

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 574.34: 519.175

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНДЕКСОВ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СВОЕОБРАЗИЯ И РАЗНООБРАЗИЯ ДЛЯ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДИНАМИКИ ТАКСОНОВ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА

**Ф. А. Маслов¹, Е. И. Курченко¹, И. М. Ермакова¹,
Н. С. Сугоркина¹, В. Г. Петросян²**

¹ *Московский педагогический государственный университет*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Проведена оценка индексов таксономического своеобразия и разнообразия для анализа количественной динамики таксонов лугового сообщества по данным 40-летнего мониторинга Залидовских лугов Калужской области. Показано, что динамика значений индексов таксономического своеобразия и разнообразия имеет сходный тренд изменений, которые характеризуются наличием трех интервалов с увеличением значений во втором периоде при уменьшении видового богатства и подъемом в третьем периоде при увеличении видового богатства. Дополнительный анализ внутри выделенных интервалов и их комбинаций с помощью индексов сходства Жаккара показал, что после критического изменения структуры сообщества в период второго интервала флористический состав не вернулся в исходное состояние, которое было в первом интервале. Эти изменения можно рассматривать как сукцессионные на данном участке. Обосновывается, что индексы таксономического своеобразия и разнообразия могут быть использованы для анализа многолетней динамики таксонов разного ранга в луговых сообществах. Они выявляют общую направленность изменений флористического состава травостоя в зависимости от числа видов и систематического положения в классификации таксонов. Повышение значений обоих индексов происходит при сокращении числа родственных видов, и наоборот, при увеличении числа родственных видов наблюдается снижение значений.

Ключевые слова: индексы таксономического своеобразия; индексы таксономического разнообразия; изменение таксонов разного ранга; мониторинг; Залидовские пойменные луга.

F. A. Maslov, E. I. Kurchenko, I. M. Ermakova, N. S. Sugorkina, V. G. Petrosyan. USING THE TAXONOMIC DISTINCTNESS AND DIVERSITY INDICES TO QUANTIFY CHANGE IN THE TAXA OF MEADOW PLANT COMMUNITIES RELYING ON DATA FROM LONG-TERM MONITORING

The results of the application of taxonomic distinctness and diversity indices for quantitative analysis of the dynamics of taxa in meadow communities using long-term monitoring data spanning 40 years from Zalidovskie meadows in the Kaluga Region are presented. It is shown that the magnitudes of the taxonomic distinctness and diversity indices changed following similar trends, i. e. having three intervals with values increasing in the second period while species richness decreased and falling in the third period while species richness increased. Additional analysis within the selected intervals and in their combinations using the Jaccard similarity index showed that after a critical change in the community structure during the second interval, the flora composition did not return to its original condition it used to have in the first period. These changes can be considered as characteristic of the succession in this site. We prove that indices of taxonomic distinctness and diversity can be used to analyze long-term dynamics of taxa of different ranks in meadow communities. They reveal the overall direction of change in the sward communities composition depending on the number of species and their positions in the taxonomic classification. The values of both indices increased when the number of related species decreased and vice versa.

Key words: taxonomic distinctness and diversity indices; changes in taxa of different ranks; long-term monitoring; Zalidovskie flood meadows.

Введение

Анализ закономерностей структурных изменений луговых сообществ в различных условиях антропогенного воздействия имеет важное значение для разработки эффективных стратегий сохранения фитоценозов. Один из возможных способов решения этой задачи может сводиться к детальному анализу многолетних данных геоботанических описаний с помощью современных методов информационной технологии, статистического анализа и количественных методов оценки параметров разнообразия. Среди существующих подходов к оценке динамики параметров разнообразия наиболее часто применяются как простые индексы видового богатства, так и сложные. Из них наибольшее признание получили индексы α -разнообразия Шеннона, Шелдона, Макинтоша, Симпсона, Бергер-Паркера и др., а также множественные иерархические и сплайн-индексы с использованием классических индексов разнообразия [Shannon, Weaver, 1949; Simpson, 1949; McIntosh, 1967; Sheldon, 1968; Berger, Parker, 1970; Kempton, Taylor, 1978; Мэгарран, 1992; и др.]. В целом эти индексы зависят от многих интегрированных факторов и позволяют выявить общие тенденции (тренды) параметров разнообразия сообществ во времени [Belchansky et al., 1991; Петросян и др., 1996; Petrosyan et al., 1997; Петросян, 2000]. К сожалению, они выявляют изменения только на видовом уровне. Возникает необходимость использования

специальных индексов для обнаружения изменений у таксонов разного ранга в сообществах. В отечественной литературе для анализа динамики доминирующих видов применяются также методы автокорреляции и математического моделирования [Маслов, 2010; Курченко и др., 2010, 2016]. Объектом изучения послужили Залидовские луга Калужской области, которые находились в режиме многолетнего мониторинга [Ермакова, Сугоркина, 2000, 2001]. Ф. А. Маслов [2010], используя метод автокорреляции [Юл, Кендэл, 1960; Василевич, 1970], проанализировал 10 доминирующих видов разных жизненных форм и выявил три типа кривых коэффициентов автокорреляции этих видов. Полученные кривые отражают циклические (4 вида), нециклические (1 вид), погодичные флюктуации и условные сукцессии (5 видов). В работах Маслова, Ермаковой, Сугоркиной в 2010 году для анализа были выбраны участки, испытывавшие различную антропогенную нагрузку. На основе данных 40-летнего мониторинга методом анализа временных рядов видового богатства и количественных характеристик травостоя выявлен циклический характер динамики с разными периодами колебания, которые отражают внутренние ритмы жизни фитоценозов. Период колебания на сенокосном участке составил 25–26 лет, на сенокосно-пастбищном – 20 лет и на пастбище – 8–10 лет. Выпас приводит к обеднению флористического состава, и период колебания флористического разнообразия еще более сокращается.

Использованный метод позволил выявить циклическую динамику флористического разнообразия участков луга, который в целом характеризуется как устойчивый и максимально соответствующий среде. Но, по утверждению авторов мониторинга И. М. Ермаковой и Н. С. Сугоркиной, за 40 лет наблюдений исчезло 30 видов, что говорит о существовании медленно идущей сукцессии. Об этом же говорят данные Ф. А. Маслова об условных сукцессиях пяти доминирующих видов. Для ее выявления необходимы поиски других методик.

Эти исследования, проведенные в России, стали возможными благодаря уникальному по длительности 50-летнему мониторингу естественной травяной растительности. Известны длящиеся более 150 лет (с 1856 г. по настоящее время) эксперименты на Ротамстедской опытной станции в Англии. Но они посвящены исследованию реакции луговых растений на внесение различных доз удобрений и проводятся на суходольном лугу на изолированных делянках площадью 1 м² с тропами между ними.

