

Classification of ecological-coenotic groups. Different procedural approaches (the case of Khanty-Mansi Autonomous Area-Yugra vascular plant flora)

*N.N. Nazarenko
E.Yu. Pasechnyuk*

South Ural State Humanitarian Pedagogical University
South Ural State Humanitarian Pedagogical University

The comparative expert and statistical estimation were executed for ecological-coenotical groups system and coenomorphs of A.L. Belgard by example of Khanty-Mansi Autonomous Area - Yugra vascular plant flora. Both systems have given appropriate estimations, correspond to principal abiotic factors gradients and groups locations in phytometer scales. For both classifications identical principal abiotic factors have been detected, but systems differ for inverse ordination vectors of this factors gradients. For the region is recommend using of joint meadow and joint paludal groups, separate oligotrophic bog and ruderal groups and specified of sylvatic group.

Различные методические подходы классификации эколого-ценотических групп (на примере флоры сосудистых растений Ханты-Мансийского автономного округа - Югра)

Н.Н. Назаренко, Е.Ю. Пасечнюк

Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет

г. Челябинск, ул. Бажова, д. 48, 454074, Россия

E-mail: elena_pasechnyuk@mail.ru , nnazarenko@hotmail.com*

Для флоры сосудистых растений Ханты-Мансийского автономного округа - Югра выполнена сравнительная экспертно-статистическая оценка системы эколого-ценотических групп и ценоморф А.Л. Бельгарда. Обе системы дают адекватные оценки, соответствующие градиентам ведущих абиотических факторов региона и положению групп в фитоиндикационных шкалах. Для обеих классификаций определяются одинаковые ведущие экологические факторы, но системы отличаются противоположными векторами ординации по градиентам этих факторов. Для региона рекомендуется использование объединенных луговой и болотной, выделение олиготрофной и рудеральной и детализация лесной ценотической групп.

Ключевые слова: эколого-ценотические группы растений; ценоморфы; экспертно-статистическая оценка; флора Ханты-Мансийского автономного округа - Югра.

Введение

Анализ флор по соотношению эколого-ценотических групп достаточно часто используется в экологических исследованиях для индикации биотопов и режимов ведущих абиотических экологических факторов (Belgard, 1950; Tsyganov, 1976; Bulohov, 1996; Matveev, 2006, 2012; Kleshcheva, 2007; Marinšek et al., 2015; Sharyi et al., 2015; Kryshen' et al., 2016; Nazarenko,

2016; Lebedeva et al., 2017), оценки структурного и экосистемного разнообразия (Bobrovskiy & Khanina, 2004; Degteva, 2005; Degteva & Novakovskiy, 2008, 2010; Matveev, 2012; Leonova et al., 2015; Evstigneev & Gornova, 2017, 2017a; Miklyaeva & Belyavskiy, 2018; Cherednichenko & Borodulina, 2018) и классификации сообществ и определения их сукцессионного статуса (Nitsenko, 1969; Smirnova et al., 2001; Smirnova, 2004; Tokhtar, 2013; Evstigneev & Gornova, 2017).

Как правило, выделение эколого-ценотических групп (ЭЦГ) производится по зональному принципу на основе изучения экофлор конкретных регионов, в результате чего разрабатываются региональные системы ЭЦГ, отражающие как особенности природных зон, так и методические подходы различных научных школ (Belgard, 1950; Nitsenko, 1969; Zozulin, 1970, 1973; Tsyganov, 1976; Karaziya, 1977; Saburov, 1984; Smirnova, 2004; Matveev, 2006). Сами ЭЦГ обычно определяются на основе доминантно-эдификаторного подхода, одним из вариантов которого является выделение в растительных сообществах «ядерных» видов и их сателлитов (Collins & Glenn, 1990; Collins et al., 1993; Martinez et al., 2015), который базируется на оценке встречаемости и приуроченности групп видов к определенным типам местообитания и ценозам. При этом использование индикационных шкал позволяет не только достаточно точно определять эколого-ценотические группы и давать им экологическую оценку, но также значительно расширяет возможности использования самих групп для комплексной оценки биотопов (Smirnova, 2004; Smirnov et al., 2006; Nazarenko, 2016).

В настоящее время среди активно используемых ЭЦГ необходимо отметить систему, предложенную на основе классификационных схем видов-эдификаторов Ниценко (Nitsenko, 1969) и Зозулина (Zozulin, 1970, 1973), а также аутоэкологии видов и их приуроченности к сообществам и местопроизрастаниям определенного типа умеренной лесной зоны Европейской России (Smirnova, 2004), и ценоморфы А.Л. Бельгарда (Belgard, 1950; Matveev, 2006), под которыми понимается система адаптаций к фитоценозу в целом.

