

УДК 581.5

doi: 10.17223/19988591/28/5

В.Э. Смирнов¹, Л.Г. Ханина¹, М.В. Бобровский²

¹Институт математических проблем биологии РАН, г. Пуцзино, Россия

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пуцзино, Россия

**Оценка видового разнообразия растительности
на основе интегрального статистического подхода
в условиях неоднородных данных
(на примере заповедника «Калужские засеки»)**

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 13-04-02181-а

На примере заповедника «Калужские засеки» рассмотрены вопросы сравнительной оценки видового разнообразия растительных сообществ в условиях разного размера выборок геоботанических описаний. Рассчитывали традиционные меры разнообразия, применяли современные статистические методы. Альфа-разнообразие оценивали через среднюю и медиану числа видов на геоботанической площадке в группе описаний. Результаты показали, что бета-разнообразие целесообразно оценивать по среднему внутригрупповому расстоянию Жаккара или индексу МакКьюна. Оценку гамма-разнообразия (общего числа видов в группе описаний) целесообразно проводить на основе интегрального статистического подхода, предложенного Colwell и соавт. (2012). Наименее очевидный результат, полученный с помощью статистического подхода, состоит в сходном уровне видового богатства во всех сообществах с доминированием неморальных видов в напочвенном покрове. Высокое значение видового богатства широколиственных лесов, полученное в результате прямых расчетов, определяется большим числом описаний, относящихся к сообществу данного типа.

Ключевые слова: видовое богатство; видовые кумулятивные кривые; интерполяция; экстраполяция; видовая насыщенность; бета-разнообразие; кластерный анализ.

Введение

Оценка биоразнообразия в условиях неполноты и/или неоднородности экологических данных является достаточно типичной задачей, особенно для исследований, проводимых в нашей стране, что определяется ее большой площадью и известной разрозненностью усилий по ее изучению. Зачастую требуется оценить биоразнообразие территорий на основе данных, собранных различными авторами с различными целями, разной степенью аккуратности и «надежности». В зависимости от целей исследований могут варьи-

ровать схемы и методы заложения площадок сбора данных, их размеры и формы; число описаний может быть различным для исследуемого уровня организации живого покрова (сообщества, ландшафта и др.) и не учитывать его размер и степень неоднородности. Эти и другие аналогичные факторы делают такие данные, вообще говоря, несопоставимыми, а количественные оценки разнообразия, полученные на их основе, могут оказаться существенно смещенными. Более корректные оценки видового разнообразия в условиях неполных или неоднородных экологических данных можно получить путем применения специальных статистических методов [1, 2], активно развиваемых в последние годы [3].

В данной работе рассмотрены вопросы оценки видового разнообразия растительности в условиях неоднородных геоботанических данных на примере заповедника «Калужские засеки». Ранее нами путем анализа геоботанических описаний и применения эколого-ценотического подхода, сопряженного с многомерными методами анализа, были выделены основные типы сообществ в растительном покрове заповедника [4]; произведена оценка альфа-, бета- и гамма-разнообразия выделенных сообществ [5]. Анализ проводился на основе обработки более 700 геоботанических описаний, выполненных в заповеднике с 1990 по 1998 г. различными исследователями. Описания были выполнены как во время работ по обоснованию организации заповедника и анализу растительности основных биотопов [6, 7], так и в процессе студенческих практик Пушкинского государственного университета. В результате общий массив геоботанических описаний растительности оказался несбалансированным по числу описаний, сделанных в разных типах сообществ. Цель настоящего исследования – коррекция полученных ранее оценок видового разнообразия растительности заповедника «Калужские засеки» путем анализа существующего массива геоботанических описаний с применением современных статистических методов, позволяющих получать сравнимые оценки видового разнообразия в условиях разного размера выборок описаний, относящихся к сообществам разных типов.

Материалы и методики исследования

Государственный природный заповедник «Калужские засеки» находится на юго-востоке Калужской области на территории, пограничной с Орловской и Тульской областями, в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов [8] (между $53^{\circ}30'$ – $53^{\circ}50'$ с.ш. и $35^{\circ}35'$ – $35^{\circ}55'$ в.д.). Заповедник организован в 1992 г. в связи с присутствием здесь старовозрастных широколиственных лесов, малой нарушенностью территории в прошлом сплошными рубками и распахками [5, 7, 9]. В настоящее время заповедник состоит из двух территориально не связанных частей, находящихся на расстоянии 12 км друг от друга. Общая площадь заповедника 18 533 га.

Территория заповедника находится в пределах Русской платформы, в северо-западной части Среднерусской возвышенности, на водоразделе рек Ока и Вытебеть (приток р. Жиздра). Преобладающие высоты 150–250 м над ур. м.; наивысшая точка 275 м. Рельеф образован пологохолмистым покровом ледниковой морены, эрозионный, густо расчлененный овражно-балочной и речной сетью. Среднегодовая температура + 4,4°C. Среднегодовое количество осадков 596 мм [10].

На момент проведения геоботанического обследования на территории заповедника присутствовали полидоминантные широколиственные леса (дубравы), осинники, березняки, сосняки, ельники, черноольшаники, мезофитные и гигрофитные луга, а также ивняки, представляющие собой заросшие луга. По составу травяно-кустарничкового яруса по площади в заповеднике преобладали сообщества, относящиеся к неморальному эколого-ценотическому типу (ЭЦТ), который характеризуется доминированием видов неморальной эколого-ценотической группы (ЭЦГ). Также на территории присутствовали сообщества лугово-опушечного, борového, нитрофитного, водно-болотного и бореального ЭЦТ, характеризующиеся доминированием видов соответствующих ЭЦГ. Для классификации использовали ЭЦГ, предложенные А.А. Ниценко [11] и модифицированные О.В. Смирновой и Л.Б. Заугольной [12, 13] с уточнениями В.Э. Смирнова и соавт. [14, 15]. Путем обработки более 700 геоботанических описаний с привлечением методов ординации и кластеризации была проведена эколого-ценотическая классификация растительности [4]: выделено 13 типов сообществ в ранге групп ассоциаций; эти сообщества анализировали в настоящей работе.

