

УДК 630* + 528.8

СВЯЗЬ СВОЙСТВ МЕСТООБИТАНИЙ И СОСТАВА СООБЩЕСТВ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

© 2018 г. Н. Г. Беляева, Т. В. Черненкова

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

e-mail: n.vin@mail.ru; chernenkova50@mail.ru

Поступила в редакцию 14.12.2016 г.

Исследованы эколого-фитоценотические особенности лесных сообществ юго-западной части Московской области. Изучен состав пяти групп сообществ (*мелкотравных, мелкотравно-широкотравных, ширококотравных, влажнотравных и разнотравных*), типичных для хвойно-широколиственной зоны, выделенных по преобладающим эколого-морфологическим группам видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Дискриминантный анализ видового состава наземных ярусов показал значимые различия синтаксонов; доля правильной классификации составила 89.8%. Для оценки экологической детерминации выделенных групп сообществ проверяли гипотезу об их сопряженности со свойствами экотопов. Гипотеза подтверждена: 1) путем ординации по экологическим шкалам и интерпретации осей; 2) выявлением с помощью шкал Цыганова различий экологических режимов местообитаний выделенных синтаксонов; 3) совместным анализом наземных и пространственных данных — спектральных яркостей снимков и морфометрических характеристик поверхности рельефа. Установлена информативность выделенных синтаксонов по составу растений наземного яруса, а также через отображение экологических режимов местообитаний.

Ключевые слова: лесные сообщества, экология местообитаний, видовое и ценотическое разнообразие, классификация, ординация, дискриминантный анализ, хвойно-широколиственные леса, Московская область.

DOI: 10.7868/S0367059718020038

Изучение ценотического разнообразия лесов Московской области актуально для сохранения экологической ценности территории и выявления отрицательных трендов в состоянии лесного покрова. Длительная история природопользования, а также современная хозяйственная деятельность во многом определяют варьирование состава и пространственное распределение лесных сообществ средней части Русской равнины. Естественное разнообразие форм рельефа, условий увлажнения и почвенного богатства обуславливают дифференциацию состава растительности подчиненных ярусов, индицирующего изменения экологических режимов местообитаний в процессе циклических сукцессий и смен состава древостоя.

Наблюдения свидетельствуют о приуроченности разных типов леса хвойно-широколиственной зоны к разным ландшафтным условиям [1, 2]. Вместе с тем отсутствуют статистические данные, подтверждающие влияние экотопических условий как одного из главных факторов, определяющего дифференциацию лесных фитоценозов региона.

Такие исследования необходимы для понимания механизмов восстановительной динамики лесов.

Получение количественных данных об экологически сопряженных группах доминирующих видов, определяющих “внешний облик” сообщества (экобиоморф)¹, — актуальное направление при цифровом картографировании с привлечением спутниковых изображений. Однозначность выявления типов растительных сообществ по признакам самой растительности и условиям местообитаний связана с физической трактовкой выделяемых территориальных структур посредством анализа их спектральных характеристик.

Цель настоящей работы — выявление состава и пространственного распределения лесных сообществ хвойно-широколиственной зоны с учетом особенностей экологических режимов местообитаний на основе количественных методов.

¹ Экобиоморфа — совокупность растений, обитающих в сходных условиях среды и имеющих определенный тип приспособительной структуры и связанных с ней физиологических особенностей [3, 4].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследований (Московская обл., Наро-Фоминский район, окрестности г. Верея, площадь 51,5 тыс. га) располагается в южной части зоны хвойно-широколиственных лесов Восточно-Европейской равнины на юго-западном склоне Смоленско-Московской возвышенности. По физико-географическому районированию территория относится к южной части Смоленской физико-географической провинции, где преобладают моренные и водно-ледниковые отложения, перекрытые покровными суглинками [5] (рис. 1). Леса исследуемой территории многократно вырубались, территория была почти полностью пройдена распашкой, в настоящее время ее лесистость составляет 56% [6].

Работа основана на анализе полных геоботанических описаний ($N = 187$), выполненных в 2013–2015 гг. Возраст деревьев определяли по данным лесной таксации 2002 г. и результатам анализа кернов. Классификация сообществ выполнена на уровне групп ассоциаций с учетом состава эдификаторов древесного яруса и преобладающих экобиоморф растений наземного покрова, соответствующих в определенной степени функциональным эколого-ценотическим группам видов. При выделении единиц этого ранга мы следовали максимальной формализации в названиях с отражением наиболее значимых групп коллективных доминантов в составе подчиненных ярусов сообщества

(например, еловые мелкотравно-широкотравные, липовые широколиственные и т.д.) [7]. Оценку информативности выделенных синтаксономических единиц и их связи с экотопом осуществляли при объединении их в 5 групп по составу экобиоморф наземного яруса.

