

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ В ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

А. Ю. Королюк

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск
akorolyuk@csbg.nsc.ru

Основы создания и применения экологических шкал в России были заложены Л. Г. Раменским, первый их вариант представлял территорию европейской части страны (Раменский и др., 1956). По мере накопления новых данных стали создаваться региональные шкалы (Цаценкин, 1967, 1970; Цаценкин, Касач, 1970; Методические указания..., 1974, 1978; Седедец, 2000).

Опыт использования экологических шкал имеет недолгую историю. Появление монографии Л. Г. Раменского и его учеников вызвало бурную теоретическую дискуссию. Основные проблемы в использовании шкал были проанализированы А. А. Ниценко (1957). Как достоинства взглядов Л. Г. Раменского на растительный покров и разработанных им экологических шкал отмечались следующие:

1. Стремление связать растительность с особенностями местообитания путем тонкого анализа видового состава.

2. Утверждение о том, что для выделения синтаксонов растительности недостаточно использования нескольких доминирующих видов. Для классификации и типизации растительных сообществ необходим тщательный анализ всего флористического состава.

3. Вывод об экологической неоднородности формации в традиционном понимании советских геоботаников.

В то же время А. А. Ниценко отметил ряд недостатков экологических шкал.

1. Для построения шкал использовалась шкала проективного покрытия, причем в области малых покрытий она достаточно детальна и требует определения десятых долей процента. Точное определение проективного покрытия видов на пробных площадках является трудоемким процессом и при массовом сборе материалов становится невозможным. Кроме того, и это более важно, обилие или проективное покрытие видов не является постоянным признаком фитоценозов и изменяется как внутри вегетационного сезона, так и в разные годы. Предложенная дробность шкалы проективного покрытия не позволяет использовать для построения и дополнения шкал большую часть доступных геоботанических описаний. Субъективность оценок покрытия, особенно в маршрутных условиях, не вызывает сомнений. Полностью избежать ошибок, связанных с неправильным определением покрытия растений, можно лишь в случае использования признака присутствия – отсутствия ви-

да, но в данном случае теряется индикационное значение доминирования того или иного растения.

2. Разработчиками экологических шкал абсолютизировались экологические связи растительности и недооценивались фитоценоотические. Этот недостаток можно считать достоинством, если мы анализируем отношения растительности и факторов среды.

3. Шкалы строились без точных определений экологических факторов. Как показывают исследования, большинство экологических факторов, это относится и к часто используемым градиентам увлажнения и богатства – засоленности почв, в значительной мере динамичны. Флористический состав сообщества в большей степени зависит от средних, чаще среднемноголетних экологических условий и с этой точки зрения, является более постоянным показателем, отражающим экологические параметры местообитания.

4. Градации факторов дробны, что придает экологическим шкалам иллюзорную видимость точности. Действительно, шкалы очень детальные, особенно это касается градиента увлажнения, разбитого на 120 ступеней. Как показывают исследования, в средней части шкалы различие в несколько ступеней существенны. При анализе растительности Барабинской лесостепи нами было установлено, что существуют статистически значимые различия между средними показателями богатства – засоленности и увлажнения для ассоциаций Браун-Бланке, причем различия между соседствующими синтаксонами могут составлять всего 3–5 ступеней.

5. Последовательный взгляд Л. Г. Раменского на растительный покров как на континуальное явление привел к отказу от типировки (классификации) сообществ. Несмотря на это многие из его учеников и последователей успешно классифицировали растительность, применяя различные подходы и методы.

6. Одно из основных и принципиальных возражений А. А. Ниценко и многих других исследователей заключается в утверждении того, что экология видов меняется в различных регионах. По мнению автора, в связи с региональным характером экологические шкалы можно корректно использовать лишь на территории, для которой они разрабатывались. В противном случае могут возникнуть ошибки как в определении положения конкретных видов растений на осях экологических факторов, так и при оценке экологии сообществ. Вероятнее всего, шкалы корректно работают на больших территориях планетарного ранга – внутри климатических зон и секторов континентальности. С этих позиций следует признать правомочным создание региональных шкал. Последующее сравнение позволит сделать выводы о возможности их объединения для более крупных территорий. По поводу последней проблемы показательна попытка анализа флоры Англии с использованием европейских индексов (Thompson et al., 1993). Авторы работы пред-

полагали невозможность использования западноевропейских шкал для анализа флоры и растительности Англии. Результаты показали обратное: виды растений вели себя сходным образом, что позволило сделать вывод об их экологической однородности и устойчивости.

В геоботанических работах экологические шкалы обычно используются для анализа положения растительных сообществ на осях экологических факторов (Сорокина, 1953; Прижуков, 1962; Ипатов, 1964; Самойлов, 1970; Седедец, 1976; Голуб и др., 1978; Петухов, Родионов, 1981; Лапшина, 1986; Лапшина и др., 1996; Дідух, Плюта, 1994 и др.). Чаще всего проводится ординация по факторам увлажнения и богатства – засоленности почв. Экологические шкалы используются для анализа условий произрастания растений определенной территории или при сравнении экологии растений крупных регионов, выделения экологических групп видов (Дмитриева, Савченко, 1975; Сабуров, 1984). На примере растительности небольшого района Дальнего Востока была предпринята попытка выделения групп сопряженно произрастающих видов с последующей их ординацией (Комарова, Прохоренко, 2001). В результате были выделены комбинации индикаторных видов и на их основе построена классификация растительности. В нескольких работах была продемонстрирована возможность использования шкал для ординации сообществ, выделенных методами эколого-флористической классификации (Габбасов, Саяхова, 1974; Прокопьев, 1980; Королук и др., 2005). В. Н. Федорчук (1976) на примере лесов Валдайско-Онежской гряды показал, что синтаксоны, выделенные по методу Браун-Бланке, в большинстве случаев экологически однородны при их оценке по шкалам Л. Г. Раменского. Совместное использование экологических шкал и подходов эколого-флористической классификации показало увеличение надежности при выделении и распознавании экологически однородных синтаксонов и их ординации (Комарова, Прохоренко, 2001).

Немногочисленные публикации касались опыта использования шкал для анализа динамики растительности (Долгушин, 1969; Казанская, 1965; Казанская, Утехин, 1971; Родман и др., 1972; Ткаченко, 2000). Была показана возможность эффективного использования шкал для изучения разногодичной динамики сообществ, пастбищной и рекреационной дигрессии, зоогенных сукцессий. Была продемонстрирована возможность прогноза и анализа динамики растительности при техногенном воздействии (Богачев, Соболев, 1969). Шкалы могут быть использованы для оценки зависимости между экологическими факторами и частными ресурсными характеристиками отдельных видов, популяций и сообществ (Федорчук, 1987; Ханина и др., 2000).

