

УДК 574.4:581.52/.55

ОЦЕНКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РАЙФСКОГО УЧАСТКА ВКГПБЗ С ПОЗИЦИЙ КОНЦЕПЦИИ ПУЛА ВИДОВ

О.Е. Любина, Т.В. Рогова

Аннотация

Рассмотрены теоретические вопросы концепции пула видов, применены три подхода его оценки на основе учета экологических, функциональных и фитосоциологических характеристик. Используются методы непрямой ординации (DCA) и градиентный анализ описаний. Определены факторы окружающей среды, ограничивающие распространение видов и влияющие на формирование видового состава пулов видов на всех уровнях организации.

Ключевые слова: пул видов, оценка биоразнообразия, растительность, классификация Браун – Бланке, ординация.

Введение

В последние десятилетия преобразующая деятельность человека достигла таких масштабов, что ее влияние на окружающую среду является глобальным. Одной из актуальных биосферных проблем стало резкое сокращение биологического разнообразия на всей планете. Биоразнообразие является необходимой составляющей стабильности и функционирования природных экосистем и неотъемлемой частью жизнедеятельности человека и, соответственно, имеет очень важную экономическую ценность. В последнее столетие мировое сообщество серьезное внимание уделяет вопросам биоразнообразия и методам его оценки. Без знания закономерностей формирования биоразнообразия и понимания причин его сокращения невозможно грамотно проводить программы по поддержанию, сохранению и восстановлению природных систем, отдельных видов и их популяций.

Основной методической трудностью оценки биоразнообразия растительного покрова является его гетерогенность, которая прослеживается на всех иерархических уровнях организации растительности. В зависимости от пространственного масштаба исследований структуры растительности формируются различные подходы к оценке разнообразия. В последние годы в зарубежной литературе широкое применение находит концепция пула видов [1–20], являющейся ключевой при обсуждении пространственного масштаба разнообразия.

Концепция пула видов¹ является ключевой при обсуждении пространственного масштаба разнообразия. Идея пула видов появилась в биогеографиче-

¹ В русскоязычной литературе иногда можно встретить перевод понятия «species pool» как «видовой фонд» [21]. Мы будем придерживаться перевода «пул видов».

ской литературе начиная с ранних 1980-х годов, но до сих пор эта концепция до конца не разработана. Концепция пула видов, как полагают, была введена Тэйлором и другими в 1990 г. для того, чтобы формализовать предположение о том, что число видов, произрастающих в некотором типе среды обитания, связано с пространственной неоднородностью среды обитания.

Пул видов представляет собой группу видов, которые потенциально способны к сосуществованию в определенном сообществе. Пяртель и другие (см. [2]) заключили, что пулы видов всегда связаны с определенным типом растительных сообществ, с «целевым сообществом» (неким «ядром») и таким образом экологически узко очерчиваются. Вообще, можно рассматривать любой пул видов как экологическую группу видов, отобранную из списка видов флоры, соответствующей определенному пространственному масштабу.

По пространственному масштабу Пяртель (см. [2, 6]) выделяет три уровня пула видов:

1. *Региональный пул видов*, который состоит из видов рассматриваемого региона (области), которые способны произрастать в некотором целевом сообществе. В данном случае «регион» определяется как разумно большая часть Земли с более или менее однородной физиогеографией, климатом, со своей флорой. Предполагается, что из регионального пула виды могут достигать целевое сообщество. Если географическое распределение типов сообществ известно, то региональный пул по отношению к целевому сообществу охватывает территории, затрагивающие распределение данного типа сообществ.

2. *Локальный пул видов* включает виды, встречающиеся в типе ландшафта (например, в речной долине, системе прибрежных лугов, в лесном комплексе, в комплексе болот), которые могут произрастать в целевом сообществе. Считается, что эти виды мигрируют к сообществу относительно быстро. В некоторых работах [6] этот уровень иногда называют *ландшафтным пулом*.

3. *Пул видов сообщества*, то есть виды, представленные в целевом сообществе. Раньше его называли *актуальным пулом* (Пяртель и другие (см. [2, 6])), но Цобель [2] предложил термин «пул сообщества» для обозначения области, фактически занятой растительностью целевого сообщества. *Актуальным пулом видов* также называют общий список обнаруженных видов.

На практике не всегда легко установить границу между локальным и региональным пулами. Размеры регионального и локального пулов связаны линейной зависимостью. Разграничение этих понятий указывает на важность элемента масштаба при анализе пулов видов. Концепция была включена в идею модели Карусели (Carousel Model, [5]), констатирующую, что сообщество может быть заполнено видами из локального пула. С этой позиции очевидны сравнения между богатством видов сообщества и локальным пулом. На практике локальный пул лучше сравнивать со значением богатства видов для участков, соизмеримых с размером сообщества и мельче – до размеров микросайтов. Локальное видовое разнообразие зависит не только от локальных условий окружающей среды и формирования ниш возобновления, но и от размера регионального пула видов, который определяется экологическим разнообразием региона, эволюционными процессами и степенью изоляции [5, 22–25].

