

# **ОЦЕНКА И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**



**НАУЧНЫЙ МИР**

УДК 630\*182: 630\*907.32

О 93

ББК 28.588

ISBN 5-89176-083-5

*Коллектив авторов*

## **ОЦЕНКА И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА**

**В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. – М.: Научный мир, 2000 г. – 196 с.**

В книге представлены результаты анализа различных показателей биоразнообразия лесного покрова заповедных территорий в центре Европейской России в подзонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

Оценка биоразнообразия основана на методических подходах, вытекающих из современных представлений о растительном покрове (концепция иерархического континуума). Дан обзор развития концепции и приведены ее основные положения. Благодаря использованию системы иерархических единиц показано значение разных факторов (экологических, фитоценологических, зоогенных, антропогенных) для поддержания современного биоразнообразия.

Проведена оценка альфа-, бета- и гамма-разнообразия лесного покрова, а также структурного разнообразия в пяти заповедниках. Дано представление о потенциальной флоре отдельных пространственных единиц лесного покрова, а также прогнозы развития лесного покрова при заповедном режиме. Показана роль различных способов хозяйствования в поддержании биоразнообразия лесного покрова.

Табл. 56. Ил. 50. Цвет. ил. 7. Библ. 456 назв.

**Ответственный редактор:**

*Л.Б. Заугольнова*

**Авторы:**

*Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Евстигнеев О.И., Торопова Н.А., Смирнов В.Э., Шенелева С.А., Пчелинцева О.В., Славгородский А.В., Глухова Е.М., Пономаренко Е.В., Есипова Е.С., Офман Г.Ю., Романовский А.М., Сарычева Е.П.*

**Рецензенты:**

*доктор биол. наук В.Г. Онинченко, доктор биол. наук Н.И. Шорина*

© Коллектив авторов, 2000

© Научный мир, 2000

ISBN 5-89176-083-5

---

Научное издание

*Коллектив авторов*

## **ОЦЕНКА И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

«Научный мир». 119890. Москва, Знаменка, 11/11

Тел./факс (095) 291-28-47. E-mail: naumir@ben.ix.ru. Internet: www.rfbr.ru

ЛР № 030671 от 09.12.95 г. Гигиеническое заключение № 77.99.6.953.П.3619.6.99 от 29.06.1999 г.

Подписано к печати 20.04.2000. Формат 60×88/8. Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 24,5.

Тираж 500 экз. Заказ 450

Издание отпечатано в типографии

ООО «ПОЛИМАГ», Москва, Дмитровское ш., 107

картах по середине водораздела между соседними водотоками и вполне доступна для полевого обследования. Такой подход позволяет показать взаимосвязи растительности на всех элементах рельефа в пределах ограниченной территории. Эта естественная единица позволяет также проводить сопоставления крупных фитоценозов в различных ландшафтах и геоботанических районах. Для такой фитоценозы можно использовать термин фитоценоза [Катенин, 1988; Холод, 1991]. В этой книге осуществлена попытка оценки биоразнообразия лесного покрова для одной фитоценозы на территории Приокско-Террасного заповедника.

Малый речной бассейн, как правило, охватывает основное разнообразие экологических условий соответствующего ландшафта. Площадь такого бассейна обычно составляет несколько квадратных километров. На этой территории могут быть обнаружены все элементы зональной растительности, что делает ее достаточной для выявления основных показателей видового разнообразия.

Внутри каждого речного бассейна или в пределах однотипной местности существует такая неоднородность лесного покрова, которая связана с различием экологических условий, складывающихся на разных элементах рельефа и (или) его литологических вариантах. Именно к единицам такого типа применимо понятие экотопа. Хотя в литературе предлагаются несколько различающиеся трактовки этого понятия [Раменский, 1935; Миркин и др., 1989; Ипатов, 1990], имеет смысл закрепить за ним тот объем, который был предложен еще Л.Г.Раменским и достаточно четко сформулирован В.С.Ипатовым. Согласно этому определению, экотоп выделяется на основе абiotic характеристик местообитания (положение в рельефе, характер почвообразующих и подстилающих пород, тип водного режима). Фитоценозы в пределах одного типа экотопа могут служить объектами для характеристики биоразнообразия малого речного бассейна или определенного типа местности. Фитоценоза в пределах однотипного экотопа, по-видимому, соответствует простому урочищу в серии ландшафтных единиц. Анализ биоразнообразия таких фитоценоз позволяет выявить влияние экологических свойств местообитания на показатели биоразнообразия.

Практика изучения лесного покрова показывает, что разные группы видов деревьев-индикаторов (в первую очередь темнохвойные и широколиственные) в силу специфического средообразующего эффекта формируют в фитоценозах различные биотопы [Ипатов, 1990], где создаются

своеобразные экологические режимы и различный уровень фитоценозной конкуренции.

Биотические факторы способны существенно влиять на показатели биоразнообразия. По этой причине имеет смысл определять показатели биоразнообразия для лесных фитоценоз, выделяемых по признаку доминирования древесных видов-индикаторов. При использовании доминантной классификации они соответствуют сообществам в ранге формации. Разделение таких фитоценоз на более мелкие единицы зависит от степени их неоднородности в составе нижних ярусов. При членении фитоценоз, выделенных в ранге формации, на более мелкие единицы можно использовать доминанты нижних ярусов, константные виды или преобладающие эколого-ценотические группы. В данной работе в большинстве случаев фитоценозы с сходными доминантами в древостое и сходным составом нижних ярусов выступают в качестве элементарных фитоценоз (табл.2.2). Однако нередко в пределах таких фитоценоз обнаруживается неоднородность более мелкого масштаба, представленная как мозаика микросайтов. Она может быть связана с мелкой неоднородностью рельефа (например, в поймах малых рек) или вызвана средообразующим воздействием растений и животных (см. гл.1 и 6).

В данной работе такие фитоценозы выступают как наиболее мелкие единицы анализа. Чем менее нарушена анализируемая фитоценоза в результате антропогенных воздействий, тем больший, как правило, набор фито-, зоо- и микробных микросайтов характеризует биотоп (см. гл.1).

## **2.2. Методика оценки и анализа биоразнообразия растительного покрова заповедников**

### **2.2.1. Показатели и параметры биоразнообразия**

Биологическое разнообразие в Конвенции UNEP [Convention..., 1992] определяется как вариативность живых организмов, которая включает разнообразие внутри вида, между видами и между экосистемами. В качестве параметров биоразнообразия обычно используется число и соотношение подсистем или элементов разного рода, входящих в состав анализируемых биосистем.

В данной работе рассматривается разнообразие видов и растительных сообществ. Первое понятие обычно в биологической литературе называется

Таблица 2.2

Перечень фитоценозов разного пространственного масштаба

| № п/п | Признаки для выделения фитоценоза                              | Условные названия фитоценозов (фитоценоз)             | Тип фитогеомер (фитоценозов)     | Объект исследования                                                                          |
|-------|----------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1     | Ландшафтные                                                    | Фитоценоз ландшафта                                   |                                  | Неруссо-Деснянское полесье                                                                   |
| 2     | Геоморфологические, литологические                             | Фитоценоз местности                                   |                                  | Неруссо-Деснянское полесье                                                                   |
| 3     | Границы малого речного бассейна                                | Фитоценоз малого бассейна (фитоценоз)                 |                                  | Приокско-Террасный заповедник                                                                |
| 4     | Геоморфологические, литологические                             | Фитоценоз экотопа, Э-фитоценоз                        |                                  | Неруссо-Деснянское полесье, Приокско-Террасный заповедник                                    |
| 5     | Доминанты древесного полога и их характеристики                | По виду-доминанту, условная аббревиатура, Д-фитоценоз | Формация или группа формаций     | Брянский лес, Горки, Приокско-Террасный заповедник, Калужские засеки, Воронинский заповедник |
| 6     | Доминанты древесного полога и сходство флористического состава | По виду-доминанту, условная аббревиатура              | Ассоциация или группа ассоциаций | Приокско-Террасный заповедник, Калужские засеки, Воронинский заповедник                      |
| 7     | Доминирующая эколого-ценотическая группа видов                 | По ведущей ЭЦГ, Ц-фитоценоз                           | Ассоциация или группа ассоциаций | Брянский лес, Горки, Приокско-Террасный заповедник                                           |
| 8     | Доминанты нижних ярусов                                        | Микрогруппировка                                      | Фрагмент ассоциации              | Брянский лес                                                                                 |

видовым, или таксономическим (species diversity, taxon diversity) разнообразием [Global..., 1995; van der Maarel, 1997]. Разнообразие растительных сообществ (community diversity) оценивается набором сообществ разного типа в пределах более крупных территориальных единиц. Оно может рассматриваться как синоним экосистемного разнообразия [van der Maarel, 1997]. В качестве подсистем при оценке разнообразия сообществ используются синтаксоны (типы сообществ), выделяемые с помощью различных подходов (физиономического, доминантного, флористического).