Одним из возможных методов, охватывающих динамику таксонов разного ранга, является метод определения индексов таксономического своеобразия и разнообразия. Метод был применен В. К. Шитиковым и Т. Д. Зинченко в 2013 г. при изучении макрозообентоса донных сообществ в истоках и в устье реки Сок – левого притока реки Волги в Самарской области [Шитиков, Розенберг, 2013]. При анализе они получили статистически значимые результаты в отношении индекса таксономического своеобразия, в отношении индекса таксономического разнообразия статистически значимые результаты не получены. Возможно, для их получения необходимы данные об участии каждого вида в сообществе в течение длительного периода наблюдений.

Цель нашего исследования – показать эффективность применения индексов таксономического своеобразия и разнообразия для оценки динамики таксонов разного ранга лугового сообщества по данным многолетнего мониторинга.

Материалы и методы

Объектом изучения были Залидовские луга в пойме реки Угры (приток р. Оки) в Калужской области (54°60' с. ш., 36°00' в. д.). Многолетний мониторинг, начатый И. М. Ермаковой и Н. С. Сугоркиной более пятидесяти лет назад, в 1965 г., и законченный в 2012 г., – уникален в мировом масштабе по длительности

и разнообразию наблюдаемых естественных лугов [Ермакова, Сугоркина, 2000, 2001; и др.].

В 1990 г. Залидовские луга получили статус особо охраняемой территории местного значения, а в 1997 г. вошли в состав национального парка «Угра», который с 2002 г. стал особо охраняемой зоной – биосферным резерватом ЮНЕСКО. Они представляют особую ценность как немногие из сохранившихся в Европе крупных массивов пойменных лугов, которые не подвергались распашке и внесению больших доз удобрений. Луга характеризуются богатством видового состава и насчитывают более 250 видов травянистых растений. Мониторинг включал ежегодные геоботанические описания на постоянных площадках 100 м² с оценкой общего проективного покрытия, высоты генеративных побегов и основной массы травостоя, состава доминантов, общего видового состава, покрытия и обилия каждого вида по шкале Друде – Уранова [Уранов, 1964]. При определении баллов обилия исходили из минимального расстояния между особями одного вида: 8 – soc (смыкаются надземные части растений); 7 – sor³ (очень обильно), наименьшее расстояние 0–20 см; 6 – sor² (обильно), 20–40 см; 5 – sor¹ (довольно обильно), 40–100 см; 4 – sp (рассеянно), 100–150 см; 3 – sol (единично), >150 см; 2 – rr (очень редко), не более 10 экз. на 100 м²; 1 – un (единично). Описания проводили в период максимального цветения луговых растений (конец июня – июль) в 1979 г., и в 2008 г. они были проведены в начале августа. Данные геоботанических описаний занесены в информационную систему «Biosystem-96», разработанную сотрудником ИПЭЭ РАН В. Г. Петросьяном [1996], которая позволяет их обрабатывать и строить модели, отражающие погодичную динамику таксонов разного ранга.

Для анализа динамики таксонов разного ранга травостоя за много лет использовали методы определения значений индексов таксономического своеобразия, предложенного Р. Уорвиком и К. Кларком, и таксономического разнообразия, предложенного В. К. Шитиковым и Г. С. Розенбергом [Warwik, Clarke, 1995, цит. по Шитиков, Розенберг, 2013]. Индексы позволяют сравнивать изменения средних значений таксономических дистанций между видами по годам, а также выявлять относительную степень конкурентных отношений между таксонами разного ранга.

При определении индекса таксономического своеобразия принимаем во внимание генерализацию богатства видов, основанную на подсчете сумм расстояний (шагов) между узлами таксономического дерева, построенного нами на основе таксономической классификации по

П. Ф. Маевскому [2014] с некоторыми дополнениями: вид – род – семейство – порядок – класс.

Если виды расположить в соответствии с такой иерархией, то меру таксономического различия W_{ij} двух видов i и j можно измерять шагами расстояния между узлами дерева. Например, если два вида принадлежат к одному роду, то нужно пройти один шаг для того, чтобы достичь общего узла, тогда $W_{ij} = 1$. Если виды принадлежат к разным родам, но к одному семейству, то потребуется два последовательных шага («вид – род», «род – семейство»).

Индекс таксономического своеобразия Δ^+ рассчитывается по следующей формуле:

$$\Delta^+ = \frac{2}{S(S-1)} \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S W_{ij},$$

где S – количество видов, W_{ij} – дистанция (таксономическое расстояние) между видами i и j , стандартное отклонение

$$\sigma_{\Delta^+} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^{S-1} (W_{ij})^2 - \frac{(\sum_{j=1}^{S-1} \sum_{i=1}^S W_{ij})^2}{S(S-1)}}{\frac{S(S-1)}{2} - 1}},$$

стандартная ошибка

$$SE_{\Delta^+} = \frac{\sigma_{\Delta^+}}{\sqrt{\frac{S(S-1)}{2}}}.$$

Индекс таксономического разнообразия, предложенный В. К. Шитиковым, включает в формулу Δ^+ обилие видов p_i . В этом случае индекс таксономического разнообразия Δ определяется по следующей формуле:

$$\Delta = \frac{2}{S(S-1)} \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S W_{ij} p_i p_j,$$

где p_i – обилие первого вида, p_j – обилие второго вида.

Стандартное отклонение σ_{Δ} и ошибка SE_{Δ} индексов таксономического разнообразия определялись с помощью следующих формул:

$$\sigma_{\Delta} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^{S-1} (p_i p_j W_{ij})^2 - \frac{(\sum_{j=1}^{S-1} \sum_{i=1}^S p_i p_j W_{ij})^2}{S(S-1)}}{\frac{S(S-1)}{2} - 1}},$$

$$SE_{\Delta} = \frac{\sigma_{\Delta}}{\sqrt{\frac{S(S-1)}{2}}}.$$

Индекс таксономического своеобразия отражает среднее таксономическое расстояние между видами, а индекс таксономического разнообразия – взвешенное среднее таксономическое расстояние между видами.

