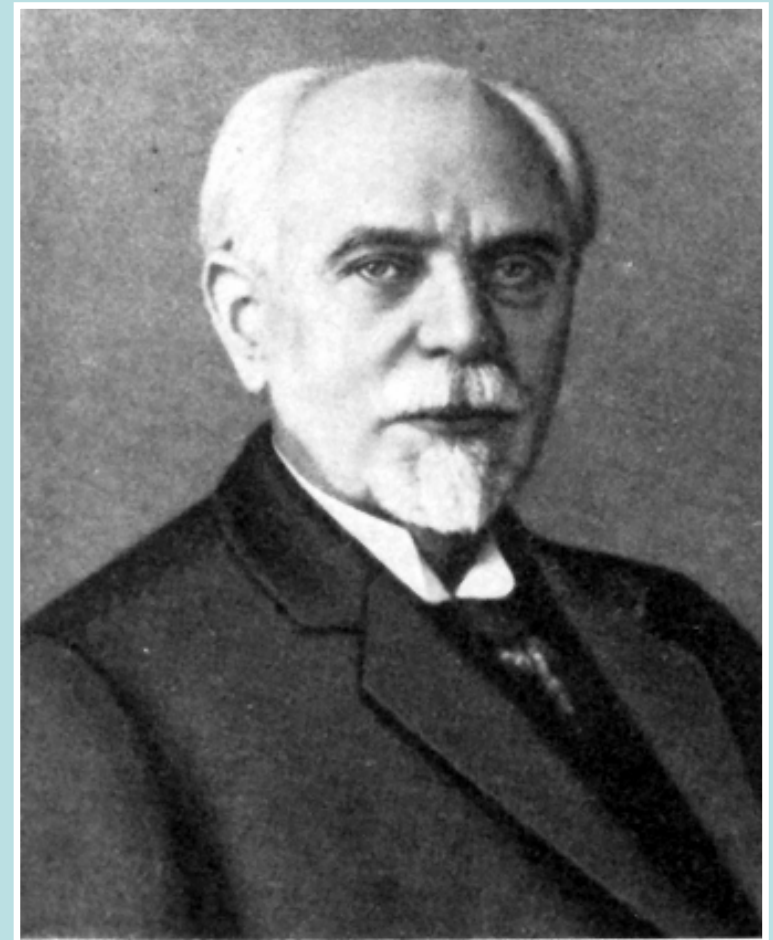
Опенок *Armillaria ostoyae* – самый крупный организм на планете (890 га)



Классификация жизненных форм растений по К. Раункиеру

(Raunkiaer, 1905) – жизненные формы выделены по признаку положения у растений «переннирующих тканей» – почек и побегов (а также семян и плодов) – относительно почвы в неблагоприятный сезон жизни (зима, засуха и пр.):

- **эпифиты** («воздушные растения», не имеющие корней в почве);
- **фанерофиты** (древесные растения, почки возобновления которых находятся высоко над поверхностью почвы – выше 25 см – на вертикально расположенных побегах и полностью открыты воздействию атмосферы; по размерам различают *макро-, нано- и микрофанерофиты*);



Кристин Раункиер
Christen Raunkiaer
(1860-1938)

- **хамефиты** (различные растения с почками возобновления, расположенными на высоте до 25 см; зимой они могут быть защищены снежным покровом);
- **гемикриптофиты** (многолетние травы с переннирующими тканями на уровне почвы или непосредственно под ее поверхностью);
- **криптофиты (геофиты)** много- летние травы с переннирующими тканями, скрытыми в почве (луковицы, клубни, корневища и пр.), что защищает их от воздействий приземного слоя воздуха;
- **терофиты** (однолетники или эфемероидные травы, переживающие неблагоприятные сезоны только в виде семян).



Рис. Жизненные формы:
 1 – **фанерофиты** (тополь),
 2 – **хамефиты** (черника),
 3 – **гемикриптофиты**
 (лютик, одуванчик, щучка),
 4 – **геофиты** (ветреница,
 тюльпан),
 5 – **семя терофитов.**

Классификация жизненных форм (экобиоформ) по И.Г. Серебрякову (1962)

основана на общем облике (габитусе)
определенных групп растений, что выражает
способности растений к пространственному
расселению и закреплению на территории:

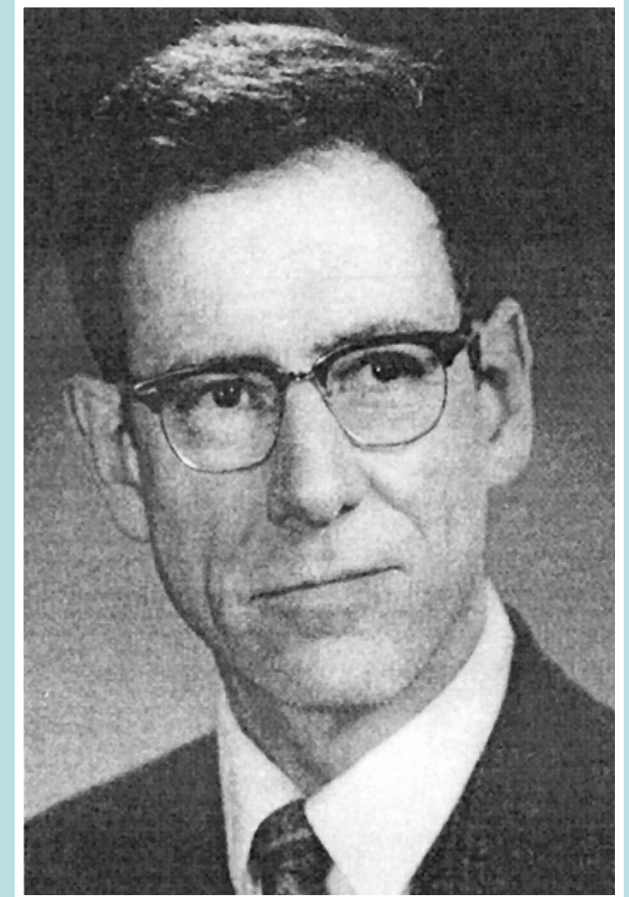
- **деревья**;
- **кустарники**;
- **травянистые поликарпики**
[стержнекорневые, кистекорневые,
коротко-корневищные, дерновые
(в том числе – рыхлокустовые, длин-
нокорневищные, столонообразую-
щие, корнеотпрысковые, ползучие)];
- **травянистые монокарпики**
(однолетники).



Иван Григорьевич
Серебряков (1914-1969)

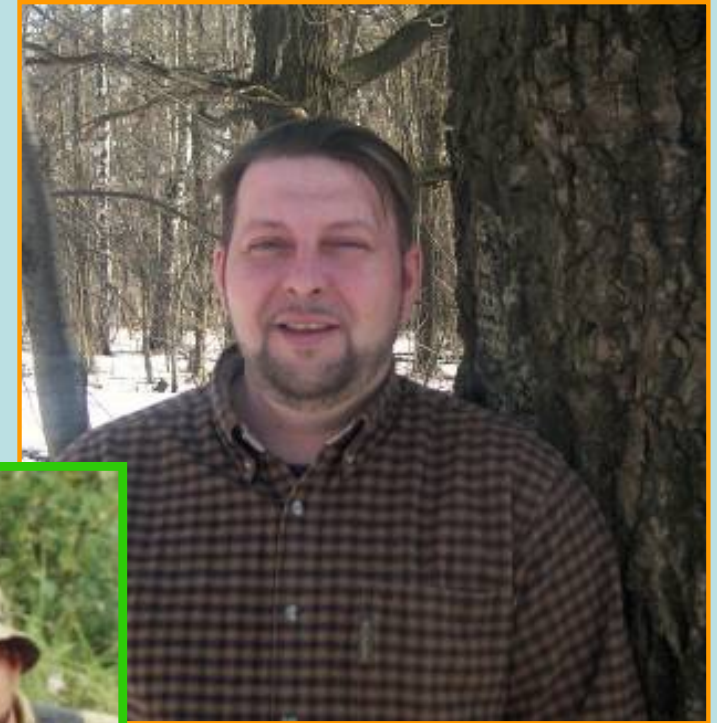
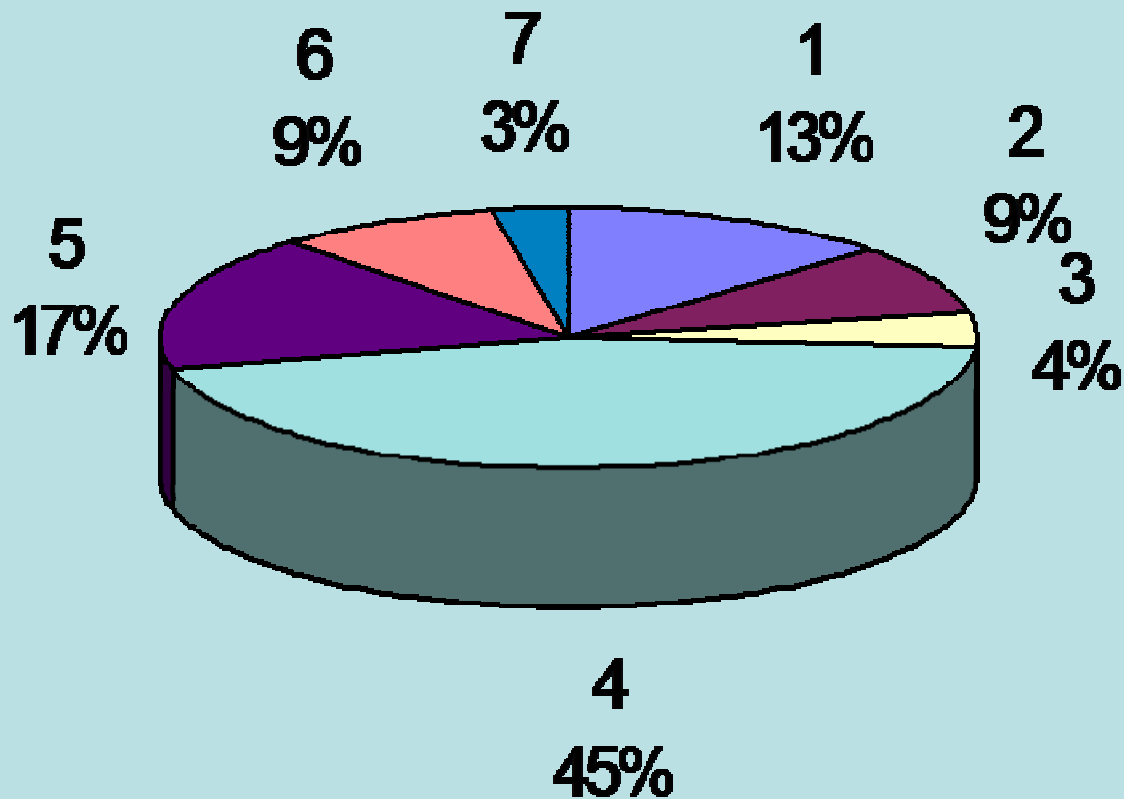
Классификация жизненных форм по Р. Уиттекеру – популярная система, основанная на физиономических особенностях (**формах роста**) растений:

- **деревья** (крупные древесные растения);
- **лианы** (древесные лазящие или вьющиеся растения);
- **кустарники** (небольшие древесные растения [обычно ниже 3 м] плюс стеблевые суккуленты, полукустарники и кустарнички);
- **эпифиты** (растения, растущие целиком над поверхностью земли, на других растениях);
- **травы** (папоротники, злаковидные, разнотравье);
- **таллофиты** (растения без четкого расчленения на стебли, листья и корни – лишайники, мхи, печеночники).



Роберт Уиттекер
Robert Harding
Whittaker (1914-1969)

В качестве примера приведем спектр жизненных форм по Раункиеру для пихтово-ельников липовых южной тайги Низменного Заволжья (Широков, 1998).



Александр Игоревич
Широков (г.р. 1970)



Рис. Спектр жизненных форм пихтово-ельников липовых;
1 – макрофанерофиты, 2 – микрофанерофиты,
3 – нанофанерофиты, 4 – гемикриптофиты, 5 – геофиты,
6 – хамефиты, 7 – терофиты.

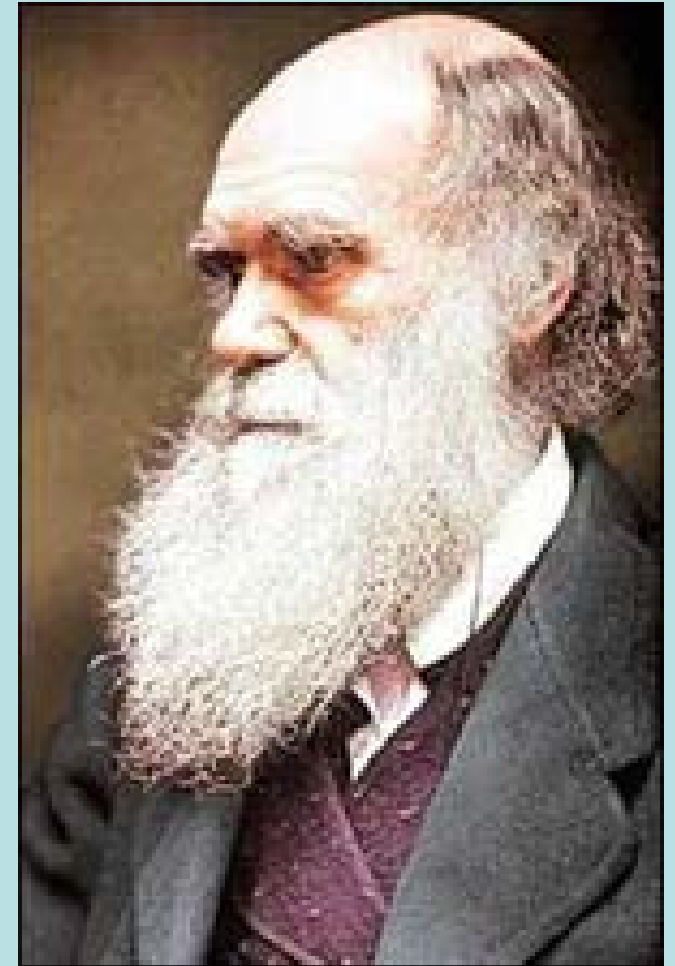
АКСИОМА АДАПТИРОВАННОСТИ

Дарвина

Экологическая аксиома, в соответствии с которой каждый вид адаптирован к определенной, только для него специфичной совокупности условий существования (фактически, к *экологической нише*).

Эта аксиома вполне обеспечивает выполнение *правила экологической индивидуальности видов* Л.Г. Раменского.

Эти особенности распределения видов задают специфику сообществ, что требует применения для их исследования и теоретического описания и специфических методов.



Чарльз Роберт Дарвин
Charles Robert Darwin
(1809-1882)



Благодарю за внимание ...