Рядом авторов были предприняты попытки сравнения различных экологических шкал. Ю. И. Самойловым (1973) было предложено три метода оценки их пригодности. Первый заключался в сравнении амплитуд одних и

тех же видов из разных шкал – использовалась медиана амплитуды, которая оценивалась как точка оптимальных условий для произрастания вида. Было показано, что шкалы различных западноевропейских исследователей объективны и, в сущности, тождественны. Кроме того, было показано хорошее совпадение со шкалами Л. Г. Раменского. Это еще раз подтверждает вывод о возможности создания единых шкал для крупных регионов. Второй метод основывался на сравнении конкретных экологических рядов с прямыми измерениями факторов и оценок по шкалам.

Для шкал Л. Г. Раменского были проанализированы методы вычисления экологических амплитуд видов и основные недостатки интервальных оценок (Ипатов и др., 1974). Была отмечена важность выявления центра амплитуды вида, поскольку именно он характеризует оптимальные для вида условия. Определение экологических оптимумов растений является одной из приоритетных задач современной геоботаники (Работнов, 1974; Крылова, 1983; Заугольнова, 1985). Многие исследователи склоняются к мысли о необходимости превращения амплитудной шкалы Л. Г. Раменского в шкалу оптимумов (Ипатов, Тархова, 1969; Работнов, 1979; Самойлов, 1986). По существующим шкалам возможно вычисление среднего арифметического, что корректно для симметричных распределений. Для вычисления оптимума при несимметричном распределении предлагается использовать моду (Плохинский, 1961).

В последнее десятилетие интерес к использованию экологических шкал резко возрос, что, вероятнее всего, объясняется доступностью новых информационных технологий. В Западной Европе вышла в свет новая редакция шкал, включающая индексы по высшим сосудистым растениям, мхам и лишайникам (Ellenberg et al., 1991). Для территории Украины опубликована монография, обобщающая опыт использования экологических шкал, а также предлагающая серию новых методов и приемов экологического анализа растительности (Дідух, Плюта, 1994). Для российского Дальнего Востока были разработаны оригинальные шкалы, позволившие провести частичную систематизацию флоры региона по 7 параметрам и полную по трем: увлажнению, богатству и засоленности почвы, рекреационной и пастбищной дигрессии (Селедец, 2000). Для территории Сибири экологические шкалы были разработаны около 30 лет назад коллективом Всесоюзного НИИ кормов имени В. Р. Вильямса отдельно для лесного и степного биомов (Методические указания..., 1974, 1978).

В Европе экологические шкалы разрабатывались многими авторами (Hundt, 1966; Landolt, 1977; Frank, Klotz, 1988 и др.). Наиболее активно используются шкалы Г. Элленберга (Ellenberg, 1974, 1979; Ellenberg et al., 1991).

Одно из коренных различий между европейскими и российскими разработками заключается в формате шкал. В работах Л. Г. Раменского и его последователей для каждого вида приводятся амплитуды на осях факторов для различных обилий. Это информативно для определения степени эвритопности расте-

ний, но вызывает затруднения в оценке оптимальных экологических условий, так как распределение вида на осях факторов не всегда носит нормальный характер. В европейских экологических шкалах для каждого вида приводится одно значение (индекс) – его оптимум на градиенте фактора, причем ступеней фактора выделяется мало. Такая форма шкал затрудняет оценку экологической амплитуды, но дает ясную картину об экологических предпочтениях растений.

Из многочисленных работ, касающихся различных аспектов использования экологических шкал в геоботанических исследованиях, можно сделать следующие выводы.

- Шкалы объективно отражают экологические требования видов.
- Указания на неточности и ошибки шкал Л. Г. Раменского в отношении отдельных видов в значительной мере ошибочны.
- Для видов растений необходимо вычисление баллов, отражающих оптимальные условия.
- Экологические шкалы должны разрабатываться для крупных регионов – ячеек зонально-секторального расчленения Евразии.
- Точность шкал Л. Г. Раменского, в первую очередь шкалы увлажнения, мнимая. Предпочтение должно быть отдано шкалам с малым числом градаций (около 10). Шкалы неоднородны – они чрезмерно дробны на краях экологической амплитуды и вполне информативны в ее средней части. Так, различие в 10 ступеней в верхней части шкалы увлажнения несущественно. Например, 90 или 100 баллов могут характеризовать одни и те же ценозы прибрежно-водной растительности. Данные сообщества обычно флористически бедны и появления одного или двух видов могут сильно сдвинуть оценку положения сообщества на градиенте фактора. В качестве иллюстрации этого можно привести появление на сплавинах однолетней лебеды (*Chenopodium album*¹). В таком случае оценка увлажнения сообщества в сравнении с типичной маловидовой сплавиной сдвигается в сухую сторону в среднем на 12–18 баллов. В противовес этому в зоне между 40 и 60 ступенями увлажнения различия в 10 ступеней колоссальны. Они могут соответствовать типам растительности или классам формаций, порядкам или классам эколого-флористической классификации. Так, граница между остепненными лугами и луговыми степями проходит в достаточно узкой границе около 52-й ступени (Дымина, Ершова, 2001). Также узка граница между настоящими и луговыми степями Западно-Сибирской равнины, по нашим данным она лежит между 48 и 52 ступенями. Неоднородность шкалы приводит к следующему. Несмотря на преимущество шкал с малым количеством баллов, которые используются в европейских странах, мы не можем в настоящее время корректно редуцировать отечественные шкалы. При равномерном разбиении шкалы мы теряем высоко информативную точность

¹ Латинские названия растений даны по сводке С.К. Черепанова (1995).

средней части градиента. Непропорциональное разбиение шкалы в этом случае предпочтительнее, но, не обладая материалами, представляющими экологическое разнообразие сообществ, разбиение можно сделать лишь субъективно. Поскольку развернуть редуцированные шкалы к исходной форме впоследствии станет невозможным, более рациональным в данной ситуации следует признать использование дробной шкалы.

- Предложенные Л. Г. Раменским методы оценки местообитаний и определения положения сообществ на градиентах экологических факторов в той или иной степени используют середину амплитуды экологических шкал, которая обычно рассматривается как оптимум вида.

- Интервальные оценки распределения видов по осям факторов не позволяют проводить их корректное изменение. Это связано в первую очередь с тем, что для вида неизвестно на каком количестве геоботанических описаний установлены значения. Это приводит к субъективности при изменении шкал. Допустим, что положение данного вида в стандартных шкалах определялось по 5 описаниям, а в нашем распоряжении таких описаний 100, и они представляют эколого-ценотический ареал вида. В этой ситуации правильным решением была бы коррекция шкалы, базирующаяся на анализе новых материалов. В противоположной ситуации, когда количество описаний, включающих данное растение, мало и они представляют край эколого-ценотического ареала, можно неоправданно изменить экологическую амплитуду вида, сдвинув одну из ее границ.

