

Методические аспекты применения фитоиндикационного анализа в изучении биоразнообразия

А. А. ЗВЕРЕВ

Национальный исследовательский Томский государственный университет
634050, Томск, просп. Ленина, 36

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: ibiss@rambler.ru

Статья поступила 26.01.2020

После доработки 05.02.2020

Принята к печати 18.02.2020

АННОТАЦИЯ

Экологические шкалы становятся все более востребованным инструментом в фундаментальных и прикладных ботанических исследованиях: известно около 55 авторских фитоиндикационных систем, включающих примерно 200 оптимумных и диапазонных шкал по различным факторам. В данной работе описано семь методов вычисления фитоиндикационного оптимума списка таксонов: структурные методы и методы усреднения со взвешиванием показателями участия таксонов-индикаторов (покрытием, встречаемостью, активностью) и степенью широты амплитуды их экологической толерантности. Предложены оптимумный и интервальный индексы экологического согласия для количественной оценки степени экологической гомогенности растительных сообществ и флор. Критическое сравнение и оценка различительной способности описанных методов экологического счета и индексов согласия выполнены в модуле экологического анализа ботанической информационной системы IBIS 7.2 на геоботаническом материале из Башкирии и Южного Урала на уровне фитоценозов, отнесенных к четырем сообществам, и их ценофлор. Охарактеризованы возможные направления дальнейшего использования результатов фитоиндикационного анализа в фитоценологии и флористике.

Ключевые слова: фитоиндикационный анализ, биоразнообразие, экологические шкалы, система IBIS, взвешенное усреднение, индекс экологического согласия.

Индикационная геоботаника занимается вопросами опосредованного определения характеристик средообразующих компонентов или явлений в экосистеме по параметрам фитобиоты. Первые называют индикатами или объектами индикации, вторые – индикаторами или субъектами индикации. В роли индикаторов могут выступать как отдельные растения (присутствие, обилие, различ-

ные анатомо-морфологические характеристики, физиологическое состояние, отклонения от нормы), так и растительные сообщества (их состав, структура, пропорции). Субъектами индикации могут быть любые свойства экосистем, чаще на практике в их роли используются экологические факторы климатической, эдафической или антропогенной природы. Полученная таким образом фитоиндикационная

информация носит вероятностный характер, а конкретные значения напряженности индицируемых факторов могут транспонироваться в обобщающие характеристики самих компонентов фитобиоты: растительных сообществ, ценофлор, флор различного ранга, объединяющих субъекты индикации.

Опосредованное получение квантифицированной информации о напряжении основных абиотических факторов по параметрам растительного покрова – основная задача количественной синэкологической фитоиндикации, главным инструментом которой являются экологические (фитоиндикационные) шкалы [Раменский 1938; Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983; Ellenberg et al., 1991; Landolt et al., 2010; Didukh, 2011; и др.].

Исторические, критические и аналитические обзорные работы, посвященные методам фитоиндикации в целом и использованию экологических шкал в частности, опубликованы как отечественными [Ниценко, 1957; Виктор и др., 1962; Раменский, 1971; Цыганов, 1983; Виктор, Ремезова, 1988; Булохов, 2004; Королюк, 2007; Экологические шкалы..., 2010], так и зарубежными авторами [Zonneveld, 1983; Дідух, Плюта 1994; Dierschke, 1994, гл. 7: Gliederung und Ordnung der Vegetation; Diekmann, 2003].

В числе преимуществ опосредованной оценки факторов перед прямыми измерениями физических параметров среды чаще всего выдвигают следующие положения: 1) использование растений в качестве индикаторов условий местообитаний дает значительную экономию времени и средств на проведение исследований, 2) позволяет получить интегральную, сглаженную по времени оценку флуктуирующих абиотических параметров [Zonneveld, 1983; Diekmann, 1995], 3) дает возможность оценить комплексные непрямодействующие факторы, не поддающиеся непосредственному инструментальному контролю (например, степень антропогенной трансформации местообитаний), 4) позволяет оценивать факторы, которые в момент исследования имеют нулевую выраженность (например, суровость зимнего периода по вегетирующей растительности), 5) использование фондовых геоботанических материалов делает возможным проводить ретроспективные исследования (например, для

болотных экосистем, используя данные торфяной залежи, можно получить информацию как о напряженности экологических факторов экотопического уровня, так и проводить реконструкцию климатических параметров).

В современных ботанических исследованиях проблемам фитоиндикации уделяется значительное внимание. В фокусе научного интереса находятся оценка эффективности использования экологических шкал за пределами модельных районов [Dierschke, 1994; Diekmann, 1995; Diekmann, Lawesson, 1999; Hill et al., 2000], регионализация, коррекция и пополнение шкал [Hill et al., 1999; Zarzycki et al., 2002; Pignatti et al., 2005; Королюк, 2006; Троева и др., 2010; Chytrý et al., 2018], сравнение результатов индикации по субъектам из различных крупных таксономических групп [Hill et al., 2007; Ewald, 2009].

Включение индикаторных статусов по экологическим факторам в состав набора характеристик видов растений становится все более распространенной практикой при создании комплексных on-line баз данных [Fitter, Peat, 1994; BioFlor, 2002; Nikolić, 2018; Ecological Flora... 2019; FloraWeb, 2019; Pladias, 2019; Kattge et al., 2020]. Предоставляя параметры экологических портретов отдельных таксонов-индикаторов, такие информационные порталы не могут решать задачи практической массовой синэкологической фитоиндикации, поскольку для этого необходимы их интеграция с базами данных по описаниям растительности и соответствующие аналитические инструменты.

В результате критического просмотра доступных литературных источников и интернет-ресурсов выявлено более 55 опубликованных к настоящему времени авторских фитоиндикационных систем, объединяющих примерно 200 отдельных шкал по различным экологическим факторам. Географический охват, состав таксонов-индикаторов, набор факторов, для которых определяются экологические требования растений, и число элементарных интервалов (градаций, баллов, ступеней, индикаторных групп), выделяемых на градиенте фактора, значительно различаются у разных авторов.

По формату экологической информации все шкалы делятся на две основные категории: оптимумные (точечные), при этом для каж-

дого таксона-индикатора указывается только точка экологического оптимума [Ellenberg et al., 1991; Королук, 2006; Landolt et al., 2010], и амплитудные, где указываются лимиты экологической амплитуды [Цыганов, 1983; Frank, Klotz, 1990; Didukh, 2011], оценка оптимума при этом соответствует медиане. Л. Г. Раменский [Раменский и др., 1956] и последователи его школы [Методические указания..., 1974; Селедец, 2000; и др.] использовали расширение второй категории до амплитудно-оптимального формата. Такие шкалы являются наиболее информативными, так как амплитуды толерантности указываются для нескольких уровней обилия таксонов, а точкой оптимума считается медиана амплитуды при наибольшем обилии.

Наиболее востребованы в работах по изучению фиторазнообразия экологические шкалы по факторам увлажнения и трофности почв, поскольку не вызывает сомнения их ведущая роль в формировании состава и дифференциации фитоценозов. Статусы* индикаторов по этим факторам определены практически у всех авторов, причем на градиенте по данным факторам обычно различается максимальное число градаций.

