

ЭКОТОПОЛОГИЧЕСКАЯ АССОЦИИРОВАННОСТЬ ВИДОВ: ПОДХОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

© 2012 Т.В. Рогова, В.Е. Прохоров, Б.Р. Шагиев, Г.А. Шайхутдинова

Казанский (Приволжский) федеральный университет

Поступила 15.03.2012

В данной статье рассмотрены теоретические концепции и методические подходы изучения ассоциированности видов в экологическом пространстве.

Ключевые слова: *экотопологическая ассоциированность, видовое разнообразие, пул видов.*

Общеизвестным экологическим и географическим фактом является закономерное распределение видов и образованных ими сообществ в соответствии с выраженностью комплекса факторов среды, обеспечивающих возможность их существования. Континуальное распределение видовых популяций по градиентам среды определяет формирование как флористических, так и ценотических территориальных комплексов, соответствующих определенному типу местообитания, которое может быть охарактеризовано комплексом экологических факторов в нем проявляющихся [1]. Выявление флоры, как совокупности видов растений, произрастающих на определенной территории, и описание растительности, как совокупности растительных сообществ, – традиционные направления изучения растительного покрова, являющегося отражением условий среды и результатом экотопологической ассоциированности видов средой.

На макроуровне (в масштабе континентов, климатических зон) экотопологическая ассоциированность видов проявляется как в сходстве основных характеристик их ареалов, так и в формировании определенных типов сообществ. Результатом отбора видов средой, с одной стороны, становится образование флор (биот, биотических комплексов), соответствующих иерархии выделов биогеографического районирования. С другой стороны, ассоциированность видов находит отражение в зональном и высотно-поясном расчленении растительного покрова. Согласно биогеографическим концепциям, описывающим указанные закономерности пространственного распределения видов, совокупности ареалов и зональные типы растительных сообществ могут с определенной детальностью характеризоваться, выявляться пространственно и наноситься на карты для решения практических задач. Конечно как в том, так и в другом случае, континуальность проявления экологических факторов и индивидуальность отклика видов зачастую определяют нечеткость границ выделяемых фитоценозов за счет формирования размытых синператов при «упа-

ковке» ареалов и протяженных зональных экотопов, сглаживающих границы биомов. Но бесспорно то, что природные образования макроуровня, всецело являясь результатом отклика биоты на абиотические условия, наглядно демонстрируют ассоциированность видов в соответствующем масштабе.

Однако, ни ареалогические сведения, ни представления и знания о флоре, ни наличие полной классификационной системы растительных сообществ (даже для небольшой территории) не дают понимания механизмов ассоциированности видов. Соответственно при необходимости, например, восстановления нарушенного растительного покрова к состоянию потенциально возможного, сложно найти инструменты для проведения адресных практических мероприятий. В связи с этим актуальной становится задача выявления экотопологических закономерностей совместного сосуществования видов и формирования ценотических территориальных комплексов на локальном и ландшафтном уровне (ландшафтов и составляющих их морфологических единиц ранга урочищ).

Существует большое количество теорий, опирающихся на знания о локальных и региональных условиях существования видов, о биогеографических и исторических процессах, объясняющих характер распределения видового разнообразия [2-9 и др.]. Одной из популярных современных теорий является концепция пула видов. Понятие пула видов, предложенное Тейлором [10], учитывает видовой состав сообщества в зависимости от распространенности занятого местообитания в заданном регионе. В более общей форме гипотеза пула видов утверждает, что видовое богатство в крупном масштабе определяется количеством видов на следующем более высоком пространственном уровне. Такая структура получила название «пропорциональный отбор» [11], что означает, что локальное видовое богатство зависит от размера регионального пула видов и в меньшей степени от биотических отношений, наблюдаемых внутри местообитания. Следует отметить, что биотические отношения становятся более важными в более низких широтах, где видовое разнообразие выше [12].