Мы базируемся на следующем утверждении: флористический состав сообщества отражает среднесуточные экологические показатели местообитания, проективное же покрытие отдельных видов значительно изменяется от года к году и внутри вегетационного периода. Особенно ярко сменодоминантность и варьирование обилий видов растений проявляется в условиях пульсирующего увлажнения юга Западно-Сибирской равнины. Поэтому именно флористический состав следует считать наиболее стабильным признаком фитоценоза. Анализ набора видов в ценозах является эффективным методом для ординации растительности и изучения ее экологии.

Наш опыт использования экологических шкал в исследовании растительности Сибири позволяет говорить о том, что отечественные шкалы (Методические указания..., 1974, 1978) могут эффективно использоваться для ординации сообществ, но в них далеко не полностью представлена сибирская флора. Следует признать актуальным создание новых шкал, объединяющих отечественные и европейские традиции. Для этого на основании анализа репрезентативного материала и с использованием существующих шкал необходимо определить оптимумы видов на осях основных экологических факторов. Для оценки широты экологической амплитуды информативно определение среднеквадратичного отклонения или дисперсии.

Определение оптимума вида

Первая проблема в использовании отечественных экологических шкал заключается в том, что в них не указаны оптимумы видов. В качестве оптимума вида для растений, представленных в опубликованных шкалах, мы используем середину амплитуды вида на оси фактора.

Вторая проблема заключается в том, что в экологических шкалах представлены далеко не все виды растений. Для вычисления оптимума нового вида мы используем методику, позволяющую учесть экологическую неравномерность массива геоботанических описаний. Доступная нам база данных геоботанических описаний по территории Сибири содержит около 15 тысяч описаний. Если проанализировать эту совокупность по какому либо экологическому фактору, то мы увидим нормальное распределение. Это приводит, например, к тому, что отрезок градиента увлажнения, соответствующий сухостепному и пустынно-степному увлажнению, представлен в десятки раз меньшим числом описаний, чем остепненнолуговой. Это связано с тем, что разнообразие и площади, занятые остепненными лугами, несоизмеримо больше, чем сухими и опустыненными степями. По той же причине относительно слабо представлен блок описаний, представляющих переувлажненные местообитания, что, помимо этого, связано с более слабой изученностью прибрежно-водной растительности юга Сибири. В данной ситуации для определения оптимума вида мы должны использовать веса, которые придадут большее значение описаниям тех ступеней экологического фактора, которые слабее представлены в базе геоботанических описаний.

Методика определения оптимумов состоит из следующих шагов:

1. Для всех геоботанических описаний вычисляются статусы по формуле:

$$Stat = \frac{\sum_{i=1}^N mid(i)}{N},$$

где $Stat$ – статус описания; $mid(i)$ – медиана i -го вида (Методические указания ..., 1974); N – количество видов в описании.

2. Для каждой ступени подсчитывается количество попавших в нее описаний (каждая ступень приобретает вес, который больше у ступеней с малым количеством описаний).

3. Делается выборка описаний с анализируемым видом.

4. Вычисляется оптимум вида по следующей формуле:

$$Opt = \frac{\sum_{i=1}^N (Stat(i) * K)}{\sum_{i=1}^N K},$$

где Opt – оптимум вида; $Stat(i)$ – статус описания; N – количество описаний с участием данного вида;

$$K = (M - L) * L,$$

где M – общее количество описаний; L – количество описаний данной ступени в общей совокупности описаний.

Третья проблема заключается в том, что для некоторых видов из опубликованных экологических шкал середина амплитуды не соответствует оптимуму. В случае явных ошибок в определении амплитуды мы можем вычислить оптимум вида по изложенной выше схеме.

На наш взгляд, причина несоответствия оптимума и середины амплитуды чаще всего связана с нерепрезентативностью материалов, по которым строились шкалы. Можно предположить следующую ситуацию. Для какого-либо растения был подобран массив описаний, представляющий центральную часть его ценотической и экологической амплитуды, в этом случае оптимум будет соответствовать середине амплитуды. По каким-либо причинам к этому массиву были добавлены описания, представляющие предел экологической ниши вида. Это расширяет амплитуду в одну сторону, а соответственно сдвигает середину. Смоделировать такую ситуацию можно на примере тростника (*Phragmites australis*). Допустим, у нас есть значительное количество описаний водно-болотной растительности, представляющих ступени от 70 до 110. Работая в ленточных борах степной зоны Кулунды, мы выполнили несколько десятков описаний сухих боров и песчаных степей (статусы увлажнения от 44 до 48), содержащих в своем составе тростник. Данное явление связано с относительно близким залеганием грунтовых вод и слабым капиллярным поднятием воды песком. В этой ситуации верхние горизонты почвы сухие, что определяет господство степных растений с неглубокой корневой системой, а тростник получает воду со значительно большей глубины. Если мы расширим амплитуду тростника с учетом этих данных, то середина его амплитуды сдвинется в сухую сторону почти на 20 ступеней. Мы можем предполагать, что ситуация, подобная описанной выше, может быть типичной для растений, представленных небольшим количеством описаний или находящихся в данном регионе на краю своего экологического ареала. Для правильной оценки экологии конкретного вида нам необходим репрезентативный массив описаний, представляющий его эколого-ценотический ареал.

Так как для многих растений это невозможно, мы вынуждены при вычислении оптимумов использовать веса для описаний из различных частей экологической амплитуды.

Работа с геоботаническими описаниями

Дальнейшие построения базируются на материалах, представляющих территорию Сибири и Казахстана. Как базовые мы используем экологические шкалы, разработанные для степной и лесостепной зон (Методические указания ..., 1974).

Ниже приведено конкретное описание ячменевое луга ассоциации *Artemisia commutatae-Hordeetum brevisubulati* Mirkin et al. 1985 со значениями увлажнения и богатства – засоленности видов (табл. 1). С использованием экологических шкал мы можем определить положение (статусы) описаний на осях экологических факторов. По списку видов мы можем оценить экологическую неоднородность сообщества.