К сожалению, часто исследователи, использующие при анализе ботанических данных экологические шкалы, уделяют недостаточно внимания методической точности их применения. Нередки работы, в которых просто указывается фактор среды и автор шкал (например, в форме “континентальность по Д. Н. Цыганову” или “кислотность по Х. Элленбергу”), а далее авторы сразу оперируют цифровыми значениями, например, используя их для ординации описаний фитоценозов или ценофлор в осях двух факторов, проводя кластеризацию объектов. Чита-

* Термин **статус** *sensu* А. Ю. Королук [2007] означает оригинальное индикаторное значение, выраженное в градациях или долях единицы для таксона-индикатора по определенной экологической шкале. В зависимости от типа шкалы возможно говорить о минимальном, оптимальном и минимальном статусах (так, для амплитудно-оптимальных шкал применимы все три категории). Также этот термин используется (в форме “средний статус”) для обозначения экологического оптимума сообщества или флоры, равного расчетному фитоиндикационному значению для списка таксонов по выбранному фактору.

теля оставляют в неведении, какой из многих возможных вариантов расчета был использован. Видимо, подразумевается, что есть некий “стандартный” способ, который просто не нуждается в пояснениях. При этом в рамках одного исследования такой подход иногда применяется к шкалам разного типа – и амплитудным, и оптимальным. С большой долей уверенности можно предположить, что авторы таких работ не знают иного способа получения фитоиндикационных экологических статусов для списков таксонов, кроме как вычисление простого среднеарифметического значения. Отчасти это влияние традиций западноевропейской школы фитоиндикации, для которой характерны точечные шкалы, хотя о взвешивании экологических оптимумов таксонов баллами шкалы обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке можно прочитать еще в ранних работах Х. Элленберга и Е. Клаппа, а несколько подробнее данный вопрос рассмотрен в статьях М. Дикманна [Diekmann, 1995, 2003]. С другой стороны, этот простой способ расчета средних статусов часто единственный выбор, реализованный в компьютерных программах [Hennekens, Schaminée, 2001; Tichý, 2002; Landolt et al., 2010]. Такое пренебрежение методическими аспектами особенно печально на фоне тех усилий, которые авторы фитоиндикационных шкал тратят на их создание, стараясь сделать их максимально точными и репрезентативными.

Современный арсенал компьютерных инструментов для полноценного проведения фитоиндикационного анализа довольно ограничен: Turboveg [Hennekens, Schaminée, 2001], Juice [Tichý, 2002], “Фитоиндикация” [Клещева, 2007]; IBIS [Зверев, 2007]; EcoScale-Win [Зубкова и др., 2008], электронное приложение к Flora Indicativa [Landolt et al., 2010]. Несомненное преимущество в эффективности фитоиндикации имеют ботанические информационные системы, поскольку они дают возможность выполнения массовой обработки списков таксонов по базам геоботанических данных.

Цель настоящей публикации – дать обзор методов расчета первичных фитоиндикационных показателей, в том числе поддержанных компьютерными технологиями, и показать на конкретных примерах различия между ними и обоснованность критериев их выбора.

Поскольку данная работа носит методический характер, геоботанический материал использован нами исключительно в иллюстративных целях. Для первого примера привлечены два небольших массива описаний заброшенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья из публикации П. С. Широких с соавторами [2017]. Для второго примера геоботанический материал, характеризующий коренные широколиственные леса и сообщества вырубок низкогорной части западного макросклона Южного Урала, взят из статьи В. Б. Мартыненко с соавторами [2016]. Краткая характеристика ассоциаций, представленных в этих примерах, приведена ниже. Поскольку работа не преследует синтаксономических целей, в названиях синтаксонов опущены видовые эпитеты и не приводятся авторы синтаксонов. В качестве номенклатурных источников использованы сводки С. К. Черепанова [1995] и М. С. Игнатова с соавторами [Ignatov et al., 2006]. При введении описаний в информационную систему IBIS [Зверев, 2007] для части таксонов выполнялась автоматическая синонимическая замена в соответствии с таксономической библиотекой, синхронизированной с актуальными экологическими шкалами.

Для ввода и селекции геоботанических описаний использовалась интегрированная ботаническая информационная система IBIS 7.2 [Зверев, 2007]. Все вычисления выполнены там же, использованные при этом методы сами являются предметом исследования и охарактеризованы в разделе “Результаты”. Инструментальные возможности модуля экологического и фитоиндикационного анализа системы IBIS описаны ранее [Зверев, 2012а]. Программа может работать со всеми описанными выше типами экологических шкал, таксономическая библиотека содержит информацию о таксонах-индикаторах по 70 экологическим факторам из различных авторских систем. Средние статусы описаний и флор сохраняются вместе с прочей дескриптивной информацией и могут быть повторно использованы в качестве суррогатных переменных (например, для ординации сводных таблиц) или экспортированы для дальнейшей обработки в сторонних аналитических программах.

Методы вычисления средних фитоиндикационных статусов

Для получения количественной оценки синэкологического оптимума растительного сообщества или флоры любого ранга и характера используют экологическую информацию о всех таксонах-индикаторах, входящих в состав таксономического списка ценоза или флоры. Для краткости далее будем называть это значение средним статусом (СС) списка. Описываемые ниже методы получения СС, которые будут проиллюстрированы на конкретных примерах, получают сквозные обозначения **S1–S7**, которые также используются в табл. 1 и при дальнейшем обсуждении результатов.

До сих пор единой классификации методов экологического счета не существует. Предлагаем их разделить на три основные категории: методы взвешенного усреднения, структурные методы и прочие. Методы первых двух категорий анализируются в данной работе.

Методы взвешенного усреднения для расчета среднего статуса. Данная группа методов эксплуатирует очевидную идею, что простое среднее арифметическое индивидуальных оптимумных статусов таксонов-индикаторов в списке (**S1**, формула (1)) можно с большей вероятностью приблизить к актуальному СС списка, если учесть дополнительные параметры таксонов-индикаторов, характеризующие как индивидуальные индикаторные свойства видов растений, так и степень участия (выраженности) их в составе ценоза или флоры (**S2**, **S3**, **S4**, формулы (2)–(4)):

$$\bar{S} = \frac{\sum_{j=1}^M S_j}{M} \quad (1)$$

$$\bar{S} = \frac{\sum_{j=1}^M S_j \times A_j}{\sum_{j=1}^M A_j} \quad (2)$$

$$\bar{S} = \frac{\sum_{j=1}^M S_j \times U_j}{\sum_{j=1}^M U_j} \quad (3)$$

$$\bar{S} = \frac{\sum_{j=1}^M S_j \times U_j \times A_j}{\sum_{j=1}^M U_j \times A_j} \quad (4)$$

где \bar{S} – расчетный средний фитоиндикационный статус (СС) сообщества, флоры, экотопы, территории; M – число видов в таксономическом списке, имеющих статусы по выбранному фактору (число видов-индикаторов); S_j – оптимумный статус j -го вида-индикатора (медиана амплитуды для наибольшего показателя обилия вида в диапазонных шкалах); U_j – весовой параметр участия j -го вида-индикатора в сообществе или представленности во флоре; A_j – индекс толерантности j -го вида-индикатора – обратная доля полного градиента фактора, занимаемая его амплитудой.

Взвешивание индексом толерантности (**S2**, формула (2)) возможно только при работе со шкалами диапазонного формата (амплитудными и амплитудно-оптимумными). Смысл его использования заключается в увеличении влияния видов-стенотопов на средний фитоиндикационный статус и понижении значения широкоамплитудных эвритопных индикаторов. Предлагаемый пропорциональный вариант вычисления индекса толерантности, а именно $A = k / (S_{\max} - S_{\min} + 1)$, где A – индекс толерантности таксона; S_{\max} и S_{\min} – его максимальный и минимальный статусы; k – число градаций в шкале (ступеней, индикаторных групп), не является единственно возможным. Весовой учет степени эвритопности индикаторов может основываться на непропорциональных оценках, например на 5-балльной шкале “стено-эврибионтности” Л. А. Жуковой [2004].