Концепцию пула видов вначале использовали для объяснения богатства видов сообществ, утверждая, что богатство видов в более мелком масштабе определяется числом доступных видов на следующем бóльшем масштабе. Позднее концепция была пересмотрена с учетом не только эволюционных факторов, таких, как видообразование, но и исторических, а также экологических факторов и была рассмотрена в рамках квази-нейтральной концепции, предложенной Цобелем [1, р. 7]. Идеальная ситуация, когда все виды, появившиеся в ходе эволюции, представлены – это так называемое *нулевое сообщество* (null community). Оно представляет собой гипотетическое ненарушенное сообщество зональной растительности в гомогенной окружающей среде, которое содержит весь региональный пул видов [26]. В какой-то степени этому понятию соответствуют рассматриваемые Л.Г. Раменским [27] абсолютно флористически полночленные сообщества.

Концепция нулевого сообщества имеет дополнительное значение пространственно-временной абстракции внутреннего потока видов, из которого локальный пул видов и существующие группировки структурируются во времени путем ассамблейных процессов. Ассамблейные процессы считаются неким аналогом эволюционных процессов, которые воздействуют на структуру и видовой состав сообществ. При этом определяющей силой (аналог естественного отбора) считается конкурентное исключение и экологическое принуждение. Позднее основную роль в формировании изменений в структуре сообществ стали приписывать недетерминированным силам (аналог генетического дрейфа). В последующем было установлено, что и детерминированные, и недетерминированные процессы влияют на результат структуры и динамики сообществ. Пяртель и другие (см. [2]) сделали вывод, что главная причина, поддерживающая видовое богатство в сообществе, – это размер пула видов, определяющий наличие «соответствующих видов» (appropriate species) в пуле бóльшего масштаба.

Наблюдаемый видовой состав в естественных сообществах представляет собой результат многократного фильтрования флоры через экологические «сита», включающие в себя абиотические и биотические, действующие на разных уровнях [2, 16, 26]: 1) фильтр длительных исторических процессов (видообразование, миграция, геологическая устойчивость); 2) фильтр, ограничивающий распространение на региональном уровне, и 3) экологический фильтр, экотопологически определяющий видовое богатство локального целевого сообщества [9]. Во времени воздействие различных факторов изменяет состав пула видов аналогично эволюционным процессам.

Процессы, сокращающие видовое богатство реальных сообществ по сравнению с нулевым сообществом, могут быть классифицированы по трем главным факторам, действующим на разных уровнях: 1) неоптимальность экологических условий; 2) ограничения распространения в пространстве и времени; 3) биотические взаимодействия.

В соответствии с вышеупомянутыми процессами выделяют разные пулы видов. *Общий пул видов* (total species pool) – все виды, произрастающие на рассматриваемой территории, независимо от их географического ареала или сходства местообитаний. *Географический пул видов* (geographical species pool) для

данной территории – это часть общего пула, которая содержит только те виды, географическое распространение которых занимает фокальное (центральное) место. *Пул видов местообитания* (habitat species pool) – это другая часть общего пула видов, включающая виды, которые потенциально могут появиться в пределах границ местообитания. Наконец, пересечение географического пула и пула местообитания видов формирует *экологический пул видов* (ecological species pool), который собственно и представляет наблюдаемый локальный пул видов [8]. Таким образом, абиотическая среда и видовые взаимодействия определяют, какие виды могут существовать в данном локальном местообитании, а какие виды из регионального пула здесь локально исчезают.

По аналогии с экологической нишей [28–30] выделяют *наблюдаемый пул видов* – сумма реально встречаемых видов, и *потенциальный пул*, который может быть определен как пул видов, который мог бы появиться в этих экологических условиях в отсутствии конкурентных отношений [6, 31].

Для оценки количества видов в пуле определенного местообитания Цобель [2] приводит три теоретических подхода, основанных на 1) экологических, 2) функциональных и 3) фитосоциологических характеристиках, а также экспериментальный подход, основанный на интродукции всех видов локальной (региональной) флоры в целевое сообщество путем высевания и/или подсаживания. Все прижившиеся виды локальной флоры и будут являться членами локального пула. Для определения пула видов отдельного фрагмента также необходимо учитывать локальное богатство, способность видов к распространению, их обилие, всхожесть и банк семян. Постоянный банк семян Пяртель и другие предложили включать в локальный пул, а переходный (мигрирующий, transient) банк семян – в актуальный пул. Цобель и другие (1998) [2] предлагают связать весь банк семян с сообществом, но в пул сообщества включать только те виды, «которые способны сосуществовать в целевом сообществе». При таком подходе в концепцию пула видов можно включить «дождь» семян и диаспор.