Таблица 1. Экологические показатели видов ячменевое луга

Вид	У1	У2	Б31	Б32	У_СР	Б3_СР
<i>Carex duriuscula</i>	33	58	12	17	45,5	14,5
<i>Elytrigia repens</i>	35	77	12	17	56	14,5
<i>Artemisia commutata</i>	36	62	12	14	49	13
<i>Veronica incana</i>	40	59	11	14	49,5	12,5
<i>Poa pratensis</i>	47	71	11	16	59	13,5
<i>Lappula squarrosa</i>	48	63	12	14	55,5	13
<i>Potentilla conferta</i>	48	58	11	14	53	12,5
<i>Crepis tectorum</i>	49	70	11	13	59,5	12
<i>Saussurea amara</i>	52	71	13	18	61,5	15,5
<i>Achillea asiatica</i>	53	65	11	13	59	12
<i>Puccinellia tenuiflora</i>	53	81	12	21	67	16,5
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	56	82	11	17	69	14
Статусы описания					57,0	13,6

Условные обозначения: У1 – нижняя граница увлажнения, У2 – верхняя граница увлажнения, Б31 – нижняя граница богатства – засоленности, Б32 – верхняя граница богатства – засоленности, У_СР и Б3_СР – середины амплитуд.

В приведенном примере мы наблюдаем широкий разброс видов по отношению к увлажнению – от 45,5 до 69. В составе фитоценоза присутствуют ксерофитные степные растения: *Artemisia commutata*, *Carex duriuscula*, *Veronica incana*, а также мезофитные луговые виды: *Hordeum brevisubulatum* и *Puccinellia tenuiflora*. Значительные отличия мы наблюдаем и в положении видов на градиенте богатства – засоленности – от 11 до 16,5. Можно говорить об экологической неоднородности данного со-

общества (элементами здесь выступают виды растений) и искать ее причину в своеобразии экологических режимов местообитания. В данном случае это может быть связано с переменностью режима увлажнения и засоленности, а также с сильным антропогенным воздействием.

Используя амплитуды видов можно определить положение описания на оси фактора, а также оценить его экологическую неоднородность. Отметив в табл. 1 максимальное значение У1 и минимальное значение У2, мы определяем отрезок соответствия, на котором пересекаются амплитуды всех видов, – увлажнение от 56 до 58 ступени. Проведя ту же процедуру с богатством – засоленностью, мы получаем значение 13. Сравнение со статусами, вычисленными по оптимумам видов, показывает идентичность результатов. Сопоставления результатов оценки положения описания двумя методами позволяют сделать вывод об их хорошем совпадении для многовидовых сообществ.

Для маловидовых ценозов результаты определения статусов с использованием амплитуд и их середины могут значительно различаться. В качестве примера рассмотрим описание обычного для степной зоны Обь-Иртышского междуречья сообщества, состоящего из двух видов – сведы (*Suaeda salsa*) и тростника, которые развиваются в условиях переменного увлажнения по периферии сорос соленых озер (табл. 2). Отрезок увлажнения, на котором пересекаются амплитуды обоих видов, составляет от 56 до 67, его середина соответствует 61–62 ступеням, что заметно отличается от статуса, оцененного по оптимумам. Для маловидовых сообществ необходимо заметить следующее. Часто в таких ценозах выделяется один доминант, а другие виды менее обильны. В этом случае при подсчете статуса описания с использованием оптимумов мы можем использовать поправочные коэффициенты, придающие больший вес доминирующим видам. В тростниковой заросли со сведой учет доминирования увеличит статус увлажнения и уменьшит богатства – засоленности, а в сообществе сведы с единичными особями тростника ситуация будет обратной. Для экологической оценки монодоминантных ценозов преимущество имеют амплитудные шкалы.

Таблица 2. Экологические показатели видов сведово-тростникового сообщества (условные обозначения см. в табл. 1)

Вид	У1	У2	БЗ1	БЗ2	У СР	БЗ СР
<i>Phragmites australis</i>	56	99	9	19	77,5	14
<i>Suaeda maritima</i>	41	67	18	25	54	21,5
Статусы описания					66	18

Отрезок соответствия и экологическую неоднородность описания удобнее визуализировать в следующем виде (рис. 1). Следует отметить,

что существуют сообщества, в которых амплитуды видов не пересекаются, обычно такие ценозы представляют большой интерес для понимания динамики и пространственной структуры растительного покрова. В качестве примера можно привести упомянутые выше степи с участием ковыля (*Stipa zalesskii*) ($Y_1=35$, $Y_2=48$) и тростника ($Y_1=56$, $Y_2=99$).

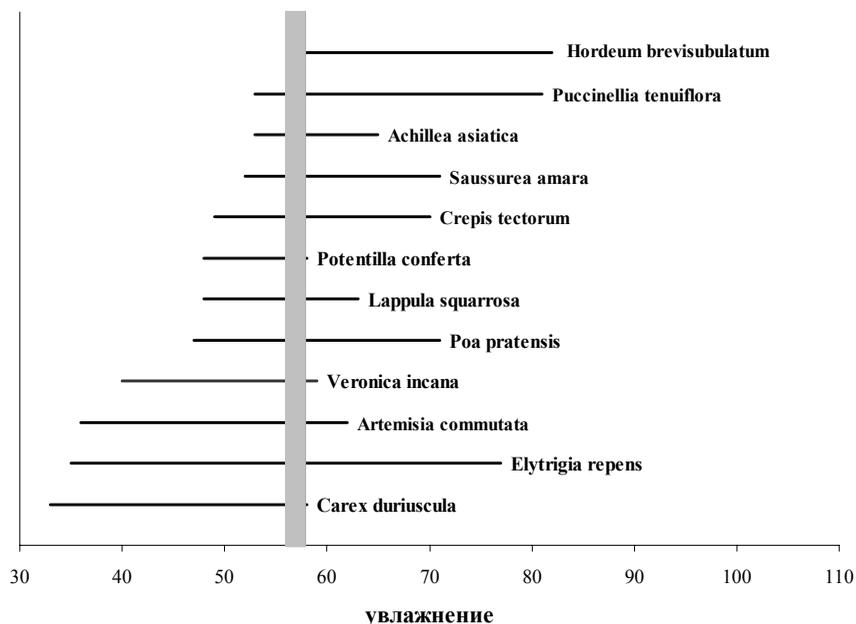


Рис. 1. Амплитуды видов из описания ячменевого луга (ранжированы по нижней границе амплитуды увлажнения – Y_1)

Чтобы определить экологический статус синтаксона, указанным выше способом вычисляется среднее значение статусов относящихся к нему описаний.