Для нахождения групп типов сообществ, сходных по видовому составу, проводили кластерный анализ 13 выделенных типов, по результатам которого строили дендрограмму. Кластерный анализ проводили по данным присутствия / отсутствия видов на основе индекса Жаккара, используемого в качестве меры расстояния, и стратегии группового среднего. Индекс Жаккара вычисляли по формуле

$$D = 1 - \frac{a}{a + b + c},$$

где a – число общих видов для 2 геоботанических описаний, b и c – число уникальных видов в каждом описании; для анализируемых типов сообществ находили средние внутригрупповые и межгрупповые расстояния. Кластерный анализ проводили не по описаниям, а по анализируемым группам описаний; использовали общую комбинаторную формулу [16], которая для стратегии группового среднего имеет вид

$$D_{ir} = \frac{n_p}{n_r} D_{ip} + \frac{n_q}{n_r} D_{iq},$$

где D_{ir} – расстояние между присоединяемой группой i и группой r , которая состоит из объединенных на предыдущем шаге кластеризации групп p и q ;

D_{ip} , D_{iq} – расстояние между группой i и группами p и q ; n_p , n_q , n_r – число элементов в группах p , q , r . Положение типа сообщества на дендрограмме по оси ординат определялось его средним внутригрупповым расстоянием и отражало меру флористической неоднородности сообщества.

Для выделенных групп ассоциаций растительности по данным присутствия / отсутствия видов оценивали альфа-, бета- и гамма-разнообразие. Альфа- и гамма-разнообразие (инвентаризационное) оценивали через видовую насыщенность ($\bar{\alpha}$, среднее число видов на единицу площади, т.е. на геоботаническую площадку 10×10 м) и видовое богатство (γ , общее число видов в группе геоботанических описаний, относящихся к тому или иному типу сообщества).

Для оценки числа видов на единицу площади в каждой группе ассоциаций строили ящичковые диаграммы (boxplots). Значимость различий в видовой насыщенности между типами сообществ проверяли для наиболее представленных типов с помощью попарных рандомизационных тестов [17] с коррекцией p -значений на множественность сравнений.

Для сравнительной оценки видового богатства анализируемых типов сообществ, представленных разным числом геоботанических описаний, использовали интегральный статистический подход, предложенный Colwell et al. [3]. Для данных по присутствию / отсутствию видов авторы подхода предложили аналитический метод на основе распределения Бернулли, который находит ожидаемое число видов как в случае интерполяции выборки (приведение выборки большего размера к меньшему), так и в случае ее экстраполяции (доведение выборки меньшего размера до большего). В результате строится единая видовая кумулятивная кривая для каждого типа сообщества, которая начинается от размера выборки в одно описание, продолжается до наблюдаемого числа описаний в данном типе, далее переходит в асимптотическую кривую, продолжающуюся до желаемого уровня экстраполяции. Нами кривые были построены для 10 наиболее представленных типов сообществ.

Поскольку полноценный, универсальный статистический критерий для сравнения видовых кумулятивных кривых еще не разработан, то сравнение оценок видового богатства сообществ, полученных в результате построения кривых, мы проводили на основе анализа доверительных интервалов, что является обычной практикой в работах такого рода [18]. Как указывают Colwell et al. [3], сравнение доверительных интервалов является приближительным и консервативным критерием статистической значимости, однако альтернативой служит сравнение кривых «на глаз», что привносит нежелательный субъективизм. Является открытым вопрос, в какой точке (при каком размере референтной выборки) следует анализировать перекрытие доверительных интервалов. В данной работе мы построили 95%-ные доверительные интервалы для референтной выборки в 57 описаний, что равно утроенному размеру выборки для типа сообщества с минимальным числом

описаний, включенным в анализ (19 описаний). По мнению авторов метода, экстраполяция остается надежной до точки, соответствующей двойному – тройному размеру референтной выборки.

Дифференцирующее (бета) разнообразие типов сообществ оценивали с помощью трех количественных показателей: 1) по индексу Уиттекера [19], который мы рассчитывали ранее [5] для выделенных групп ассоциаций:

$$\beta_w = \frac{\gamma}{\alpha} - 1,$$

где γ – число видов в типе сообщества, $\bar{\alpha}$ – среднее число видов в описаниях этого типа сообщества (видовая насыщенность); 2) среднее внутригрупповое расстояние, рассчитанное на основе индекса Жаккара \bar{D} (см. выше); 3) индекс МакКьюна [20], который рассчитывали по формуле

$$\beta_D = \frac{\log(1 - \bar{D})}{\log(0,5)}.$$

От среднего внутригруппового расстояния последний индекс отличается более удобным шкалированием: индекс равен 1 при 50-процентном различии (или сходстве) в видовом составе двух объектов; индекс равен 2 при 75-процентном различии и т.д.

Интерполяционные и экстраполяционные оценки видового богатства получены в программе EstimateS [21], остальные расчеты выполнены в среде статистического программирования R [22] с использованием библиотек `rich` и `vegan`.

Результаты исследования и обсуждение

Анализируемый массив из 722 геоботанических описаний являлся неравномерным по представленности описаний, относящихся к сообществам разных типов. Минимальное число описаний (9) было в выборках сосняков лугово-опушечных и ивняков нитрофитных, максимальное (306) – в выборке широколиственных лесов неморальных (табл. 1).

Неравномерная представленность сообществ разного типа в анализируемых выборках описаний объяснялась как задачами исследователей (изучение широколиственных лесов как основного объекта заповедания), так и спецификой анализируемой территории: полидоминантные широколиственные леса занимали около 25% территории заповедника (по лесотаксационным данным 1993 г.), а сообщества, число описаний в которых мало (сосняки лугово-опушечные, ивняки нитрофитные и ельники бореальные), занимали очень небольшие площади.

Кроме указанных 4 типов, остальные анализируемые сообщества заповедника представлены вполне сравнимым числом описаний (от 19 до 87), хотя даже эти выборки различаются по объему более чем в 4 раза. Таким образом, спецификой анализируемого массива данных является наличие

разноразмерных выборок описаний, относящихся к сообществам разных типов.