В качестве модельного выбран участок № 1, расположенный на вершине гривы в центральной части поймы высокого уровня. Он характеризуется как полидоминантный овсяничный разнотравно-злаковый фитоценоз, засоренный свербигой. Согласно эколого-флористической классификации растительность относится к классу Molinio-Arrhenatheretea, порядку Arrhenatheretalia, союзу Festucion pratensis suball. Festucenion pratensis [Миркин и др., 1989]. Все годы мониторинга он использовался в основном как одноукосный сенокос. Наблюдения за составом и структурой травостоя на этом участке проводились в течение 1969–2011 гг. [Ермакова, Сугоркина, 2001]. Из геоботанических описаний, включенных в информационную систему «Biosystem-96», были взяты число видов и их обилие и обработаны с помощью специальных компьютерных программ.

Оценку сходства геоботанических описаний в разные временные интервалы производили с помощью качественного индекса Жаккара [Мэгарран, 1992], а сравнительный анализ различия средних значений этих индексов – с помощью множественного критерия Тьюки с модификацией Уэлча [Zar, 2010].

Результаты и обсуждение

На рисунке 1 представлена динамика числа видов по годам наблюдений. (Следует заметить, что в 1970–1973, 1981 и 1983 годах наблюдения не проводились.) По величине амплитудных колебаний и частоте изменений кривая динамики делится на три временных диапазона. Первый включает промежуток времени с 1969 по 1987 г. Динамика числа видов имеет среднеколебательный характер и изменяется от 38 видов в 1976 г. до 49 в 1980 г. Во втором диапазоне – промежуток времени с 1988 по 1997 г. – наблюдались резкие изменения количества видов от 18 в 1993 г. до 48 в 1997 г. Кривая имеет V-образный характер с резким падением числа видов в начале 90-х годов и затем последующим восстановлением их числа в конце диапазона. В третьем диапазоне с 1998 по 2011 г. происходят средние по амплитуде изменения от 32 видов в 1999 г. до 47 в 2003 г.

На рисунке 2 кривая динамики значений индекса таксономического своеобразия также условно делится на три временных диапазона. Первый включает промежуток времени с 1969

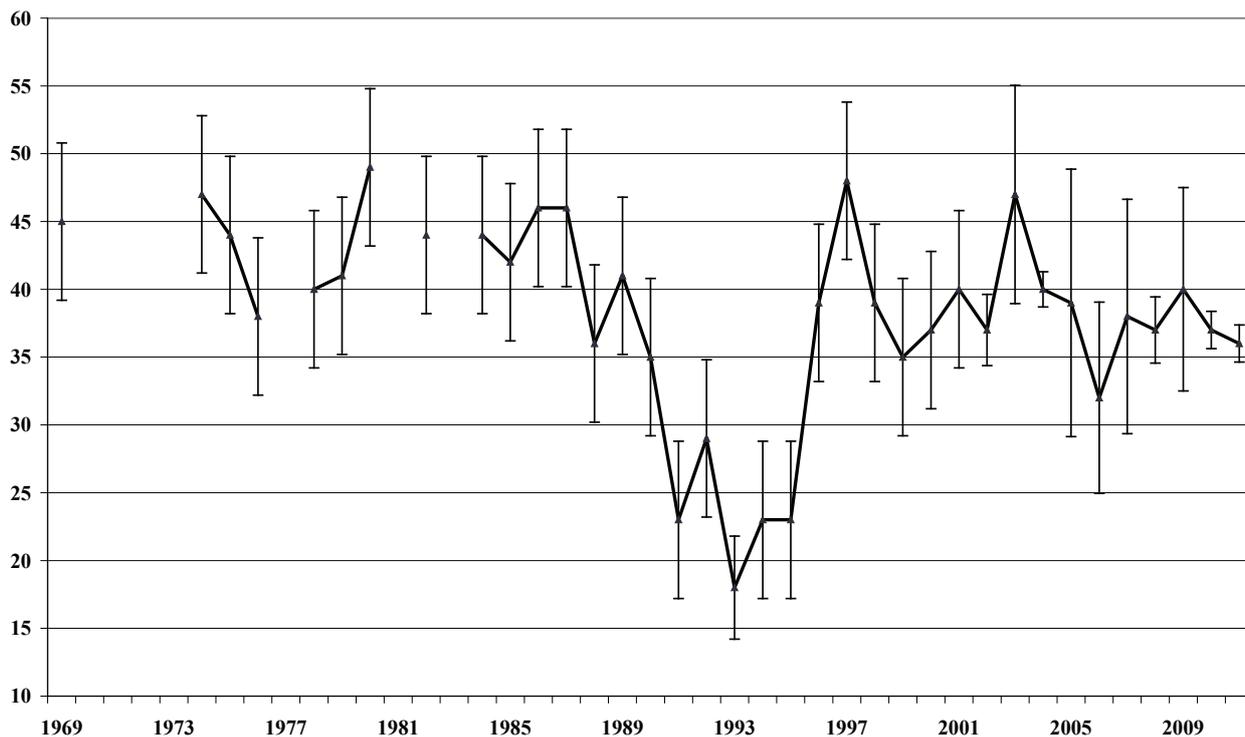


Рис. 1. Динамика числа видов со стандартными ошибками по годам наблюдений на первом участке (где по оси абсцисс даны годы наблюдений, а по оси ординат – число видов)