Аналогично определению экологической неоднородности сообщества, мы можем оценить амплитуду экологических условий по выборке описаний. Например, ординация сообществ ассоциации *Artemisia commutatae-Hordeetum brevisubulati* показывает, что на градиенте увлажнения описания располагаются между значениями 57,1 и 59,5, на градиенте богатства – засоленности почв – между 12,6 и 13,8 (рис. 2). В данном случае можно говорить о небольшом разбросе, а соответственно об экологической однородности ассоциации (элементами здесь выступают конкретные сообщества – описания,

а не виды растений). В то же время выше было показано, что описания этой ассоциации могут быть неоднородными. Это значит, что степень экологической однородности синтаксона может не зависеть от степени экологической однородности слагающих его сообществ.

Важной процедурой экологического анализа является сравнение нескольких типов сообществ с целью показать различия в их положении на градиентах экологических факторов. Нередко совокупности описаний, представляющих разные синтаксоны, не пересекаются (рис. 2).

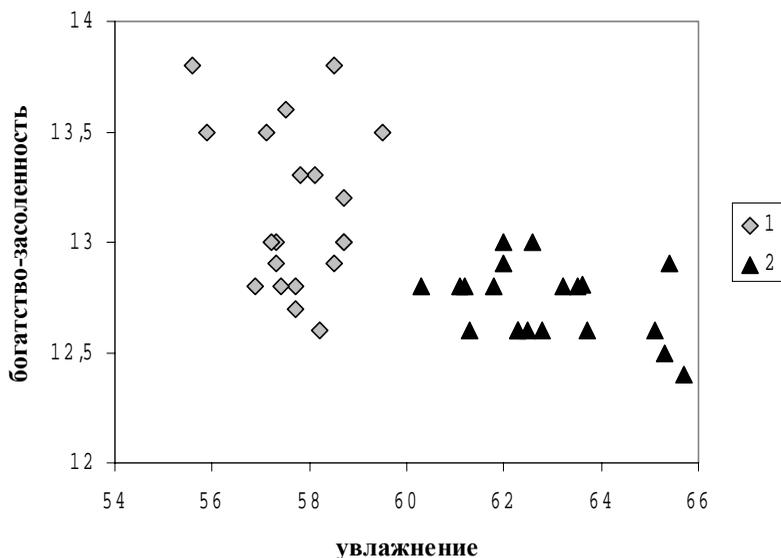


Рис. 2. Ординация сообществ (описаний) ассоциаций *Artemisio commutatae-Hordeetum brevisubulati* (1) и *Thalictro-Hordeetum brevisubulati* Mirkin et al., 1985 (2)

Сложнее обстоит дело, когда существует пересечение. В этом случае необходимо показать достоверное различие сравниваемых групп описаний, когда это различие нельзя приписать случайному варьированию в пределах одной однородной совокупности (Василевич, 1969). Одним из статистических методов, применяемых в таких целях, является вычисление доверительных интервалов. Доверительный интервал вычисляется по следующей формуле (Зайцев, 1984):

$$M - t \cdot mM < ИЗ < M + t \cdot mM,$$

где M – средняя арифметическая, в данном случае – значение статуса ассоциации; t – нормированное отклонение от средней арифметической, зависит от объема выборки; mM – ошибка средней арифметической, вычисляется следующим образом:

$$mM = \frac{\sigma}{\sqrt{N}},$$

где σ – среднее квадратическое отклонение; N – объем выборки.

При достоверном отличии статусов двух ассоциаций доверительные интервалы их средних не должны пересекаться. Обработав таким образом материалы по степям Западного Алтая, мы можем утверждать, что все ассоциации достоверно различаются по положению на осях увлажнения и богатства – засоленности почв (рис. 3).

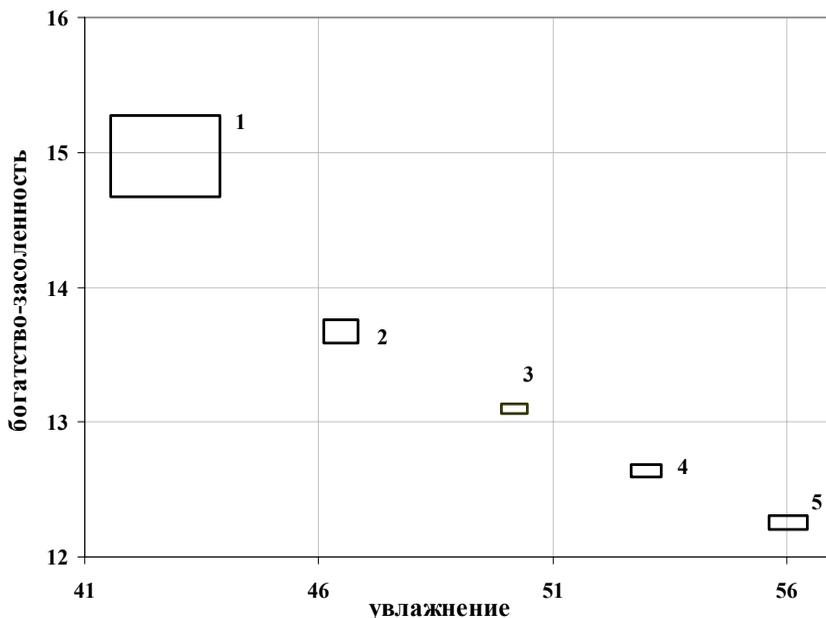


Рис. 3. Ординация степных ассоциаций Западного Алтая (по: Королюк, 2007):

1 – *Astragalo stenoceratis*–*Stipetum lessingianae*; 2 – *Artemisio austriacae*–*Stipetum capillatae*; 3 – *Artemisio austriacae*–*Stipetum zalesskii*; 4 – *Carici humilis*–*Stipetum zalesskii*; 5 – *Potentillo chrysanthae*–*Dactylidetum glomeratae*. (Прямоугольники показывают доверительный интервал для среднего при 95%-ном доверительном уровне (или 5%-ном уровне значимости)).

Анализ структуры растительного покрова

Одна из основных задач в исследовании пространственной структуры растительности связана с анализом изменения экологических показателей в пространстве и связанных с ними изменений в растительности.

Интересные результаты можно получить, анализируя растительность по ландшафтным профилям. Для этого на основе статусов описаний строятся графики изменения экологических факторов, сопряженные с реальным профилем (рис. 4).