Биоразнообразие сообществ также может оцениваться по соотношению различных структурно-функциональных элементов. В качестве таких элементов могут выступать экологические, эколого-ценотические группы видов, а также видовые популяции с разными свойствами. В данной работе такой набор элементов рассматривается как признак структурного разнообразия. Оно соответствует понятию "функционального разнообразия" [Global..., 1995] и может использоваться как его синоним.

В данной книге для оценки биоразнообразия лесного покрова использованы прежде всего те показатели видового разнообразия, которые были предложены в работах Р. Уиттекера [Whittaker, 1972; Whittaker, Lewin, 1977] и стали традиционными в экологии (табл. 2.3).

Основная идея Р. Уиттекера состоит в том, что видовое разнообразие должно рассматриваться на разных пространственных масштабах. Правда, границы раздела между ними до сих пор не уста-

новлены, и практически каждый исследователь решает эту проблему заново, исходя из задач исследования и специфики собранного материала. С учетом пространственного членения Р. Уиттекер предложил разделять показатели видового разнообразия на две группы: инвентаризационное разнообразие, которое оценивает разнообразие объектов любого масштаба как целого и дифференцирующее разнообразие, отражающее варьирование разнообразия и внутреннюю неоднородность соответствующих единиц растительного покрова.

Показатели инвентаризационного разнообразия оцениваются с помощью набора параметров. Как показывает практика исследований, начиная с работ самого Р. Уиттекера [Whittaker, 1960; van der Maarel, 1997; Pollock et al., 1998; Gould, Walker, 1999], для оценки инвентаризационного разнообразия (альфа-, гамма-разнообразие) используются два параметра. Один из них – число видов на единицу площади – можно назвать видовой насыщенностью (species density – видовая плотность [Hurlbert, 1971]). Этот параметр можно определять в расчете на любой размер пробной площади в зависимости от пространственного масштаба фитоценоза. Реально используемый диапазон для оценки альфа-разнообразия – от 1 кв. м до 0,25–1 гектара.

Наряду с параметром видовой насыщенности для оценки видового разнообразия также используется показатель, отражающий общее число видов, отмеченное в фитоценозах того или иного типа. Собственно именно этот параметр дает оценку видового богатства (species richness); для его обоз-

Таблица 2.3

Показатели биоразнообразия растительного покрова и параметры его оценки

| Пространственные уровни оценки  | Инвентаризационное разнообразие                              |                                                                          | Дифференцирующее разнообразие |                                                                                                         |
|---------------------------------|--------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                 | Название показателя (по Р. Уиттекеру)                        | Параметр для оценки                                                      | Название показателя           | Параметр для оценки                                                                                     |
| Микроместообитание              | Альфа-разнообразие субвыборки (точечное – point diversity)   | Видовая насыщенность                                                     | Мозаичное                     |                                                                                                         |
|                                 |                                                              | Число видов в микросайте                                                 |                               |                                                                                                         |
| Сообщество или группы сообществ | Альфа-разнообразие                                           | Видовая насыщенность                                                     | Бета-разнообразие             | Индекс Уиттекера, коэффициенты сходства-различия видового состава, представленность потенциальной флоры |
|                                 | Альфа-разнообразие, число видов в системе, конкретная флора* | Общее видовое богатство, число уникальных видов                          |                               |                                                                                                         |
|                                 | Структурное** (функциональное***) разнообразие сообществ     | Спектры: ЭЦГ, жизненных форм, типов ценопопуляций                        |                               |                                                                                                         |
|                                 | Разнообразие сообществ (community diversity****)             | Набор сообществ разных синтаксонов                                       |                               |                                                                                                         |
| Ландшафт или его части          | Гамма-разнообразие                                           | Число видов на площадь (10–1000 кв. км)<br>Флора ландшафта или его части | Дельта-разнообразие           | Дендрограммы сходства флор                                                                              |

\* термин А.И. Толмачева [1931], \*\* термин авторов статьи, \*\*\* термин приводится по [Global..., 1995].

\*\*\*\* термин приводится по [Van der Maarel, 1997].

Курсивом выделены параметры, которые не рассматриваются в данной книге

начения применяются разные словосочетания: число видов в системе [Мэггаран, 1992], число видов на участке [Whittaker, 1960; Pollock et al., 1998]. В работах флористического направления для этого параметра обычно используется термин “флора” (например, конкретная флора, парциальная флора и т.д. [Юрцев, Камелин, 1991]). В англоязычной литературе для обозначения этого параметра по отношению к крупным единицам используется также термин “species pool” [van der Maarel, 1997]. К сожалению, уже укрепилось такое представление, что термин “видовое богатство” у большинства исследователей ассоциируется только с параметром видовой насыщенности, что нельзя признать слишком удачным (см. [Миркин, и др., 1989; Миркин, Наумова, 1998]), поскольку затрудняет оперирование двумя отмеченными выше параметрами.

Рассмотрим несколько подробнее показатели видового разнообразия для разных пространственных уровней. По определению Р. Уиттекера ([Whittaker, 1960; Whittaker, Lewin, 1977], см. также [Чернов, 1991]), альфа-разнообразие характеризует богатство видами отдельных сообществ, при этом сообщества могут выделяться [Van der Maarel,

1997] на основе разных признаков (физиономических, структурных, флористических).

Для оценки альфа-разнообразия местообитания или сообщества обычно используется среднее арифметическое (или медиана) числа видов на площадках фиксированного размера, далее в этой книге он назван *видовой насыщенностью* (см. табл. 2.3). Второй параметр альфа-разнообразия – число видов, которое насчитывается в том или ином типе фитоценоза на уровне сообществ, далее оно обозначено как *видовое богатство*.

На параметре видовой насыщенности основаны различные расчетные индексы, учитывающие также долевое участие видов [Мэггаран, 1992]. Надо признать обоснованным то утверждение, что эти индексы трудно бывает интерпретировать, т.к. они дают различные результаты для одного и того же ряда сообществ [van der Maarel, 1997; Миркин, Наумова, 1998].

Показатель, названный Р. Уиттекером гамма-разнообразием, принято относить к крупным территориям, соответствующим ландшафту (ландшафтному району в географической литературе) или его части. В настоящее время нет однозначного понимания в определении того уровня фитоценоза, к

которым стоит применять гамма-разнообразие. Некоторые исследователи [Gould, Walker, 1999] относят этот показатель даже к одному участку с некоторым набором сообществ, что вряд ли оправдано. В фундаментальной сводке [Global..., 1995] этот показатель предложено рассматривать для ландшафтного уровня; Ю.И.Чернов [1991] предлагает в качестве нижнего уровня гамма-разнообразия использовать ландшафтный профиль, или катену. Верхний уровень использования этого показателя, видимо, соответствует региону [Global..., 1995]. Хотя не удается найти точного указания на способ оценки гамма-разнообразия, из контекста обзорных работ (например, [Малышев, 1994; van der Maarel, 1997]) следует, что гамма-разнообразие оценивается как с помощью видового богатства (флоры крупных, относительно однотипных территорий, например, флора острова, флора ландшафта), так и на основе видовой насыщенности (на площадь от 10 до 1000 кв. км). При этом оценки видовой насыщенности обычно рассчитываются на основе линейной регрессии: число видов/размер площади.

Показатели дифференцирующего разнообразия дают представление о степени неоднородности в распределении соответствующих показателей инвентаризационного разнообразия и рассчитываются на основе последних. Наиболее часто используемый показатель – бета-разнообразие может быть отнесен к единицам растительного покрова разного объема и протяженности в пределах однотипного ландшафта.