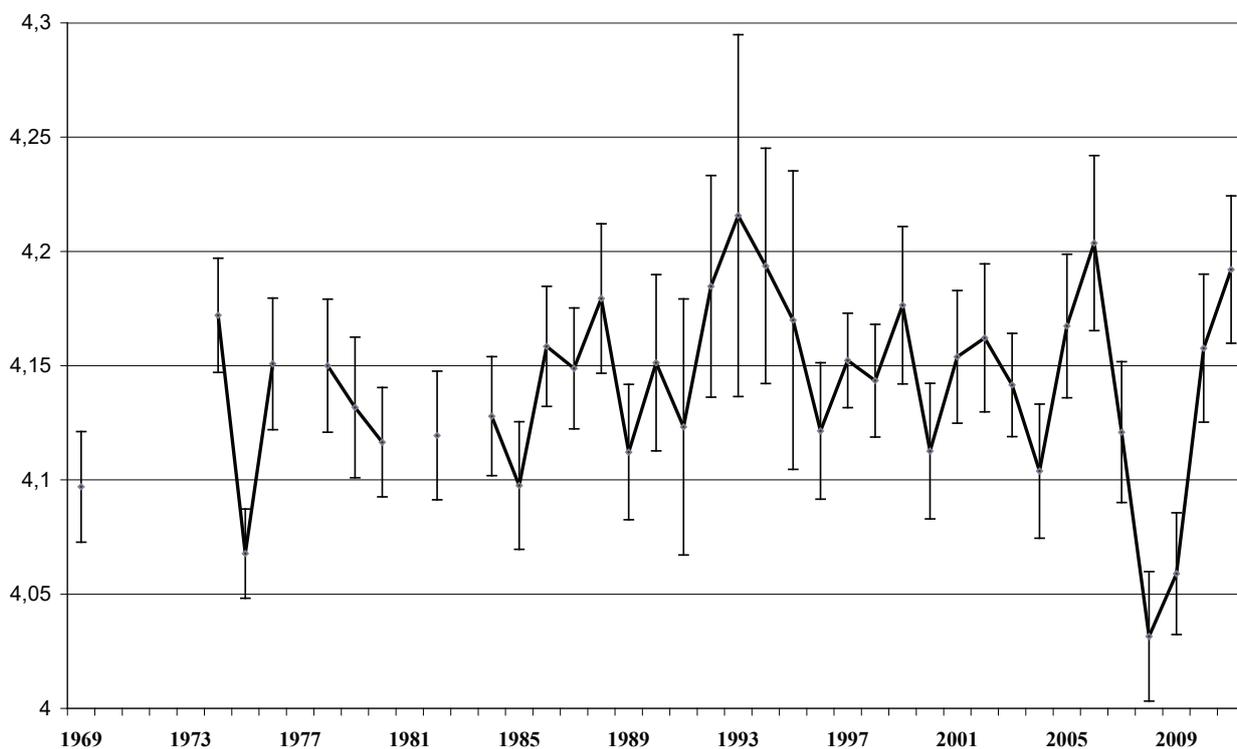


Рис. 2. Динамика значений индекса таксономического своеобразия (средние значения таксономического расстояния между видами) со стандартными ошибками (где по оси абсцисс отложены годы наблюдений, по оси ординат – значения индексов таксономического своеобразия)

по 1990 г., когда значения индекса имеют слабоколебательный характер и изменялись от 4,06 в 1975 г. до 4,18 в 1988 г. Второй диапазон включает промежуток времени с 1992 по

1996 г. и имеет максимальное значение индекса таксономического своеобразия в 1993 г., которое составило 4,21. Для этого периода наименьшего значения индексы достигали в 1991 и в 1996 гг. и составили 4,12. Третий диапазон включает промежуток времени с 1997 по 2011 г. и характеризуется колебательными изменениями значений индекса таксономического своеобразия от 4,03 в 2008 г. до 4,20 в 2006 г.

На рисунке 3 кривая значений коэффициентов делится на три временных диапазона. Первый включает промежуток времени с 1969 по 1990 г., когда значения индекса носили слабоколебательный характер от 0,0008 в 1975 г. до 0,003 в 1990 г. Второй диапазон включает годы наблюдений с 1991 по 1998 и имеет наибольшее значение индекса таксономического разнообразия в 1993 г. – 0,01 и минимальное значение в 1997 г. – 0,001. Третий диапазон включает годы наблюдений с 1999 по 2011 и характеризуется двумя минимумами в 2004 и 2007 гг., – индекс был 0,002 – и одним максимумом в 2006 г. – 0,04.

При сравнении кривых трех графиков видно, что на отрезках, где число видов снижается, значения индексов таксономического своеобразия и разнообразия увеличиваются, а когда число видов резко возрастает, то значения индексов таксономического своеобразия

и разнообразия понижаются. Например, в 1976 г. (рис. 2) число видов снизилось на пять по сравнению с 1975 г. и составило 38, а значения индексов выросли: индекс таксономического своеобразия в 1975 г. составил 4,06 и увеличился до 4,15 в 1976 г., индекс таксономического разнообразия (рис. 3) в 1975 г. был равен 0,0008 и увеличился до 0,002 в 1976 г.

Для понимания динамики флористического состава сообщества во времени мы провели дополнительный анализ внутри выделенных интервалов и их комбинаций с помощью индексов сходства Жаккара. Сравнительный анализ с использованием множественного критерия Тьюки – Уэлча [Zar, 2010] показал, что средние индексы сходства Жаккара (ИСЖ) для этих интервалов и их комбинаций различаются на уровне значимости $P \ll 0,001$ ($F = 42,66$). В целом сходство флористического состава для третьего интервала существенно ниже, чем для первого (значения для первого интервала ИСЖ = $0,65 \pm 0,007$, среднее значение для третьего ИСЖ = $0,65 \pm 0,007$, ИСЖ = $0,61 \pm 0,005$) ($P \ll 0,001$). Из анализа следует, что среднее значение индекса сходства внутри интервалов I и III, т. е. когда сравниваются все выборки попарно из этих интервалов (ИСЖ = $0,57 \pm 0,003$), существенно ниже среднего значения индексов сходства внутри отдельных интервалов I и II.