Таблица 1 / Table 1
**Оценки видового разнообразия 13 типов сообществ, выделенных
 в ранге групп ассоциаций в заповеднике «Калужские засеки» /
 Estimates of species diversity for 13 plant community types
 in the State Nature Reserve "Kaluzhskie zaseki"**

Тип сообщества* / Plant community type	Число описаний / Number of relevés	Видовая насыщенность / Average number of species per relevés, $\bar{\alpha}$	Видовое богатство / Species richness, γ	Индекс бета-разнообразия Уиттекера / Whittaker's index, β_w	Среднее внутривидовое расстояние (индекс Жаккара) / Average within-group Jaccard distance, \bar{D}	Индекс бета-разнообразия МакКьюна / McCune's beta diversity index, β_D
PcB	14	21,9	76	2,5	0,64	1,5
PcN	33	24,2	112	3,6	0,69	1,7
PnF	38	25,1	162	5,4	0,74	1,9
PnN	50	26,7	154	4,8	0,71	1,8
PpN	19	28,2	104	2,7	0,67	1,6
QN	306	28,9	255	7,8	0,69	1,7
BN	31	28,9	138	3,8	0,73	1,9
MW	35	31,9	280	7,8	0,89	3,1
SNt	9	33,7	125	2,7	0,79	2,3
ANt	50	35,7	256	6,2	0,79	2,2
MH	87	46,4	401	7,6	0,81	2,4
BM	41	48,3	276	4,7	0,77	2,1
PnM	9	55,7	195	2,5	0,78	2,2
Для всех сообществ / Total	722	33,5/32,4*	577	4,8/6,5*	0,75/0,73*	2,03/1,96*

Примечания [Notes]. * PcB – ельники бореальные [Boreal *Picea abies* forests], PcN – ельники неморальные [Nemoral *Picea abies* forests], PnF – сосняки боровые (послепожарные) [Piny *Pinus sylvestris* forests (after fire)], PnN – сосняки неморальные [Nemoral *Pinus sylvestris* forests], PpN – осинники неморальные [Nemoral *Populus tremula* forests], QN – широколиственные леса неморальные [Nemoral broadleaved forests dominated by *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides* and *A. campestre*], BN – березняки неморальные [Nemoral *Betula pendula* and *B. pubescens* forests], MW – луга гигрофитные [Hygrophytous meadows], SNt – ивняки нитрофитные [Nitrophytous *Salix* spp. Forests], ANt – ольшаники нитрофитные [Nitrophytous *Alnus glutinosa* forests], MH – луга мезофитные [Mesophytous meadows], BM – березняки луговые [*Betula* spp. forests dominated by meadow plants in the field layer], PnM – сосняки лугово-опушечные [*Pinus sylvestris* forests dominated by meadow plants in the field layer];

** средние значения, взвешенные на число описаний в каждой группе описаний [average values weighed by the number of relevés in each sample].

Результаты кластерного анализа (рис. 1), проведенного для 13 априори выделенных типов сообществ на основе их межгрупповых и внутригрупповых расстояний (табл. 2), свидетельствуют об относительно высокой флористической однородности выделенных эколого-ценотических типов растительности. Кластерный анализ выделил три крупные группы описаний, в травяно-кустарничковом ярусе которых доминируют лугово-опушечные виды (крайний левый узел дендрограммы), неморальные и бореальные-боровые виды (центральный узел), а также водно-болотные и нитрофильные виды (крайний правый узел дендрограммы). При этом центральный узел делится на сообщества с доминированием неморальных видов (слева от центра) и бореальных и боровых видов (справа от центра). Единственное исключение – сообщество сосняков неморальных, которое оказалось флористически ближе к бореальным ельникам и боровым соснякам, чем к сообществам неморального эколого-ценотического типа.

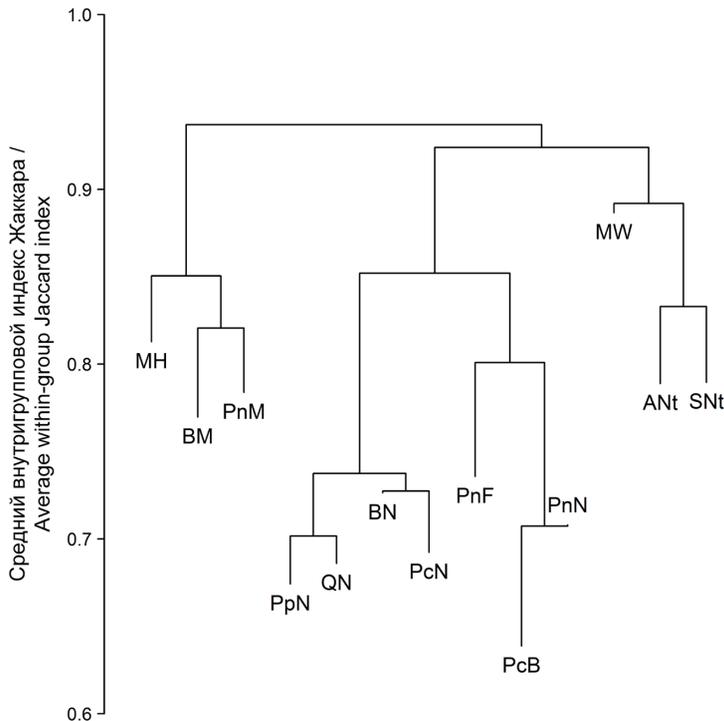


Рис. 1. Дендрограмма кластерного анализа 13 типов сообществ заповедника.

Положение типа сообщества по оси ординат определяется его средним внутригрупповым расстоянием. Типы сообществ приведены в табл. 1 /

Fig. 1. The clustering dendrogram of 13 plant community types. The community types depend on average within-cluster Jaccard distance. Plant community types are the same as in Table 1

Таблица 2 / Table 2

**Средние внутригрупповые и межгрупповые расстояния
для анализируемых типов сообществ /
Average within-group and between-group Jaccard distance
for the studied plant community types**

Тип	ANt	BM	BN	MH	MW	PcB	PcN	PnF	PnM	PnN	PpN	QN	SNt
ANt	0,79	0,91	0,89	0,96	0,90	0,93	0,91	0,95	0,95	0,91	0,89	0,89	0,84
BM		0,77	0,86	0,85	0,90	0,87	0,89	0,86	0,82	0,85	0,88	0,90	0,90
BN			0,73	0,96	0,95	0,80	0,73	0,89	0,92	0,78	0,73	0,74	0,93
MH				0,81	0,92	0,96	0,97	0,92	0,84	0,95	0,97	0,97	0,95
MW					0,89	0,97	0,96	0,96	0,93	0,95	0,95	0,95	0,86
PcB						0,64	0,76	0,78	0,90	0,71	0,85	0,85	0,95
PcN							0,69	0,88	0,93	0,75	0,72	0,74	0,94
PnF								0,74	0,86	0,81	0,93	0,93	0,95
PnM									0,78	0,88	0,94	0,94	0,94
PnN										0,71	0,80	0,81	0,93
PpN											0,68	0,71	0,94
QN												0,69	0,94
SNt													0,78

Примечания. Внутригрупповые расстояния расположены на диагонали; типы сообществ приведены в табл. 1. /

Notes. Average within-group distances are on the diagonal; plant community types are the same as in Table 1.