В данной работе биоразнообразие растительного покрова оценивается по:

- видовой насыщенности на площадках фиксированного размера (альфа-разнообразие – для сообществ, гамма-разнообразие – для заповедников и ландшафтных единиц не ниже катены);
- видовому (флористическому) богатству общему числу зарегистрированных видов в фитоценозах определенного типа;
- степени гетерогенности фитоценозов (растительных сообществ и их сочетаний);
- структурному разнообразию фитоценозов;
- соотношению современного и потенциального видового богатства фитоценозов.

### 2.2.2. Методика расчета показателей видового разнообразия

**Оценка альфа-разнообразия.** Материалом для анализа биоразнообразия на территории запо-

ведников послужили типовые геоботанические описания на площадках размером 25 и 100 кв. м, на которых учитывалось обилие каждого вида по шкале Браун-Бланке в каждом из ярусов. В книге принято следующее обозначение ярусов: А – древесный ярус, В – ярус подлеска, С – травяно-кустарничковый ярус, D – мохово-лишайниковый ярус, Е – внеярусная растительность.

Для каждой геоботанической площадки фиксированного размера определялось общее число видов на площадке. Для выделенных типов фитоценозов рассчитывалась видовая насыщенность как среднее арифметическое (или медиана) числа видов на площадке и стандартная ошибка среднего. Для фитоценозов более высокого ранга (и обязательно для всей анализируемой территории) строились частотные гистограммы видового богатства (всех видов, деревьев, кустарников, трав), т.е. определялась частота встречаемости площадок фиксированного размера с разным числом видов. Для совокупности площадок, относящихся к определенному типу фитоценозов, определялось их общее видовое богатство, как общее число видов на этих площадках.

Структурное разнообразие фитоценозов оценивалось по соотношению эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов в составе растительного покрова. Этот показатель рассчитывался для фитоценозов всех типов; полученные характеристики сопоставлялись для фитоценозов, выделенных на одном пространственном уровне.

Под эколого-ценотическими группами в данной работе понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ. В работе использовалась эколого-ценотическая группировка видов сосудистых растений центральной России, составленная О.В.Смирновой и Л.Б.Заугольной (с участием О.И.Евстигнеева и Т.О.Янишковой) на основе экологических групп А.А.Нищенко [1969] с учетом исторических свит Г.М.Зозулина [1955, 1970а, б, 1973]. Выделены следующие группы сосудистых растений региональной флоры: теневых лесов – неморальная, бореальная и интродуцированная (черноольховая); светлых лесов – боровая и олигогрофная; группа светлых местообитаний – ксерофитных и мезофитных лугов и рудеральная; водных местообитаний – водная и водно-болотная. В таблице 2.4 показан эколого-ценотический состав списка видов флоры центральной России, для которых была определена принадлежность к той или иной эколого-ценотической группе. Таких видов на настоящий момент 867. Очевидно, что качество эколого-ценотического анализа опреде-

Таблица 2.4

Эколого-ценотический состав списка флоры  
Печерноземной зоны России

| Наименование<br>группы видов | Число<br>видов | Виды<br>во флоре, % |
|------------------------------|----------------|---------------------|
| Неморальная                  | 113            | 13                  |
| Бореальная                   | 45             | 5,2                 |
| Нитрофильная                 | 73             | 8,4                 |
| Боровая                      | 46             | 5,3                 |
| Мезоксерофитных лугов        | 288            | 33,2                |
| Мезогигрофитных лугов        | 146            | 16,8                |
| Водно-болотная               | 131            | 15,1                |
| Олиготрофная                 | 25             | 2,9                 |

ляется качеством разбиения региональной флоры на соответствующие группы видов. Полное разбиение всей региональной флоры на эколого-ценотические группы является, безусловно, серьезной задачей, при решении которой надо по возможности максимально учитывать информацию по ареалам, происхождению видов, их экологическим свойствам, по встречаемости и сопряженности видов друг с другом.

Применялось два способа расчета, результаты которых отражают разные аспекты структуры видового разнообразия. Первый способ состоит в том, что соотношение ЭЦГ определялось по общему списку видов, встреченных в субвыборке описаний. Этот способ отражает типовые соотношения, свойственные флоре данного региона. Второй способ – это определение числа видов каждой группы на площадке и средней арифметической по всей субвыборке и на основе средних – определение соотношений ЭЦГ. Этот способ демонстрирует более четко специфику структуры для каждой субвыборки.

Оба способа дают возможность построить спектры как по абсолютному числу видов разных групп, так и по относительному (в процентах) участию видов. При первом способе расчета можно также создать спектр по числу видов, нормированному на объем данной группы в региональной флоре. В последнем случае эколого-ценотический спектр строится по отношению числа видов группы в анализируемой фитохоре к числу видов группы в региональной флоре. Расчет такой характеристики позволяет в единой шкале оценить представленность видов разных по объему эколого-ценотических групп.

Для оценки структурного разнообразия сообществ использован также набор и число типов ценопопуляций древесных видов растений, выделенных на основе анализа их демографической структуры (см. подробнее в разделе 2.2.7).

Оценка гамма-разнообразия проводилась по общему флористическому богатству и определя-

лась для растительного покрова крупных пространственных единиц – одного или нескольких малых речных бассейнов, местности, ландшафта. Эта характеристика обязательно рассчитывалась для всей территории заповедника. Помимо общего числа видов указывалось раздельно видовое богатство деревьев, кустарников, трав.

Кроме этих параметров для характеристики видового разнообразия в некоторых заповедниках (см. гл. 4, 5, 7) использовано число т.н. “уникальных” видов растений. Уникальными считались такие виды, которые в данном заповеднике встречались только в одном типе сообществ.

**Оценка бета-разнообразия.** В данной работе бета-разнообразие растительного покрова заповедников оценивалось на уровне фитохор разного пространственного уровня. Конкретные пространственные уровни оценки, реализованные в данной книге, отмечены в соответствующих разделах. При оценке бета-разнообразия рассчитывались следующие параметры:

1) коэффициент флористического сходства Жаккара. Он рассчитывался для всех пар фитохор, выделяемых на определенном пространственном уровне, по формуле [Мэгарран, 1992]:

$$C = j / (a + b - j),$$

где  $j$  – число общих видов в обеих фитохорах,  $a$  – число видов в первой фитохоре,  $b$  – число видов во второй фитохоре.

2) индекс Уиттекера  $\beta_w$  [Whittaker, 1960; Мэгарран, 1992] рассчитывался для каждой анализируемой фитохоры по соотношению видового богатства и средней видовой насыщенности растительности в пределах фитохоры:

$$\beta_w = S / \alpha - 1,$$

где  $S$  – видовое богатство в пределах исследованной фитохоры,  $\alpha$  – средняя видовая насыщенность на 100 кв. м.

Для оценки бета-разнообразия также был использован параметр, оценивающий общую длину градиента [Oksanen, Tonteri, 1995] для всей выборки описаний в пределах заповедника, он соответствует числу квадратичных отклонений, в которых измеряется протяженность всей совокупности площадок по первой оси варьирования на ординационных диаграммах (см. также раздел 2.2.4).

Помимо указанных параметров бета-разнообразия растительности заповедников оценивалось по набору и числу типов растительных

сообществ, представленных на территории заповедников. Типизация растительности проводилась по-разному в разных заповедниках; используемые принципы и методика описаны в соответствующих разделах.

Все оценки бета-разнообразия, определенные в целом для каждого из заповедников, сопоставляются в заключительном разделе книги.

Следует отметить, что оценку бета- и гамма-разнообразия древесных видов можно осуществить по лесотаксационным описаниям. Сочетание сплошной лесотаксационной и точечной геоботанической информации позволяет получать пространственно привязанные оценки биоразнообразия растительности. Использование геоинформационных систем при оценке биоразнообразия дополнительно позволяет более обоснованно выделять единицы анализа растительности путем обработки и наложения различных тематических карт, а также оценивать пространственные параметры выделенных сообществ – тип их размещения, степень фрагментации, связанности и т.п.

**Представленность потенциальной флоры** рассчитывается как отношение числа видов реальной флоры к числу видов соответствующей потенциальной флоры. Список потенциальной флоры составляется на основе соответствия экологических характеристик видов растений и соответствующих параметров местообитания [Заугольнова и др., 1995; Khanina, 1996; Смирнова и др., 1997; Zobel, 1997].