Для различных регионов проведен анализ как системы ЭЦГ, предложенной для умеренной лесной зоны Европейской России (Smirnov et al., 2006; Nazarenko, 2016a; Drogunova & Nazarenko, 2017), так и ценоморф А.Л. Бельгарда (Nazarenko, 2016, 2016b; Drogunova & Nazarenko, 2017a), а также сравнительный анализ этих систем на примере северо-степных дубрав (Nazarenko, 2013). Задача данного исследования – сравнительная оценка использования системы ЭЦГ и ценоморф на примере флоры сосудистых растений Ханты-Мансийского автономного округа – Югра (ХМАО-Югра).

Материалы и методы исследований

При анализе флоры были использованы две классификационные схемы: ЭЦГ умеренной лесной зоны Европейской России (Smirnova, 2004), и ценоморфы (Belgard, 1950). В рамках первой классификации определялись ЭЦГ: тундро-арктическая (Aa); Br – бореальная (виды темнохвойных лесов), и, отдельная классификация, с выделением групп бореальных кустарничков и вечнозеленых трав (Br_k), бореального мелкотравья (Br_m) и бореального высокотравья (TH) (Rasshirennaya sistema..., 2008); Nm – неморальная (виды широколиственных лесов), Nt – нитрофильная (виды черноольшаников), Pn – боровая (виды светлохвойных лесов), MDr – сухо-луговая, MFr – свежо-луговая, St – степная, Olg – олиготрофная (виды олиготрофных болот), Sw – виды мезотрофных болот, Wt – прибрежно-водная, InW – внутриводная. В рамках второй классификации выделялись следующие ценоморфы: тундровая – тундранты (Tu), внутриводная – акванты (Aq), болотная – палюданты (Pal), луговая – пратанты (Pr), песчаных субстратов – псаммофиты (Ps), сорная – рудеранты (Ru), лесная – сиванты (Sil), степная – степанты (St). Некоторые группы в двух классификационных системах являются сходными, хотя и выделяются на основе разных подходов. Также в обеих классификациях выделялись группы, не предусмотренные системой ЭЦГ, но используемые в системе ценоморф (Tarasov, 2012) и представленные во флоре ХМАО-

Югра: щербистых осыпей – хасмофиты (Chs), меловых обнажений – кретофиты (Cr), скальных обнажений – петрофиты (Ptr), горных местообитаний – монтаные (Mont).

Оценка выделенных групп выполнялась на основе экспертно-статистического подхода (Smirnov et al, 2006; Smirnov, 2007) по алгоритму Discriminant Function Analysis программного пакета Statistica. В работе использовались унифицированные фитоиндикационные шкалы (Didukh, 2011), термо- (Tm), омбро- (Om) и криорежима (Cr), континентальности (Kn), почвенного увлажнения (Hd) и его переменности (fH), солевого (Sl), азотного (Nt) и кислотного (Rc), режимов, аэрации почв (Ae) режима почвенного кальция (Ca) и освещенности (Lc). В связи с тем, что используемые шкалы относятся к интервальным, в анализе использованы минимальные и максимальные балльные значения каждой из шкал.

Результаты

Согласно последних исследований (Opredelitel'..., 2006) рассматриваемая флора ХМАО-Югра насчитывает 1175 видов сосудистых растений. Из них в анализе представлен 863 вид (табл. 1). Виды, не представленные в анализе, характеризуются недостаточно изученной экологией и отсутствием фитоиндикационных оценок по большинству (или по всем) экологическим факторам. Наиболее проблемными являются следующие группы: тундровая, для которых представлено в шкалах только четверть известных для флоры региона видов; влажно-луговая, водно-болотная, хасмофитная и монтанная. Наибольшее число экологически слабоизученных видов среди флоры ХМАО отмечено для родов *Betula*, *Minuartia*, *Polygonum*, *Draba*, *Salix*, *Saxifraga*, *Potentilla*, *Astragalus*, *Elymus* и, особенно, *Carex*, *Alchemilla* и *Hieracium*.

На первом этапе группы оценивались по результатам экспертного отнесения видов к группе и после дискриминантного анализа экспертной оценки, а также по числу «ядерных» видов в группе (см. табл. 1), которое указывает на ее экологическую специфичность. Вид определялся как «ядерный» если по результатам дискриминантного анализа апостериорная вероятность его отнесения к группе составляла 0,6 и выше (Smirnov et al., 2006).