При вычислении пропорционального индекса толерантности (**S2**, **S4**) важно понимать, что амплитуда таксона-индикатора начинается с нижней границы его минимального статуса, а заканчивается на верхней границе максимального. То есть градации (ступени, баллы) шкалы при таком подходе рассматриваются не как точки на градиенте фактора, а как минимально дискриминируемые интервалы. Так, например, по шкалам И. А. Цаценкина с соавторами [Методические указания..., 1974] по 10-балльному фактору пастбищной дигрессии стенотопный вид-индикатор *Campanula rotundifolia* L. (мин. – 2, макс. – 3), мезотопный *Gypsophila paniculata* L. (3 и 7) и эвритопный *Chenopodium album* L. (2 и 10) получают индексы толерантности, равные $10/2 = 5,00$, $10/5 = 2,00$ и $10/9 = 1,11$ соответственно. Такой индекс абсолютной толерант-

ности зависит от числа градаций в факторе, поэтому для целей сравнимости индикаторной ценности видов по разным шкалам его можно нормировать к единице.

В качестве весового параметра (U_j) в вариантах **S3** и **S4** в зависимости от характера списка таксонов могут выступать различные количественные характеристики представленности вида-индикатора (формулы (3) и (4)). В геоботанических описаниях обычно его представляют в форме процентного проективного покрытия или обилия, выраженного в ординируемых баллах или аппроксимированного процентами покрытия. Во флорах различного ранга и характера, являющихся результатом недублирующего слияния единичных описаний растительности, весовой параметр каждого таксона может быть представлен процентной или балльной встречаемостью (доля описаний, в которых встречен таксон), суммой проективных покрытий, средним общим или ненулевым (не учитываются описания с отсутствием таксона) проективным покрытием, балльной (экспертной) или расчетной активностью. Использование показателя активности таксонов в фитоиндикации не является общераспространенным методом, поэтому требует отдельного пояснения.

Активность вида – это комплексная характеристика, которая показывает меру жизненного преуспевания вида на данной территории, одно из выражений “веса вида” в данной флоре, его ландшафтная активность [Юрцев, 1968]. Первая формула для количественного выражения активности приведена в работе Л. И. Малышева [1973], при этом обе составляющие активности – встречаемость и обилие таксонов, выражались в балльных шкалах. Показатель активности рассчитывали В. В. Чепинога и С. А. Росбах [2008] для анализа водной флоры Иркутско-Черемховской равнины, М. Ю. Телятников [2010] – при изучении локальных флор плато Путорана, А. Н. Куприянов с соавторами [2018] – при сравнении растительных сообществ Караканского хребта. Опубликованных примеров использования активности индикаторов при получении средних фитоиндикационных статусов мы не знаем. Расчет активности видов в системе IBIS для сводных списков (ценофлор, парциальных флор, локальных флор) выполняется по следующей формуле:

$$A_{ct} = \sqrt{\frac{C \times 100 \%}{N} \times \frac{\sum_{i=1}^N U_i}{N}} = 10 \times \frac{\sqrt{C \times U_{\Sigma}}}{N} \%, \quad (5)$$

где A_{ct} – расчетная активность таксона сводного таксономического списка в процентах (0–100 %); N – число геоботанических описаний, объединенных в сводный список; C – постоянство таксона – абсолютное число описаний, где зарегистрирован таксон; U_i – проективное покрытие таксона в i -м описании; U_{Σ} – сумма проективных покрытий таксона во всех описаниях.

Активность как вес таксона любого сводного списка можно использовать в фитоиндикационных целях как в форме процентов (см. формулу (5)), так в долях единицы. Это же справедливо для показателей встречаемости или среднего покрытия.

Учет веса таксонов при вычислении СС (**S3**, **S4**) далеко не всегда является правильной стратегией [Diekmann, 2003]: он может слишком сильно изменять СС маловидовых сообществ с резким доминированием одного-двух таксонов, а также плохо подходит для долговременных мониторинговых исследований.

Для “смягчения” влияния взвешивания индикаторной силы таксонов при вычислении СС их вес можно выражать не в процентах или долях единицы, а в трансформированных в ординируемые баллы значениях соответствующих шкал. Так, можно использовать 5- или 10-балльные шкалы на основе шкалы обилия-покрытия J. Braun-Blanquet [Ellenberg et al., 1991, p. 28], 9-балльную геометрическую шкалу [Зверев, 2007, с. 126]. Например, в последнем случае различия в индикаторной силе между доминирующими и единичными таксонами будут максимально 9-кратными, тогда как для процентной шкалы аналогичные различия могут быть даже 400-кратными, если принять единичное присутствие таксона, обычно обозначаемое в процентной шкале покрытием символом “+”, за 0,25 %.

В варианте двойного взвешивания (**S4**, формула (4)) в зависимости от экологических свойств индикаторов анализируемого списка, особенностей экотопа (территории) и возможной сукцессионной стадии растительного сообщества или этапа генезиса флоры компоненты взвешивания (экологическая толерантность индикаторов и их весовая характе-

ристика) могут оказывать как согласованное, так разнонаправленное действие на изменение СС по сравнению с простым усреднением. В соответствии с этим значение **S4** может как отклоняться от “базового” **S1** еще сильнее, чем **S2** и **S3** по отдельности, так и приближаться к нему.

Структурные методы расчета среднего статуса. Наиболее известный из структурных способов определения СС – метод табличных ограничений (**S5**), предложенный и детально описанный Л. Г. Раменским [Раменский и др., 1956]; он является модификацией графического “метода засечек”, малоприменимого для массовой обработки описаний. Суть метода состоит в выстраивании левых концов экологических амплитуд видов-индикаторов (минимальных статусов, или ограничителей “от”) в нисходящем порядке их значений, а правых концов (максимальных статусов, или ограничителей “до”) – в восходящем. Точка перекрещивания этих отсортированных рядов (из двух значений пары) и есть искомым средним статусом, который уточняется, по рекомендации автора, двумя парами значений выше и ниже точки перекрещивания. Необходимо сделать важное замечание – реальное перекрещивание отсортированных левых и правых границ возможно только в случае “экологического конфликта” – наличия зоны разрыва между амплитудами хотя бы пары таксонов-индикаторов из списка. Формально такое сообщество не имеет права на существование, поскольку в соответствии с индивидуальными экологическими требованиями определенное таким образом значение среднего статуса по выбранному фактору одним из видов будет недостаточным, а другим – избыточным для нормальной жизнедеятельности. На практике такая ситуация совсем не является редкой, возможные объяснения этому приводятся далее после интродукции индексов экологического согласия. Применительно к сводным спискам (флорам) понятие “экологический конфликт” часто не применимо вовсе, поскольку такие списки объединяют таксоны-индикаторы, возможно, не произрастающие совместно при одних и тех же значениях некоторых экологических факторов, в особенности – факторов экотопического уровня. Технически расчет СС по методу табличных ограничений при отсутствии перекрещива-

ния ограничительных рядов “от” и “до” (т. е. в условиях отсутствия разрыва в амплитудах между таксонами) решается усреднением значений определенного числа пар статусов (чаще четыре или пять) от самой верхней пары.

Метод линии минимального “экологического конфликта” (**S6**) состоит в определении ограничивающих статусов: самого большого минимального и самого меньшего максимального и определения середины ограниченного ими диапазона. В случае экологического разрыва (ограничивающий минимум больше ограничивающего максимума) как компромисс вычисляется середина зоны разрыва.