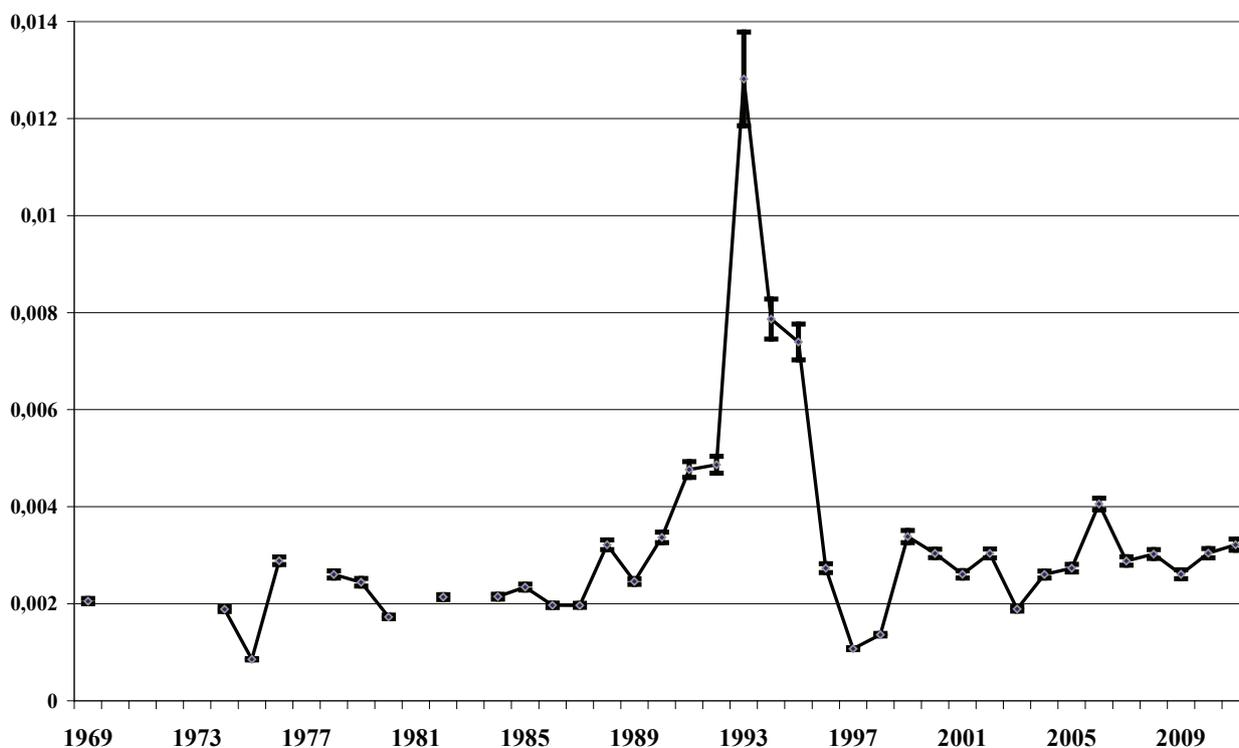


Рис. 3. Динамика значений индекса таксономического разнообразия (средние взвешенные значения таксономического расстояния между видами) со стандартными ошибками (по оси абсцисс отложены годы наблюдений, по оси ординат – значения индексов таксономического разнообразия)

Таблица 1. Участие таксонов разного ранга без обилия видов в 1980 и 1993 гг.

Классы	Порядки	Семейства	Роды
Dicotyledones	Asterales	Asteraceae	<i>Achillea</i> L. <i>Carduus</i> L. <i>Centaurea</i> L. <i>Cerastium</i> L. * <i>Taraxacum</i> Wigg. <i>Tragopogon</i> L. <i>Picris</i> L.
		Valerianaceae	<i>Valeriana</i> L.
		Campanulaceae	<i>Campanula</i> L.
	Lamiales	Scrophulariaceae	<i>Pedicularis</i> L. <i>Rhinanthus</i> L. <i>Veronica</i> L.
		Plantaginaceae	<i>Plantago</i> L.
		Lamiaceae	<i>Glechoma</i> L.
	Ericales	Primulaceae	<i>Lysimachia</i> L.
		Polemoniaceae	* <i>Polemonium</i> L.
	Fabales	Fabaceae	<i>Trifolium</i> L. * <i>Vicia</i> L. <i>Medicago</i> L. * <i>Lathyrus</i> L.
		Polygalaceae	<i>Polygala</i> L.
	Caryophyllales	Caryophyllaceae	<i>Dianthus</i> L. <i>Silene</i> L.
		Polygonaceae	* <i>Rumex</i> L.
	Apiales	1. Apiaceae	<i>Antriscus</i> Pers. <i>Carum</i> L. <i>Heracleum</i> L. <i>Seseli</i> L. <i>Chaerophyllum</i> L.
	Dipsacales	1. Dipsacaceae	<i>Knautia</i> L.
	Ranunculales	1. Ranunculaceae	* <i>Ranunculus</i> L. <i>Thalictrum</i> L.
	Gentianales	1. Rubiaceae	* <i>Galium</i> L.
	Geraniales	1. Geraniaceae	* <i>Geranium</i> L.
	*Rosales	*1. Urticaceae	* <i>Urtica</i> L.
		*2. Rosaceae	* <i>Filipendula</i> Mill. * <i>Sanguisorba</i> L.
	Monocotyledones	Poales	1. Poaceae

Примечание. *Роды, присутствующие в 1993 году.

Это означает, что после критического изменения структуры сообщества в период интервала I флористический состав не вернулся в исходное состояние в III интервале. Эти изменения можно рассматривать как сукцессионные на данном участке.

В 1993 г. произошло снижение числа видов с 29 до 18, а значения индексов таксономического своеобразия и разнообразия выросли с 4,18 до 4,21 и с 0,004 до 0,01 соответственно. Напротив, в 1980 г. число видов увеличилось на 9 по сравнению с 1979 г. и составило

49, а значения обоих индексов снизились с 4,13 до 4,11 и с 0,0024 до 0,0017 соответственно. В 1996 г. число видов возросло на 16 по сравнению с 1995 г. и составило 39, а индексы таксономического своеобразия и разнообразия снизились с 4,16 до 4,12 и с 0,0073 до 0,0027 соответственно.

Исходя из используемой формулы, рост значений индекса таксономического своеобразия объясняется тем, что при сокращении видов выпадают родственные таксоны из одной или нескольких категорий таксономической

Таблица 2. Участие таксонов разного ранга и обилие видов в 1980 и 1993 гг.