Полный набор региональных видов растений, потенциально возможных для некоторой территории по своим экологическим характеристикам, называют потенциальной флорой этой территории [Цыганов, 1983], или потенциальной растительностью [Грибова, Исаченко, 1972; Stumpel, Kalkhoven, 1978; Ellenberg, 1988; Brzeziecki et al., 1993; Palmer, Orloci, 1994; Schimel et al., 1997]. Последний термин используется в том случае, когда в качестве потенциального используется не список видов, а перечень типов сообществ – синтаксономических единиц.

Оценку представленности потенциальной флоры мы считаем полезной, поскольку она позволяет сравнить наблюдаемый уровень видового разнообразия с потенциально возможным на современном этапе, в качестве которого принимается существующий уровень регионального таксономического разнообразия [Юрцев, 1982, 1991, 1994; Малышев, 1994]. В расчете потенциальной флоры мы исходим из предположения, что на некоторой территории потенциально могут произрастать те

виды региональной флоры, экологические свойства которых соответствуют экологическим характеристикам рассматриваемой территории. При этом требуется дополнительная разработка вопросов ограничений потенциальной флоры на число видов, которые определяются, в частности, пространственными характеристиками территории [Макарова, 1983; Розенберг, 1989; Малышев, 1992]. Однако ввиду недостаточной проработанности этого вопроса в настоящее время эти соотношения не анализируются.

Для расчета потенциальной флоры, соответствующей анализируемому контуру растительности, из базового регионального списка выбираются те виды, экологическая амплитуда которых по каждому фактору пересекается с диапазоном соответствующего экологического параметра данного контура. При этом возможны ситуации, когда вид региональной флоры присутствует в списке реальной флоры, но отсутствует в расчетном списке. Такие ситуации являются следствием неточности экологических шкал, и, следовательно, данная процедура может рассматриваться как один из способов коррекции амплитуды экологических свойств видов в экологических шкалах. Общий список потенциальной флоры контура, таким образом, состоит из видов расчетного списка и региональных видов реальной флоры, отсутствующих в расчетном списке.

Представленность потенциальной флоры рассчитывается как отношение числа видов реальной флоры к числу видов потенциальной флоры. Заключительная процедура, позволяющая проанализировать структуру флористических потерь, оценить их возможные причины и ожидаемую динамику, – сопоставление эколого-ценотических спектров реальной и потенциальной флор и/или эколого-ценотический анализ списка видов, составляющих потерю контура.

Таким образом, расчет представленности потенциальной флоры включает: 1) экологическую оценку местообитания, получаемую путем обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам, 2) расчет потенциальной флоры местообитания на основе выбора из региональной флоры таких видов, экологические характеристики которых соответствуют экологическим параметрам данного местообитания, 3) расчет отношения числа видов реальной и потенциальной флоры, 4) эколого-ценотический анализ списков видов, составляющих реальную и потенциальную флору и/или флористические потери контура.

Для расчета оценок биоразнообразия растительности используется комплекс программ и баз

данных информационно-аналитическая система (ИАС), структура которой описана в следующем разделе.

### 2.2.3. Структура компьютерной информационно-аналитической системы (ИАС)

ИАС представляет собой комплекс баз данных геоботанических и таксационных описаний растительности, справочных баз данных по свойствам видов растений, оригинальных и стандартных программ обработки геоботанических описаний [Комаров и др., 1991; Заугольнова и др., 1995; Ханина, 1997; Ханина и др., 1999]. Общая структурная схема ИАС представлена на рисунке 2.1.

Данные, описывающие растительность конкретных территорий, составляют блок первичных баз данных – это данные геоботанических описаний, таксационных описаний и демографических описаний древесной растительности.

База данных геоботанических описаний является основным элементом этого блока. База данных состоит из двух связанных между собой таблиц. В основной таблице указывается адрес описания, характеристика местообитания, дается общая и поярусная характеристика растительности. С основной таблицей по номеру описания связана подчиненная таблица, которая содержит характеристику видов по ярусам. Подчиненная таблица базы геоботанических описаний содержит информацию по обилию (или проективному покрытию) вида в ярусе, его фитомассе, размерам и фенологическому состоянию. В одной записи основной таблицы содержится информация об одном геоботаническом описании, в одной записи подчиненной таблицы – об одном виде в некотором ярусе. Соответственно, одно геоботаническое описание представлено одной записью основной таблицы и некоторым числом записей подчиненной таблицы (равным суммарному числу видов во всех ярусах).

Для ввода наименований видов используется латинско-русский список (словарь) растений региональной флоры. Список видов был составлен М.Н.Шовкуном на основе флористической информации по нечерноземному центру России (более 120 источников) и предварительного списка, составленного Т.О.Яниной. В настоящее время в ИАС поддерживаются два словаря флоры центра России по номенклатурам [Черепанов, 1981, 1995]. Словарь видов сосудистых растений (2323 записи) связан со списками синонимов (1360 наимено-

ваний), семейств (139 наименований) и родов (689 наименований). Словарь доступен в сети Интернет по адресу <http://syseco.pgu.serpukhov.su/floral/>.

База данных таксационных описаний содержит материалы лесной таксации; база демографических данных – информацию о состоянии ценопопуляций видов растений. Все первичные базы данных связаны между собой по номерам кварталов и выделов. Предусмотрены процедуры группировки геоботанических описаний и составления обобщенных списков видов для любых групп описаний.

Блок справочных баз данных содержит информацию по экологическим, ценопопуляционным свойствам видов растений – более 15 баз данных, составленных по материалам разных авторов (см. рис.2.1). Структура баз данных и специфика их разработки и использования достаточно подробно описаны в работах [Заугольнова и др., 1995; Заугольнова, Ханина, 1996] и здесь не приводятся.

**Методика сбора и подготовки данных.** Для оценки биоразнообразия растительности геоботанические описания следует делать на площадках фиксированного размера, описывая по возможности все основные варианты сообществ на уровне таксационных выделов. В описании растительности для каждого яруса следует указывать балловую оценку обилия (или проективное покрытие) присутствующих видов. Число описаний для характеристики растительного сообщества считается достаточным, если кумулятивная кривая появления новых видов при увеличении числа обследованных площадок выходит на плато [Мэгарран, 1992]. Конкретное число описаний может быть разным, но, как правило, оно не меньше 15-ти [Миркин, Розенберг, 1978; Уланова, 1995]. Дополнительно могут быть сделаны маршрутные обследования для выявления относительно редко встречающихся видов.

После сбора геоботанических описаний их следует ввести в базу данных и выверить введенные данные. Выверка данных является стандартной процедурой работы с базами данных. Частично она осуществляется автоматически при вводе данных средствами системы управления базами данных, частично – при последующей группировке геоботанических описаний.

Общая схема оценки биоразнообразия растительности с использованием ИАС приведена на рисунке 2.2. Базы данных ИАС поддерживаются в СУБД DataEase и СУБД Access (администратор Е.М.Глухова). Для расчетов оценок биоразнообразия используются: комплекс оригинальных