Бастоу [15] критикует концепцию пула видов за ее несостоятельность операционного тестирования и за включение множества характеристик и потенциально субъективных решений для оценки регионального пула видов. Но тем не менее подчеркивает, что подход интересен, поскольку разграничивает пространственный масштаб влияния «ниш-ограничивающих факторов» на локальное богатство видов, например, таких, как конкуренция, и значительное влияние размера пула доступных видов («ограничение пула») при большем масштабе, когда конкурентное исключение и другие локальные эффекты становятся незаметны [15, 16], а роль региональных факторов (видообразование или расселение) приобретает большее значение [9]. Грейс [6] указывает на значение продуктивности среды в регулировании богатства видов путем баланса влияний пула видов и конкуренции.

Из-за невозможности реализации экспериментальной оценки пула видов в большинстве случаев участие в пуле выявляют через информацию распределения. Почти во всех работах используются математические, статистические методы [6, 15, 32] и методы программного моделирования различных уровней пула видов [6, 17, 22].

Несмотря на объективные методические трудности четкого определения масштаба объекта, концепция дает теоретические основы для оценки биоразнообразия, разработки систем природопользования и создания систем ООПТ.

1. Материалы и методы исследования

В качестве объекта исследования был выбран Раифский участок Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника, расположенный на южной границе подтаежных хвойно-широколиственных лесов, сочетающий в себе достаточно высокое фиторазнообразие флоры и растительности.

В ходе работы было обработано 1593 геоботанических описания. Согласно поставленным в начале работы задачам оценки биоразнообразия растительного покрова территории Раифы для анализа результатов применялась концепция пула видов согласно теоретическим подходам, предложенным М. Цобелем [2].

Поскольку сообщества зависят от условий окружающей среды, которая определяет, какие виды могут существовать в данном наборе совместно действующих экологических факторов, необходимо выявить различные типы местообитаний на исследуемой территории. Для этой цели использовались индикаторные значения по шкалам, разработанным Х. Элленбергом для территории Центральной Европы. Применение этих шкал для анализа территории Раифского участка Волжско-Камского заповедника оправдано. Коллектив авторов книги «Сохранение и восстановление биоразнообразия» [33] предлагают использовать их на Восточно-Европейской территории России предпочтительно для фитоиндикации сообществ лесной зоны, какой и является более чем на 90% территория Раифы. К тому же возможность применения шкал Элленберга для анализа фиторазнообразия Раифы подтверждается сравнением видовых списков растительности территории республики Татарстан и территории Германии. Валидность применения подтверждается флористическим сходством более чем 80%.

Индикаторные шкалы Элленберга являются точечными [34], то есть каждому виду по отношению к разным экологическим факторам присваивается ординационное значение от 1 до 9 (от 1 до 12 для шкалы увлажнения), характеризующее оптимум вида предпочитаемых условий к рассматриваемому фактору. В работе использовались следующие 7 шкал: богатства азотом (продуктивности), освещенности, температуры, влажности, кислотности (pH), солености, континентальности, на которых основывалось 7D «гиперпространство местообитаний».

Экологические условия растительных сообществ и их пул могут быть охарактеризованы их позицией в экологическом пространстве. Для оценки экологического пространства сообществ по выбранным факторам были рассчитаны бальные экологические оценки для каждого геоботанического описания, входящего в анализируемую группу описаний. Так как шкалы Элленберга являются точечными, бальная оценка описания по фактору вычислялась как среднее значение бальных оценок всех видов, входящих в описание, взвешенное на обилие видов.

Зависимость видового состава от условий окружающей среды определялась ординационными методами. Градиентный анализ используется для описания

отношений и связей между видами и окружающей средой, обеспечивая интерпретацию таких связей в терминах факторов среды [35]. Методы непрямой ординации позволяют выделять гипотетические экологические переменные (параметры окружающей среды), исходя из данных видового состава [16]. Анализ проводился с использованием программного пакета PC-ORD 4. Так как унимодальная ответная модель рекомендуется для наборов данных, покрывающих много экологических градиентов, как в нашем случае, мы остановились на бестрендовом анализе соответствий (Detrended correspondence analysis, DCA). DCA строит теоретическую переменную ось (ось 1 DCA), которая наилучшим образом объясняет вариации в видовом составе между локальными сообществами, и строит вторую и последующие оси таким образом, чтобы они не коррелировали с предыдущими осями. Относительное положение описаний вдоль осей является показателем их флористического подобия. Визуализация ординации представлена на рис. 1–3.