Число сосудистых видов растений на единицу площади в обрабатываемом массиве описаний варьировало от 10 до 77 (рис. 2), наиболее сильный размах значений в пределах типа сообщества наблюдался у лугов мезофитных и березняков лугово-опушечных.

Среднее и медиана числа видов на площадке изменялись сходным образом (см. табл. 1, рис. 2); единственным исключением были березняки неморальные, для которых среднее было выше, а медиана ниже, чем в неморальных осинниках и широколиственных лесах, что свидетельствовало о большем числе менее богатых описаний в березняках неморальных по сравнению с неморальными осинниками и дубравами. В целом по видовой насыщенности выделенные типы сообществ различались довольно сильно: от 21,9 до 55,7 вида на 100 м² (см. табл. 1). Видовая насыщенность, рассчитанная для всего заповедника, составила 33,5 вида на 100 м², а при расчете среднего значения, взвешенного на число описаний в выборках, относящихся к разным типам сообществ, значение видовой насыщенности уменьшилось до 32,4, прежде всего за счет большого числа описаний в выборке не столь богатых по числу видов неморальных широколиственных лесов.

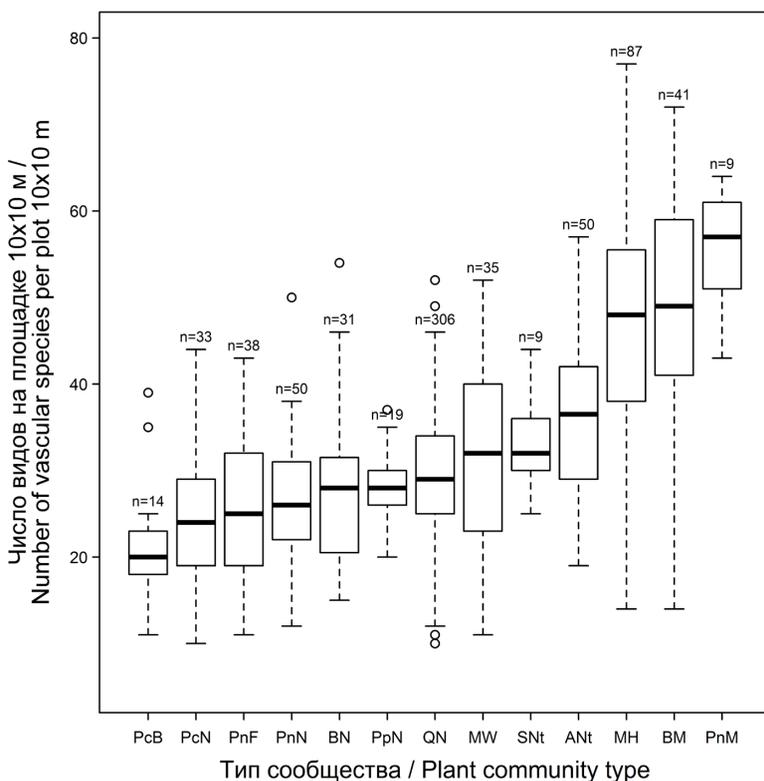


Рис. 2. Диаграмма распределения числа видов сосудистых растений в группе описаний, относящихся к каждому из 13 анализируемых типов сообществ; n – число геоботанических описаний в группе. Нижняя и верхняя границы прямоугольников соответствуют первому и третьему квартилям, срединная линия – второму квартилю (медиане); длина вертикальных отрезков определяется расстоянием от границы прямоугольника до наименьшего / наибольшего значения, попадающего в полуторный межквартильный размах от нижней / верхней границы. Кружками обозначены значения, не попадающие в полуторный межквартильный размах. Типы сообществ приведены в табл. 1 /

Fig. 2. Boxplots of the numbers of vascular species per plot for the studied plant community types; n is a sample size. The midline is the median, the top and bottom of the box are the upper and lower quartiles, the whiskers are extended to the largest/smallest observation within 1.5 interquartile ranges of the top/bottom and the circles denote observations beyond these limits. Plant community types are the same as in Table 1

Проверка на значимость различий видовой насыщенности, как и статистическое оценивание видового богатства, проводили для 10 наиболее представленных типов; в анализе не участвовали сообщества, представленные критически малым числом описаний: сосняки лугово-опушечные (9 описаний), ивняки нитрофитные (9) и ельники бореальные (14). Минимальный размер выборки из оставленных для сравнительного анализа видовой на-

сыщенности и видового богатства имели осинники неморальные (19 описаний).

Проверка на значимость различий видовой насыщенности выявила 4 группы сообществ, внутри которых видовая насыщенность значимо не отличается (рис. 3). Наиболее богатые группы закономерно образуют березняки лугово-опушечные и луга мезофитные, а также ольшаники нитрофитные и луга гигрофитные. Эти две группы практически не перекрываются между собой и с остальными типами сообществ (диапазоны видовой насыщенности 46,4–48,3 и 31,9–35,7). Более бедные по видовой насыщенности третья и четвертая группы с диапазонами 25,1–31,9 и 24,2–28,2 достаточно сильно перекрываются между собой: четвертая группа образуется лишь за счет присоединения наиболее бедного по видовой насыщенности типа сообщества – неморальных ельников; видовая насыщенность всех остальных типов сообществ с доминированием неморальных видов в травяно-кустарничковом ярусе достаточно близка. Интересно, что по среднему числу видов на площадке от неморальных сообществ значимо не отличаются как гигрофитные луга (со стороны более богатых сообществ), так и послепожарные сосняки (со стороны более бедных сообществ).