Статистические методы использовали: 1) при нахождении различий флористического состава выделенных групп сообществ и их характеристик; 2) при оценке связи выделенных групп сообществ с градиентами факторов среды. Пошаговый дискриминантный анализ (ПДА) позволил выявить переменные (виды растений с оценкой их обилия), по которым различались выделенные группы, и количественно оценить качество классификации. Также проведен анализ дискриминации групп по следующим признакам: 1) спектральным яркостям снимков спутников Landsat 5 сенсор TM, сенсоры 80LI и TIRS за 2007–2014 гг.; 2) характеристикам поверхности рельефа, полученным при помощи построения цифровых моделей рельефа (ЦМР).

Состав травяного покрова групп сообществ оценивали с помощью распределения видов по эколого-ценотическим группам [8]. Для выявления наиболее характерных видов каждой группы в программе PC-ORD был проведен анализ индикаторных видов (*indicator species analysis*) и вычислены индексы индикаторного значения видов наземного яруса ($h_{\max} < 1$ м) (*IndVal* или *IV*) [9, 10]. В составе наземного яруса учитывали подрост

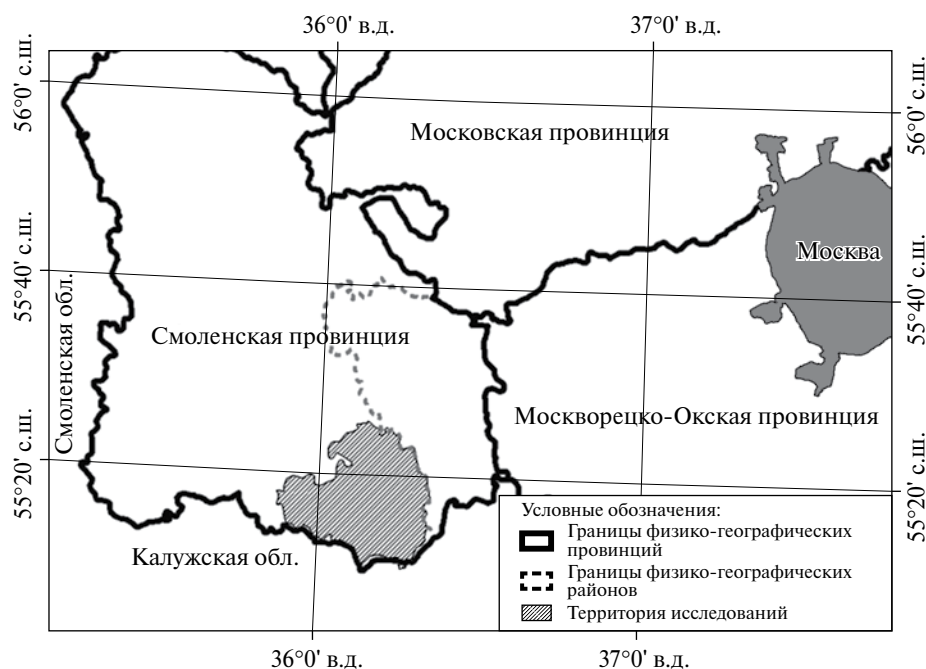


Рис. 1. Расположение территории исследований.

древесного и кустарникового ярусов на ранних онтогенетических стадиях, кустарнички, травы и мохообразные, что позволило наиболее полно выявить индикаторные виды, свойственные определенной группе сообществ. Это могли быть как виды с высокими значениями обилия и встречаемости по сравнению с этими показателями в других группах, так и редкие виды, которые в остальных сообществах больше не встречаются.

Для интерпретации экологического содержания выделенных групп применяли методы непрямой ординации (*non-metric multidimensional scaling*, NMDS). Данные матрицы были преобразованы с помощью висконсийской двойной стандартизации, использовано расстояние Брея-Кёртиса. При ординации и интерпретации осей для каждого описания рассчитаны его балловые оценки в шкалах Цыганова: увлажнение (Hd), обеспеченность почвы азотом (Nt), кислотность почв (Rc), солевой режим почв (Tr). Корреляция ординационных осей с экологическими характеристиками описаний отображена векторами экологических факторов, длина и направление которых отражают скоррелированность факторов с осями.

Анализ условий местообитаний выделенных групп проводился по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [11]. При этом учитывали только присутствие видов без учета обилия. Значимость различий между парами типов сообществ по каждому экологическому фактору устанавливали по критерию Манна-Уитни (*Mann-Whitney U-test*).

Методика оценки пространственного разнообразия растительного покрова и его картографического отображения с использованием снимков спутников серии Landsat, ЦМР и статистических методов изложена ранее [12, 13]. Расчеты выполнены в пакетах программ R, PC-ORD5.0, ERDAS, STATISTICA 10, IBM SPSS Statistics.