Следующим логическим шагом в определении пулов видов является включение дополнительных характеристик самих видов. Считается, что функционально похожие виды имеют большую вероятность произрастать вместе в определенном растительном сообществе. Поэтому предсказание состава пула видов будет более корректным, если будут также включены функциональные характеристики, поскольку они отвечают за распределение видов вдоль экологических градиентов. Для этой цели использовались характеристики морфологической и функциональной близости видов, применяя систему эколого-ценотических групп растений и стратегии Грайма [36] (CSR-подход). Под *эколого-ценотическими группами* (ЭЦГ), в соответствии с представлениями А.А. Ниценко и Г.М. Зозулина, понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ [33]. Под ЭЦГ [37] мы будем понимать группы видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов, присущих биотопам того или иного типа, характеризующихся высокой степенью взаимной сопряженности и приуроченных к микроместообитаниям определенного типа. В нашей работе использовалась классификация видов по ЭЦГ из базы данных «Флора», разработанная специально для территории Республики Татарстан (рис. 2).

По Грайму [36] определяющими в жизни растений являются 2 категории внешних факторов:

1) *стресс* (stress), ограничивающий фотосинтетическую продукцию, вызванный недостатком света, воды, минерального питания или неоптимальным температурным режимом;

2) *нарушения* (disturbance), связанные с частичным или полным разрушением растительной биомассы из-за активности травоядных, патогенных организмов или деятельности человека, а также связанные с такими явлениями, как ветровалы, заморозки, засухи, почвенная эрозия, пожары.

Сочетание сильного и слабого стресса с сильными и слабыми нарушениями дает 3 возможные комбинации местообитаний, пригодных для жизнедеятельности растений. Таким образом, выделяются 3 типа видов:

1) *конкуренты* (C, competitors), которые используют условия низкого стресса и низких нарушений;

2) *стрессоустойчивые виды* (S, stress-tolerators), которые используют условия высокого стресса и небольших нарушений;

3) *рудералы* (R, ruderals), которые используют условия низкого стресса и больших нарушений.

Имеют также место и переходные типы стратегий (C–R, C–S, S–R, C–S–R). Для определения стратегии видов, встречаемых на территории Раифского участка заповедника, использовалась классификация, любезно предоставленная кафедрой ландшафтной экологии и ландшафтного планирования Гиссенского Университета им. Ю. Либиха.

Визуализация функционального сходства видов по 7 типам стратегий (C, S, R, C–R, C–S, S–R, C–S–R) была проведена в программном пакете MapInfo 6.0 с использованием данных не прямой ординации видов (DECORANA), сделанной в программе PC-ORD 4 (рис. 3).

2. Анализ результатов исследования

2.1. Оценка флористического разнообразия. Интерес исследователей к растительному покрову территории Раифского участка ВКГПБЗ, обусловлен особенностями его географического положения на южной границе подтаежных елово-широколиственных лесов и сохранившимся фиторазнообразием. Уникальность условий позволяет на достаточно небольшой площади произрастать различным видам. В государственном реестре особо охраняемых природных территорий Республики Татарстан [38] для территории Раифы указывается 718 видов растений. Из них большинство видов являются широко распространенными, в Красную Книгу РТ [39] занесено 77 видов.

Таким образом, флористическое разнообразие Раифы включает в себя 718 видов. С позиций концепции пула видов вся территория Раифского участка ВКГПБЗ полностью входит в Западно-Казанский террасово-долинный район подтаежных восточно-европейских сосновых и широколиственно-сосновых лесов Волжско-Вятского возвышенно-равнинного экологического региона [40], который представляет собой *региональный пул видов*, поскольку эта территория представляет собой единый целостный природный комплекс, протяженность которого в пространстве обеспечивает устойчивость различных ценозов во времени. В ходе обработки геоботанического материала, собранного на территории Раифы, было выявлено 702 вида. Таким образом, геоботанические описания, имеющиеся для территории Раифы, характеризуют не только видовое и флористическое разнообразие, но и достаточно полно позволяют выявить региональный пул видов. Под региональным пулом мы понимаем богатство видов разных фитоценозов, оцениваемое для достаточно большой площади территории. Собранные данные для территории заповедника в рамках данной исследовательской работы составляют *общий пул видов*, включающий в себя все виды, произрастающие на рассматриваемой территории. Таким образом, общий пул состоит из 702 видов.

Поскольку геоботанические данные собирались в физиономически однородных фитоценозах, характеризующихся однотипностью условий (для лесов – один тип доминирующей древесной породы, один возрастной класс древостоя, доминирование определенной группы видов в напочвенном покрове), в про-

странственном масштабе соответствующий лесотаксационному выделу, поэтому мы можем считать, что площадь сбора геоботанического материала (примерно 100 м²) соответствует уровню *пула видов сообществ*. Таким образом, каждое геоботаническое описание – общий список обнаруженных видов – составляет *актуальный пул видов*, характеризующий в каждом случае часть целевого сообщества.