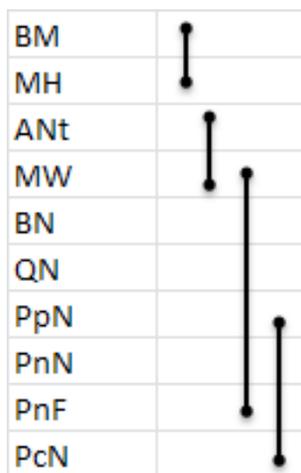


Рис. 3. Результаты попарных рандомизационных тестов проверки на значимость различий (на уровне значимости 5%) видовой насыщенности 10 наиболее представленных типов сообществ. Отрезки объединяют значимо не отличающиеся типы сообществ. Сообщества ранжированы по убыванию видовой насыщенности. Типы сообществ приведены в табл. 1 / Fig. 3. Results of pairwise randomization tests to check the significance of differences (at 5% significance level) between species number per plot for the 10 most represented types of communities. Segments unite community types which are not significantly different. Plant communities are ranked in decreasing order of average number of species per plot. Plant community types are the same as in Table 1

Видовое богатство заповедника, рассчитанное по числу видов сосудистых растений во всех анализируемых геоботанических описаниях, равно 577. Максимальное наблюдаемое видовое богатство зарегистрировано у луговых сообществ и березняков лугово-опушечных; за ними практически равное видовое богатство наблюдалось у черноольшаников нитрофитных и широколиственных лесов неморальных, за которыми с достаточно большим отрывом следовали остальные типы сообществ (см. табл. 1). Однако большая разница в числе геоботанических описаний, сделанных в разных типах сообществ, и особенно большое число описаний в выборке неморальных широколиственных лесов не позволяют утверждать об объективном характере полученного результата. Оценка видового богатства, полученная с помощью статистического подхода, позволила скорректировать этот результат.

Совместный анализ видовых кумулятивных кривых (рис. 4) и доверительных интервалов (рис. 5) выявил две крупные группы типов сообществ и две переходные.

Наиболее бедную в видовом отношении группу образуют ельники неморальные. Следующая по числу видов группа образована сообществами, в большинстве относящимися к неморальному эколого-ценотическому типу, – широколиственные леса, осинники, березняки и сосняки неморальные; в эту же группу входят сосняки боровые (послепожарные). Наиболее богатую по числу видов группу составляют сообщества, в напочвенном покрове которых преобладают луговые и лугово-опушечные виды, – луга мезофитные, гигрофитные и березняки лугово-опушечные. Переходное положение по богатству видами между двумя последними группами занимают черноольшаники нитрофитные.

Таким образом, наименее очевидный результат, полученный с помощью статистического анализа видового богатства, состоит в сходном уровне видового богатства во всех сообществах неморального эколого-ценотического типа. Высокое значение видового богатства неморальных широколиственных лесов, полученное в результате расчетов традиционным методом (см. табл. 1), определяется большим числом описаний, собранных в данном сообществе. Остальные сообщества, относящиеся к неморальному ЭЦТ, являются вполне сравнимыми по видовому богатству с широколиственными лесами. Безусловными лидерами по числу видов сосудистых растений являются сообщества с доминированием лугово-опушечных видов.

Заметим, что при анализе видового богатства следует обращать внимание на реалистичность экстраполированных оценок с точки зрения площади конкретных сообществ на анализируемой территории. Так, в заповеднике «Калужские засеки» осинники и березняки неморальные, черноольшаники нитрофитные занимают достаточно большие площади, и экстраполированные оценки видового богатства для них вполне реалистичны. Березняки лугово-опушечные, сосняки боровые, луговые сообщества являются небольшими по площади, и достижение экстраполированного числа видов в этих сообществах на территории заповедника требует отдельного изучения.

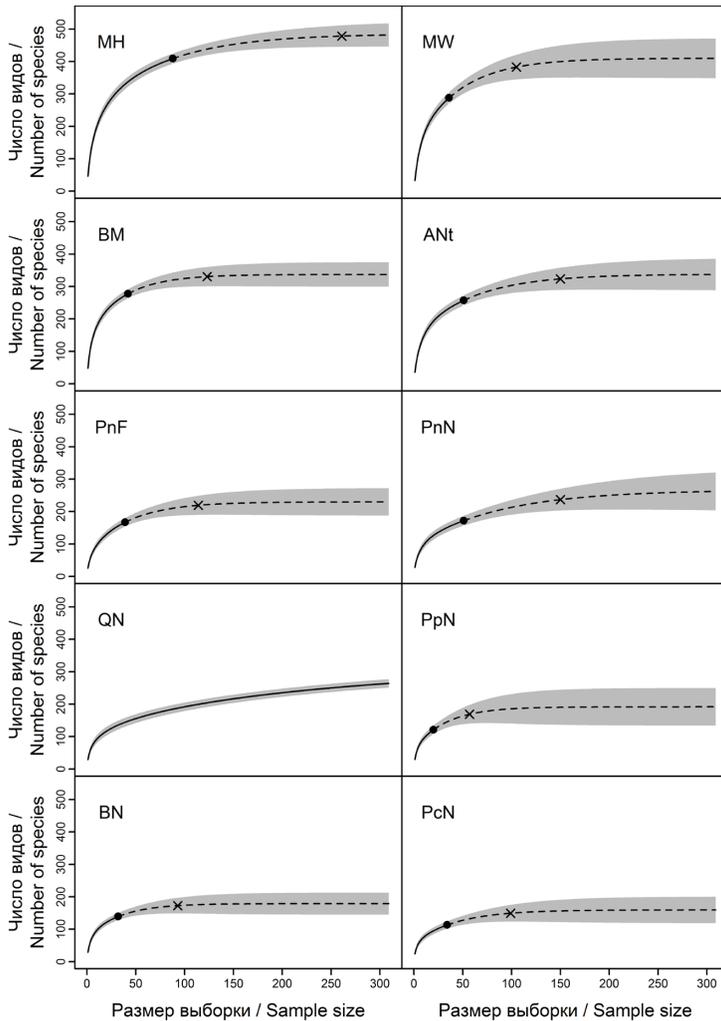


Рис. 4. Видовые кумулятивные кривые для 10 наиболее представленных типов сообществ заповедника. Сплошная линия – интерполяционная часть, прерывистая – экстраполяционная часть кривой. Черный кружок – наблюдаемое число описаний для типа, косой крест – утроенное число наблюдений. Типы сообществ приведены в табл. 1 /

Fig. 4. Species accumulation curves for the 10 most represented plant community types.