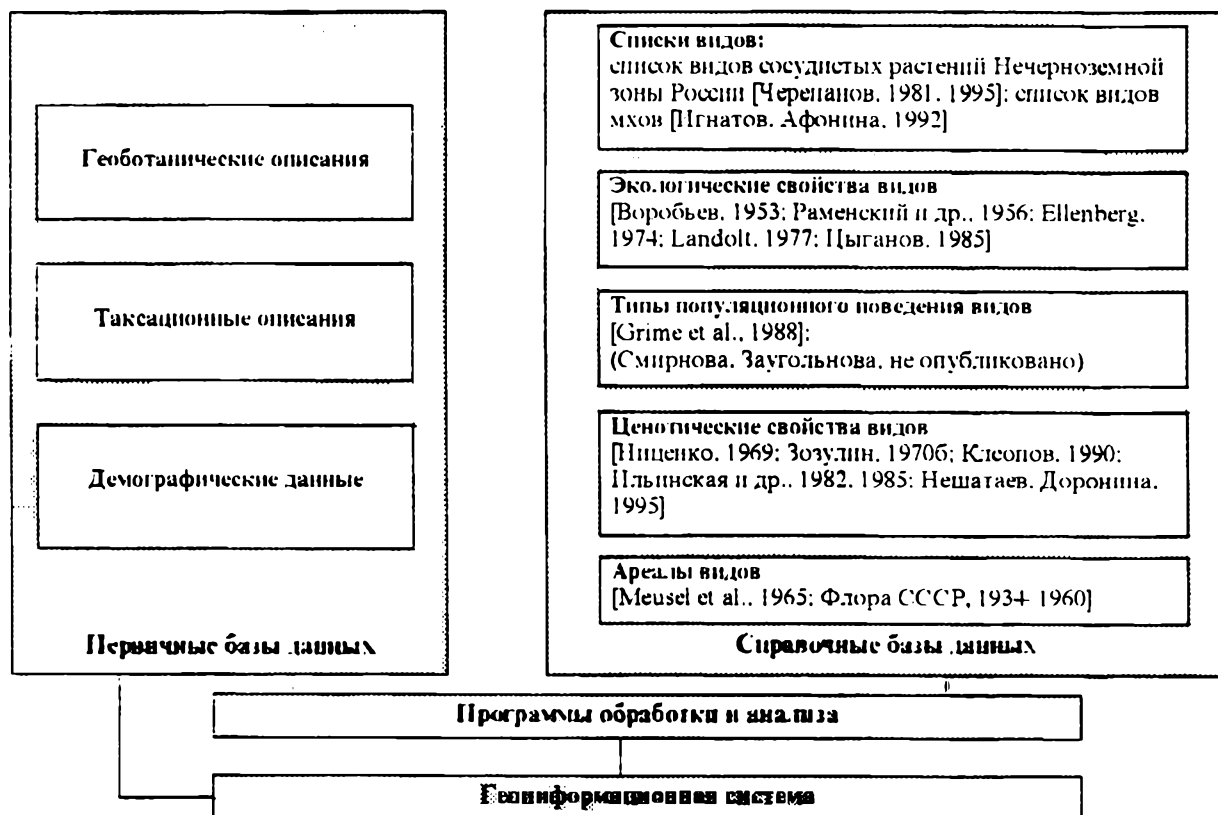


Рис.2.1. Структурная схема ПАС

процедур в СУБД DataEase [Заугольнова и др., 1995; Ханина и др., 1999]; программа обработки описаний по экологическим шкалам Ecoscale (авторы Т.И.Грохлила и Л.Г.Ханина); блок статистического анализа электронной таблицы Excel.

#### 2.2.4. Методика типизации и ординации геоботанических описаний

Типизация геоботанических описаний проводилась в несколько этапов. На первом этапе описания, введенные в базу данных, разделялись на крупные группы (выборки) соответственно типам растительных сообществ, выделенным по доминантам древесного полога в ранге групп формаций на основе обилия видов в геоботанических описаниях. Затем определялось их соответствие формулам древостоя в конкретных лесотаксационных выделениях. Далее для каждого вида в геоботаническом описании проставлялись: тип жизненной формы (дерево, кустарник, трава) и принадлежность к эколого-ценотической группе

(неморальная, бореальная, нитрофильная, боровая, лугово-опушечная, водно-болотная). По доминированию видов той или иной эколого-ценотической группы травянистых растений описания в пределах выборки разделялись на субвыборки. Описания обрабатывались по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова. Оценивались характеристики увлажнения почвы, освещенности-затенения, содержания азота в почве, солевого богатства, кислотности почв.

На следующем этапе выполнялась непрямая ординация всего массива описаний методом бесстрессового анализа соответствий (DCA, Detrended Correspondence Analysis) и проверялась корреляция трех осей ординации с биотическими экологическими характеристиками геоботанических площадок по методике, предложенной А.А.Масловым [1990]. Для анализа использовался ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Расчеты проводились в системе PC-ORD for Windows, версии 3.20 [McCune, Mefford, 1997].

По результатам ординации уточнялась предварительная типология описаний: проводилось

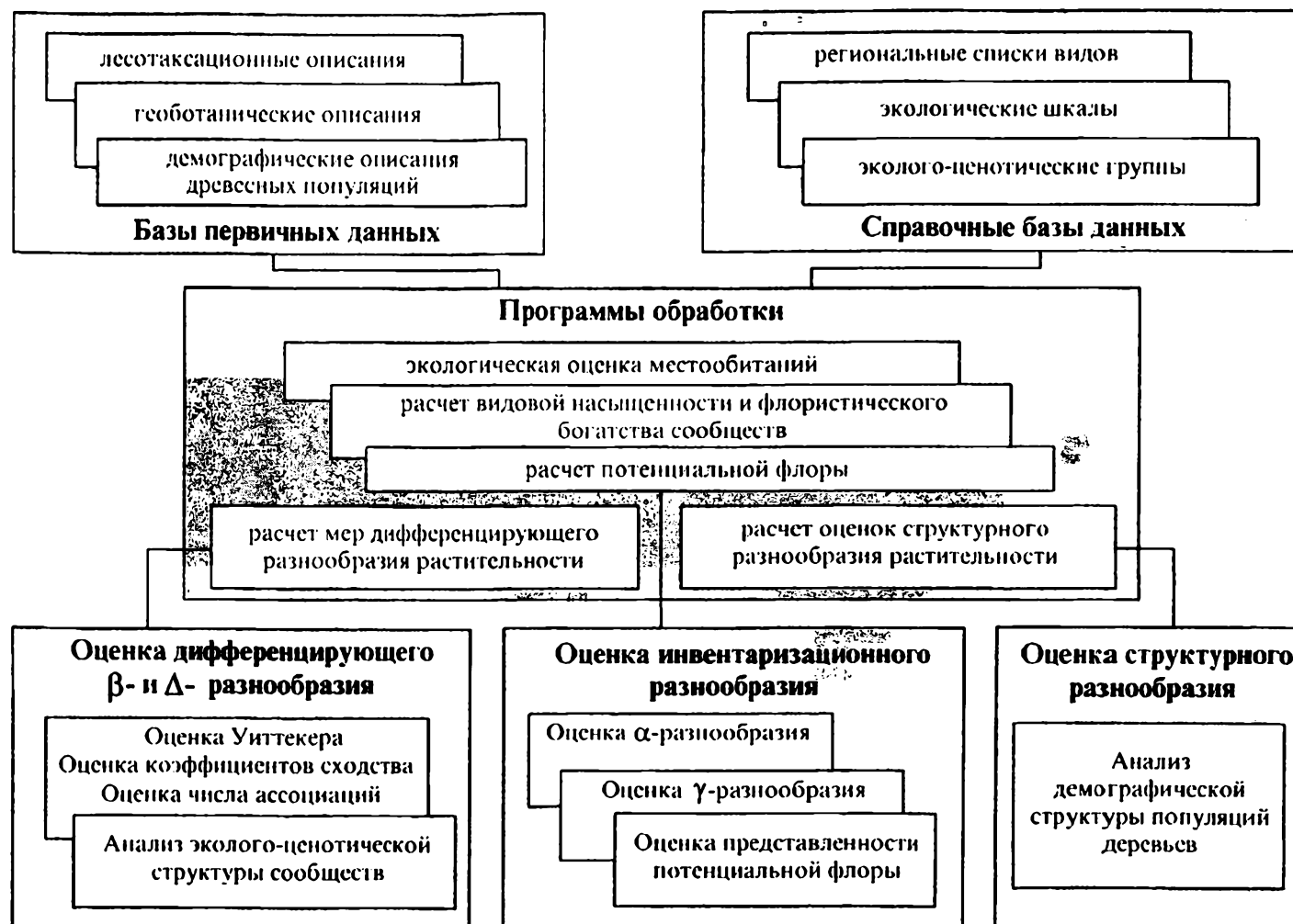


Рис.2.2. Схема оценки биоразнообразия растительности средствами ГИС

дальнейшее подразделение субвыборок и определялась принадлежность описаний к тем или иным субвыборкам. После окончательного формирования субвыборок описаний для каждого типа сообщества составлялись обобщенные списки видов, где указывались жизненная форма, эколого-ценотическая группа вида, его встречаемость в субвыборке и суммарное обилие в баллах. Списки составлялись в двух вариантах – как с учетом ярусного положения видов, так и без указания. Обобщенные списки дополнялись специально помеченными видами, встреченными при маршрутных обследованиях, если они проводились. Также компоновался общий список видов для всей исследуемой территории.