Классы	Порядки	Семейства	Роды	Виды	Обилие 1980	Обилие 1993
Dicotyledones	Asterales	Asteraceae	<i>Achillea</i> L.	<i>A. millefolium</i> L.	4	0
			<i>Carduus</i> L.	<i>C. crispus</i> L.	2	0
			<i>Centaurea</i> L.	<i>C. jacea</i> L.	3	0
			<i>Cerastium</i> L.	<i>C. holosteoides</i> Fries.	3	0
			<i>Taraxacum</i> Wigg.	<i>T. officinale</i> Wigg.	7	3
			<i>Tragopogon</i> L.	<i>T. orientalis</i> L.	4	0
			<i>Picris</i> L.	<i>P. hieracioides</i> L.	3	0
		Valerianaceae	<i>Valeriana</i> L.	<i>V. officinalis</i> L.	2	0
		Campanulaceae	<i>Campanula</i> L.	<i>C. glomerata</i> L.	4	0
	Lamiales	Scrophulariaceae	<i>Pedicularis</i> L.	<i>P. kaufmannii</i> Pinzger.	6	0
			<i>Rhinanthus</i> L.	<i>R. minor</i> L.	2	0
			<i>Veronica</i> L.	<i>V. chamaedrys</i> L.	3	0
		Plantaginaceae	<i>Plantago</i> L.	<i>P. media</i> L.	2	0
		Lamiaceae	<i>Glechoma</i> L.	<i>G. hederacea</i> L.	7	0
	Ericales	Primulaceae	<i>Lysimachia</i> L.	<i>L. nummularia</i> L.	6	0
		Polemoniaceae	<i>Polemonium</i> L.	<i>P. coeruleum</i> L.	2	2
	Fabales	Fabaceae	<i>Trifolium</i> L.	<i>T. L.</i>	6	0
				<i>T. repens</i> L.	3	0
			<i>Vicia</i> L.	<i>V. cracca</i> L.	6	0
			<i>Vicia</i> L.	<i>V. sepium</i> L.	0	2
			<i>Medicago</i> L.	<i>M. falcate</i> L.	3	0
		<i>Lathyrus</i> L.	<i>L. pratensis</i> L.	0	1	
		Polygalaceae	<i>Polygala</i> L.	<i>P. comosa</i> Schkuhr.	4	0
	Caryophyllales	Caryophyllaceae	<i>Dianthus</i> L.	<i>D. fisheri</i> Sprengel.	2	0
			<i>Silene</i> L.	<i>S. cucubalus</i>	3	0
		Polygonaceae	<i>Rumex</i> L.	<i>R. confertus</i> Willd. <i>R. thyrsiflorus</i> Fingerh.	2 2	3 0
	Apiales	Apiaceae	<i>Antriscus</i> Pers.	<i>A. sylvestris</i> (L.) Hoffm	5	0
			<i>Carum</i> L.	<i>C. carvi</i> L.	3	0
			<i>Heracleum</i> L.	<i>H. sibiricum</i> L.	5	0
			<i>Seseli</i> L.	<i>S. libanotis</i> (L.) W. D. J. Koch.	6	0
			<i>Chaerophyllum</i> L.	<i>C. prescottii</i> DC	2	0
	Dipsacales	Dipsacaceae	<i>Knautia</i> L.	<i>K. arvensis</i> (L.) J. M. Coult.	4	0
	Ranunculales	Ranunculaceae	<i>Ranunculus</i> L.	<i>R. acris</i> L.	2	0
<i>R. auricomus</i> L.				2	3	
<i>Thalictrum</i> L.			<i>T. lucidum</i> L. <i>T. simplex</i> L.	2 2	0 0	
Gentianales	Rubiaceae	<i>Galium</i> L.	<i>G. boreale</i> L.	2	0	
			<i>G. mollugo</i> L.	3	3	
			<i>G. verum</i> L.	3	2	
Geraniales	Geraniaceae	<i>Geranium</i> L.	<i>G. pretense</i> L.	7	6	
Rosales	Urticaceae	<i>Urtica</i> L.	<i>U. dioica</i> L.	0	1	
	Rosaceae	<i>Filipendula</i> Mill.	<i>F. ulmaria</i> (L.) Maxim.	0	3	
		<i>Sanguisorba</i> L.	<i>S. officinalis</i> L.	0	2	
Monocotyledones	Poales	Poaceae	<i>Alopecurus</i> L.	<i>A. pratensis</i> L.	5	2
			<i>Bromopsis</i> Fourr.	<i>B. inermis</i> (Leyss.) Holub.	6	8
			<i>Dactylis</i> L.	<i>D. glomerata</i> L.	7	2
			<i>Elytrigia</i> Desv.	<i>E. repens</i> (L.) Nevski.	6	2
			<i>Festuca</i> L.	<i>F. pratensis</i> Huds.	7	3
				<i>F. rubra</i> L.	7	0

Окончание табл. 2

Классы	Порядки	Семейства	Роды	Виды	Обилие 1980	Обилие 1993
			<i>Phleum</i> L.	<i>P. pratense</i> L.	5	0
			<i>Poa</i> L.	<i>P. angustifolia</i> L.	7	2
				<i>P. trivialis</i> L.	2	0

классификации и увеличивается среднее таксономическое расстояние между оставшимися таксонами. Например, сравним таксоны разного ранга таксономической классификации в годы с большим видовым разнообразием (1980 г.) и в годы, когда видовое разнообразие резко снижается (1993 г.).

Так, в 1980 г. класс двудольных растений насчитывал 10 порядков, класс однодольных – 1 порядок. Порядки Asterales, Lamiales содержали по три семейства, порядки Ericales, Fabales, Caryophyllales – по два семейства, порядки Poales, Apiales, Dipsacales, Ranunculales, Gentianales, Geraniales – по одному семейству. Наибольшее число родов имели семейства Asteraceae и Poaceae – 7 (табл. 1).

В 1993 г. в классе двудольных было 8 порядков, а в классе однодольных 1 порядок. Появился порядок Rosales – 2 семейства, а в порядках Asterales, Ericales, Fabales, Poales, Ranunculales, Caryophyllales, Gentianales, Geraniales – по 1 семейству. Не были представлены виды из порядков Lamiales, Apiales и Dipsacales. Наибольшее число родов относились к семейству Poaceae – 6. Таким образом, в 1980 г. по сравнению с 1993 г. в порядках, семействах и родах было больше родственных видов и родов, а индекс таксономического своеобразие имел меньшие значения.

Например, в 1980 г. число и обилие близкородственных видов разных семейств было высоким (табл. 2). Так, в семейство Poaceae входило 7 родов – *Alopecurus*, *Bromopsis*, *Dactylis*, *Elytrigia*, *Festuca*, *Phleum*, *Poa*. Род *Festuca* и род *Poa* содержали по 2 вида. Их обилие составляло: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* и *Festuca rubra*, *Poa angustifolia* – cop^3 (7), *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens* – cop^2 (6), *Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense* – cop^1 (5), *Poa trivialis* – rr (2). В 1993 г. снизилось число родственных видов и обилие большинства видов. В семейство Poaceae входило 6 родов – *Alopecurus*, *Bromopsis*, *Dactylis*, *Elytrigia*, *Festuca*, *Poa*, причем все эти роды содержали только по одному виду. Обилие *Bromopsis inermis* увеличилось до soc (8), а у остальных видов снизилось: *Festuca pratensis* – sol (3), *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, *Alopecurus pratensis* – rr (2).

Снижение числа видов в родах, родов в семействах, семейств в порядках и порядков в классах ослабляет трофические связи в ценозе и приводит к уменьшению обилия большинства видов, но при этом может увеличиваться обилие отдельных доминирующих видов. Например, в 1980 г. обилие такого злака, как *Bromopsis inermis*, составляло cop^2 (6), а в 1993 г. повысилось до soc (8). Выпадение из травостоя растений родственных групп освобождает место для внедрения неродственных видов, увеличивая разнообразие генотипов ценоза, и повышает устойчивость ценоза к воздействию неблагоприятных факторов среды. Снижение видового разнообразия ценоза может быть связано как с воздействием антропогенных факторов (например, в 1990 г. был поздний покос, а в 1992 г. на участок было внесено большое количество азотных удобрений), так и с природными факторами – например, отсутствие паводков или длительная засуха. Для выявления ведущих факторов, влияющих на видовое разнообразие, требуются дополнительные исследования.