Solid line is interpolated part and dashed line is extrapolated part of the curves. Black circle marks the observed number of relevés for the community type; oblique cross marks three times the number of relevés. Plant community types are the same as in Table 1

Соотношение статистических оценок видового богатства в целом совпадает с соотношением оценок видовой насыщенности (см. рис. 2–5): сообщества, относящиеся к неморальному ЭЦТ, вместе с боровыми сосняками и бореальными ельниками являются более бедными как по видовому богат-

ству, так и по видовой насыщенности; сообщества с доминированием лугово-опушечных видов в травяно-кустарничковом ярусе являются более богатыми по обоим показателям, а сообщества нитрофитных черноольшаников и ивняков занимают промежуточное положение.

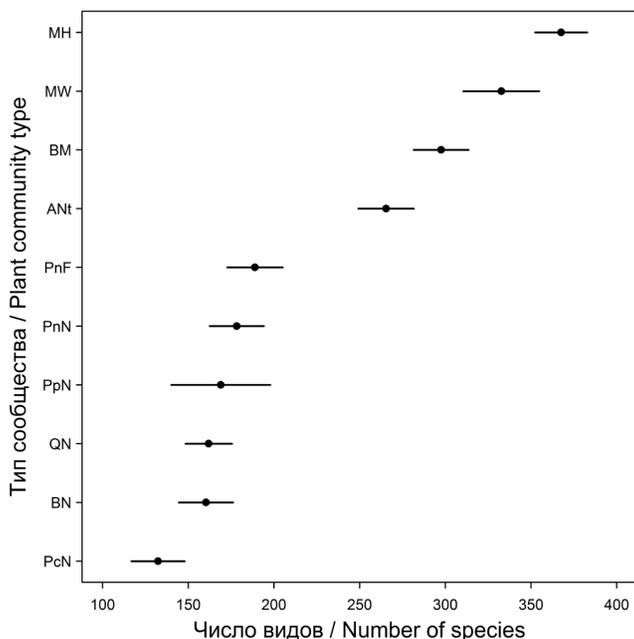


Рис. 5. Доверительные интервалы для ожидаемого числа видов при размере референтной выборки в 57 описаний. Для QN и МН дана интерполяционная оценка, для остальных сообществ – экстраполяция. Перекрывающиеся интервалы свидетельствуют об отсутствии значимых различий между типами сообществ на уровне значимости 5%. Типы сообществ приведены в табл. 1 / Fig. 5. Confidence intervals for the expected number of species at the size of the reference sample in 57 relevés. Interpolation estimates are given for QN and МН plant community types; the extrapolation estimates are given for other communities. Overlapping intervals show no significant differences between the plant community types at the 5% significance level. Plant community types are the same as in Table 1

Единственное исключение образуют гигрофитные луга, которые беднее нитрофитных сообществ по видовой насыщенности, но по наблюдаемому (см. табл. 1) и по экстраполированному (см. рис. 4, 5) значениям видового богатства их опережают. Удобным средством дополнительного анализа структуры видовой насыщенности и видового богатства является анализ экологичесенотического состава списков видов растений, который для растительных сообществ заповедника «Калужские засеки» был проведен нами ранее [5].

Бета-разнообразие было оценено для всего заповедника в целом и для каждого из анализируемых типов сообществ с помощью трех индексов (см.

табл. 1, рис. 1). Индексы Жаккара и МакКьюна имели сходное соотношение между сообществами, тогда как индекс Уиттекера сильно зависел от числа описаний в группах и отличался от остальных индексов для сообществ, представленных малым или большим числом описаний.

Максимальное внутригрупповое расстояние (0,81 и 0,89 соответственно) наблюдалось у сообществ гигрофитных и мезофитных лугов, что свидетельствовало о высокой флористической неоднородности луговых сообществ в заповеднике. Минимальные внутригрупповые расстояния (меньше 0,7) наблюдались у ельников бореальных, осинников, широколиственных лесов и ельников неморальных. Интересно, что неморальные широколиственные леса и по внутригрупповому расстоянию, и по индексу бета-разнообразия МакКьюна оказались флористически достаточно однородны, что не соответствовало сделанной ранее оценке по индексу Уиттекера (см. табл. 1), по которому эти леса обладали максимальным дифференцирующим разнообразием. Таким образом, использование индексов, мало зависящих от числа описаний в анализируемой выборке, позволяет получить более корректную оценку бета-разнообразия.

Заключение

Полученные результаты подтвердили в целом хорошо известный факт, что оценка разнообразия растительности по геоботаническим данным существенно зависит от размера имеющейся выборки геоботанических описаний. Оценку альфа-разнообразия сообществ (видового разнообразия на единицу площади), вообще говоря, можно проводить по любому имеющемуся числу описаний, однако надежность оценки среднего альфа-разнообразия (т.е. видовой насыщенности), как и любой другой статистики, зависит от размера выборки. Для оценки бета-разнообразия следует применять индексы, мало зависящие от объемов выборок (например, внутригрупповое расстояние, индекс бета-разнообразия МакКьюна). Оценку гамма-разнообразия (общего числа видов в группе описаний) целесообразно проводить на основе современных статистических подходов, в том числе на основе интегрального статистического подхода [3], который позволяет получить достаточно корректные, наглядные и хорошо интерпретируемые результаты при сравнительной оценке видового разнообразия.

Литература

1. Chiarucci A., Palmer M.W. The inventory and estimation of plant species richness // Encyclopedia of life support systems (EOLSS) / eds. by A.H. El-Shaarawi, J. Jureckova. Oxford, UK : EOLSS Publishers, 2009. P. 94–116.
2. 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 edition. Waltham, MA : Academic Press, 2013. Vol. 5. P. 195–211.
3. Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J., Lin S.-Y., Mao C.X., Chazdon R.L., Longino J.T. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages // Journal of Plant Ecology. 2012. Vol. 5. P. 3–21.

4. Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника «Калужские засеки») // Бюллетень МОИП. Серия биологическая. 2002. Т. 107, № 1. С. 40–48.
5. Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Заповедник «Калужские засеки» / Л.Б. Заугольнова (ред.). Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М. : Научный мир, 2000. С. 104–124.
6. Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Оценка потерь флористического разнообразия в лесной растительности (на примере заповедника «Калужские засеки») // Лесоведение. 1997. № 2. С. 27–42.
7. Попадюк Р.В., Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Яницкая Т.О. Заповедник «Калужские засеки» // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошниковой. СПб. : Российское ботаническое общество, 1999. С. 58–105.
8. Растительность европейской части СССР. / год ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л. : Наука, 1980. 425 с.
9. Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О.В. Смирновой. М. : Наука, 1994. 364 с.
10. Справочник по климату СССР. Вып. 8 : Ярославская, Калининская, Московская, Владимирская, Смоленская, Калужская, Рязанская и Тульская области. Ч. IV : Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров / отв. ред. П.Б. Шехтман. Л. : Гидрометеиздат, 1967. 359 с.
11. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1014.
12. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Островский М.А., Зубкова Е.В., Глухова Е.М., Паленова М.М., Губанов В.С., Грабарник П.Я. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Препринт. Пушино : ОНТИ ПНЦ РАН, 1995. 51 с.
13. Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточно-Европейские леса (история в голоцене и современность) / под ред. О.В. Смирновой. М. : Наука, 2004. Т. 1. С. 165–175.
14. 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 // Бюллетень МОИП. Серия биологическая. 2006. Т. 111, № 2. С. 36–47.
15. Smirnov V.E., Khanina L.G., Bobrovsky M.V. Validation of the ecological-coenotic groups of vascular plants for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation relevés and statistical analysis, URL: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg&lang=eng> (дата обращения: 05.11.2014).
16. Уиллиамс У.Т., Ланс Дж.Н. Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ / под ред. К. Энслейн, Э. Рэлстон, Г.С. Уилф. М. : Наука, 1986. С. 269–301.
17. Manly B.F.J. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Boca Raton : Chapman & Hall CRC, 2007. 455 p.
18. Mao C.X., Li J. Comparing species assemblages via species accumulation curves // Biometrics. 2009. Vol. 65. P. 1063–1067.
19. Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. Vol. 21. P. 213–251.
20. McCune B., Grace J.B. Analysis of Ecological Communities. Glenden Beach : MjM SoftWare Design, 2002. 300 p.
21. Colwell R.K. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2013. Version 9. URL: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (дата обращения: 05.11.2014).
22. R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2012. URL: <http://www.r-project.org> (дата обращения: 05.11.2014).

Поступила в редакцию 15.08.2014 г.; повторно 19.09.2014 г.;
принята 24.09.2014 г.

Авторский коллектив:

Смирнов Вадим Эдуардович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории вычислительной экологии Института математических проблем биологии РАН (г. Пушкино). E-mail: vesmirnov@gmail.com

Ханина Лариса Геннадьевна – доцент, канд. биол. наук, с.н.с., зав. лабораторией вычислительной экологии Института математических проблем биологии РАН (г. Пушкино). E-mail: khanina.larisa@gmail.com

Бобровский Максим Викторович – доцент, д-р биол. наук, вед.н.с. лаборатории моделирования экосистем Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (г. Пушкино). E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 70–87

Vadim E. Smirnov¹, Larisa G. Khanina¹, Maxim V. Bobrovsky²

¹*Laboratory of Computational Ecology of Institute of Mathematical Problems of Biology of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation.*

E-mail: vesmirnov@gmail.com; khanina.larisa@gmail.com

²*Laboratory of Ecological Modelling of Institute of Physico-Chemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation.*

E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Assessment of vegetation species diversity based on the integrated statistical approach for heterogeneous data (a case study for the "Kaluzhskie zaseki" State Nature Reserve)

This paper deals with the problem of correct estimation of species diversity in heterogeneous vegetation data. We used a set of 722 phytosociological relevés from "Kaluzhskie zaseki" Reserve as a data example. Our main task was to correct the previously made estimations of plant diversity in the Reserve using modern statistical methods. The former analysis did not take into account a different number of relevés referenced to plant community types which had been determined earlier.

To solve the problem we used the integrated statistical approach proposed by Colwell et al. (2012). The approach allowed us to obtain comparable interpolated or extrapolated estimates of species richness for different sample sizes on the basis of the unified theoretical framework and the species accumulation curves conception. Curves were built for 10 most represented community types. We carried out a comparison of species richness estimates resulted from the curves with the help of confidence intervals (95%) because a proper statistical test is not yet developed. Besides the species richness (gamma diversity), we also assessed alpha and beta diversity of vegetation. Means and medians of numbers of species per plot were calculated for the alpha diversity assessment of the community types. We assessed beta diversity using the following quantitative measures: (1) simple Whittaker's index, (2) the average within-group Jaccard distance and (3) the index proposed by McCune and Grace (2002).

Interpolated and extrapolated species richness was obtained in the EstimateS program; all other calculations were performed with the R statistical software.

Analysis of species richness revealed two main groups of community types and two transitional ones. The least obvious result obtained by the statistical analysis was the same level of species richness in all communities dominated by nemoral plants in the ground layer. The earlier calculated higher species richness in broadleaved

forests (dominated by *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides* and *A. campestre*) in comparing with forests dominated by *Populus tremula*, *Betula* spp. or *Pinus sylvestris* in the overstorey and by nemoral plants in the ground layer was determined by a different number of relevés referenced to these communities. Communities dominated by meadow and meadow-edge species in the ground layer are in the lead in terms of plant species richness.

Our results confirmed that assessment of alpha, beta and gamma diversity of vegetation should be conducted by methods less dependent from sample sizes. We recommend using Colwell et al. (2012) approach for species richness compatible estimations, Jaccard and McCune indices for beta diversity measuring.

Acknowledgments: this work was supported by Russian Foundation of Basic Research, grant No. 13-04-02181-a

The article contains 2 tables, 5 figures, 22 ref.

Key words: species richness; species accumulation curves; interpolation; extrapolation; number of species per plot; beta diversity; cluster analysis.