Последний способ расчета СС – метод пересечения большинства интервалов (**S7**), близок к предыдущему и в случае отсутствия “экологического конфликта” часто дает значения, близкие или совпадающие с **S6**. Он заключается в нахождении середины зоны максимального перекрытия экологических амплитуд всех таксонов-индикаторов. В случае, когда есть “экологический конфликт”, такое максимальное наложение может произойти по одну из сторон зоны разрыва, но может случиться и нахождение двух равных по мощности зон перекрытия, тогда усредняются дальние от разрыва границы зон перекрытия.

Среди прочих методов отметим предложенный Г. Н. Бузуком и О. В. Созиновым [2007] алгоритм определения экологического оптимума растительных сообществ, основанный на использовании линейного регрессионного анализа ранжированных по широте экологических амплитуд таксонов-индикаторов по диапазонным шкалам и реализованный в виде расчетной системы в формате табличного процессора MS Excel. Еще один метод, который не подходит для массовой фитоиндикации и невоспроизводим без компьютерной поддержки, – это графический способ, основанный на построении эллипсов двумерного распределения плотности индикаторной вероятности в осях сразу двух экологических факторов, реализованный в программе “Фитоиндикация” [Клещева, 2007].

Обратим внимание, что для экологических шкал амплитудного типа подходят все перечисленные методы расчета СС, тогда как для оптимумных шкал применимы только **S1**, **S3**, а метод **S7** вырождается в нахождение мо-

дальной градации в распределении всех индивидуальных оптимумов таксонов-индикаторов списка.

Концепция экологического согласия

Даже в случае фитоценозов, где амплитуды толерантности всех видов имеют ненулевую зону перекрытия, речь может идти о разной степени экологической гомогенности растительных сообществ. В таком случае важно иметь объективный показатель степени этой гомогенности/гетерогенности. Для этой цели ранее [Зверев, 1995] нами предложено несколько индексов экологического согласия (ИС). Практика показала, что наиболее востребованным и интерпретируемым оказался интервальный ИС, наследующий идею известной из сравнительной флористики меры сходства П. Жаккара [Jaccard, 1901]. Расчетная формула была опубликована [Зверев, 2011], а вычисление этого ИС реализовано в модуле экологического анализа системы IBIS:

$$C_{\text{int}} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=i+1}^n I_{ij} / (A_i + A_j - I_{ij})}{(M^2 - M) / 2}, \quad (6)$$

где C_{int} – значение интервального индекса согласия; M – число видов в таксономическом списке, имеющих статусы по выбранному фактору (число видов-индикаторов); A_i и A_j – амплитуды (число ступеней или градаций, занимаемых видом на градиенте фактора) i -го и j -го вида соответственно; I_{ij} – интервал перекрытия амплитуд i -го и j -го вида (в ступенях или градациях).

Таким образом, интервальный ИС – это средняя мера сходства между всеми таксонами-индикаторами в списке, атрибутами которых выступают занимаемые ими отрезки градиента экологического фактора.

Как было показано выше, ступени в амплитудных фитоиндикационных шкалах не являются точками, а соответствуют единичному интервалу – ненулевому отрезку на градиенте фактора. Если один вид имеет амплитуду от 2-й до 7-й ступени, а второй от 7-й до 11-й – это означает, что интервал их перекрытия равен 1-й ступени. Интервальный ИС имеет пределы варьирования от 0 до 1. Нулевое значение означает ситуа-

цию, когда все растения в описании не имеют перекрытий со всеми. Очевидно, что такое экстремальное значение в теории возможно только для очень маловидовых сообществ. Максимального значения данный ИС достигает при полном совпадении амплитуд толерантности всех таксонов. Интервальный ИС может быть представлен в иных модификациях, если вместо меры сходства Жаккара использовать другие бинарные индексы сходства.

Ясно, что интервальный ИС не подходит для оценки экологической гомогенности растительных сообществ в случае использования оптимумных фитоиндикационных шкал. Для таких шкал предлагается оптимумный (точечный) ИС:

$$C_{\text{opt}} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=i+1}^n |O_i - O_j|}{(k-1)(M^2 - M) / 2}, \quad (7)$$

где C_{opt} – значение точечного индекса согласия; M – число видов в таксономическом списке, имеющих статусы по выбранному фактору (число видов-индикаторов); k – число градаций (ступеней, индикаторных групп) в шкале; O_i и O_j – значение оптимума (номер индикаторной группы) i -го и j -го вида соответственно.

Таким образом, оптимумный ИС – это средняя мера относительной удаленности оптимумных статусов всех таксонов в списке, она подходит для любых типов экологических шкал. Он имеет такие же пределы варьирования, что и интервальный ИС – 0...1. Однако в ноль он обращается лишь в одном крайнем случае, когда в списке есть только два таксона, и они занимают крайние положения на градиенте фактора, а максимального значения ИС достигает в случае совпадения оптимумов всех индикаторов.

Низкие значения индексов экологического согласия, так же как и крайние случаи, – “разрывы” общего экологического градиента растительного сообщества (явление “экологического конфликта”, описанное выше), могут быть объяснены несколькими причинами, которые следует объединить в две группы:

«Экзогенные» причины, не связанные с особенностями конкретного фитоценоза:

– низкое качество (ошибки) самой фитоиндикационной шкалы: неправильное определе-

ние пределов толерантности, чаще всего заужение экологических амплитуд вследствие недостаточной репрезентативности модельной выборки описаний растительности – не все экотопы были охвачены достаточным числом описаний;

– смещение оптимумов и изменение амплитуд толерантности для части растений – проявление регионального эффекта (географический и климатический сдвиг) при использовании шкал, разработанных для иной модельной территории, часто за счет выхода на передний план в новых условиях одного лимитирующего фактора (принцип ограничивающих факторов Либиха – Блэкмана – Шелфорда), примером может служить явление “физиологической сухости” в тундровой зоне;

– методические ошибки при описании растительности, влияние индивидуальных особенностей отдельных исследователей;

– ошибки таксономической атрибуции и синхронизации: под одинаковыми названиями в шкалах и описаниях выступают различные таксоны (обычно небрежная выверка синонимии при использовании шкал, разработанных для иных территорий, распространение характеристик типового подвида на иные подвиды и т. д.).

«Эндогенные» причины, отражающие свойства конкретного фитоценоза:

– комплексное высокогетерогенное растительное сообщество (например, кочкарные болота), другие проявления вертикальной структуры, когда индикаторы из разных ярусов находятся в резко отличающихся условиях по индицируемому фактору;

– проявление сезонной динамики экологического фактора (например, фактор освещенности в листопадных лесах в весенний и летний периоды);

– фитоценоз находится в состоянии активной сукцессии (например, послепожарная демутация), другие проявления долговременной динамики;

– высокая степень нарушенности экотопа, как следствие, заняты не все экологические ниши, значительно участие пионерных или случайных видов;

– в сообществе велика роль мхов и лишайников, механизм воздействия исследуемого фактора на которые и, как следствие,

их реакция отличаются от таковых у высших растений [Ellenberg et al., 1991; Ewald, 2009; Landolt et al., 2010].

Приведенный список возможных причин, конечно, не является исчерпывающим. Стоит заметить, что чаще всего одновременно будут иметь место несколько возможных объяснений снижения индексов согласия.

Применение ИС может быть перспективным в качестве уточняющего параметра для целей классификации и ординации растительности, изучении структуры и динамики растительных сообществ.

Сравнительный анализ расчета фитоиндикационных характеристик различными методами

Иллюстративным материалом послужили 29 полных геоботанических описаний, разделенных на два примера – в каждом по два массива, представляющих ассоциации, которые попарно можно условно отнести к разнонаправленным сукцессионным стадиям одного типа растительности (табл. 1).