Выводы

Наши исследования показали, что индексы таксономического своеобразие и разнообразия могут быть использованы для анализа многолетней динамики таксонов разного ранга в луговых сообществах. Они выявляют общую направленность изменений флористического состава травостоя в зависимости от числа видов и таксономических рангов классификации в первом случае и обилия видов во втором. При сокращении числа родственных видов происходит повышение значений обоих индексов, и наоборот, при увеличении числа родственных видов индексы снижаются. Считаем, что статистически значимое критическое падение (снижение) значений индексов отражает сукцессионную тенденцию растительности участка. Например, анализ внутри выделенных интервалов и их комбинаций с помощью индексов сходства Жаккара показал, что после критического изменения структуры сообщества в период второго интервала флористический состав не вернулся в исходное состояние, которое было

в первом интервале. А повышение значений индексов интерпретируется как приобретение устойчивости фитоценоза к воздействию неблагоприятных факторов среды.

Литература

Василевич В. Н. Метод автокорреляции при изучении динамики растительности // Тр. МОИП. 1970. Т. 38. С. 17–23.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг луговой растительности в пойме реки Угры // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 12. С. 88–89.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Методы мониторинга и динамика растительности пойменных лугов реки Угры // Биологические аспекты развития растений. Воронеж: ВГАУ им. К. Д. Глинки, 2001. С. 32–37.

Курченко Е. И., Петросян В. Г., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Многолетняя динамика пойменного луга: количественная характеристика флористического разнообразия // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 7. С. 911–923.

Курченко Е. И., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С., Петросян В. Г., Маслов Ф. А. Об устойчивости и циклической изменчивости растительности пойменных лугов (по итогам мониторинга Залидовских лугов Калужской области в 1980–2010 гг.) // Социально-экологические технологии. 2016. № 2. С. 19–38.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2014. 635 с.

Маслов Ф. А. Анализ динамики доминирующих видов разных жизненных форм на Залидовских лугах (Калужской обл.) с использованием метода автокорреляции // Биологические типы Христана Раункиера и современная ботаника: мат. всерос. научн. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров: ВятГГУ, 2010. С. 369–377.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 128 с.

Миркин Б. А., Соломещ А. И., Ишбирдин А. Р., Алимбекова Л. М. Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР. М.: Ин-т эволюц. морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, 1989. 46 с.

Петросян В. Г. Принципы и методы оценки разнообразия биологических систем на разных уровнях иерархии с применением Biosystem-96 // Изучение

и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.: Наука, 2000. С. 244–256.

Петросян В. Г., Марин Ю. Ф. Интерактивная информационная система BIOSYSTEM 1.0 для изучения биоразнообразия и биоресурсов заповедников России // Проблемы заповедного дела. Екатеринбург: УРО АН СССР, 1996. С. 211–215.

Уранов А. А. Наблюдения на летней практике. Пособие для студентов. М.: Просвещение, 1964. 215 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.

Юл Дж. Э., Кендэл М. Дж. Теория статистики. М.: Госстатиздат, 1960. 780 с.

Belchansky G. I., Petrosyan V. G., Bukvareva E. N. Interactive information system: database elaboration for Biodiversity Research // International conference on the Role of the Polar Regions in Global Change. Fairbanks: University of Alaska, 1991. Vol. 1. P. 112–118.

Berger W. H., Parker F. L. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments // Science. 1970. Vol. 168, no. 3937. P. 1345–1347.

Kempton R. A., Taylor L. R. The Q-statistics and the diversity of floras // Nature. 1978. Vol. 275. P. 252–253.

McIntosh R. P. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // Ecology. 1967. Vol. 48. P. 392–404.

Petrosyan V. G., Belchansky G. I., Douglas D. C. Community structure, plant diversity, and micro-climate of boreal forest types in the Russian Ural // Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies. Man and Biosphere Series. New York, USA. Parthenon Press. 1997. Vol. 20. P. 103–117.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press. 1949. Urbana. 117 p.

Sheldon A. L. Equability indices: Dependence on the species count // Ecology. 1968. Vol. 50 (3). P. 466–467.

Simpson E. N. Measurement of diversity // Nature. 1949. Vol. 163. 688 p.

Zar J. H. Biostatistical Analysis / 5th ed. Prentice Hall. New Jersey, 2010. 944 p.

Warwick R. M., Clarke K. R. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress // Mar. Ecol. Prog. 1995 с. (цит. по Шитиков, Розенберг, 2013)

Поступила в редакцию 08.02.2017

References

Ermakova I. M., Sugorkina N. S. Monitoring lugovoi rastitel'nosti v poime reki Ugrы [Monitoring of meadow vegetation in the bottomland of the Ugra River]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Journal]. 2000. Vol. 85, no. 12. P. 88–89.

Ermakova I. M., Sugorkina N. S. Metody monitorinга i dinamika rastitel'nosti poimennykh lugov reki Ugrы [Monitoring methods and bottomland meadows vegetation dynamics of the Ugra River]. *Biologicheskie aspekty*

razvitiya rastenii [Biological Aspects of Plant Development]. Voronezh: VГАU im. K. D. Glinki, 2001. P. 32–37.

Kurchenko E. I., Petrosyan V. G., Ermakova I. M., Sugorkina N. S. Mnogoletnyaya dinamika poimennogo luga: kolichestvennaya kharakteristika floristicheskogo raznoobraziya [Long-term dynamics of a bottomland meadow: quantitative characteristics of floristic diversity]. *Bot. zhurn* [Botanical Journal]. 2010. Vol. 95, no. 7. P. 911–923.

Kurchenko E. I., Ermakova I. M., Sugorkina N. S., Petrosyan V. G., Maslov F. A. Ob ustoychivosti i tsiklicheskoi izmenchivosti rastitel'nosti poimennykh lugov (po itogam monitoringa Zalidovskikh lugov Kaluzhskoi oblasti v 1980–2010 gg.) [On the resistance of bottomland meadows vegetation to cyclic variability (the results of the Zalidovskie Luga meadow (Kaluga Region) monitoring in 1980–2010)]. *Sotsial'no ekologicheskie tekhnologii [Social and Ecological Technology]*. Moscow, 2016. No. 2. P. 19–38.

Maeveskii P. F. Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii [Flora of the Central European region of Russia]. Moscow: Tov. nauchn. izd. KMK, 2014. 635 p.