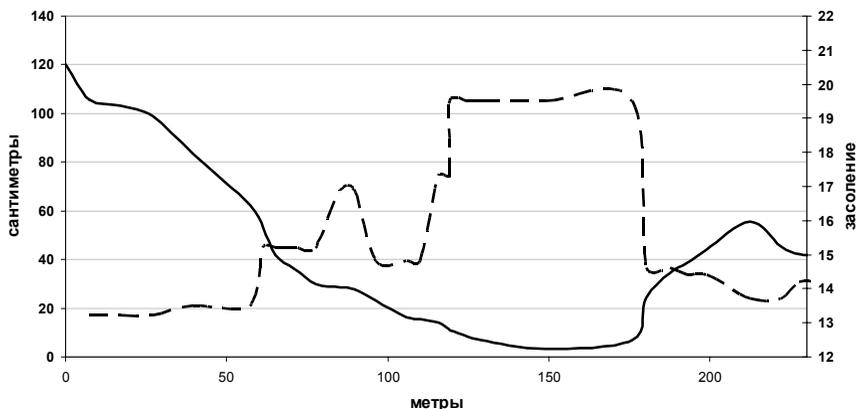


Рис. 4. Результаты обработки описаний с нивелировочного профиля № 5, пересекающего солончаково-лугово-степной комплекс ленточного бора Алтайского края

сплошная линия – профиль; пунктирная – засоление

На базе ландшафтных профилей можно создавать топоординационные схемы растительности, полезные в исследовании пространственной структуры растительного покрова.

Данная методика позволяет на одном рисунке визуализировать экологическое положение сообществ и их топологические связи (соседство). Топо-ординационная схема может быть построена как для комплекса растительности, содержащего небольшое количество элементов (см. пример ниже), так и для крупного региона с разнообразной растительностью (Корлюк, 1992). Для этого выполняются следующие действия:

1. Вычисление статусов для всех типов сообществ.
2. Ординация типов сообществ.

3. Определение топологических связей. Для этого оценивается вероятность контакта между всеми парами сообществ. В своих исследованиях мы используем результаты описания профилей. В этом случае подсчитываются случаи контакта между различными типами сообществ (табл. 3). Как показывает наш опыт, это наиболее простой, но в то же время эффективный метод. Также возможно определение топологических контактов по длине границ между различными типами. Это можно делать тремя способами.

Таблица 3. Топологические связи сообществ (количество контактов на профиле № 5)

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6
1 – песчаные степи		2				
2 – гемипсаммофитные степи			7			
3 – солонцеватые степи				5		
4 – солончаковатые луга					3	1
5 – сообщества однолетних галофитов						1
6 – бескильницевые сообщества						

- С использованием GPS: прокладываются пути по границам различных сообществ, в камеральных условиях подсчитываются их длины.
- По крупномасштабной геоботанической карте подсчитываются длины границ между различными типами сообществ.
- Это же самое делается по результатам дешифрирования снимков (например, QuickBird).

4. Топологические связи наносятся на ординационные схемы (рис. 5).

Для описания и анализа пространственной организации растительного покрова предгорий нами была разработана оригинальная методика – построение модели сопки. В условиях когда большая часть сохранившихся от распашки массивов естественных экосистем связана с мелкосопочным рельефом, структура растительности определяется распределением сообществ по склонам различной крутизны, экспозиции и формы. Для единообразного и формального описания растительного покрова мелкосопочных массивов нами была разработана модель (обобщенная схема) сопки. Она ориентирована по сторонам света и разбита на сектора. Четыре кольцевые структуры представляют склоны различной крутизны: внешнее кольцо – ровные участки зональных местообитаний, далее следуют зоны пологих (до 5 градусов), среднекрутых (от 5 до 15) и крутых (более 15) склонов, внутренний круг соответствует выпуклым каменистым вершинам сопки и гряд (рис. 6). Для каждого крупного степного массива описания располагались на схеме сопки в соответствии с экспозицией и крутизной склона. Для описаний вычислялись статусы увлажнения. Далее с

использованием средств ArcView 3.2 строилась плотностная модель, отражающая распределение сообществ различного увлажнения по склонам сопки. Из первичного анализа были исключены фитоценозы ложбин, которые независимо от экспозиции склона отличаются значительно большей увлажненностью, их включение приводит к сильному варьированию статусов увлажнения на склонах любой экспозиции.

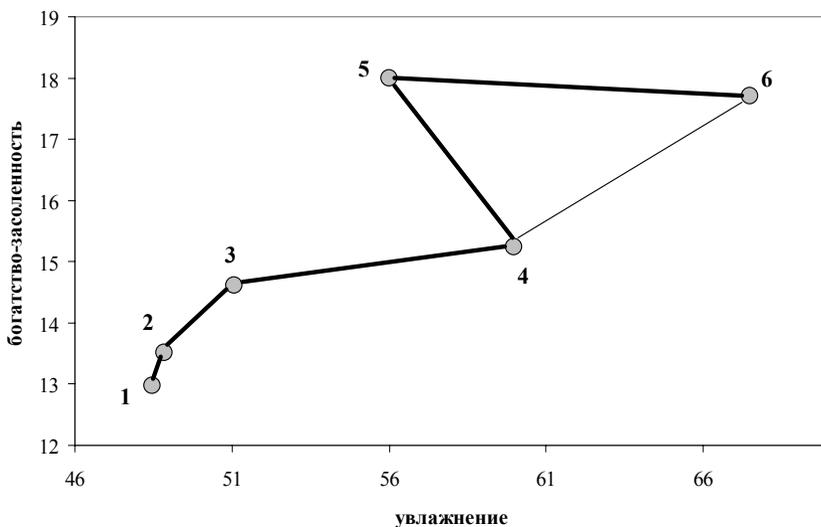


Рис. 5. Топоординационная схема растительности солончаково-лугово-степного комплекса. Жирной линией показаны постоянные связи, тонкой – наблюдаемые лишь иногда. Номера сообществ см. в табл. 3.

Данная методика с небольшой корректировкой может быть применена и к другим типам ландшафтов: балочные системы, аласные котловины Якутии, ландшафты экспозиционной лесостепи и др.

Для анализа закономерностей пространственного изменения какого-либо фактора по геоботанической карте можно реализовать различные подходы, базирующиеся на современных геоинформационных технологиях.

Для каждого номера легенды крупномасштабной карты могут быть рассчитаны следующие показатели:

1. Экологический статус. Для гомогенных контуров растительности вычисляется статус слагающего его типа сообщества (синтаксона). Для комплекса растительности – средневзвешенный по площади статус образующих его сообществ.