Видовое богатство сообществ неразрывно связано с *локальным пулом видов*, который соответствует уровню ландшафтных типов и для территории Раифы может рассматриваться на уровне ранее выделенных 34-х природно-территориальных комплексов, соответствующих простым и сложным урочищам [41].

2.2. Экологическое сходство. Поскольку окружающая среда определяет, какие виды региональной и локальной флоры могут произрастать в определенных условиях, то достаточно большое значение приобретает рисунок различных типов местообитания на исследуемой территории. Для выявления различий действующих экологических факторов использовались индикационные значения по шкалам, разработанным Х. Элленбергом [42]. Применение этих шкал для анализа территории Раифского участка Волжско-Камского заповедника, более чем на 90% покрытого лесами, сопровождалось расчетом позиции растительных сообществ и их пулов в экологическом пространстве по всем семи факторам: богатству азотом (продуктивности), освещенности, температуре, влажности, кислотности (рН), солености и континентальности. Визуализация зависимости видового состава от условий окружающей среды проводилась с помощью методов непрямо́й ординации в программном пакете PC-ORD 4. Результаты ординации описаний по первым трем осям показаны на рис. 1–3. Для удобства визуализации и интерпретации результатов ординации описания показаны цветом в соответствии с иерархическими уровнями классификационной системы Браун – Бланке (рис. 4). Относительное положение видов/описаний вдоль осей является показателем их флористического подобия. Расстояние между значками описаний на диаграмме отражает степень различия видового состава на этих площадках.

Поскольку мы рассматриваем биоразнообразие растительного покрова всей Раифы, то все найденные виды включены в региональный пул, и нам не приходится принимать решения о включении или исключении того или иного вида в региональный пул. Так как целью данной работы не является определение особых условий для произрастания конкретного вида, но представляет интерес вопрос о совместной встречаемости видов, результаты ординации рассматриваются на примере описаний (рис. 1).

На рис. 1 мы видим две относительно обособленные группы: 1) бореальные леса, представленные классом *Vacinio-Piceetae* (фиолетового цвета) и 2) неморальные леса класса *Quercus-Fagetea* (темно-зеленые). В верхней части ординационной плоскости (рис. 1) расположились водно-болотные описания и описания увлажненных местообитаний. Левый верхний угол характеризует луговые сообщества, плавно переходящие к водно-болотным описаниям через влажные луга. Прослеживается совместная встречаемость описаний классов *Quercus-*

Fagetea и *Vacinio-Piceetae* с местообитаниями, характеризующими повышенное увлажнение, что закономерно отображает реальную картину нахождения заболоченных территорий как среди хвойных, так и среди широколиственных комплексов. Видно, что достаточно большое количество описаний вообще осталось непроклассифицированными. Методы ординации позволяют практически безошибочно определять тип растительности по местоположению описания относительно определенных ранее, то есть уже известных описаний. Таким образом, несмотря на то, что эти описания оказались вне классификационной системы Браун – Бланке как «нетипичные», уже на этом уровне мы можем отнести их к классу *Quercus-Fagetea* или *Vacinio-Piceetae*, зная только координаты в ординационном гиперпространстве. Этот факт указывает на практичность применения методов ординации по сравнению с трудоемкими методиками фитосоциологической классификации, при которой к тому же еще достаточно большая часть собранного материала остается без определенного статуса.

Шкалы Элленберга позволяют интерпретировать скопление описаний в кластеры в зависимости от факторов окружающей среды. На рис. 1 оси показаны красными линиями. Они располагаются в направлении увеличения значений переменных, описывающих факторы среды. Длина оси означает ее значимость. Отметим, что факторы континентальности и температуры не повлияли на результаты ординации – ни на одной из проекций они не наблюдаются. Это говорит о том, что эти факторы не играют важной роли в определении рисунка биоразнообразия на территории Раифского участка ВКГПБЗ, что вполне закономерно, поскольку площадь заповедника относительно мала и, соответственно, условия на мегауровне в среднем одинаковые. Другие учтенные факторы определяют степень гетерогенности на мезо- и микроуровнях.

Согласно рис. 1 хвойные ценозы класса *Vacinio-Piceetae* проординировались по фактору освещенности, то есть виды, формирующие целевое сообщество бореальных фитоценозов Раифы, предъявляют высокие требования к условиям освещенности. Значит, именно этот фактор является для них лимитирующим в первую очередь. Бореальные леса Раифы в основном представлены светлохвойными лесами из сосны обыкновенной. Это преимущественно редкостойные леса с хорошей освещенностью, часто с хорошо развитым подлеском, кустарничковым ярусом и травяным покровом. Для неморальных широколиственных лесов лимитирующими оказались факторы богатства почвы и их кислотности-основности характеристики, чуть в меньшей степени фактор увлажнения. Здесь они занимают наиболее плодородные местообитания и приурочены к влажным и умеренно влажным районам, вытесняя сосновые леса на бедные сухие песчаные почвы.