Maslov F. A. Analiz dinamiki dominiruyushchikh vidov raznykh zhiznennykh form na Zalidovskikh lugakh (Kaluzhskoi obl.) s ispol'zovaniem metoda avtokorrelyatsii [Analysis of the dynamics of dominant species of different forms of life on the Zalidovskie Luga meadow (Kaluga Region) with the use of the autocorrelation method]. *Biologicheskie tipy Khristena Raunkiera i sovremennaya botanika. Mat. Vseros. nauchn. konf. "Biomorfologicheskie chteniya k 150-letiyu so dnya rozhdeniya Kh. Raunkiera"* [Biological Types Determined by Christen Raunkier and Modern Botany: Proceed. of the All-Russian Res. Conf. *Bio-morphological Readings Dedicated to the 150th Anniv. of Christen Raunkier*]. Kirov: VyatGGU, 2010. P. 369–377.

Megarran E. Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie [Ecological diversity and its measurement]. Moscow: Mir, 1992. 128 p.

Mirkin B. A., Solomeshch A. I., Ishbirdin A. R., Alimbekova L. M. Spisok i diagnosticheskie kriterii vysshikh edinits ekologo-floristicheskoi klassifikatsii rastitel'nosti SSSR [List and diagnostic criteria of the higher units of the ecological and floristic classification of vegetation in the USSR]. Moscow: In-t evolyuts. morfologii i ekologii zhivotnykh im. A. N. Severtsova AN SSSR, 1989. 46 p.

Petrosyan V. G. Printsipy i metody otsenki raznoobraziya biologicheskikh sistem na raznykh urovnyakh ierarkhii s primeneniem Biosystem-96 [Principals and methods of assessment of biological systems diversity on different hierarchical levels with the use of Biosystem-96]. *Izuchenie i okhrana raznoobraziya fauny, flory i osnovnykh ekosistem Evrazii* [Study and Protection of Diversity of Fauna, Flora and Main Ecosystems of Eurasia]. Moscow: Nauka, 2000. P. 244–256.

Petrosyan V. G., Marin Yu. F. Interaktivnaya informatsionnaya sistema BIOSYSTEM 1.0 dlya izucheniya bioraznoobraziya i bioresurov zapovednikov Rossii [BIOSYSTEM 1.0 interactive information system for studying biological diversity and resources of natural reserves in Russia]. *Problemy zapovednogo dela*

[Problems of Reserve Management and Studies]. Ekaterinburg: UrO AN SSSR, 1996. P. 211–215.

Shitikov V. K., Rozenberg G. S. Randomizatsiya i butstrep: statisticheskii analiz v biologii i ekologii s ispol'zovaniem R [Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology with the use of R]. Tol'yatti: Cassandra, 2013. 314 p.

Uranov A. A. Nablyudeniya na letnei praktike. Pособie dlya studentov [Observations during summer training session. Manual for students]. Moscow: Prosveshchenie, 1964. 215 p.

Vasilevich V. N. Metod avtokorrelyatsii pri izuchenii dinamiki rastitel'nosti [Autocorrelation method for vegetation dynamics study]. *Tr. MOIP* [Bull. of Moscow Society of Naturalists]. 1970. Vol. 38. P. 17–23.

Yul Dzh. E., Kendel M. Dzh. Teoriya statistiki [Theory of statistics]. Moscow: Gosstatizdat, 1960. 780 p.

Belchansky G. I., Petrosyan V. G., Bukhareva E. N. Interactive information system: database elaboration for Biodiversity Research. International conference on the Role of the Polar Regions in Global Change. Fairbanks: University of Alaska. 1991. Vol. 1. P. 112–118.

Berger W. H., Parker F. L. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science*. Washington. 1970. Vol. 168, no. 3937. P. 1345–1347.

Kempton R. A., Taylor L. R. The Q-statistics and the diversity of floras. *Nature*. 1978. Vol. 275. P. 252–253.

McIntosh R. P. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*. 1967. Vol. 48. P. 392–404.

Petrosyan V. G., Belchansky G. I., Douglas D. C. Community structure, plant diversity, and micro-climate of boreal forest types in the Russian Ural. Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies. Man and Biosphere Series. New York. USA. Parthenon Press. 1997. Vol. 20. P. 103–117.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press. 1949. Urbana. 117 p.

Sheldon A. L. Equability indices: Dependence on the species count. *Ecology*. 1968. Vol. 50 (3). P. 466–467.

Simpson E. N. Measurement of diversity. *Nature*. 1949. Vol. 163. 688 p.

Zar J. H. Biostatistical Analysis. 5th ed. Prentice Hall. New Jersey, 2010. 944 p.

Warwick R. M., Clarke K. R. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995 p. (цит. по Шитиков, Розенберг 2013).

Received February 08, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Маслов Федор Александрович

аспирант

Московский педагогический государственный университет

Малая Пироговская ул., 1, Москва, Россия, 119991

эл. почта: fyodormaslov@yandex.ru

тел.: 89152264098

CONTRIBUTORS:

Maslov, Fyodor

Moscow State University of Education

1 Malaya Pirogovskaya, 119991 Moscow, Russia

e-mail: fyodormaslov@yandex.ru

tel.: +79152264098

Курченко Елена Ивановна

зав. сектором учебно-научного центра экологии
и биоразнообразия, старший научный сотрудник, д. б. н.
Московский педагогический государственный университет
Малая Пироговская ул., 1, Москва, Россия, 119991
эл. почта: kurchenko@inbox.ru
тел.: 89167077810

Ермакова Инна Михайловна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Московский педагогический государственный университет
Малая Пироговская ул., 1, Москва, Россия, 119991
тел.: (495) 4427452, 89096632879

Сугоркина Надежда Сергеевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Московский педагогический государственный университет
Малая Пироговская ул., 1, Москва, Россия, 119991
эл. почта: Geranium08@mail.ru
тел.: (498) 4845737, 89685804373

Петросян Варос Гарегинович

зав. отделом биоинформатики и моделирования
биологических процессов,
главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, Россия, 119071
эл. почта: vgpetrosyan@gmail.com
тел.: 89165306639, (495) 9527283

Kurchenko, Elena

Moscow State University of Education
1 Malaya Pirogovskaya, 119991 Moscow, Russia
e-mail: kurchenko@inbox.ru
tel.: +79167077810

Ermakova, Inna

Moscow State University of Education
1 Malaya Pirogovskaya, 119991 Moscow, Russia
tel.: (495) 4427452, +79096632879

Sugorkina, Nadezhda

Moscow State University of Education
1 Malaya Pirogovskaya, 119991 Moscow, Russia
e-mail: Geranium08@mail.ru
tel.: (498) 4845737, +79685804373

Petrosyan, Varos

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninsky prospect, 119071 Moscow, Russia
e-mail: vgpetrosyan@gmail.com
tel.: +79165306639, (495) 9527283