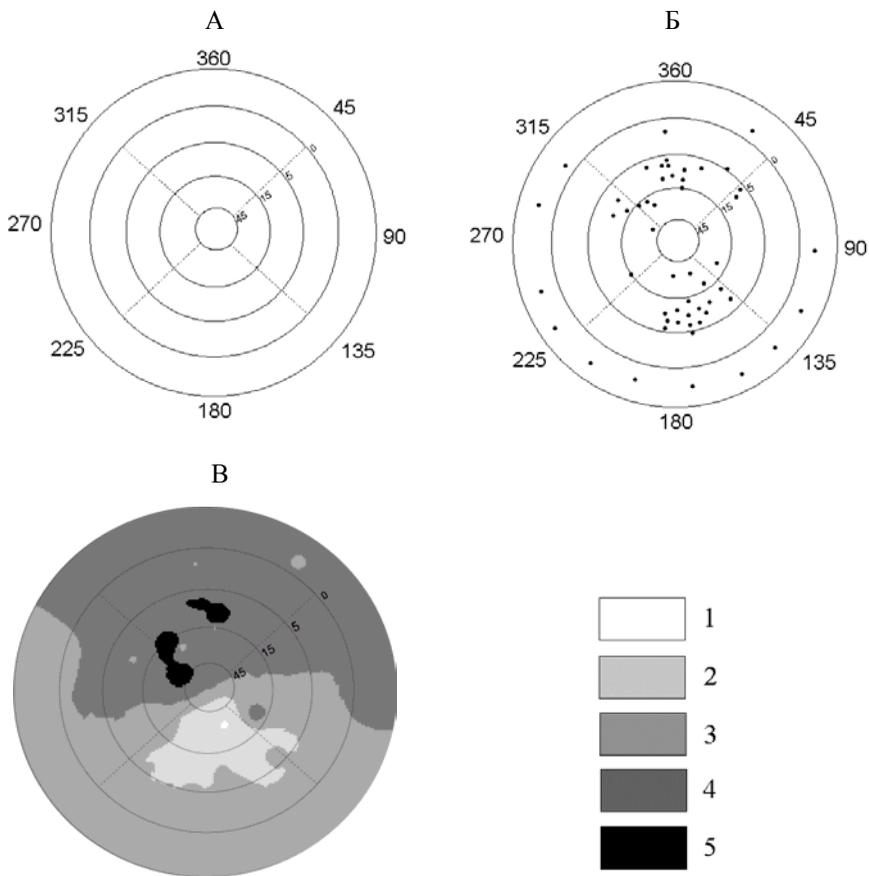


Рис. 6. Модель сопки. А – пустая форма; Б – форма с нанесенными описаниями; В – модель сопки (с. Целинное Алтайского края) с плотностной раскраской по увлажнению:

1 – ступени с 44 по 48 (разнотравные дерновинно-злаковые степи); 2 – 48–52 (богаторазнотравные дерновинно-злаковые степи); 3 – 52–56 (луговые степи); 4 – 56–60 (остепненные луга); 5 – 60–64 (травяные леса и настоящие луга)

2. Экологическая неоднородность. Для гомогенного контура могут использоваться статистические показатели, характеризующие неоднородность синтаксона. Для комплекса растительности в простейшем случае неоднородность определяется длиной градиента анализируемого факто-

ра, например, от самого сухого сообщества до самого увлажненного. Более информативную картину мы получаем в результате учета доли площадей сообществ различной экологии.

В дальнейшем, используя возможности геоинформационных систем, мы можем генерировать карты экологических факторов, строить картосхемы распределения типов местообитаний с заданными характеристиками по одному или нескольким факторам. Такие построения могут быть полезны для выявления потенциальных местообитаний видов растений или сообществ, для построения прогнозных моделей динамики растительного покрова и др.

Интересной задачей в этом плане видится определение экологической емкости территории. Для Барабинской лесостепи (Обь-Иртышское междуречье) нами была оценена экологическая емкость различных типов территориальных единиц растительности. Оказалось, что наибольшей емкостью обладают лугово-болотно-солончаковые комплексы, образующие пояса вокруг озерно-болотных котловин. Широкий интервал экологических условий определяет существование на небольшой протяженности экологически разнородного набора типов местообитаний и растительных сообществ. Флора, слагающая данный комплекс, также экологически неоднородна. Здесь представлены разные экологические группы растений – от болотной до остепненно-луговой. Растения различаются по ширине экологических амплитуд, представлены как эвритопные, так и стенопотные виды. Внутри пояса растительные сообщества образуют сложноорганизованный, но закономерный рисунок. Все эти явления направлены на то, чтобы растительный покров был способен максимально быстро ответить на динамические изменения экологических факторов. Это особенно важно в условиях Барабинской лесостепи, которая характеризуется пульсирующим характером увлажнения во внутривековых климатических циклах. В противовес лугово-болотно-солончаковым комплексам автоморфные ландшафты представляют гомогенную растительность с единообразной и экологически однородной флорой, они имеют несоизмеримо меньшую экологическую емкость.

Экологический анализ территории по геоботаническим картам может быть полезен в исторических реконструкциях и прогнозах. Упрощенный путь анализа включает следующие шаги:

1. Определяется экологическая емкость различных современных ландшафтов.
2. Строится модель динамики ландшафтов в результате климатических изменений.
3. Строится прогнозная геоботаническая карта.
4. С учетом экологической емкости комплексов растительности и экологических характеристик видов оцениваются возможные пути транс-

формации флоры, например, определяются местообитания, в которых могут сохраниться интересующие нас группы растений.

Анализируя геоботаническую карту или космический снимок (изображение которого в первую очередь определяется растительностью и экологическими характеристиками), мы можем оценить, что станет с группами тех или иных видов (в какие позиции ландшафта они уйдут, для каких видов не останется ниши и т.д.), прогнозировать структуру растительного покрова, оценивать возможности восстановления растительности, если изменения экологических условий повернутся вспять.

Представленные выше возможности использования экологических шкал легко реализуются в стандартных компьютерных пакетах, а также в виде авторских программ. Из существующих программных пакетов наиболее полно описанные выше алгоритмы реализованы в интегрированной ботанической информационной системе IBIS (Зверев, 2007). В ней возможны сортировка видов и описаний в валовых таблицах по различным комбинациям экологических показателей; расчет для описаний и их групп статусов и индексов экологического согласия; составление экологического паспорта описания; генерализация таблиц для построения экологических спектров; поиск в базе данных описаний, удовлетворяющих заданным экологическим условиям, и др. Система поддерживает амплитудные, оптимумные и амплитудно-оптимумные форматы шкал.

Работы по экологическому анализу растительности Южной Сибири проводятся при финансовой поддержке РФФИ (грант 05-04-48212, РФФИ-ГФЕН КНР № 06-04-39012) и интеграционных проектов СО РАН: «Сопряженный анализ и моделирование пространственной структуры биотической и абиотической составляющих наземных экосистем (Алтайский экорегион)», «Почвенно-биотические комплексы Западно-Сибирской равнины: пространственно-типологическая организация, мониторинг и методы классификации».