Абстрактную первую ось DCA можно интерпретировать как градиент зональной смены растительности по направлению с севера на юг: от бореальных лесов тайги до широколиственных лесов из дуба. Этот градиент можно также интерпретировать и как зональную смену почв: повышение ее плодородия и переход от бедных более кислых почв до слабо кислых и нейтральных плодородных почв. В принципе интерпретация абстрактных осей ординации теряет свою значимость, поскольку распределение описаний и видов на биплотах хорошо объясняется индикаторными шкалами Элленберга.

DCA-ординация площадок показала высокую корреляцию между позицией описаний вдоль осей DCA (основанных на видовом составе) и экологическими переменными, рассчитанными по шкалам Элленберга. Это означает, что различия в позиции описаний в ординационном пространстве могут быть во многом объяснены в терминах этих экологических переменных. Первая ось имеет сильную положительную корреляцию с богатством почвы азотом ($r = 0.9$), pH ($r = 0.724$) и сильную отрицательную корреляцию с освещенностью ($r = -0.731$). Вторая и третья оси не показывают таких сильных корреляций. На второй оси можно выделить фактор засоленности ($r = 0.513$) и увлажнения ($r = 0.478$). Таким образом, основные экологические градиенты, отражающие различия в видовом составе, – это 1) богатство почвы азотом; 2) ее кислотно-основные характеристики; 3) химический состав; 4) освещенность и 5) наличие воды. Эти экологические переменные могут использоваться в качестве точных предикторов («фильтров») для составления списка видов, потенциально способных сосуществовать в микроместообитаниях определенного местообитания. Другими словами, мы наблюдаем высокую предсказуемость «пула видов местообитаний» в зависимости от условий окружающей среды.

2.3. Функциональное сходство. Функциональное сходство рассматривалось также по результатам ординации видов, применяя систему эколого-ценотических групп растений.

На рис. 2 мы видим сходную картину распределения видов, как и при отнесении описаний к тому или иному классу эколого-флористической классификации Браун – Бланке: вверху находятся виды влажных и заболоченных местообитаний, ближе к правому краю расположились виды неморальные, слева – бореальные и боровые, между ними – бореально-неморальные. Достаточно обширную площадь на биплоте, проникая в «пространство» бореальных лесов, занимают виды луговые. «Зона скопления» видов в срединной части гиперпространства представлена видами открытых травянистых формаций: влажных лугов, луговыми, болотными (верховыми и низинными), водно-болотными, гигрофитными, а также достаточно большой группой рудеральных видов. Достаточно четко прослеживается зависимость совместной встречаемости видов, предъявляющих одинаковые требования к условиям окружающей среды. Положение видов различных ЭЦГ в определенных частях ординационной диаграммы хорошо иллюстрирует приуроченность видов разных групп к соответствующим сообществам. Как и следовало ожидать, сообщества класса *Quercus-Fagetea* слагаются из видов неморальных и неморально-бореальных. А вот среди сообществ класса *Vacinio-Piceetae*, помимо бореальных и боровых, значительно возрастает число лесо-луговых и луговых видов, что указывает на активное распространение луговых видов в сосняках, формируя особый тип сообществ – олуговевших сосняков, характеризующих дигрессивно-демутационные процессы на территории Раифы. Это также подтверждается достаточно высокой долей встречаемости рудеральных видов на территории заповедника.

Совместное рассмотрение ординации видов при визуализации стратегии видов по Грайму (рис. 3), также указывает на присутствие в каждом типе сообществ видов с разной жизненной стратегией, что повышает устойчивость по-

следних к неблагоприятным факторам. Как правило, лесные виды в основном являются сильными конкурентами (тип С) – ценозообразователями. Из травянистого покрова – это *Aegopodium podagraria*, *Veronica officinalis* и др.; из кустарников – *Viburnum opulus*, *Rosa majalis* и т. п. К представителям стресс-толерантных видов бореальных лесов можно отнести *Pyrola sp.*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*. Представитель сухих песчаных склонов – *Sedum acre* – также стресс-толерантен. Во всех типах сообществ встречаются виды смешанного типа С–S–R. Тип С–S (конкурентный и стресс-толерантный вид) также наблюдается во всех местообитаниях, но основное их скопление сосредоточено в зоне повышенного увлажнения проточных и застойных водоемов и в увлажненных микросайтах. Рудералы (тип R) представлены в основном среди луговых сообществ, в лесах они распространяются по просекам и вдоль дорог.

Заключение

Общий пул обнаруженных видов характеризует флористическое разнообразие сосудистых растений (γ -разнообразие), выявленное при обследовании Раифского участка ВКГПБЗ, и составляет 702 вида. Альфа-разнообразие (богатство видов отдельного сообщества, рассматриваемое как актуальный пул видов) изменяется в широких пределах: от 9 до 109, в среднем составляя 32 вида.