Названия видов сосудистых растений приводятся по списку С.К. Черепанова [14], мохообразных — по М.С. Игнатову и Е.А. Игнатовой [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сложность классификации сообществ хвойно-широколиственных лесов (в том числе “сложных ельников”) на основе доминантного подхода обусловлена разнообразием лесообразующих пород и их сочетаний, что отмечено многими исследователями [16–18]. В этой связи применительно к растительности зоны хвойно-широколиственных лесов получил развитие подход, при котором объединялись сходные по наземному покрову ассоциации при разном составе видов древесного полога. Накоплен опыт по выявлению ценотического разнообразия лесов на основе представленности видов-доминантов травяного яруса, формирующих серии и циклы (например, волосистоосоковый цикл) [16, 19], или на основе эколого-ценотических групп видов, формирующих секции [20]. Выделенные синтаксономические единицы близки биоморфоциклам в схеме С.Я. Соколова [21]. Свойство растительности нижних ярусов наиболее объективно и оперативно отражать экологическую обстановку дало нам основание объединить выделенные в результате классификации 14 синтаксонов в ранге групп ассоциаций в 5 групп: *мелкотравную*, *мелкотравно-широкотравную*, *широкотравную*, *влажнотравную* и *разнотравную* (табл. 1).

1. *Группа мелкотравных сообществ* представлена еловыми лесами, которые имеют ограниченное распространение и занимают 5% от лесопокрывной площади территории. Часто — это старые культуры. В составе наземного яруса преобладают виды бореального мелкотравья (рис. 2): доминирует *Oxalis acetosella*, содоминанты — *Dryopteris carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Ajuga reptans*. При оценке

Таблица 1. Относительное качество дискриминантного анализа выделенных групп сообществ по видовому составу (1), спектральным характеристикам и цифровым моделям рельефа (2)

Группа сообществ	Число описаний	Качество дискриминантного анализа, %	
		1	2
1. Мелкотравная (м)	20	85.0	60
2. Мелкотравно-широкотравная (м-ш)	67	86.6	50.7
3. Широкотравная (ш)	74	90.5	62.2
4. Влажнотравная (вл)	11	100	81.8
5. Разнотравная (разн)	15	100	71.4

индикаторного значения наибольшую значимость имеют виды (табл. 2) с невысоким обилием, но с высокой встречаемостью по сравнению с сообществами других групп.

Среднее проективное покрытие мохового яруса 40%. Наибольшим обилием характеризуются *Eurhynchium angustirete*, *Atrichum undulatum*, *Pleurozium schreberi*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Hylocomium splendens*. Наибольший индекс индикаторного значения у *Pleurozium schreberi* (см. табл. 2).

2. *Группа мелко- и широколиственных сообществ* наиболее распространена, занимая 33% лесопокрытой площади. Группа представлена еловыми, елово-сосновыми и березово-осиново-еловыми лесами. Мелколиственно-еловые леса характеризуют короткопроизводный этап развития зональных лесных сообществ [22]. Соотношение бореальных и неморальных элементов флоры в мелко- и широколиственной группе сообществ меняется по сравнению с мелколиственными лесами — их проективное покрытие становится равным (см. рис. 2). В травяном ярусе *Oxalis acetosella* сохраняет доминирующие позиции, высоко обилие и встречаемость также у *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Galeobdolon luteum*, *Rubus saxatilis*. Моховой ярус становится менее выраженным (среднее проективное покрытие 30%). Среди мхов наиболее обычны *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Atrichum undulatum*, *Eurhynchium angustirete*. В группе мелко- и широколиственных сообществ отсутствуют виды с индексом индикаторного значения $IV \geq 30$. В группе нет видов, обилие которых было бы выше этого показателя в других группах, а также отсутствуют виды, встречающиеся с высоким постоянством исключительно в данной группе.

3. Для *группы широколиственных сообществ* характерен широкий спектр древесных эдификаторов. К ней относятся еловые, сосновые, березово-осиново-еловые, березово-осиново-липово-дубовые, дубовые, липовые, березовые и осиновые формации. Сообщества группы занимают 30% лесопокрытой площади; они часто встречаются небольшими массивами и приурочены к мало нарушенным местообитаниям.

В сообществах широколиственной группы хорошо выражен кустарниковый ярус, доминирует *Corylus avellana*. Только в липовых лесах подлесок практически отсутствует из-за сильного затенения. Обычные виды травяного покрова — представители неморальной флоры (см. рис. 2): *Galeobdolon luteum*, *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Dryopteris carthusiana*; достаточно часты *Oxalis acetosella* и *Athyrium filix-femina*. В числе

индикационно значимых следует отметить набор характерных для широколиственных лесов видов, при этом обязательно присутствие в травяном ярусе представителей древесных растений — *Quercus robur* и *Acer platanoides* (см. табл. 2).