Сопоставление классификаций с детализацией и без детализации бореальной ЭЦГ показало, что для бореального высокотравья определяется наименьшая доля правильно экспертно выделенных видов, от первоначального состава в группе их осталось только 5, а переходы по результатам статистической оценки наблюдались в десять других ЭЦГ. Также для группы определяется только один ядерный вид, но при этом 9 видов бореального высокотравья оказались ядерными для объединенной бореальной ЭЦГ. Таким образом, группа бореального высокотравья не является специфичной. Группа бореальных кустарников по результатам экспертной оценки оказалась немногочисленной и достаточно устойчивой (из 13 видов 7 по результатам статистической оценки осталось в группе, для группы определялось 5 ядерных видов), однако практически все 13 видов бореальных кустарников по результатам статистической оценки вошли в состав объединенной бореальной ЭЦГ, а 11 из них оказались для этой объединенной ЭЦГ ядерными. Только группа бореального мелкотравья по результатам классификации увеличила свою численность и характеризуется большим числом ядерных видов. Однако все достоверно отнесенные к бореальному мелкотравью виды по результатам статистической оценки также вошли в состав объединенной бореальной ЭЦГ и подавляющее большинство – как ядерные для объединенной бореальной группы. Таким образом, разбиение бореальной ЭЦГ на четыре группы не привело к улучшению точности экспертного определения. При этом, объединение всех бореальных видов в одну группу несколько повысило точность экспертной оценки, суммарная точность выделения объединенной бореальной группы выше, чем при ее детализации, число ядерных видов также выросло. Детализация бореальной ЭЦГ практически не повлияла на точность экспертной оценки нелесных ЭЦГ, а для близких бореальной по экологии лесных (борово́й, нитрофильной и неморальной) точность при статистической оценке изменилась незначительно. Таким образом, детализация бореальной группы является не критической, а сами дополнительные

группы не дают особых преимуществ точности при оценке ценозов.

Наиболее точная экспертная оценка характерна для внутриводной, олиготрофных болот, влажно-луговой, кретофитной и степной, а также объединенной бореальной ЭЦГ – то есть либо для видов специфических местообитаний, либо для видов зональных и оптимальных для региона местообитаний.

Из тундровой ЭЦГ при статистической оценке чаще всего происходили переходы во влажно-луговую, монтанную и болотную ЭЦГ, при этом сама ЭЦГ обновилась практически наполовину за счет болотных, хасмофитных и монтанных видов (виды горных тундр). Доля ядерных видов составила почти половину группы, что указывает на ее высокую экологическую специфичность и отсутствие большого числа видов, относимых к нескольким ЭЦГ (т.н. «промежуточные» или «переходные» виды) и характерных для разных типов местообитаний.

Эколого-ценотические группы					Ценоморфы						
во флоре		в анализе	точно,%	после анализа	ядерных	во флоре		в анализе	точно,%	после анализа	ядерных
Aa	101	24	54 (54)	23 (23)	11 (11)	Tu	102	25	44	28	12
St	28	25	64 (64)	35 (35)	17 (16)	St	24	23	35	28	11
MDr	72	62	26 (24)	43 (42)	7 (6)	Pr	192	148	50	154	41
MFr	220	165	70 (70)	227 (228)	107 (107)						
Br	25 (133)	21 (117)	48 (61)	15 (116)	7 (77)	Sil	262	219	68	211	148
Br_k	13	13	54	13	5						
Br_m	56	45	53	59	37						
TH	39	38	13	17	1						
Nm	35	35	26 (23)	24 (16)	9 (7)						
Pn	102	78	49 (44)	76 (68)	20 (15)	Ps	38	23	17	9	4
Nt	35	35	29 (34)	23 (25)	8 (8)	Ru	152	129	70	143	78
Olg	44	44	73 (75)	50 (51)	42 (42)	Pal	228	191	80	203	175
Sw	76	57	28 (26)	43 (43)	21 (21)						
Wt	149	114	57 (56)	123 (123)	63 (63)						
InW	54	48	90 (88)	48 (47)	47 (47)	Aq	51	45	84	45	45
Chs	35	17	24 (24)	8 (8)	2 (2)	Chs	34	17	18	8	2
Ptr	39	22	23 (23)	12 (14)	0 (2)	Ptr	39	22	23	10	4
Cr	13	6	67 (67)	6 (6)	6 (5)	Cr	14	6	67	7	5
Mont	39	14	43 (43)	18 (18)	6 (6)	Mont	40	15	33	17	9