Градиентный анализ растительности Раифы позволил выделить основные экологические факторы, определяющие видовой состав регионального пула видов, его общую структуру и вариабильность растительности Раифского участка ВКГПБЗ. Корреляция фиторазнообразия с условиями окружающей среды показала, что наиболее значимым климатическим фактором является освещенность; среди почвенных факторов наибольшую значимость (по мере уменьшения) имеют: богатство почвы азотом, кислотно-основные характеристики почвы, увлажнение и засоленность.

Перечисленные факторы окружающей среды можно рассматривать как абиотический фильтр, ограничивающий распространение видов, действующий на региональном уровне и в то же самое время определяющий размер пула доступных видов («ограничение пула»), то есть размер регионального пула видов.

Оценка функционального сходства видов по системе эколого-ценотических групп показала четкую дифференциацию видов в зависимости от условий их произрастания. Применение характеристик стратегий видов не выявило четкого соответствия поведения видов в зависимости от различных условий окружающей среды. Наблюдаемый взаимный переход видов одной ЭЦГ (или стратегии) в кластеры другой объясняется эвритопностью большинства лесных видов растений и континуальной природой самого растительного покрова.

Таким образом, ординационные методы позволяют выявлять не только главные абиотические факторы окружающей среды, влияющие на формирование видового состава пулов видов на всех уровнях организации, но также позволяют определять типы местообитаний, а значит, дают возможность прогнозирования степени биоразнообразия и построения карт потенциальных флор.

Summary

O.E. Lyubina, T.V. Rogova. Vegetation Biodiversity Assessment Using Species Pool Concept.

This article regards theoretical and practical approaches of species pool assessment (ecological, functional and phytosociological features analyses). Indirect ordination methods (DCA) and gradient analyses of descriptions were applied. Environmental factors that restrict species distribution and influence to forming of species pool content at all organization levels were determined.

Key words: species pool, biodiversity assessment, vegetation, Braun – Blanquet classification, ordination.

Литература

1. *Zobel K.* On the species-pool hypothesis and on the quasi-neutral concept of plant community diversity // *Folia Geobotanica*. – 2001. – V. 36. – P. 3–8.
2. *Zobel M., van der Maarel E., Dupré C.* Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Appl. Vegetation Sci.* – 1998. – No 1. – P. 55–66.
3. *Zobel M., Kalamees R.* Diversity and dispersal – can the link be approached experimentally? // *Folia Geobotanica*. – 2005. – V. 40. – P. 3–11.
4. *Zobel M., Otsus M., Rünk K., Liira J.* Can long-distance dispersal shape the local and regional species pool? // *Folia Geobotanica*. – 2005. – V. 40. – P. 35–44.
5. *Maarel E.* Biodiversity: from babel to biosphere management. Special Features in Biosystematics and Biodiversity 2. – Uppsala: Opulus Press, 1997. – 60 p.
6. *Grace J.B.* Difficulties with estimating and interpreting species pools and the implications for understanding patterns of diversity // *Folia Geobotanica*. – 2001. – V. 36. – P. 71–83.
7. *Palmer M.W.* Extending the Quasi-neutral concept // *Folia Geobotanica*. – 2001. – V. 36. – P. 25–33.
8. *Butaye J., Jacquemyn H., Honnay O., Hermy M.* The species pool concept applied to forests in a fragmented landscape: dispersal limitation versus habitat limitation // *J. Vegetation Sci.* – 2001. – V. 13, No 1. – P. 27–34.
9. *Hillebrand H., Blenckner Th.* Regional and local impact on species diversity – from pattern to processes // *Oecologia*. – 2002. – V. 132. – P. 479–491.
10. *Schamp B.S., Aarssen L.W., Lee H.* Local plant species richness increases with regional habitat commonness across a gradient of forest productivity // *Folia Geobotanica*. – 2003. – V. 38. – P. 273–280.
11. *Lepš J.* Species-pool hypothesis: limits to its testing // *Folia Geobotanica*. – 2001. – V. 36. – P. 45–52.
12. *During H. J., Lloret F.* The species-pool hypothesis from a bryological perspective // *Folia Geobotanica*. – 2001. – V. 36. – P. 63–70.
13. *Sándor B., Ittész P.* Local richness-species pool ratio: a consequence of the species-area relationship // *Folia Geobotanica*. – 2001. – V. 36. – P. 9–23.
14. *Rydin H., Barber K.E.* Long-term and fine-scale coexistence of closely related species // *Folia Geobotanica*. – 2001. – V. 36. – P. 53–61.
15. *Bastow J.W., Anderson B.J.* Species-pool relations: like a wooden light bulb? // *Folia Geobotanica*. – 2001. – V. 36. – P. 35–44.
16. *Ozinga W.A., Schaminée J.H.J., Bekker R.M., Bonn S., Poschlod P., Tackenberg O., Bakker J., van Groenendael J.M.* Predictability of plant species composition from environ-