ЛИТЕРАТУРА

Богачев В.К., Соболев Л.Н. Об изучении динамики растительности в связи с гидростроительством // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 8. С. 1278–1282.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Габбасов К.К., Сяхова Н.И. О сравнении результатов обработки списков по Браун–Бланке и использовании экологических шкал Л. Г. Раменского // Количественные методы анализа растительности. Уфа, 1974. С. 150–152.

Голуб В.Б., Добрачев Ю.П., Пастушенко Н.Ф., Яковлева Е.П. О способах оценки экологических условий по шкалам Л.Г.Раменского // Биол. науки. 1978. № 7. С. 131–136.

- Дідух Я.П., Плюта П.Г.* Фітоіндикація екологічних факторів. Київ, 1994. 280 с.
- Дмитрієва С.И., Савченко И.В.* Опыт применения экологических шкал для сравнения условий произрастания растений // Биол. науки. 1975. № 10. С. 70–74.
- Долгушин И.Ю.* О возможном влиянии Нижнеобского водохранилища на почвы и растительность его побережий // Природные условия и особенности хозяйственного освоения северных районов Западной Сибири. 1969. С. 172–186.
- Дымина Г.Д., Еришова Э.А.* Луговые степи и остепненные луга Сибири и использование для их различия шкал Раменского // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 99–111.
- Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 425 с.
- Заугольнова Л.Б.* Понятие оптимумов у растений // Журн. общей биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 106–113.
- Зверев А.А.* Программно–информационное обеспечение исследований растительного покрова: Автореф. дис. канд. биол. наук. Томск, 2007. 22 с.
- Ипатов В.С.* О применении экологических таблиц для оценки типов леса // Вестн. ЛГУ, сер. биол. 1964. № 21. С. 150–152.
- Ипатов В.С., Тархова Т.Н.* Исследования разногодичной изменчивости растительного покрова в таежном лесу // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 12. С. 1939–1951.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И.* Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов // Экология. 1974. № 1. С. 13–23.
- Казанская Н.С.* Экологическая схема изменения луговой растительности под влиянием выпаса в условиях Курской области // Тр. Центральночерноземного гос. заповедника. 1965. Вып. 9. С. 117–128.
- Казанская Н.С., Утехин В.Д.* Опыт применения экологических шкал Л.Г.Раменского при количественном изучении динамики растительности // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 8. С. 1135–1140.
- Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б.* Региональные экологические шкалы и использование их при классификации лесов полуострова Муравьев–Амурский // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 101–114.
- Королюк А.Ю.* Структурная организация растительного покрова и методы ее изучения (на примере Барабинской равнины): Автореф. дисс. канд. биол. наук. Новосибирск, 1993. 22 с.
- Королюк А.Ю.* Степная растительность (**Festuco–Brometea**) предгорий Западного Алтая // Растительность России. 2007. № 10. С. 38–60.
- Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М., и др.* Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск, 2005. 108 с.
- Крылова И.Л.* О фитоценоотическом оптимуме некоторых видов растений // Эколого–ценотические и географические особенности растительности. М., 1983. С. 121–134.
- Лапина Е.Д.* Использование экологических шкал для оценки и прогноза хозяйственной ценности природных угодий // Пути рационального использования почвенных, растительных и животных ресурсов Сибири. Томск, 1986. С. 86–91.
- Лапина Е.И., Намзалов Б.Б., Королюк А.Ю.* Фитоэкологическое картографирование // Экологическое картографирование Сибири. Новосибирск, 1996. С. 136–149.

Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 246 с.

Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 302 с.

Ниценко А.А. (рецензия) Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижииков, Н.А. Антипин Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 7. С. 1110–1114.

Петухов И.А., Родионов Б.С. К экологической характеристике растительности Убсунурской котловины в Тувинской АССР // Изв. ТСХА. Вып. 2. 1981. С. 61–69.
Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.

Прижук Ф.Б. Опыт оценки растительности поймы р. Луги по экологическим таблицам Л.Г.Раменского // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 1. С. 92–95.

Прокопьев Е.П. Опыт экологической классификации растительности поймы Иртыша // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 6. С. 795–803.

Работнов Т.А. Луговедение. М., 1974. 384 с.

Работнов Т.А. О применении экологических шкал для индикации эдафических условий произрастания растений // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 1. С. 35–42.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижииков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Родман Л.С., Голуб В.Б., Горяинова И.Н. Опыт применения шкал Л.Г.Раменского для оценки динамики растительности лугов южной части Волго–Ахтубинской поймы в условиях зарегулированного стока // Докл. ТСХА. 1972. Вып. 187. С. 185–191.

Сабуров Д.Н. Опыт классификации луговой растительности Центральной России по экологическим группам видов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 1. С. 72–82.

Самойлов Ю.И. Опыт классификации лугов поймы реки Мсты // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 10. С. 1419–1431.

Самойлов Ю.И. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 5. С. 646–655.

Самойлов Ю.И. Экологические шкалы Л.Г. Раменского и аспекты их применения // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 137–147.

Селедец В.П. Применение экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1976. Вып. 24. С. 62–78.

Селедец В.П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2000. 248 с.

Сорокина В.А. Опыт применения методов Л.Г.Раменского // Ботан. журн. 1953. Т. 38. № 5. С. 718–728.

Ткаченко В.С. К познанию механизма становления потенциальных фитоценоструктур хомутовской степи // Вопросы степеведения. Оренбург, 2000. С. 82–92.

Федорчук В.Н. Совместное использование методов Браун–Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 6. С. 859–868.

Федорчук В.Н. О связи производительности древостоев с оценками лесных сообществ по экологическим шкалам // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, Вып. 2. С. 80–87.

Ханина М.А., Серых Е.А., Королюк А.Ю., и др. Состав эфирного масла сибирских популяций *Artemisia pontica* – перспективного лекарственного растения // Химия растительного сырья. 2000. № 3. С. 85–94.

Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе, 1967. 226 с.

Цаценкин И.А. Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. М., 1970. 250 с.

Цаценкин И.А., Касач А.И. Экологическая оценка пастбищ и сенокосов Памира по растительному покрову. Душанбе, 1970. 471 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб, 1995. 992 с.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica. Gottingen, 1974. Vol. 9. 197 p.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica. 1979. Vol. 9. № 1. 122 p.

Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. 1991. Vol. 18. 248 p.

Frank D., Klotz S. Biologisch – ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle, 1988. 103 p.

Hundt R. Ökologisch–geobotanische Untersuchungen an Pflanzen der Mitteleuropäischen Wieservegetation. 1966. 176 p.

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule in Zurich. 1977. Vol. 64. P. 1–208.

Thompson K., Hodgson J.G., Grime J.P., et al. Ellenberg numbers revisited // Phytocoenologia. 1993. Vol. 23. P. 277–289.