Фактически, концепция пула видов является в большей степени дополнительной, нежели альтернативной теориям, основывающимся на процессах локального масштаба. Масштабные процессы, та-

Рогова Татьяна Владимировна, д.б.н., проф., зав. каф. общей экологии, E-mail: Tatiana.Rogova@ksu.ru; *Прохоров Вадим Евгеньевич*, к.б.н., доц. каф. общей экологии, E-mail: vadim.prokhorov@gmail.com; *Шагиев Булат Ринатович*, аспирант каф. общей экологии, E-mail: bulat_shagiev@mail.ru; *Шайхутдинова Галия Адхатовна*, к.б.н., доц. каф. общей экологии, E-mail: shga@ksu.ru

кие как видообразование, миграция и распространение видов, определяют, сколько видов потенциально могут войти в состав определенного растительного сообщества. Вхождение видов в состав сообщества определяется «фильтрованием», которое зависит от реакции видов на абиотические факторы и биотические отношения [13]. Таким образом, пул видов – это набор видов, которые способны сосуществовать при определенных экологических условиях и достигать определенного сообщества. Для оценки степени связи пула видов и видового разнообразия Пяртель [14] выделяет региональный, локальный и актуальный пул видов и предлагает методы по определению их размера.

Выявление механизмов отбора видов в условиях конкретного экотопа (по В.Б. Сочаве [15] на уровне фации) предполагает исследования на уровне отдельного фитоценоза, рассматриваемого как комплекс взаимодействующих ценопопуляций растений. Цобель [16], используя термин «пул сообщества», определяет его как совокупность всех видов, присутствующих в сообществе, включая банк семян тех видов, которые способны произрастать в потенциальном сообществе данного экотопа.

Интересным представляется подход зоологов. Кельт [17], исследуя сообщества мелких млекопитающих, выделяет общий пул видов (total species pool - "TSP"), который включает в себя все виды, встречающиеся на рассматриваемой территории, без учета особенностей их географического распространения и экотопических свойств; географический пул, являющийся подмножеством "TSP", содержит только те виды, у которых географическое распространение совпадает с фокальным экотопом. Пул видов экотопа является ещё одним подмножеством "TSP" и содержит только те виды, экологические свойства которых позволяют произрастать в условиях заданного экотопа. И, наконец, пересечение географического и экотопического пула видов формирует экологический пул видов (ecological species pool - "LSP").

Грайм [18], оценивая потенциальную роль пула видов в качестве фактора, регулирующего видовое разнообразие, выдвигает идею, что максимальное потенциальное видовое богатство определяется "резервуаром" подходящих видов, что является эквивалентным концепции пула видов [19].

Практическое использование пула видов важно для многих областей науки, и, в частности, для восстановительной экологии. Для данных целей необходимо знать, какие виды являются членами пула целевого сообщества, и как они могут его достичь.

Пул видов всегда относится к какому-либо целевому сообществу. Такое сообщество приурочено к определенному набору экологических условий, которые соответствуют реализованным нишам произрастающих видов [16]. Под целевым сообществом следует понимать любое растительное сообщество, способное сформироваться в определенных условиях конкретного экотопа, т.е. под воздей-

ствием набора экологических факторов, включая и факторы антропогенного воздействия.

В этой связи, используемое при обсуждении проблем сохранения биоразнообразия представление о ценофонде, как «фонде экосистем» конкретного региона (по А.А. Тишкову [20]) с позиции пула видов может рассматриваться как набор актуальных и потенциальных целевых сообществ, т.е. своего рода «пул сообществ», которые могут войти в состав местных ценологических территориальных комплексов и сформировать региональные сукцессионные системы. Отбор сообществ идет параллельно с отбором видов, а фильтрами служат все те же условия экотопа, как природные, так и антропогенные.

Учитывая, что виды с малым обилием чаще составляют как минимум половину пула видов сообщества, продолжающаяся фрагментация ландшафтов на урбанизированных территориях приобретает важное значение, не только для определенных редких видов, но и для видового разнообразия целых сообществ, а также разнообразия ценофонда. Исследования по фрагментации естественных ландшафтов и уменьшению числа и размеров популяций показывают, что размножение становится все более важным лимитирующим фактором для образования пула видов, особенно на региональном уровне [21].

Среди применяемых подходов для моделирования пула видов, способных потенциально произрастать в конкретном экотопе, можно выделить два направления. Первый из них заключается в проведении статистического анализа пространственного распределения каждого вида от различных факторов среды и выявлении соответствующих зависимостей. Основные недостатки такого подхода связаны со сложностью получения прямых данных о факторах среды и невозможностью учесть весь спектр действующих на популяции условий среды.