- mental conditions is constrained by dispersal limitation // *Oiko*. – 2005. – V. 108. – P. 555–561.
17. *Herben T.* Species pool size and invisibility of island communities: a null model of sampling effects // *Ecology Lett.* – 2005. – No 8. – P. 909–917.
 18. *Schwilk D.W., Ackerly D.D.* Limiting similarity and functional diversity along environmental gradients // *Ecology Lett.* – 2005. – No 8. – P. 272–281.
 19. *Peet R.K., Fridley J.D., Gramling J.M.* Variation in species richness and species pool size across a pH gradient in forest of the southern Blue Ridge Mountains // *Folia Geobotanica*. – 2003. – V. 38. – P. 391–401.
 20. *Mcpeck M.A., Brown J.M.* Building a Regional Species Pool: Diversification of the Enallagma Damselflies In Eastern North America // *Ecology*. – 2000. – V. 81, No 4. – P. 904–920.
 21. *Akatov V.V., Chefranov S.G., Akatova T.V.* The species pool hypothesis: the necessity to shift emphasis // *Zhurnal obshei biologii*. – 2002. – V. 63, No 2. – P. 112–121.
 22. *Weitz J.S., Rothman D.H.* Scale-dependence of resource-biodiversity relationships // *J. Theor. Biol.* – 2003. – V. 225. – P. 205–214.
 23. *Turner W.R., Tjørve E.* Scale-dependence in species-area relationships // *Ecography*. – 2005. – V. 28. – P. 721–730.
 24. *Renöfält B.M., Nilsson C., Jansson R.* Spatial and temporal patterns of species richness in a riparian landscape // *J. Biogeography*. – 2005. – V. 32. – P. 2025–2037.
 25. *Koleff P., Gaston K.J.* The relationships between local and regional species richness and spatial turnover // *Global Ecology & Biogeography*. – 2002. – No 11. – P. 363–375.
 26. *Ribichich A.M.* From null community to non-randomly structured actual plant assemblages: parsimony analysis of species co-occurrences // *Ecography*. – 2005. – V. 28. – P. 88–98.
 27. *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение // *Вестн. опытного дела*. – Воронеж, 1924. – С. 37–73.
 28. *Tilman D.* Theory and concepts // *The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions*. – Princeton and Oxford: Princeton Univ. Press, 2001. – 366 p.
 29. *Одум Ю.* Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
 30. *Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
 31. *Pither J., Aarssen L.W.* The evolutionary species pool hypothesis and patterns of freshwater diatom diversity along pH gradient // *J. Biogeography*. – 2005. – V. 32. – P. 503–513.
 32. *Рогова Т.В., Савельев А.А., Мухарамова С.С.* Вероятностная модель формирования флористического состава растительных сообществ // *Бот. журн.* – 2005. – Т. 90, № 3. – С. 450–460.
 33. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А.* Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // *Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учеб.-метод. изд.* – М.: Изд-во науч. и учеб.-метод. центра, 2002. – С. 145–194.
 34. *Ханина Л.Г.* Характеристика экологических шкал [Электронный ресурс] // *Ценофонд лесов Европейской России*. – Режим доступа: <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm>, свободный.
 35. *Савельев А.А.* Моделирование пространственной структуры растительного покрова (геоинформационный подход). – Казань: Казан. гос. ун-т, 2004. – 244 с.

36. *Grime J.P.* FRS. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. – Chichester, New York, Weinheim, Brisbane, Singapore, Toronto: John Wiley & Sons, LTD, 2001. – 417 p.
37. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. Кн. 1 Центр по проб. экологии и продуктивности лесов. – М.: Наука, 2004. – 479 с.
38. Государственный реестр особо охраняемых природных территорий Республики Татарстан / Под ред. А.И. Щеповских. – Казань: Магариф, 1998. – 323 с.
39. Красная книга Республики Татарстан / Гл. ред. А.И. Щеповских. – Казань: Природа, 2006. – 832 с.
40. *Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П.* Сосудистые растения Татарстана. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. – 496 с.
41. *Рогова Т.В., Мангутова Л.А., Любина О.Е., Фархутдинова С.С.* Классификация растительного покрова Раифского участка Волжско-Камского заповедника на ландшафтно-экологической основе // Тр. Волжско-Камского гос. природного заповедника. – Казань, 2005. – Вып. 6. – С. 213–240.
42. *Weber H.E. et al.* Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa von Heinz Ellenberg. – Göttingen: Erich Goltze KG, 1991. – 348 S.

Поступила в редакцию
19.05.08

Любина Ольга Евгеньевна – аспирант кафедры общей экологии Казанского государственного университета.

E-mail: olyubina@rambler.ru

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

E-mail: Tatiana.Rogova@ksu.ru