4. *Группа влажнотравных сообществ* представлена сероольховыми лесами в местообитаниях с высоким богатством почв — на склонах ручьев и в поймах небольших рек. Эти сообщества встречаются на 5% лесопокрытой площади. Основу напочвенного покрова составляют неморальные и нитрофильные виды, встречаются виды водно-болотного комплекса (см. рис. 2). Высокая встречаемость и обилие *Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria*, *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Geum rivale*, *Galeobdolon luteum*. Последовательность индикационно значимых видов, определяющих группу сероольховых влажнотравных сообществ, несколько иная (см. табл. 2). Среди мохообразных значимо присутствие *Brachythecium rutabulum*.

5. *Группа разнотравных сообществ* представлена березово-осиновыми лесами, занимающими 25% лесопокрытой площади. Их формирование связано с недавней хозяйственной деятельностью, поэтому они часто встречаются на месте бывших полей на выровненных поверхностях и моренных всхолмлениях водоразделов. В общем покрытии сообществ разнотравной группы заметно участие светолюбивых лугово-степных видов (см. рис. 2). С наибольшим постоянством встречаются *Fragaria vesca*, *Festuca ovina*, *Deschampsia cespitosa*. Присутствие щучки дернистой характерно для производных

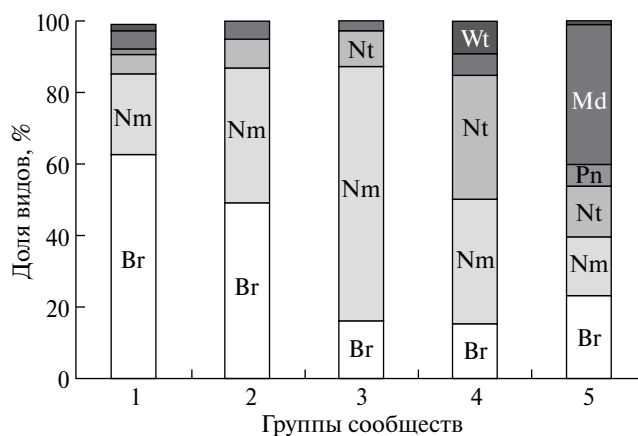


Рис. 2. Эколого-ценотическая структура сообществ по доле видов в проективном покрытии травяного яруса. Здесь и на рис. 3—4 группы сообществ: 1 — мелколиственные, 2 — мелколиственно-широколиственные, 3 — широколиственные, 4 — влажнотравные, 5 — разнотравные. Эколого-ценотические группы: Br — бореальная, Nm — неморальная, Nt — нитрофильная, Pn — лугово-степная, Md — водно-болотная, Wt — водно-болотная.

Таблица 2. Индексы индикаторного значения видов в группах сообществ*

Группа сообществ							
мелкотравная		широкотравная		влажнотравная		разнотравная	
Вид	IV	Вид	IV	Вид	IV	Вид	IV
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	58.8	<i>Ranunculus cassubicus</i>	55.7	<i>Urtica dioica</i>	82.3	<i>Fragaria vesca</i>	50.3
<i>Mycelis muralis</i>	53.7	<i>Pulmonaria obscura</i>	45.3	<i>Geum rivale</i>	73.1	<i>Taraxacum officinale</i>	40.3
<i>Oxalis acetosella</i>	47.8	<i>Carex pilosa</i>	45	<i>Filipendula ulmaria</i>	69.2	<i>Campanula patula</i>	39.2
<i>Hylocomium splendens</i>	41.9	<i>Galeobdolon luteum</i>	40.6	<i>Alnus incana</i>	53.3	<i>Leucanthemum vulgare</i>	39.1
<i>Moehringia trinervia</i>	39.8	<i>Quercus robur</i>	35.9	<i>Brachythecium rutabulum</i>	47.4	<i>Galium mollugo</i>	34.7
<i>Orthilia secunda</i>	39.5	<i>Stellaria holostea</i>	34.5	<i>Campanula latifolia</i>	45.3	<i>Veronica chamaedrys</i>	33.5
<i>Pleurozium schreberi</i>	38.4	<i>Acer platanoides</i>	30.6	<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	40.2	<i>Hypericum perforatum</i>	32.7
<i>Maianthemum bifolium</i>	38			<i>Stachys sylvatica</i>	38.8	<i>Potentilla erecta</i>	32.7
<i>Paris quadrifolia</i>	34.8			<i>Aegopodium podagraria</i>	38.6		
<i>Dryopteris expansa</i>	30.2			<i>Stellaria nemorum</i>	36.9		
				<i>Humulus lupulus</i>	36.4		
				<i>Lamium maculatum</i>	36.2		

*Приведены только ведущие индикаторные виды, у которых показатель индекса индикаторного значения (IV) выше 30 при уровне значимости < 0.05.