References

1. Chiarucci A, Palmer MW. The inventory and estimation of plant species richness. In: *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. El-Shaarawi AH, Jureckova J, editors. Oxford: EOLSS Publishers; 2009. pp. 94-116.
2. Gotelli NJ, Chao A. Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. In: *Encyclopedia of Biodiversity*. Levin SA, editor. 2nd ed. Vol. 5. Waltham: Academic Press; 2013. pp. 195-211. doi: [10.1016/B978-0-12-384719-5.00424-X](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00424-X)
3. Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin S-Y, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*. 2012;5:3-21 doi: [10.1093/jpe/rtr044](https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044)
4. Khanina LG, Smirnov VE, Bobrovsky MV. Analysis of forest vegetation in the reserve Kaluzhskie zaseki by methods of numerical ecology. *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. Biological series*. 2002;107(1):40-48. In Russian, English summary
5. Bobrovsky MV, Khanina LG. Zapovednik "Kaluzhskie zaseki". In: *Otsenka i sokhraniye bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeyskoy Rossii* [Assessment and conservation of forest biodiversity in the reserves of European Russia]. Zaugol'nova LB, editor. Moscow: Nauchnyy mir Publ.; 2000. pp. 104-124. In Russian
6. Smirnova OV, Popadyuk RV, Zaugol'nova LB, Khanina LG. Otsenka poter' floristicheskogo raznoobraziya v lesnoy rastitel'nosti (na primere zapovednika "Kaluzhskie zaseki") [Assessment of losses in floristic diversity in forest vegetation by the example of the Reserve Kaluzhskie zaseki]. *Lesovedenie*. 1997;2:27-42. In Russian
7. Popadyuk RV, Smirnova OV, Zaugol'nova LB, Khanina LG, Bobrovskiy MV, Yanitskaya TO. Zapovednik "Kaluzhskie zaseki". In: *Suktsessionnye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraniya biologicheskogo raznoobraziya* [Successions in the reserves of Russia and biodiversity conservation]. Smirnova OV, Shaposhnikov ES, editors. Saint-Petersburg: Rossiyskoe botanicheskoe obshchestvo Publ.; 1999. pp. 58-105. In Russian
8. Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR [Vegetation in the European part of the USSR]. Gribova SA, Isachenko TI, Lavrenko EM, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 425 p. In Russian
9. Vostochnoevropayskie shirokolistvennye lesa [East-European broadleaved forests]. Smirnova OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1994. 364 p. In Russian
10. Spravochnik po klimatu SSSR. Vyp. 8. Yaroslavskaya, Kalininskaya, Moskovskaya, Vladimirskaya, Smolenskaya, Kaluzhskaya, Ryazanskaya i Tul'skaya oblasti. Chast' IV. Vlazhnost' vozdukh, atmosferynye osadki i snezhnyy pokrov [Reference book on the climate of the USSR. Vol. 8. Yaroslavl, Kalinin, Moscow, Vladimir, Smolensk, Kaluga,

- Ryazan and Tula Oblasts. Part IV. Air humidity, precipitations and snow cover]. Shekhtman PB, editor. Leningrad: Gidrometoizdat Publ.; 1967. 359 p.
11. Nitsenko AA. Ob izuchenii ekologicheskoy struktury rastitel'nogo pokrova [On studying the ecological structure of vegetation cover]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1969;54(7):1002-1014. In Russian
 12. Zaugol'nova LB, Khanina LG, Komarov AS, Smirnova OV, Popadyuk RV, Ostrovskiy MA, Zubkova EV, Glukhova EM, Palenova MM, Gubanov VS, Grabarnik PYa. Informatsionno-analiticheskaya sistema dlya otsenki suksessionnogo sostoyaniya lesnykh soobshchestv [Information-analytical system for assessing the successional stage of forest communities]. Preprint. Pushchino: ONTI PNTs RAN; 1995. 51 p. In Russian
 13. Smirnova OV, Khanina LG, Smirnov VE. Ekologo-tsenoticheskie gruppy v rastitel'nom pokrove lesnogo poyasa Vostochnoy Evropy [Ecological-coenotic groups in forest vegetation cover in Eastern Europe]. In: Smirnova OV, editor. Vostochno-Evropeyskie lesa (istoriya v golotsene i sovremennost') [East-European forests: Holocene history and the current state]. Vol. 1. Moscow: Nauka Publ.; 2004. pp. 165-175. In Russian
 14. Smirnov VE, Khanina LG, Bobrovsky MV Validation of the ecological-coenotic groups of vascular plant species for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation releves and statistical analysis. *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. Biological series*. 2006;111(2):36-47. In Russian, English summary
 15. Smirnov VE, Khanina LG, Bobrovsky MV. Validation of the ecological-coenotic groups of vascular plants for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation releves and statistical analysis, [Electronic resource]. Available at: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg&lang=eng> (accessed 05.11.2014)
 16. Williams WT, Lance GN. Hierarchical classificatory methods. In: Statistical methods for digital computers. Enslin K, Ralston A, Wilf HS, editors; Martynov GV, Terekhin AT, translated from English; Malyutov MB, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1986. pp. 269-301. In Russian
 17. Manly BFJ. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Boca Raton: Chapman & Hall CRC; 2007. 455 p. doi: [10.1007/s00180-009-0150-3](https://doi.org/10.1007/s00180-009-0150-3)
 18. Mao CX, Li J. Comparing species assemblages via species accumulation curves. *Biometrics*. 2009;65:1063-1067. doi: [10.1111/j.1541-0420.2008.01182.x](https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2008.01182.x)
 19. Whittaker RH. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 1972;21:213-251. doi: [10.2307/1218190](https://doi.org/10.2307/1218190)
 20. McCune B, Grace JB. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach: MjM SoftWare Design; 2002. 300 p.
 21. Colwell RK. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2013. Version 9. [Electronic resource]. Available at: <http://viceroy.ceb.uconn.edu/estimates/> (accessed 05.11.2014)
 22. R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2012. [Electronic resource]. Available at: <http://www.r-project.org/> (accessed 05.11.2014)

Received 15 August 2014

Revised 19 September 2014

Accepted 24 September 2014

Smirnov VE, Khanina LG, Bobrovsky MV. Assessment of vegetation species diversity based on the integrated statistical approach for heterogeneous data (a case study for the "Kaluzhskie zaseki" State Nature Reserve). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):70-87. doi: [10.17223/19988591/28/5](https://doi.org/10.17223/19988591/28/5)
In Russian, English summary