Другой подход, основанный на проведении вероятностной оценки видового состава сообществ, позволяет использовать в качестве предикторов совместно встречающиеся виды растений [22, 23]. При этом сами соседствующие виды являются индикаторами всего комплекса действующих факторов, в том числе биотических взаимодействий и исторических условий. Одним из подобных методов является алгоритм сглаживания данных Билса (Beals smoothing) [24-26]. Этот метод трансформации многомерных данных был специально разработан для фитосоциологических данных по встречаемости видов (присутствие/отсутствие видов на площадках), которые обычно содержат большое количество нулевых значений. Индекс был предложен в 1984 году Билсом [24] и был назван им «индексом социологической благоприятности», а для оценки пула видов его применил Эвальд [27].

Данный индекс оценивает вероятность встречи целевых видов на площадках на основе информации о совместной встречаемости с остальными ви-

дами [26]. Наряду с тем, что применение индекса решает проблему наличия описаний, по которым отсутствует информация о встречаемости части видов, Маккьюн [25] отмечает определенную эффективность метода при наличии «шума» в данных. Согласно теории экологических ниш Хатчинсона [28], виды встречаются в тех местообитаниях, где наблюдаются благоприятные для их произрастания условия окружающей среды. Однако могут быть исторические или физические факторы, которые ограничивают экологическую пригодность местообитания для произрастания видов. Ошибки при сборе данных, такие как неправильное определение видов или неполное описание видового разнообразия на площадке, могут также оказывать влияние на конечные данные [26]. Одним из главных преимуществ сглаживания Билса является то, что алгоритм «заполняет» пробелы в данных по встречаемости видов вероятностями, «сглаживая» таким образом, все неточности и восполняя исходные данные.

Индекс рассчитывается по формуле [27]:

$$b_{ij} = \frac{1}{S_i} \sum_k \frac{M_{jk}}{N_k}, \text{ где:}$$

b_{ij} – вероятность вида j встретиться на площадке i ;
 S_i – количество видов на площадке i ;

M_{jk} – количество совместных встреч видов j и k ;

N_k – количество встреч вида k на всех площадках.

В качестве исходных данных для построения вероятностной модели используются геоботанические описания, представленные в виде матрицы. На пересечениях строк и столбцов для присутствующих видов указывается «1», для отсутствующих – «0».

Обработка данных осуществляется с помощью пакета *Vegan* [29] в программной среде *R* [30], в котором есть функция расчёта сглаживания Билса. Особенностью метода является присвоение ненулевых вероятностей всем видам, включая и те, произрастание которых в конкретном экотопе практически невозможно. Калибровку модели и определение порога вероятности, при которой вид можно считать потенциально входящим в сообщество, можно провести с помощью анализа исходных данных. В качестве критериев для оценки можно использовать моду в распределении видов на площадках, либо асимптоту в кривой насыщения сообществ видами.

Проведённые исследования с использованием метода сглаживания на различных пространственных уровнях показали адекватность полученных результатов [31], что позволяет использовать его также и в целях создания модели пула видов для конкретных экотопов и сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Рогова Т. В.* Методологические основы простран-

ственно-временного анализа и моделирования биоразнообразия / Т. В. Рогова, А. А. Савельев, Г. А. Шайхутдинова // Учёные записки Казанского государственного университета. 2008. Т. 150, кн. 4, сер. естественные науки. С. 167-191.

2. *Tilman D.* Resource competition and community structure. Princeton: Princeton University Press, 1982. 296 p.

3. *Shmida A.* Biological determinants of species diversity / A. Shmida, M.V. Willson // *Journal of Biogeography*. 1985. № 12. P. 1-20.

4. *Ricklefs R.* Community diversity: relative roles of local and regional processes // *Science*. 1987. № 235. P. 167-171.

5. *Cornell H.V.* Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective / H.V. Cornell, J.H. Lawton // *Journal of animal ecology*. 1992. No.61. P. 1-12.

6. *Huston M.A.* Biological diversity: The coexistence of species in changing landscapes. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 681 p.

7. *Karlson R.H.* Scale dependent variation in local vs. regional effects on coral species richness / R.H. Karlson, H.V. Cornell // *Ecological Monographs*. 1998. № 68. P. 259-274.

8. *Butaye J.* The species pool concept applied to forests in a fragmented landscape: dispersal limitation versus habitat limitation / J. Butaye, H. Jacquemyn, O. Honnay, M. Hermy // *Journal of Vegetation Science*. 2001. No.13. P. 27-34.

9. *Zobel M.* Plant species coexistence - the role of historical, evolutionary and ecological factors // *Oikos*. 1992. № 65. P. 314-320.