**Ординация геоботанических описаний.** Для уточнения типов растительных сообществ, представленных на исследуемой территории, для выделения фитоценозов в качестве единиц анализа биоразнообразия необходимо обоснованное разделение всей совокупности геоботанических описаний, собранных на территории, на однородные группы. Такое разделение можно обоснованно проводить с помощью современных методов многомерной статистики – ординации и кластеризации.

В настоящее время вышел перевод на русский язык ставшей классической книги по методам ординации растительности [Джонсман и др., 1999]. Однако слабая доступность подобной литературы заставляет нас поместить здесь небольшой раздел, посвященный краткому обзору методов ординации, применяемых в современной экологии.

Ординация – это процесс упорядочения описаний (или видов) по отношению к одному или более экологическим градиентам или абстрактным осям, которые могут обнаруживать связь с такими градиентами. Ординация может рассматриваться как группа методов, которые позволяют находить структуры, тренды, кластеры, иногда и отклонения (outliers) в многомерных данных. Конечной целью ординационного анализа является выработка гипотезы о связях между видовым составом и основными средовыми градиентами, а также суммирование (обобщение) данных в немногих размерностях.

В основном ординация используется для решения двух типов задач. Первый тип – прямой градиентный анализ, в котором данные по растительности исследуются либо графически, либо математически по отношению к а priori выбранным средовым факторам – градиентам (векторам, скалярам). Второй тип – непрямой градиентный анализ, в котором математические методы исполь-

зуются для выявления основной структуры матрицы “виды/площадки” в немногих абстрактных размерностях. Этот вид ординации обычно требует определения меры расстояния или сходства между выборками (либо такая мера “встроена” в алгоритм) с последующим приложением анализа собственных значений (или иного алгоритма) к новой матрице. Другие приложения ординации включают классификацию (например, типов растительного покрова) обычно совместно с кластерным анализом, но, как правило, оставаясь в рамках градиентного анализа.

Привлекательность *непрямых методов* состоит в том, что они не требуют предположения о ведущих средовых градиентах. Графический выход этих методов дает представление о том, какие площадки занимают крайние позиции по отношению к основным градиентам, определяющим структуру данных, какие – промежуточные. Методом проб и ошибок или используя более точные статистические оценки (например, считая корреляцию между координатами площадок и балльными характеристиками факторов, взятыми из экологических шкал [Маслов, 1990]) можно затем найти факторы среды, представляющиеся наиболее важными для варьирования состава растительности.

Первым непрямым ординационным методом был анализ главных компонент (PCA, Principal Components Analysis), введенный в экологию растений Д.Гуделлом [Goodall, 1954]. Первым методом, специально разработанным для ординации растительности, был метод полярной, или висконсинской ординации [Bray, Curtis, 1957]. Е.Билс [Beals, 1984] опубликовал подробный обзор в записку этого метода. Однако определенные свойства полярной ординации (например, выбор крайних точек и расположение осей) вызывают критику при ее использовании.

PCA оказался более удачным подходом, поскольку для нахождения осей он использует всю информацию, содержащуюся в матрице сходств, и широко применяется до настоящего времени. Однако выбор этого метода не всегда представляется оправданным. Компоненты, оси или размерности являются ортогональными математическими конструкциями. Но это не означает, что они обязательно экологически независимы [Austin, Noy-Meier, 1971]. Ориентация компонентов чувствительна к распределению выборок в многомерном видовом пространстве и, следовательно, компоненты не обязательно имеют экологическую интерпретацию [Greig-Smith, 1983]. Далее, PCA предполагает линейную модель связей в терминах корреляции или ковариации. Если видовые кривые

имеют колоколовидную форму, что типично для исследований растительного сообщества, то линейная модель неприменима, и одномерный градиент искажается с проявлением эффекта полковы при переходе к двум или трем размерностям. Этот факт подтвержден многочисленными исследователями [Gauch et al., 1977; Ordination..., 1978]. PCA ограничен в применении условиями коротких составных градиентов и монотонно изменяющихся вдоль них видовых кривых, что встречается довольно редко.

Другие линейные методы — например, PCoA (Principal Coordinates Analysis, анализ главных координат) испытывают аналогичные проблемы криволинейного искажения и нереалистичных статистических предположений. Эти методы (PCA в том числе) продолжают доминировать в работах по экологии животных, но без обсуждения экологического смысла линейной модели [Meentens et al., 1983]. Представляется, однако, что нет достаточных оснований в предпочтении PCA или полярной ординации более современным ординационным методам, таким, как DCA (Detrended Correspondence Analysis, бестрендовый анализ соответствий) или NMDS (Non-metric MultiDimensional Scaling, неметрическое многомерное шкалирование).

Наиболее популярными подходами в ординации в последние годы стали RA (Reciprocal Averaging, взаимное усреднение; синоним — Correspondence Analysis, анализ соответствий) и его вариант, DCA. RA эквивалентен PCoA по матрице расстояний  $\chi^2$  с предварительным взвешиванием площадок и видов на их суммы. Экологическая модель, соответствующая математическим свойствам RA, оставалась неясной до недавней работы [Ter Braak, Smilauer, 1998]. Эти авторы показали, что RA (и DCA) имеет 2 “лица” — линейное и одномерное. Поэтому в RA также проявляется эффект арки, хотя и не в такой степени, как в PCA. RA крайне чувствителен к выскакивающим наблюдениям (выбросам), что, однако, можно расценивать и как желательное свойство — например, при региональном анализе растительности [Peet, Christensen, 1980].

DCA использует довольно сложный математический алгоритм для удаления ожидаемой арки посредством детрендрования, т.е. выравнивания координаты для последующих осей до нулевого среднего внутри сегментов предшествующих осей. Это выравнивание убирает искажение двух- или трехмерного набора градиентов. С арочным эффектом также связана проблема сжатия облака точек на концах градиентов, которая решается приведением распределения видовых обилий к

нормальному виду (с соответствующим выравниванием их значений). Опубликованы многочисленные сравнительные исследования этого метода; в целом, DCA успешно применяется к сложным и большим наборам данных [Gauch, 1982a, в; Jongman et al., 1987] с высоким уровнем “шума” (например, с большим числом редких видов).

Альтернативой для DCA может стать NMDS. Интерес экологов к этому методу (точнее, группе методов, поскольку используются разные алгоритмы) вызывает то обстоятельство, что он предполагает достаточно гибкую модель связи между мерой сходства и градиентом. Предполагается монотонное изменение вдоль градиента — но не самих значений сходства, а их рангов [Beals, 1984]. Возможность выбора наиболее подходящей меры сходства также является несомненным достоинством метода. К недостаткам следует отнести субъективный выбор числа размерностей, проблему достижения алгоритмом локального минимума вместо глобального, а также интенсивность расчетов; в этом отношении DCA оказывается значительно менее требовательным методом.

Необходимо отметить, что идеального ординационного метода не существует, и обычной рекомендацией по выбору того или иного подхода будет проверка нескольких вариантов ординации для одного и того же набора данных. По-видимому, в большинстве случаев выбор падет либо на DCA, либо на NMDS.

Прямой градиентный анализ (ПГА) был впервые предложен и разработан Л.Г. Раменским [1935], что подтверждено Р. Уиттекером [Whittaker, 1967]. Однако в англоязычную литературу этот метод введен Р. Уиттекером [Whittaker, 1956]. Используемый им простой графический метод анализа связи растительного покрова с высотой и топографией оставался существенно неизменным вплоть до недавнего времени. П. Грейг-Смит [Greig-Smith, 1983] сделал обзор многих возможных вариантов изучения статистической связи между растительностью и средой; однако из-за жестких требований (невыполнимых в большинстве экологических работ) традиционных многомерных статистических методов (таких, как каноническая корреляция) они не будут упомянуты в дальнейшем.

Наиболее популярным и широко используемым методом прямого градиентного анализа стал CCA, предложенный К. Тер-Брааком [Ter Braak, 1986]. Сущность метода заключается в том, что ординация одной матрицы (посредством взаимного усреднения — как в RA и DCA) определяется (“вынуждена”, constrained) множественной рег-

рессней по переменным, составляющим вторую матрицу. Применительно к экологии растений это означает, что ординация видов или площадок определяется их связями со средовыми переменными.