сообществ данной территории [22]. Набор индицирующих выделенную группу видов отсутствует в составе других групп сообществ и характеризует длительно-производную сукцессионную стадию (см. табл. 2).

Для количественной оценки классификации и корректировки выделенных единиц использован ПДА. Относительное качество дискриминантного анализа по присутствию и обилию видов составило 89.8%. При F ввода = 3.84 и F исключения = 2.71 в анализ были включены 50 видов травяного и мохового ярусов. Наиболее информативными оказались *Oxalis acetosella*, *Filipendula ulmaria*, *Leucanthemum vulgare* и *Galeobdolon luteum*. Это подтверждает их информативность для разделения сообществ: *Oxalis acetosella* с большим обилием встречается только в мелкотравных и мелкотравно-ширококотравных лесах, *Filipendula ulmaria* — только во влажнотравных, *Leucanthemum vulgare* — только в разнотравных за редкими исключениями, а *Galeobdolon luteum* характерен для мелкотравно-ширококотравных и особенно ширококотравных сообществ.

При разделении групп оказалось достаточно одной дискриминантной функции, которая учла 92% исходной дисперсии. Эффективность первой дискриминантной функции также подтверждается величиной лямбды Уилкса, равной 0.000. Наилучшее

относительное качество классификации выявлено для групп влажнотравных и разнотравных лесов (100%). Эти сообщества сильно отличаются по видовому составу друг от друга и от остальных групп. В мелкотравных, мелкотравно-ширококотравных и ширококотравных сообществах присутствует много общих видов, что определяет низкое качество дискриминации (см. табл. 1).

Для проверки экологической детерминации пяти выделенных групп сообществ была выдвинута гипотеза об их сопряженности со свойствами экотопов. Гипотезу проверяли: 1) путем ординации по экологическим шкалам и интерпретации осей; 2) выявлением для выделенных синтаксонов различий экологических режимов местообитаний, установленных с помощью шкал Цыганова; 3) совместным анализом наземных и пространственных данных — спектральных яркостей снимков и морфометрических характеристик поверхности рельефа, полученными при помощи построения ЦМР.

При анализе положения геоботанических описаний в многомерном пространстве переменных (видов) была выявлена структура данных (рис. 3): мелкотравные и влажнотравные сообщества образуют отдельные кластеры, мелкотравно-ширококотравные и ширококотравные частично перекрываются, а разнотравные “растворяются”

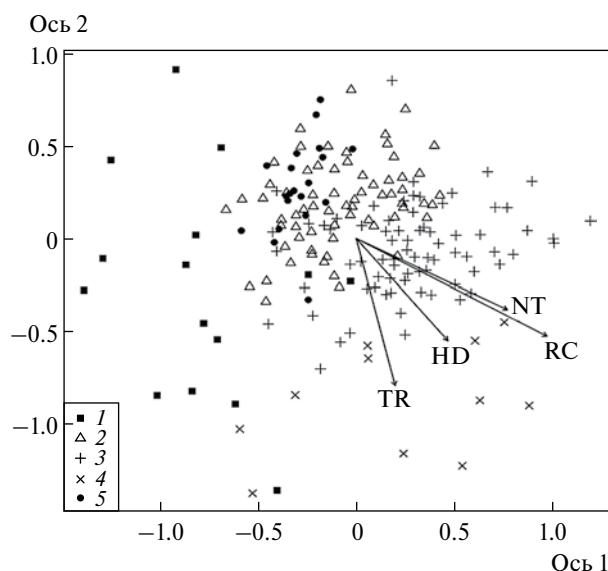


Рис. 3. Ординация геоботанических описаний лесных сообществ методом NMDS. Векторы: NT – богатства почв азотом, RC – кислотности почв, HD – увлажнения почв, TR – содержания солей.

в мелкотравно-широколистных. Доля объясненной дисперсии максимальна для самого “длинного” вектора – кислотности почв (RC), и составляет 0.427. Все векторы экологических факторов

направлены от мелкотравно-широколистной группы к влажнотравной, при этом содержание солей, увлажненность и богатство почв азотом в этом направлении увеличиваются, а значения кислотности уменьшаются (pH возрастает). Не высокие показатели объясненной дисперсии обусловлены относительно слабой контрастностью экологических режимов местообитаний. Уровень стресса при сведении многомерного пространства к двумерному составил 24%. Обычно принимается, что при значениях стресса в диапазоне 20–35% опасно интерпретировать структуру данных, однако подобные показатели характерны для исследований большого числа описаний, содержащих много видов [10, 23, 24].