10. *Taylor D.R.* On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life history strategies / D.R. Taylor, L.W. Aarssen, C. Loehle // *Oikos*. 1990. № 58. P. 239-250.

11. *Cornell H. V.* Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective / H. V. Cornell, J. H. Lawton // *J. Anim. Ecol.* 1992. 61. P. 1-12.

12. *Brown J.H.* Macroecology. Chicago: University of Chicago Press, 1995. 270 p.

13. *Zobel M.* The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? // *Trends in Ecology and Evolution*. 1997. Vol. 12, № 7. P. 266-269.

14. *Pärtel M.* The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities / M. Pärtel, M. Zobel, K. Zobel, E. van der Maarel // *Oikos*. 1996. № 75. P. 111-117.

15. *Сочава В. Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 318 с.

16. *Zobel M.* Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration / M. Zobel, E. van der Maarel, C. Dupre // *Applied Vegetation Science*. 1998. № 1. P. 55-66.

17. *Kelt D. A.* Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals / D. A. Kelt, M. Taper, P.L. Meserve // *Ecology*. 1995. 76. P. 1283-1296.

18. *Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. London: John Wiley & Sons, 1979. 456 p.

19. *Grace J.B.* Difficulties with estimating and interpreting species pools and the implications for understanding patterns of diversity // *Folia Geobotanica*. 2001. № 36. P. 71-83.

20. *Тушков А. А.* Ценофонд: пути формирования и роль сукцессий // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. Сборник научных работ. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 1992. С. 21-34.

21. *Hodgson J.G.* The role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape / J.G. Hodgson, J.P. Grime // Species dispersal in agricultural habitats. London: Belhaven Press, 1990. P. 65-81.

22. *Савельев А. А.* Биохорологическое разнообразие и моделирование пространственной структуры растительного покрова: геоинформационный подход. Дис. ... док. биол. наук. Казань, 2004. 312 с.
23. *Рогова Т. В.* Электронные базы фитоиндикационных данных в системах оценки состояния природных экосистем и ведения кадастров биоразнообразия / Т. В. Рогова, В. Е. Прохоров, Г. А. Шайхутдинова, Б. Р. Шагиев // Учёные записки Казанского государственного университета. 2010. Т. 152, кн. 1, сер. естественные науки. С. 174-184.
24. *Beals E.W.* Bray-Curtis-ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data // *Advanced Ecological Research* 14. 1984. P. 1-55.
25. *McCune B.* Improving community analysis with the Beals smoothing function // *Ecoscience* 1. 1994. P. 82-86.
26. *De Caceres M.* Beals smoothing revisited / M. De Caceres, P. Legendre // *Oecologia*. 2008. 156. P. 657-669.
27. *Ewald J.* A probabilistic approach to estimating species pools from large compositional matrices // *Journal of Vegetation Science* 13. Uppsala: Opulus press, 2002. P. 191-198.
28. *Hutchinson G.E.* Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quantitative Biol.* 1957. 22. P. 415-427.
29. *Oksanen J., Blanchet F. G., Kindt R., Legendre P., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Henry M., Stevens H., Wagner H.* *Vegan: Community Ecology Package*. 2010. R package version 1.17-4. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
30. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, 2010. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
31. *Прохоров В. Е., Шагиев Б. Р.* Использование методов сглаживания в восполнении данных биохорологического разнообразия // *Материалы III Молодежной научной конференции "Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна"*. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 195-200.

ECOTOPOLOGICAL SPICIES ASSOCIATION: APPROACHES OF INVESTIGATION

© 2012 T.V. Rogova, V.E. Prokhorov, B.R. Shagiev, G.A. Shaykhutdinova

Kazan (Volga Region) Federal University

In this article we considered theoretical concepts and methods of species association study.

Key words: *ecotopological association, species diversity, species pool.*

Tatiana Rogova, Doctor of Biology, Professor, Head of General Ecology Department, e-mail: Tatiana.Rogova@ksu.ru; *Vadim Prokhorov*, Candidate of Biology, Associate Professor of General Ecology Department, e-mail: vadim.prokhorov@gmail.com; *Bulat Shagiev*, Post-graduate Student of General Ecology Department, e-mail: bulat_shagiev@mail.ru; *Galiya Shaykhutdinova*, Candidate of Biology, Associate Professor of General Ecology Department, e-mail: shga@ksu.ru