ССА показывает хорошие результаты при выполнении следующих условий: 1) видовые кривые одномодалные (колоколовидные); 2) измерены реально связанные с растительностью средовые переменные. Как упомянуто выше, первое условие создает проблемы при использовании методов, предполагающих линейную модель (РСА, например), но не в ССА [Ter Braak, 1986]. Подобно родителскому методу (РА), ССА не позволяет использовать иную меру расстояния между объектами, кроме "встроенной" в алгоритм  $\chi^2$ . В результате виды с низким общим обилием получают большой вес, таким образом неправомерно усиливая отделение площадок с немногими редкими видами. Но если в РА, как упоминалось, такое свойство может оказаться полезным, то в ПГА оно является недостатком, ослабляющим мощность метода.

Тем не менее многочисленные публикации показывают, что, несмотря на все ограничения, по-видимому, ССА в настоящее время является лучшим методом для анализа связей "виды-среда". Необходимо только оговорить, что данный вывод справедлив для многовидовых сообществ, поскольку при исследовании одного или немногих видов более полезными могут оказаться другие подходы (например, различные варианты регрессионного анализа).

### 2.2.5. Методика оценки экологического пространства местообитаний

Под экологическим пространством мы понимаем диапазоны экологических факторов, определяющих специфику экологических режимов местообитаний, занятых растительными сообществами того или иного типа. Наиболее простым и удобным способом оценки экологического пространства местообитаний является обработка геоботанических описаний, характеризующих определенный тип сообществ, по индикационным экологическим шкалам, содержащим балловые оценки экологических свойств видов по различным факторам среды.

Экологическая диагностика параметров местообитания с помощью балловых экологических шкал видов растений является достаточно традиционной в отечественной фитоценологии. Еще в

50-х годах были разработаны специальные шкалы для использования как в лесоводстве [Воробьев, 1953], так и в луговодстве [Раменский и др., 1956]. Типы экологических шкал (табл.2.5), вопросы их разработки и применения описаны в целом ряде работ [Самойлов, 1973; Миркин, Розенберг, 1978; Работнов, 1979; Ter Braak, Barendregt, 1986; Ter Braak, Looman, 1986; Ter Braak, Gremmen, 1987 и др.]. Наиболее популярными в геоботанических исследованиях европейской части России являются отечественные экологические шкалы Л.Г.Раменского [Раменский и др., 1956] и Д.Н.Цыганова [1983], а также европейские шкалы Г.Элленберга [Ellenberg, 1974, 1983] и Э.Ландольта [Landolt, 1977].

В ИАС существует возможность работы со всеми экологическими шкалами указанных авторов. Нами для анализа биоразнообразия растительности заповедников, выбирались в основном диапазонные экологические шкалы Д.Н.Цыганова. Мы отдаем предпочтение диапазонным шкалам, поскольку они облегчают процедуру составления списка видов потенциальной флоры по интервалу экологических признаков. Кроме того, в шкалах Д.Н.Цыганова, в отличие от диапазонных шкал Л.Г.Раменского, более полно представлены и экологические факторы, и виды растений средней полосы России. При составлении шкалы Д.Н.Цыганов использовал не только свой опыт эксперта, но и переработал в единой системе шкалы Г.Элленберга, Э.Ландольта и Л.Г.Раменского, поэтому они содержат в некоторой степени обобщенные характеристики видов растений. Экологические шкалы позволяют достаточно доказательно осуществлять прямую ординацию описаний по факторам местообитаний. В ряде работ [Дидух, П.лота, 1991, 1994; Дидух и др., 1991; Заугольнова и др., 1998] показано соответствие между измеренными показателями природных факторов и оценками соответствующих режимов, рассчитанных по шкалам Д.Н.Цыганова.

Балловые оценки рассчитывались для каждого геоботанического описания. При использовании точечных шкал итоговая балловая оценка по некоторому фактору вычислялась как среднее значение из балловых оценок всех видов по этому фактору, взвешенное на обилие видов.

По диапазонным экологическим шкалам в программе Ecoscale обработка проводится по одному из следующих трех способов – экстремальных границ, пересечения большинства интервалов, средневзвешенной середины интервала. Метод экстремальных границ дает оценку параметров местообитания на основе интервала максимального перекрытия экологических амп-

Таблица 2.5

Общая характеристика наиболее популярных экологических шкал

| Характеристики шкал                   | Таблицы экологических свойств видов растений разных авторов |                          |                    |                  |                  |
|---------------------------------------|-------------------------------------------------------------|--------------------------|--------------------|------------------|------------------|
|                                       | Воробьев,<br>1953                                           | Раменский<br>и др., 1956 | Ellenberg,<br>1974 | Landolt,<br>1977 | Цыганов,<br>1985 |
| число видов                           | 882                                                         | 1419                     | 2494               | 3411             | 2304             |
| из них во флоре Нечерноземья          | 500                                                         | 763                      | 904                | 912              | 1013             |
| число шкал                            | 2                                                           | 5                        | 6                  | 8                | 10               |
| тип шкал                              | диапазонные                                                 | диапазонные              | точечные           | точечные         | диапазонные      |
| Число градаций в экологических шкалах |                                                             |                          |                    |                  |                  |
| увлажнения почв                       | 5                                                           | 120                      | 12                 | 5                | 23               |
| богатства почв азотом                 |                                                             |                          | 9                  | 5                | 11               |
| трофности почв                        | 4                                                           |                          |                    | 5                |                  |
| богатства-засолености почв            |                                                             | 30                       |                    |                  | 19               |
| кислотности почв                      |                                                             |                          | 9                  | 5                | 13               |
| степени гранулированности почв        |                                                             |                          |                    | 5                |                  |
| переменности увлажнения почв          |                                                             | 20                       |                    |                  |                  |
| пастбищной дигрессии почв             |                                                             | 10                       |                    |                  |                  |
| аккумулятивности почв                 |                                                             | 10                       |                    |                  |                  |
| освещенности/затенения                |                                                             |                          | 9                  | 5                | 9                |
| Число градаций в климатических шкалах |                                                             |                          |                    |                  |                  |
| термоклиматическая                    |                                                             |                          | 9                  | 5                | 17               |
| континентальности климата             |                                                             |                          | 9                  | 5                | 15               |
| аридности/гумидности климата          |                                                             |                          |                    |                  | 15               |
| криоклиматическая                     |                                                             |                          |                    |                  | 15               |

литуд видов растений, входящих в описание. В результате сопоставления амплитуд видов получаются значения границ интервала максимального перекрытия и его середины. Метод пересечения большинства интервалов рекомендуется к применению, когда амплитуды видов, входящих в геоботаническое описание, сильно разнесены в экологическом пространстве. Ширина интервала перекрытия в данном методе увеличивается за счет отсечения 25% общего списка видов, левая или правая границы диапазонов которых совпадают с интервалом максимального перекрытия или наиболее близки к нему. В методе средневзвешенной середины интервала при оценке экотопа учитывается обилие видов. Оценка экотопа получается как сумма середин экологических интервалов для каждого вида, умноженных на числовые значения обилия видов в описании, деленная на сумму обилия всех видов. При обработке данным методом оценка местообитания смещается от середины интервала максимального перекрытия в сторону середины диапазонов видов с высоким обилием. Подробное описание методов обработки списков видов по интервальным экологическим шкалам, реализованных в ИАС, приведено в [Заугольнова и др., 1995].

Для определения экологического пространства все геоботанические описания, характеризующие

тот или иной вариант местообитаний обрабатываются по экологическим шкалам и на основе этих данных строятся графики, позволяющие сопоставлять экологические режимы местообитаний, занятых разными вариантами фитоценозов. Диапазоны получаемых факторов затем используются также для расчета потенциальной флоры.

#### 2.2.6. Методика определения структурного разнообразия лесных сообществ на основе демографического анализа популяций деревьев

Структурное разнообразие лесных сообществ оценивается по демографической структуре древесных популяций. В свою очередь, структурное разнообразие популяций оказывается максимальным в том случае, когда в ней представлены особи во всех онтогенетических состояниях – демографически полночленные популяции. В данной работе показатель полночленности оценивается для популяций деревьев и кустарников. Для определения этого параметра в качестве учетной единицы выступает ценогическая популяция, выделяемая в пределах элементарной фитоценозы.

Полночленность онтогенетического (возрастного) состава всех ценозообразователей – до-

вольно просто определяемый индикаторный признак ненарушенного (климаксового) ценоза [Уиттекер, 1980; Дыренков, 1984; Манько, 1987; Восточноевропейские..., 1994]. Основой для оценки состояния популяций древесных видов является определение онтогенетической структуры конкретных популяций и сравнение ее с демографически устойчивой структурой, которая характерна для популяций деревьев в ненарушенных лесах данного региона.