Пример 1. Представлена растительность заброшенных сельскохозяйственных угодий

Т а б л и ц а 1

Дескриптивные и фитоиндикационные характеристики растительности по фактору увлажнения: уровень фитоценозов

	RNO	SPE	IR	IND	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	CI	CO
Пример 1: <i>Tanacetum vulgare</i> – <i>Hieracium onegense</i> (A1x) vs <i>Carex pallescens</i> – <i>Betula pendula</i> (A2x)													
	A11	66	0,848	56	65,071	64,083	64,343	63,734	63,875	61,0	64,0	0,575	0,902
	A12	50	0,840	42	64,393	63,292	68,123	67,339	64,000	62,0	67,0	0,538	0,898
	A13	77	0,821	64	64,898	63,805	66,051	65,005	63,100	61,0	66,0	0,585	0,907
	A14	75	0,840	63	64,460	63,999	64,953	64,731	65,000	61,0	66,0	0,566	0,902
	A15	75	0,868	66	63,720	63,020	63,185	62,553	64,200	62,0	68,0	0,533	0,903
Среднее			0,843		64,509	63,640	65,331	64,673	64,035	61,400	66,200	0,560	0,903
	A21	47	0,745	35	68,357	68,149	69,766	69,684	69,167	68,0	68,0	0,602	0,915
	A22	44	0,750	33	66,833	66,417	69,662	69,484	66,875	63,0	69,0	0,543	0,916
	A23	49	0,714	35	64,571	64,060	69,440	69,061	65,125	63,0	68,0	0,583	0,933
	A24	36	0,694	25	66,120	65,155	69,720	69,471	67,125	63,0	69,5	0,560	0,929
	A25	44	0,778	35	66,171	65,700	69,549	69,164	66,500	63,0	69,0	0,544	0,913
	A26	40	0,825	33	68,606	68,648	69,867	69,847	69,750	65,5	71,0	0,570	0,921
Среднее			0,751		66,777	66,355	69,667	69,452	67,424	64,250	69,083	0,567	0,921
Дельта					2,268	2,715	4,336	4,779	3,389	2,850	2,883	0,007	0,019
Пример 2: <i>Stachyo sylvaticae</i> – <i>Tilietum cordatae</i> (F1x) vs <i>Lactuca serriola</i> – <i>Aegopodium podagraria</i> (F2x)													
	F11	24	0,833	20	71,600	71,522	70,348	70,076	73,333	71,0	71,0	0,577	0,931
	F12	30	0,833	25	72,260	71,942	70,718	70,582	72,500	72,0	72,0	0,564	0,937
	F13	30	0,833	25	72,060	72,325	70,675	70,604	74,000	71,0	71,0	0,572	0,936
	F14	26	0,923	24	71,063	71,146	70,498	70,300	74,500	74,0	74,0	0,647	0,950
	F15	26	0,815	22	70,000	70,333	70,238	70,052	73,167	71,0	71,0	0,640	0,961
	F16	29	0,867	26	71,250	71,734	70,389	70,220	75,667	75,5	75,5	0,645	0,949
	F17	29	0,793	23	70,870	70,799	70,512	70,291	73,333	70,0	70,0	0,627	0,952
	F18	30	0,833	25	70,320	70,709	71,373	71,249	71,500	71,0	71,0	0,547	0,941
Среднее			0,841		71,178	71,314	70,594	70,422	73,500	71,938	71,938	0,602	0,944
	F21	53	0,830	44	63,830	65,737	58,574	62,676	67,400	68,5	66,5	0,504	0,902
	F22	59	0,867	52	66,327	68,011	66,576	68,673	70,333	70,0	70,0	0,526	0,902
	F23	70	0,814	57	66,202	67,507	64,140	66,046	69,750	69,0	70,0	0,542	0,916
	F24	63	0,873	55	64,973	66,567	61,336	64,812	68,400	68,5	70,0	0,520	0,899
	F25	62	0,810	51	65,794	67,314	62,395	65,835	69,600	69,0	70,0	0,508	0,902
	F26	69	0,829	58	65,905	67,214	68,319	69,802	69,400	69,0	69,0	0,538	0,914
	F27	61	0,820	50	65,970	67,056	67,224	69,260	68,400	69,0	68,0	0,533	0,905
	F28	62	0,810	51	64,745	66,483	58,637	62,135	69,500	69,0	71,0	0,530	0,907
	F29	67	0,868	59	65,898	66,846	66,918	68,509	69,100	71,0	68,0	0,534	0,911
	F20	64	0,797	51	66,657	68,011	67,460	68,623	70,000	71,0	69,0	0,514	0,908
Среднее			0,832		65,630	67,075	64,158	66,637	69,188	69,400	69,150	0,525	0,907
Дельта					-5,548	-4,239	-6,436	-3,785	-4,312	-2,537	-2,787	-0,077	-0,038

Примечание. RNO – порядковый номер геоботанического описания; SPE – число таксонов в описании; IR – доля таксонов-индикаторов от числа таксонов; IND – число таксонов-индикаторов; S1–S7 – средние статусы в градациях шкалы, рассчитанные семью способами (пояснения в тексте); CI – интервальный индекс экологического согласия; CO – оптимумный индекс экологического согласия.

Башкирского Предуралья [Широких и др., 2017]. Массив А1, 5 описаний: базальное сообщество *Tanacetum vulgare* – *Hieracium onegense* [Artemisietalia / Origanetalia vulgaris]. Массив А2, 6 описаний: базальное сообщество *Carex pallescens* – *Betula pendula* [Fagetalia sylvaticae]. Отнесение первого базального сообщества сразу к двум высшим единицам обусловлено переходным характером участка в соответствии с дедуктивным методом К. Корейску, S. Hejný [1974], это же замечание актуально для второго примера. Массив А1 представляет открытые (луговые) многовидовые (среднее число видов в описании – 68,6, объем ценофлоры – 113 видов) сообщества, которые при отсутствии антропогенного воздействия активно зарастают древесным и формируют маловидовые (среднее число видов в описании – 43,3, объем ценофлоры – 87 видов) сообщества (массив А2) с доминированием березы, в которых травяной покров сильно разрежен в результате значительного затенения древесным пологом.

Пример 2. Представлена противоположная фитоценотическая ситуация в широколиственных лесах низкогорной части западного макросклона Южного Урала [Мартыненко и др., 2016]. Массив F1, 8 описаний: коренной смешанный широколиственный лес асс. *Stachyo sylvaticae* – *Tilietum cordatae*. Массив F2, 10 описаний: базальное сообщество *Lactuca serriola* – *Aegopodium podagraria* [Artemisietalia / Fagetalia]. Сообщества, входящие во второй массив (F2), формируются примерно через три года после рубки широколиственного ко-

ренного леса (F1) в летний период и представляют одну из стадий восстановительной сукцессии при сильном нарушении почвенного покрова. При этом происходит значительное обогащение синантропными видами, которые занимают освободившиеся регенерационные ниши. Среднее число видов в сообществах резко увеличивается с 28 до 63, а объем ценофлоры вырастает с 50 до 123 видов.