В результате анализа состава сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса и мохообразных с помощью балльных оценок по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [11] стало возможным оценить режимы местообитаний (рис. 4, табл. 3). По фактору увлажнения почв (HD) все пары сообществ, за исключением мелкотравно-широколистных и широколиственных лесов, демонстрируют значимые различия. Закономерно, что максимальные показатели увлажнения установлены для местообитаний влажнотравных, а минимальные – для

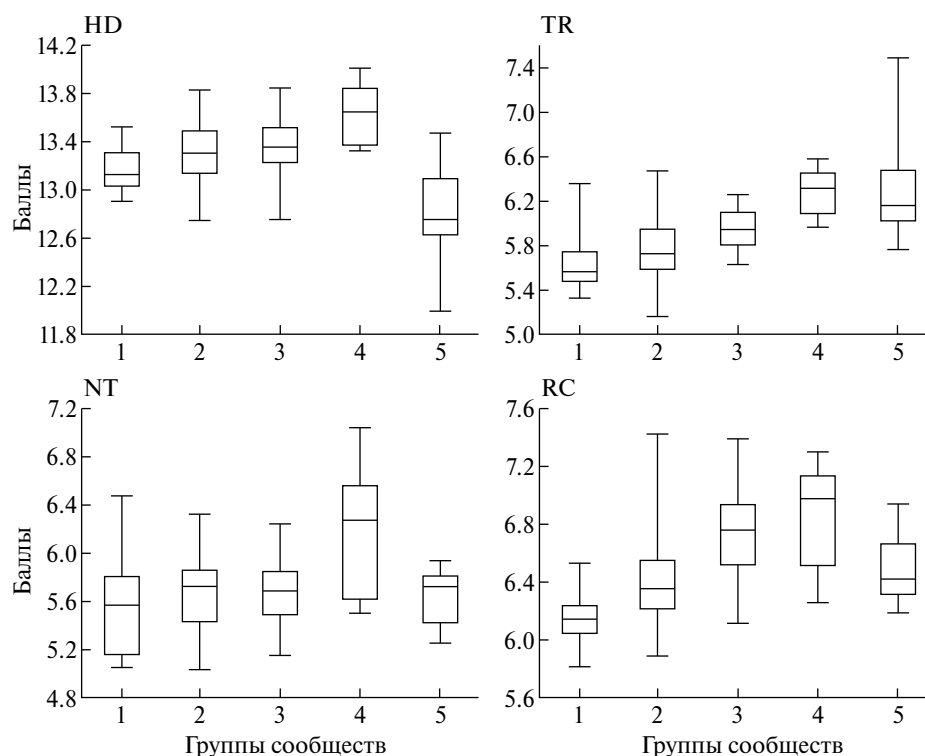


Рис. 4. Варьирование экологических характеристик местообитаний лесных сообществ (медианы значений, интерквартильные и 1.5-кратные интерквартильные расстояния): HD – увлажнение почв; TR – солевой режим почв; NT – богатство почв азотом; RC – кислотность почв.

Таблица 3. Значимость различий пар групп сообществ (значимые обозначены полужирным шрифтом при $p < 0.05$)

HD	м-ш	ш	вл	разн
м	0.013	0.001	0.000	0.007
м-ш		0.339	0.000	0.000
ш			0.001	0.000
вл				0.000

TR	м-ш	ш	вл	разн
м	0.010	0.000	0.000	0.000
м-ш		0.000	0.000	0.000
ш			0.000	0.002
вл				0.644

NT	м-ш	ш	вл	разн
м	0.261	0.127	0.007	0.521
м-ш		0.705	0.006	0.814
ш			0.006	0.677
вл				0.021

RC	м-ш	ш	вл	разн
м	0.000	0.000	0.000	0.000
м-ш		0.000	0.000	0.298
ш			0.365	0.008
вл				0.015

местообитаний разнотравных лесов. Тип режима увлажнения местообитаний влажнотравных лесов – промежуточный между влажно-лесолуговым и сыро-лесолуговым. В более сухих местообитаниях остальных групп сообществ режим увлажнения влажно-лесолуговой.

По солевому режиму (TR) значимо различаются все пары, кроме влажнотравных и разнотравных групп сообществ. По этому фактору группы распределены вдоль градиента. Минимально содержание солей в почвах местообитаний мелкотравных сообществ, далее в порядке возрастания идут мелкотравно-широкотравные, широкоотравные, а затем влажнотравные и разнотравные леса. Тип режима местообитания всех сообществ – промежуточный между режимами небогатых и довольно богатых почв. По богатству почв азотом (NT) только влажнотравная группа значимо отличается от остальных; в ее местообитаниях содержание азота повышено. По средним показателям режим богатства почв азотом местообитаний мелкотравных лесов – режим бедных азотом почв, в остальных группах – промежуточный между режимами бедных и достаточно обеспеченных азотом почв.