Построение онтогенетических спектров основывается на подразделении онтогенеза в соответствии с этапами развития: молодостью, зрелостью, старостью и смертью [Ценопопуляции..., 1976, 1988]. Перечисленные этапы развития маркируют изменения биологического возраста особи. Использование понятия онтогенетического состояния дает возможность сравнивать этапы онтогенеза видов разной продолжительности жизни и на этой основе делать заключение о состоянии вида в сообществе. Сопоставимые данные невозможно получить, если использовать подразделения онтогенеза по абсолютному возрасту. Однако сведения об абсолютном возрасте растений разных онтогенетических групп и уровней жизненности (см. ниже) представляют собой чрезвычайно ценную дополнительную информацию, позволяющую решать вопросы устойчивости и периодичности смены поколений.

В онтогенезе деревьев выделяют 4 возрастных периода и 9 онтогенетических состояний (в предыдущих публикациях использовался термин "возрастные состояния", который заменен в связи со слабым отличием от термина "возрастные группы"):

I. Латентный период:

1) покоящиеся семена (s).

II. Прегенеративный период:

2) проростки (всходы) (pl);

3) ювенильное состояние (j);

4) имматурное (полувзрослое) состояние (im);

5) виргинильное (взрослое вегетативное) состояние (v).

III. Генеративный период:

6) молодое генеративное состояние (g<sub>1</sub>);

7) средневозрастное генеративное состояние (g<sub>2</sub>);

8) старое генеративное состояние (g<sub>3</sub>).

IV. Постгенеративный (сенильный) период:

9) сенильное состояние (se).

Описания онтогенетических состояний у деревьев приведены в справочном пособии "Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники" [1989], книге

"Восточноевропейские широколиственные леса" [1994] и др.

В связи с разными темпами развития, длительность пребывания особей в одном онтогенетическом состоянии колеблется в значительных пределах [Восточноевропейские..., 1994]. Подробный анализ онтогенеза деревьев показал, что в каждом онтогенетическом состоянии можно выделить растения разных уровней жизненности [Ценопопуляции..., 1976, 1988; Воронцова и др., 1986; Махатков, 1991]. Наиболее часто при исследованиях онтогенеза деревьев выделяют три уровня жизненности: 1) нормальная жизненность; 2) пониженная жизненность; 3) низкая жизненность.

Для построения онтогенетических спектров деревьев в каждом анализируемом сообществе желательно обследовать площадь не менее 0,25–2,0 га или несколько более мелких площадок, составляющих в сумме такую же площадь. На этой площади для каждого дерева определяется онтогенетическое состояние, начиная с виргинильного, и уровень жизненности. Определение этих параметров для растений ранних онтогенетических состояний проводится на небольших площадках (10–100 кв. м). Такие площади целесообразно использовать для организации исследований по популяционному и ценозическому мониторингу.

Онтогенетический спектр, который обеспечивает устойчивое существование популяции, ранее был назван базовым [Восточноевропейские..., 1994]. Форма такого спектра определяется следующими биологическими свойствами вида: 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных состояний, 2) темпами развития особей, 3) способами самоподдержания, 4) интенсивностью и периодичностью инспермации, 5) почвенным запасом диаспор, 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных онтогенетических состояний (синоним площади питания).

Базовые спектры деревьев с разным популяционным поведением (с разным типом стратегии) должны быть различными, так как темпы онтогенеза и плотность возрастных локусов видоспецифичны. Количественные базовые спектры для некоторых видов деревьев приведены в книге [Восточноевропейские..., 1994].

Для определения степени сукцессионного отклонения конкретного сообщества от климаксового состояния по признаку полнотенненности популяционной структуры древесной сингузии производится сравнение онтогенетического спектра каждой конкретной популяции с базовым спектром. Все множество конкретных спектров может

быть объединено в несколько вариантов, соответствующих тому или иному состоянию популяции:

1 – инвазионное состояние – в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда и молодые генеративные) растения;

2 – нормальное состояние:

а – полнотенный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения);

б – вегетативно полнотенный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;

в – прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;

3 – состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто одна) онтогенетические группы – фрагментарный онтогенетический спектр;

4 – регрессивное состояние – представлены лишь постгенеративные растения.

Диагностика состояния популяций, основанная на указанных признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития популяций, т.е. оценить возможности сохранения существующего видового разнообразия деревьев и кустарников.

Инвазионные популяции находятся в стадии становления и в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий – с другой, имеют более или менее вероятные перспективы превращения в нормальные. Последние полностью способны к спонтанному самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем. Отсутствие отдельных онтогенетических групп в спектре нормальных популяций может быть связано с периодичностью плодоношения и, как правило, не является свидетельством неустойчивого состояния вида в сообществе. Регрессивные популяции формируются в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение либо условия в сообществе препятствуют развитию подроста. Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных сообществах популяции могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагменты популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании при крайне низком уровне численности и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно.

Если возможность провести полноценные демографические исследования популяций деревьев отсутствует, то в качестве предварительной оценки их состояния в сообществе можно исполь-

зовать типовые геоботанические описания с указанием обилия видов в каждом из ярусов. В этом случае есть возможность показать распределение вероятностей совместного произрастания растений в одном или нескольких ярусах. Устойчиво существующие виды с нормальными популяциями будут присутствовать во всех ярусах с относительно высокими показателями обилия. В то же время виды, популяции которых являются инвазионными или регрессивными, будут присутствовать, соответственно, только в подросте или только в древостое.

После определения онтогенетической структуры популяций всех древесных видов в сообществе желательно оценить соотношение популяций видов разных типов стратегий (конкурентной – С-виды, стресс-толерантной – S-виды, рудеральной – R-виды по [Grime, 1979]). В ненарушенных лесных сообществах доминируют виды конкурентной стратегии, виды стресс-толерантной стратегии являются содоминантами, а виды реактивной стратегии – ассектаторами. Классификация видов деревьев по типам стратегий приведена в книге [Восточноевропейские..., 1994]. В нарушенных лесных сообществах чаще всего доминируют рудеральные или стресс-толерантные виды – в зависимости от характера нарушений.

Еще одним признаком, характеризующим древесную сингулицию в ненарушенных лесах, является ее полидоминантность. Длительно существующие в спонтанном режиме лесные сообщества имеют в своем составе все древесные виды региональной флоры, которые способны произрастать в данных экотопических условиях.

Таким образом, оценка разнообразия лесных сообществ по структуре древесной сингуляции и демографическому состоянию популяций древесных видов позволяет определить сукцессионный статус сообществ, а следовательно, дать прогноз изменения биоразнообразия растительности в процессе ее спонтанного развития. При этом весьма перспективной, но еще не до конца методически проработанной является оценка сукцессионного статуса сообщества по наличию или отсутствию и составу микросайтов, формирующихся в результате популяционной жизни деревьев-эдификаторов.

Прогноз динамики структурного разнообразия в ходе сукцессий чрезвычайно важен для организации мер по сохранению и/или восстановлению максимально возможного для данной территории биоразнообразия. Планируемые мероприятия, помимо натурных исследований, должны основываться на подробном изучении архивных доку-

ментов и свидетельств по истории природопользования. Эти сведения позволяют проанализировать влияние тех или иных способов природопользования на биоразнообразие и определить, как влияет на изменение биоразнообразия смена системы природопользования или организация заповедника.

В заключение методического раздела заметим, что биоразнообразие растительного покрова лесных территорий можно оценить не только на основе геоботанических и популяционно-демографических исследований, но также на основе лесоустроительных материалов. Получаемые оценки при этом охватывают всю исследуемую территорию, но являются более грубыми, ориен-

тировочными. Идеальным вариантом анализа является сопряжение результатов детальных геоботанических и популяционных исследований с лесоустроительными данными. Удобным инструментом такого анализа являются геоинформационные системы, примеры использования которых приведены при изложении результатов исследований в отдельных заповедниках (см. гл.3 и 5).

Изложенные выше методические приемы были реализованы в разных заповедниках с разной степенью подробности. Специальные методы исследований, использованные в конкретных заповедниках, рассмотрены в соответствующих разделах.