При сукцессионных изменениях, которые иллюстрируют эти примеры, закономерным образом должно меняться напряжение как минимум нескольких абиотических факторов, в том числе и режим увлажнения. Для иллюстрации мы выбрали амплитудно-оптимальную шкалу увлажнения [Раменский и др., 1956], которая позволяет произвести расчет всех семи вариантов вычисления среднего статуса и обоих индексов экологического согласия. Высокая доля таксонов-индикаторов в описаниях (75–84 %) и ценофлорах (79–86 %), а также территориальная совместимость шкал и районов исследования делают такой выбор оправданным. Выбор многоградационной (120 ступеней) шкалы удобен еще и тем, что все изменения в средних статусах режимов увлажнения между массивами (дельта), выраженные в таблицах в степенях, близки к таковым в процентах, что делает оценку сдвигов более наглядной. Актуальная для массивов с древесным пологом А2 и F1 редукция вертикальных ярусов выполнена перед проведением фитоиндикационного анализа, результаты которого представлены для сообществ в табл. 1, для ценофлор – в табл. 2. Стандартные ошиб-

Т а б л и ц а 2

Дескриптивные и фитоиндикационные характеристики растительности по фактору увлажнения: уровень ценофлор

	CNO	RELS	SPE	IR	IND	S3-F	S3-C	S3-A	CI	CO
Пример 1: <i>Tanacetum vulgare</i> – <i>Hieracium onegense</i> (A1) vs <i>Carex pallescens</i> – <i>Betula pendula</i> (A2)										
	A1	5	113	0,841	95	64,497	65,252	64,698	0,539	0,904
	A2	6	87	0,793	69	66,791	69,679	67,945	0,552	0,915
Дельта						2,294	4,427	3,247	0,013	0,011
Пример 2: <i>Stachyo sylvaticae</i> – <i>Tilietum cordatae</i> (F1) vs <i>Lactuca serriola</i> – <i>Aegopodium podagraria</i> (F2)										
	F1	8	50	0,860	43	71,189	70,508	70,389	0,559	0,938
	F2	10	123	0,789	97	65,664	64,208	64,911	0,504	0,907
Дельта						-5,526	-6,300	-5,478	-0,056	-0,031

П р и м е ч а н и е. CNO – порядковый номер ценофлоры; RELS – число описаний в ценофлоре; SPE – число таксонов в ценофлоре; IR – доля таксонов-индикаторов от общего списка таксонов; IND – число таксонов-индикаторов; S3-F, S3-C, S3-A – средние статусы в градациях шкалы, рассчитанные методом среднего, взвешенного встречаемостью (S3-F), средним покрытием (S3-C), активностью (S3-A) таксонов; CI – интервальный индекс экологического согласия; CO – оптимальный индекс экологического согласия.

ки средних значений (см. табл. 1) не указаны, поскольку выборки представлены полностью.

ОБСУЖДЕНИЕ

Шкалы Л. Г. Раменского разрабатывались, прежде всего, для экологической оценки кормовых угодий, поэтому классификация режимов увлажнения выполнена для луговых сообществ. По этой классификации практически все усредненные СС и большинство СС отдельных описаний попадают в режим влажно-лугового увлажнения [Раменский и др., 1956]. Основная тенденция, которая ожидалась в связи с изменениями в древесном ярусе (увеличение СС по увлажнению в первой паре А1–А2 и уменьшение во второй F1–F2), оказалась вполне выразительной. Однако при этом различия (дельты) в средних значениях по массивам описаний значительны в зависимости от выбранного метода расчета СС.

Наименее стабильно ведут себя два близких структурных метода – **S6** и **S7**. При этом наибольшие различия между ними получаются для богатых видами сообществ массива А1. Анализ индивидуальных экологических спектров этих описаний неизменно выявляет наличие широкого асимметричного экологического разрыва в амплитудах толерантности, причем “ответственны” за это стабильно несколько видов индикаторов, сильно смещенных по шкале увлажнения в “сухую” часть градиента относительно иных видов. Большее перекрытие амплитуд при этом наблюдается в правой от разрыва части градиента, что и результируется в такое заметное превышение статусов по **S7** над **S6** для этих сообществ, тогда как в других массивах эти два метода показывают весьма согласованные результаты.

В первом примере различия между усредняющими (**S1–S4**) методами не столь велики, наибольшую дельту показывает **S4** – двойное взвешивание оказалось однонаправленным для процесса зарастания. Близкие значения СС получаются и при использовании метода табличных ограничений (**S5**). Во втором примере максимальное уменьшение СС по увлажнению показал метод **S3**, тогда как **S2** не приводил к столь резким изменениям СС: очевидно, относительно сухолюбивые виды, занимающие освободившиеся ниши после вырубki леса, обладали довольно широкими амплитудами,

что позволяло более влаголюбивым стенотопным видам “уравновешивать” их индикаторное влияние.

Изменения средних индексов согласия также укладываются в представление о характере произошедших изменений: для примера 1 регистрируется незначительное увеличение экологической гомогенности при зарастании луговых ценозов, для примера 2 – значительно более существенное уменьшение ИС после серьезных нарушений, связанных с рубкой леса. При этом большую чувствительность в первом случае проявляет оптимумный ИС, тогда как во втором – интервальный ИС. Для второго примера это подтверждается и на уровне ценофлор. Вероятно, такие различия вызваны более активным участием в зарастании вырубok синантропных видов с достаточно широкими и асимметричными относительно оптимумов амплитудами толерантности, что характерно именно для амплитудно-оптимумного формата шкал, при котором оптимумный статус у таксонов далеко не всегда совпадает с медианой по наиболее широкой амплитуде минимального обилия-покрытия.

Для установления различия на уровне ценофлор между СС в зависимости от использованного весового параметра таксонов (встречаемости – **S3-F**, среднего покрытия – **S3-C** и активности – **S3-A**) взвешивание таксонов индексами толерантности было отключено, чтобы проявился именно эффект влияния одного из трех весовых показателей. В первом примере изменения характеристик растительности между массивами А1 и А2 менее контрастны и относительно сбалансированы, поэтому “компромиссный” показатель активности приводит к промежуточным значениям СС между таковыми при взвешивании встречаемостью и средними покрытиями. Во втором примере такой же характер взаимоотношения между весовыми параметрами отмечен для массива F2, тогда как для коренного леса (F1) именно использование активности дает крайнее, наиболее “сухое” значение СС. Объяснение этому можно найти, проанализировав головную часть видового спектра этой ценофлоры. Будра (*Glechoma hederacea* L.: оптимумный статус по увлажнению: 64; весовые показатели (встречаемость, среднее покрытие и активность в %): 100,0; 1,125; 10,607) обходит по активности более влаголюбивую

и обильную, но менее константную лещину (*Corylus avellana* L.: 69; 62,5; 2,24; 9,35) – разница в ранжированном по активности спектре ценофлоры между этими видами составляет 4 позиции, что и приводит к показательному значению СС по увлажнению.

В табл. 1 и 2 не попали результаты первичного анализа, который был выполнен в экологическом модуле IBIS с настройками по умолчанию, подразумевающими использование всех таксонов-индикаторов, по которым в шкалах есть данные. Очевидное отклонение первоначальных результатов от ожидаемых во втором (“лесном”) примере для методов **S2, S4, S6** заставило критически проверить состав ценофлоры. Один из видов – колокольчик широколистный (*Campanula latifolia* L.) – имел маркер неполноты данных, но участвовал наравне с остальными видами в процессе фитоиндикации. Этот колокольчик примечателен тем, что по шкале увлажнения Л. Г. Раменского имеет единственную (для умеренного обилия) амплитуду с 55 по 56 ступень, что превращает его в экстремальный псевдостенотоп. СС по увлажнению по методам, использующим взвешивание индексом толерантности, неоправданно занижались для 7 описаний, в состав которых входил *Campanula latifolia*, и снижение это доходило до 5 и более ступеней! Ошибка в расчетах была бы еще более драматичной, если бы этот вид был в этих ценозах одновременно и обилён. Для примера, в шкалах Д. Н. Цыганова [1983] для этой же территории экологическая амплитуда *Campanula latifolia* занимает 26 % полного градиента увлажнения. Известно, что шкалы в системе Л. Г. Раменского не носят законченного характера, работа по ним была прервана уходом из жизни самого автора, и для многих таксонов не хватило материала для уверенной оценки их экологических предпочтений. Неполнота данных по шкале увлажнения относительно невелика – 7,63 % индикаторов имеют лишь предварительно определенные статусы или открытые амплитуды (отсутствие ограничивающего статуса). Аналогичный показатель шкалы аллювиальности составляет 90,52 %, что при малом числе таксонов-индикаторов делает ее просто неработоспособной. Этому примеру было уделено столько места, чтобы привлечь внимание к ошибкам, которые могут возник-

нуть при массовой фитоиндикационной обработке в условиях не критичного отношения к списку таксонов-индикаторов. А возможности компьютерных программ по обработке огромных массивов описаний могут только усугубить эту проблему.