Кислотность почв (RC) хорошо индицирует мелкотравные сообщества, которые по этому фактору значимо отличаются от всех остальных. Мелкотравно-широкотравные и разнотравные леса занимают следующую ступень. Минимальная кислотность с режимом слабокислых почв установлена в местообитаниях широкоотравных и влажнотравных лесов. В местообитаниях остальных групп сообществ наблюдается промежуточный режим между режимами кислых и слабокислых почв.

Таким образом, местообитания мелкотравных лесов характеризуются средним уровнем увлажненности, минимальным содержанием солей и самой

кислой реакцией почв. Местообитания мелкотравно-широкотравных лесов отличаются от предыдущей группы более высоким содержанием солей в почвах и менее кислой реакцией. В местообитаниях широкоотравной группы солей становится еще больше, а кислотность, наоборот снижается. В местообитаниях влажнотравных лесов наблюдаются максимальные уровни почвенного увлажнения и содержания солей, а также самый низкий уровень кислотности почв. В местообитаниях разнотравных лесов влажность почв наименьшая, а уровень содержания солей так же высок, как и в местообитаниях влажнотравных сообществ. В разнотравных лесах богатство почв азотом аналогично местообитаниям мелкотравных, мелкотравно-широкотравных и широкоотравных лесов, а кислотность почв – мелкотравно-широкотравным сообществам.

Несмотря на то, что по каждому экологическому фактору группы сообществ относятся, согласно классификации Д.Н. Цыганова [11], либо к одному, либо к двум смежным типам режимов, наблюдаются значимые различия каждой пары сообществ хотя бы по одному фактору. Соответственно выделенные синтаксоны действительно приурочены к местообитаниям с разными условиями.

Проверка гипотезы экологической дискриминации групп сообществ по спектральным характеристикам снимков Landsat и приуроченности к элементам рельефа показала 59.7% правильной классификации. Как и при дискриминации по видовому составу сообществ, с наилучшей точностью выделялись сообщества влажнотравной и разнотравной групп (см. табл. 1). При тех же значениях F ввода и F вывода в анализ были включены четыре переменные – спектральные яркости каналов снимков Landsat, а также переменная “высота над уровнем моря”, что свидетельствует

о дифференциальной встречаемости сообществ отдельных групп в разных элементах рельефа. Понадобились две дискриминантные функции, чтобы учесть 89.7% исходной изменчивости, — величины лямбда Уилкса равны соответственно 0.214 и 0.574. Полученный результат классификации сообществ по косвенным признакам можно считать высоким, учитывая значительное варьирование верхнего полога древостоя внутри каждой группы. При учете различий в составе древостоя относительное качество классификации точек по тем же данным (спектральным яркостям и морфометрическим переменным) составило 78.6%.

Таким образом, правомерность выделенных единиц была подтверждена в рамках дискриминантной модели, а использование выделенных групп сообществ совместно с данными дистанционного зондирования и ЦМР актуально при оценке пространственного разнообразия лесов и соответствует современным требованиям картографирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для оценки разнообразия значительно трансформированных хозяйственной деятельностью лесов юго-запада Подмосковья использован традиционный эколого-фитоценотический подход, дополненный современными статистическими методами для оценки состава сообществ, их классификации и установления связи с условиями окружающей среды. Это согласуется с современными подходами [9, 25–30; и др.]. Выполненное согласование состава растительных сообществ с их пространственными характеристиками является новым и актуальным.

Рассмотрены синтаксоны в ранге групп ассоциаций, объединенные в пять групп сообществ: мелкотравные, мелкотравно-широкоотравные, широкоотравные, влажнотравные и разнотравные. При их выделении учитывались преобладающие эколого-биоморфологические группы травяно-кустарничкового яруса. Установлено, что каждой группе лесов, за исключением мелкотравно-широкоотравных, свойственно преобладание определенной эколого-ценотической группы растений, а также определенного набора индикаторных видов. С наибольшей точностью различались разнотравная и влажнотравная группы сообществ. Новое в работе — статистическая оценка информативности выделенных по составу экоморф синтаксономических единиц и установление их связи с экологическими условиями местообитаний. Экологическая детерминация выделенных групп сообществ подтверждена разными способами: путем ординации по экологическим шкалам, которая

сопровождалась интерпретацией осей; с помощью выявления различий экологических режимов местообитаний между синтаксонами; в результате совместного анализа наземных и пространственных данных.

Применение этой классификации сообществ может быть рекомендовано при оценке пространственного разнообразия лесов с использованием ДДЗ и ЦМР.

Авторы выражают благодарность О.В. Морозовой, Р.Б. Сандлерскому и К.А. Корзникову за ценные советы при подготовке статьи.