Все прочие выводы из экспонированного материала заинтересованный читатель может сделать самостоятельно, обратившись к работам-источникам: в обеих публикациях есть синоптические таблицы, для первого примера доступны и таблицы описаний сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Адекватные характеру данных выбор метода и единообразное вычисление средних фитоиндикационных статусов для массива геоботанических описаний или флор составляют необходимый, но лишь начальный этап для проведения серии дальнейших аналитических обработок материала. В качестве суррогатных абиотических переменных средние статусы можно использовать для многомерного анализа ботанических данных, а индивидуальные статусы таксонов могут служить основой для генерализации сводных таблиц [Зверев, 2012а]. В числе возможных задач, которые решаются с применением фитоиндикационных характеристик, перечислим следующие:

- расчет экологических корреляций между шириной экологических амплитуд таксонов-индикаторов и их встречаемостью, средним покрытием и активностью в массивах описаний;
- создание экологических спектров сообществ и флор по шкалам любого типа;
- расчет вероятностных экологических профилей сообществ и флор по шкалам амплитудного формата [Зверев, 2012б];
- построение эколограмм (радарных схем) для визуализации многомерных экологических ареалов как отдельных таксонов различного ранга [Шурупова и др., 2017; Щеголева, Зверев, 2019], так и сообществ или флор любого характера и масштаба;
- вычисление экологических расстояний между таксономическими списками, в том числе в многофакторном экологическом пространстве;
- выполнение иерархического или неиерархического кластерного анализа на основе

экологических параметров, применение экологических расстояний в задачах классификации растительности [Зверев, 2012б];

– проведение опосредованной ординации сообществ и флор по их экологическим параметрам, в том числе двумерной ординации с возможным построением изоплет;

– использование для целей ординации комбинированных экологических параметров на основе нескольких экологических факторов;

– применение регрессионного анализа для не прямой оценки напряженности одного экологического фактора по другим факторам (например, оценка нарушенности местообитаний по факторам увлажнения, трофности, освещенности);

– накопление фитоиндикационных статусов в больших базах данных геоботанических описаний для коррекции и регионализации существующих экологических шкал.

Эффективное выполнение всех перечисленных задач невозможно без использования современных информационных систем, обладающих как средствами менеджмента данных о растительном покрове, так и аналитических инструментов для применения фитоиндикационных шкал.

Выражаю искреннюю благодарность П. С. Широких и В. Б. Мартыненко (Уфимский институт биологии УФИЦ РАН, г. Уфа), предоставившим свои геоботанические материалы в формате системы IBIS для иллюстрации фитоиндикационных методов обработки данных, а также Н. Н. Лацинскому (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск) за внимательное и критическое прочтение рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Бузук Г. Н., Созинов О. В. Фитоиндикация: применение регрессионного анализа // *Вестн. фармации*. 2007. № 3. С. 44–54.

Булохов А. Д. Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск: Изд-во БГУ, 2004. 245 с.

Викторов С. В., Ремезова Г. Л. Индикационная геоботаника: учеб. пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. 168 с.

Викторов С. В., Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д. Введение в индикационную геоботанику. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. 227 с.

Дідух Я. П., Плюта П. Г. Фітоіндикація екологічних факторів. Київ: Наук. думка, 1994. 280 с.

Жукова Л. А. Методология и методика определения экологической валентности, стенозврибионтности видов растений // *Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар*, 2004. Ч. 1. С. 75–76.

Зверев А. А. Применение коэффициентов экологического согласия в численных методах исследования растительного покрова // *Проблемы изучения растительного покрова Сибири: тез. докл. Томск: Изд-во Том. ун-та*, 1995. С. 233–235.

Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.

Зверев А. А. Использование индексов согласия при экологическом анализе растительности // *Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: материалы V Всерос. конф. Чтения памяти Л. М. Черепнина*. Т. 2. Красноярск, 2011. С. 311–318.

Зверев А. А. Использование классов эквивалентности и фактор-множеств в анализе ботанических данных // *Сиб. экол. журн.* 2012а. № 2. С. 221–230. [Zverev A. A. Use of equivalence classes and factor sets in the analysis of botanical data // *Contemporary Problems of Ecology*. 2012. Vol. 5, N 2. P. 165–173. DOI: 10.1134/S 1995425512020163]

Зверев А. А. Сравнительный анализ растительности с использованием фитоиндикационных шкал // *Актуальные проблемы геоботаники: сборник статей и лекций IV Всерос. шк.-конф.* [Науч. электрон. издание]. Уфа: МедиаПринт, 2012б. С. 25–46.

Зубкова Е. В., Ханина Л. Г., Грохлина Т. И., Дорогова Ю. А. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: учеб. пособие. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т; Пушчинский гос. ун-т., 2008. 96 с.

Клещева Е. А. Использование экологических шкал для индикации современного состояния лесных сообществ // *Экология*. 2007. № 2. С. 104–110. [Kleshcheva E. A. The use of ecological scales for indication of the current state of forest communities // *Russian Journal of Ecology*. 2007. N 38. P. 94–100. DOI: 10.1134/S 1067413607020051]

Королюк А. Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // *Ботанические исследования Сибири и Казахстана: сб. науч. тр. Вып. 12 / под ред. А. Н. Куприянова. Барнаул; Кемерово: КРЭОО “Ирбис”, 2006. С. 3–28.*

Королюк А. Ю. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // *Актуальные проблемы геоботаники. Лекции. Петрозаводск: КарНЦ РАН*, 2007. С. 177–197.

Куприянов А. Н., Казьмина С. С., Зверев А. А. Изменение флористического состава растительных сообществ Караканского хребта вблизи угольных разрезов // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 2018. № 43. С. 66–88. DOI: 10.17223/19988591/43/4

Мальшев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // *Ботан. журн.* 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1588.

Мартыненко В. Б., Широких П. С., Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Баишева Э. З., Мулдашев А. А. Синтаксономический анализ влияния инициальной стадии на вторичную автогенную сукцессию широколиственного леса // *Журн. общ. биологии*. 2016. Т. 77, № 4. С. 303–313.

Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М.: ВНИИК им. В. Р. Вильямса, 1974. 246 с.

Ниценко А. А. [рецензия]: Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. Экологическая

- оценка кормовых угодий по растительному покрову // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 7. С. 1110–1114.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. 335 с.
- Раменский Л. Г., Паценкин И. И., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Селедец В. П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 245 с.
- Телятников М. Ю. Сравнительный анализ локальных флор северо-западной части плато Путорана // Сиб. экол. журн. 2010. № 6. С. 919–928. [Telyatnikov M. Yu. Comparative analysis of local floras of the northwest part of Putorana Plateau // Contemporary Problems of Ecology. 2010. Vol. 17, N 6. P. 919–928].
- Троева Е. И., Зверев А. А., Королюк А. Ю., Черосов М. М. Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии / Флора Якутии: географические и экологические аспекты / под ред. А. А. Егоровой. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2010. С. 114–150.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
- Чепинова В. В., Росбах С. А. Активность различных видов водной флоры Иркутско-Черемховской равнины // География и природ. ресурсы. 2008. № 1. С. 97–104.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Широких П. С., Мартыненко В. Б., Зверев А. А., Бикбаев И. Г., Ибрагимов И. И., Бикбаева Г. Г., Каримова Л. Д., Баишева Э. З. Растительность заброшенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2017. № 37. С. 66–104. DOI: 10.17223/19988591/37/5
- Шурупова М. Н., Зверев А. А., Гуреева И. И. Экологические ареалы и типы редкости на Кузнецком Алатау некоторых видов *Saussurea* DC. // Сиб. экол. журн. 2017. № 1. С. 33–43. [Shurupova M. N., Zverev A. A., Gureyeva I. I. Ecological ranges and types of rarity in the Kuznetsk Alatau of some *Saussurea* DC. species // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N 1. P. 28–37. DOI: 10.1134/S1995425517010103].
- Шеголева Н. В., Зверев А. А. Особенности экологического ареала лютиков (*Ranunculus*) Сибири // Итоги и перспективы геоботанических исследований в Сибири: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2019. С. 124–125.
- Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова [и др.]; под общ. ред. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. гос. ун-та, 2010. 368 с.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. 235 с.
- BIOLFLORE – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland / (Eds.) S. Klotz, I. Kühn, W. Durka // Schriftenreihe für Vegetationskunde. Vol. 38. Bonn: Bundesamt für Naturschutz, 2002. 334 p.
- Chytrý M., Tichý L., Dřevojan P., Sádlo J., Zelený D. Ellenberg-type indicator values for the Czech flora // Preslia. 2018. Vol. 90, N 2. P. 83–103. DOI: 10.23855/preslia.2018.083
- Didukh Ya. P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentre, 2011. 176 p.
- Diekmann M. Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests of the Boreo-nemoral zone in Sweden // Ecography. 1995. Vol. 18, N 2. P. 178–189. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1995.tb00339.x
- Diekmann M. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review // Basic and Appl. Ecol. 2003. Vol. 4, N 6. P. 493–506. DOI: 10.1078/1439-1791-00185
- Diekmann M., Lawesson J. E. Shifts in ecological behaviour of herbaceous forest species along a transect from northern central to North Europe // Folia Geobotanica. 1999. Vol. 34, N 1. P. 127–141. DOI: 10.1007/BF02803080
- Dierschke H. Pflanzensoziologie – Grundlagen und Methoden. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1994. 683 S.
- Ecological Flora of the British Isles / Eds. A. H. Fitter, H. J. Peat. 2019. [Электрон. ресурс]. URL: <http://www.ecoflora.co.uk> (дата обращения: 05.01.2020).
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas // Scripta Geobotanica. 1974. Vol. 9. 97 p.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. Göttingen: Verlag Erich Goltze GmbH & Co, 1991. Vol. 18. 248 p.
- Ewald J. Epigeic bryophytes do not improve bioindication by Ellenberg values in mountain forests // Basic and Appl. Ecol. 2009. Vol. 10, N 5. P. 420–426. DOI: 10.1016/j.baae.2008.09.003
- Fitter A. H., Peat H. J. The Ecological Flora Database // J. Ecol. 1994. Vol. 82, N 2. P. 415–425. DOI: 10.2307/2261309
- FloraWeb. Bundesamtes für Naturschutz. 2019. [Электрон. ресурс]. URL: <http://floraweb.de> (дата обращения: 28.12.2019).
- Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle: Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, 1990. 167 S.
- Hennekens S. M., Schaminée J. H. J. Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data // J. Veget. Sci. 2001. Vol. 12, N 4. P. 589–591. DOI: 10.2307/3237010
- Hill M. O., Mountford J. O., Roy D. B., Bunce R. G. H. Ellenberg's indicator values for British Plants. ECOFACT Vol. 2, Technical annex. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology, 1999. 47 p.
- Hill M. O., Preston C. D., Bosanquet S. D. S., Roy D. B. BRYOATT Attributes of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts. Huntingdon: NERC Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales, 2007. 88 p.
- Hill M. O., Roy D. B., Mountford J. O., Bunce R. G. H. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach // J. Appl. Ecol. 2000. Vol. 37, N 1. P. 3–15. DOI: 10.1046/j.1365-2664.2000.00466.x
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Checklist of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130.

- Jaccard P. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines // Bull. de la Societé Vaudoise des Sciences Naturelles. 1901. Vol. 37. P. 241–272.
- Kattge J., Bonisch G., Diaz S., Lavorel S., Prentice I. C., Wirth C. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access // Global Change Biol. 2020. Vol. 26, N 1. P. 119–188. DOI: 10.1111/gcb.14904
- Kopečky K., Hejný S. A new approach to the classifications of anthropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. Vol. 29, N 1. P. 17–20. DOI: 10.1007/BF02390892
- Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich. 1977. Bd. 64. S. 1–208.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., et al. Flora Indicativa: Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern, Stuttgart, Wien: Haupt Verlag, 2010. 376 S. DOI: 10.1111/j.1095–8339.2011.01168.x
- Nikolić T. Flora Croatica Database. Zagreb: University of Zagreb, Faculty of Science, Department of Botany, 2018. [Электронный ресурс]. URL: <http://hirc.botanic.hr/fcd> (дата обращения: 05.01.2020).
- Pignatti S., Menegoni P., Pietrosanti S. Valori di bioindicazione delle piante vascolari della Flora d'Italia (Bio-indicator values of vascular plants in the flora of Italy) // Braun-Blanquetia. 2005. Vol. 39. P. 1–97.
- Pladias – Database of the Czech Flora and Vegetation. 2019. [Электрон. ресурс]. URL: <http://www.pladias.cz> (дата обращения: 30.12.2019).
- Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // J. Veget. Sci. 2002. Vol. 13, N 3. P. 451–453. DOI: 10.1111/j.1654–1103.2002.tb02069.x
- Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Rożański W., Szeląg Z., Wolek J., Korzeniak U. Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naczyniowych Polski (Ecological indicator values of vascular plants of Poland). Ser. Biodiversity of Poland. Vol. 2 / Ed. Z. Mirek. Kraków: W. Szafer Institute of Botany, 2002. 183 p.
- Zonneveld I. S. Principles of bio-indication // Environmental Monitoring and Assessment. 1983. Vol. 3, N 3–4. P. 207–217.

Methodological aspects of indicator values use in biodiversity analysis

A. A. ZVEREV

*National Research Tomsk State University
634050, Tomsk, Lenin ave., 36*

*Central Siberian Botanical Garden of SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: ibiss@rambler.ru*

Indicator values are becoming an increasingly popular tool in basic and applied botanical research: about 55 author's phytoindication systems are known, including about 200 optimal and range scales for various environmental factors. This paper describes seven methods for calculating the phytoindication optimum of taxonomical list: structural methods and averaging methods with weighting by indicators of taxon's participation (cover, frequency, activity) and the degree of ecological tolerance amplitude width. Optimum and interval indices of ecological consensus are proposed for a quantitative assessment of the level of ecological homogeneity of plant communities and floras. A critical comparison and assessment of the distinguishing ability of the described methods of environmental calculation and consensus indices was carried out in the environmental analysis module of the IBIS 7.2 botanical information system using vegetation data from Bashkiria and the Southern Urals at the level of phytocoenoses assigned to 4 communities and their coenofloras. The possible directions of further use of the results of indicator value analysis in phytocoenology and floristics are described.

Key words: indicator value analysis, biodiversity, indicator values, IBIS information system, weighted averaging, environmental consensus index.