Работа выполнена при поддержке РФФИ по части изучения ценоотического разнообразия лесов Восточно-Европейской равнины (проект № 16-05-0014216) и анализу экологии лесных сообществ (проект № 16-35-00562 “мол. а”), а также в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН “Развитие методических подходов к дистанционному мониторингу ресурсного потенциала и экологического состояния лесных экосистем (№ 0110-2017-0001) по части методики цифрового картографирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Огуреева Г.Н., Булдакова Е.В. Разнообразие лесов Клиско-Дмитровский гряды в связи с ландшафтной структурой территории // Лесоведение. 2006. № 1. С. 58–69.
2. Рысин Л.П., Савельева Л.И. Кадастры типов леса и типов лесных биогеоценозов. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2007. 144 с.
3. Экоморфа // Большая советская энциклопедия. В 30 т. 3-е изд. М.: Сов.энциклопедия, 1969–1978.
4. Быков Б.А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 21 с.
5. Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Калинина В.Р. и др. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск: СГУ, 1997. 296 с.
6. Беляева Н.Г., Попов С.Ю. Изменение лесистости бывшего Верецкого уезда Московской области за последние 200 лет // Лесоведение. 2016. № 1. С. 44–54.
7. Черненко В.В., Морозова О.В. Классификация и картографирование типологического разнообразия лесов // Лесоведение. 2017. № 4. С. 243–255.
8. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюл. МОИП. Сер.биол. 2006. Т. 111. № 2. С. 36–47.

9. *Dufrene M., Legendre P.* Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // *Ecological monographs*. 1997. V. 67. № 3. P. 345–366.
10. *McCune B., Grace J.B.* Analysis of ecological communities. Glenden Beach, Oregon, USA, 2002. 304 p.
11. *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
12. *Черненко Т.В., Морозова О.В., Пузаченко М.Ю.* и др. Состав и структура еловых лесов юго-западного Подмосквья // *Лесоведение*. 2015. № 5. С. 323–338.
13. *Puzachenko M.Yu., Chernenkova T.V.* Assessment of the vegetation cover conditions for the central part of the Murmansk region based on field and remote sensing data // *Geography, Environment, Sustainability*. 2012. V. 5. № 3. P. 4–13.
14. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
15. *Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* Флора мхов средней части Европейской России. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2003. Т. 1–2. 960 с.
16. *Порфирьев В.С.* О применении понятий серии и цикла при изучении хвойно-широколиственных лесов // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1960. Вып. 3. С. 93–99.
17. *Рысин Л.П., Савельева Л.И.* Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 335 с.
18. *Василевич В.И.* Елово-широколиственные леса северо-запада Европейской России // *Бот. журн.* 2004. Т. 89. № 8. С. 1249–1262.
19. *Савельева Л.И.* Типы хвойных лесов Подмосквья // *Динамика хвойных лесов Подмосквья*. М.: Наука, 2000. С. 33–66.
20. *Заугольнова Л.Б., Морозова О.В.* Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации // *Лесоведение*. 2006. № 1. С. 1–15.
21. *Соколов С.Я.* Таксономия лесных ассоциаций // *Проблемы ботаники*. 1962. Т. 6. С. 36–42.
22. Растительность Московской области. Пояснительный текст и легенда к карте М 1:200 000. М.: МГУ, 1996. 45 с.
23. *Новаковский А.Б.* Методы ординации в современной геоботанике // *Вестн. Института биологии Коми НЦ УрО РАН*. 2008. № 10 (132). С. 2–8.
24. *Clarke K.R.* Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // *Austral. J. Ecol.* 1993. V. 18. P. 117–143.
25. *Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В.* Оценка видового разнообразия растительности на основе интегрального статистического подхода в условиях неоднородных данных (на примере заповедника “Калужские засеки”) // *Вестн. Томского гос. ун-та. Биология*. 2014. № 4 (28). С. 70–87.
26. *Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б., Кренке А.Н., Пузаченко М.Ю.* Мультиспектральная дистанционная информация в исследовании лесов // *Лесоведение*. 2014. № 5. С. 13–29.
27. *Chiarucci A., Palmer M.W.* The inventory and estimation of plant species richness // *Encyclopedia of life support systems (EOLSS)* / A.H. El-Shaarawi, J. Jureckova. Eds. Oxford, UK: EOLSS Publishers, 2009. P. 94–116.
28. *Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J.* et al. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages // *J. of Plant Ecology*. 2012. V. 5. P. 3–21.
29. *Gotelli N.J., Chao A.* Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data // *Encyclopedia of Biodiversity* / Ed. by S.A. Levin. 2nd ed. Waltham, MA: Academic Press, 2013. V. 5. P. 195–211.
30. *Räsänen A., Kuitunen M., Hjort J.* et al. The role of landscape, topography, and geodiversity in explaining vascular plant species richness in a fragmented landscape // *Boreal Environment Research* 21:00-00. 2016 ISSN 1239-6095 (print) ISSN 1797-2469 (online) (https://helda.helsinki.fi/bitstream/handle/10138/163193/ber21_053.pdf?sequence=1).