Table 1. Классификация видов флоры сосудистых растений ХМАО-Югра на ЭЦГ и ценоморфы в скобках приведены результаты оценки без детализации бореальной группы

Из объединенной бореальной группы при статистической оценке более трети видов перешли в близкие ЭЦГ, связанные с градиентами ведущих факторов: преимущественно, во влажно-луговую (градиент освещенности – виды бореальных опушек и полян), неморальную (градиент иссушения и формирование вторичных березовых лесов из темнохвойных), нитрофильную (заболачивание), боровую (градиенты трофности, увлажнения и освещенности), а также болотную и прибрежно-водную (градиенты увлажнения, его переменности и освещенности). Переход видов в бореальную группу (около трети видов) также происходил по этим же градиентам среды – преимущественно, из боровой, неморальной и влажно-луговой ЭЦГ и, в меньшей степени, – ЭЦГ олиготрофных болот, нитрофильной и прибрежно-водной. Для объединенной бореальной группы две трети видов по результатам статистического анализа определяются как ядерные, что указывает на ее высокую экологическую специфичность.

Хасмофитная группа определяется как проблемная при экспертной оценке, поскольку от

изначально выделенных в группе осталось только четыре вида и наблюдались переходы, связанные с близкими местообитаниями, в петрофильную, монтанную и тундровую ЭЦГ (скалистые, щебнистые, высокогорные и тундровые биотопы), боровую (сосновые и лиственничные леса на зарастающих осыпях) и степную (каменистые степи) ЭЦГ. Сама группа хасмофитов пополнилась за счет переходов из петрофильной и тундровой групп. Определено только два ядерных вида.

Группа видов известняковых скальных выходов относится к наиболее устойчивой (только 2 вида перешли в боровую и степную ЭЦГ) и характеризуется высокой экологической специфичностью – практически все виды ядерные.

Также к устойчивой группе относится внутриводная ЭЦГ, для которой практически не наблюдалось переходов, кроме немногочисленных в близкие по градиенту влажности ЭЦГ олиготрофных болот и прибрежно-водную. При этом в саму группу переходы наблюдались из прибрежно-водной ЭЦГ. Практически все виды группы отнесены к ядерным.

Сухо-луговая ЭЦГ относится к наиболее гетерогенной и неустойчивой: от первоначального экспертно определенного состава в ней осталось около четверти видов, а подавляющее число переходов из нее во влажно-луговую и степную группы связано с градиентом увлажнения. Также отмечаются переходы в боровую ЭЦГ (виды опушек и полян боров). Пополнение группы произошло за счет влажно-луговой и боровой флор. Группа характеризуется низкой экологической специфичностью – только около 15% ядерных видов, остальные виды переходные, характерные и для других ценозов.

Влажно-луговая ЭЦГ является одной из ведущих для региона и по результатам статистической оценки увеличила свой количественный состав. Из группы чаще всего наблюдались переходы в близкие ЭЦГ, связанные с градиентами ведущих экологических факторов – в сухо-луговую и прибрежно-водную (градиент влажности), а также боровую и бореальную (виды опушек и полян боров и темнохвойных лесов, соответственно). Пополнение группы показывает комплексный характер формирования луговых биотопов исследованного региона: наблюдались переходы в группу, связанные с градиентом увлажнения (из сухо-луговой, прибрежно-водной и видов мезотрофных болот) и за счет видов опушечно-полянного комплекса светло- и темнохвойных, мокрых (нитрофильная) и лиственных (неморальная) лесов. Также во влажно-луговую ЭЦГ перешло несколько видов, отнесенных по встречаемости к тундровой группе, но характерных также и для горных лугов и опушек горных лесов. Группа характеризуется сравнительно высокой экологической специфичностью – порядка 50% ядерных видов.

Монтанная ЭЦГ более чем наполовину обновила свой состав. При этом для группы наблюдались переходы в петрофильную ЭЦГ, а также в боровую и тундровую (виды горных тундр и лесов). Переходы в монтанную ЭЦГ после статистической оценки отмечались из группы хасмофитов и петрофитов, а также видов, встречающихся в горных тундрах и темнохвойных лесах. К ядерным отнесено только 30% видов.

Неморальная ЭЦГ проявляет себя как неустойчивая в связи с отсутствием широколиственных лесов в исследованном регионе. По результатам статистической оценки наблюдались переходы из группы, связанные с градиентом освещенности – в бореальную (уменьшение) и в боровую и влажно-луговую (опушечно-полянские виды). Также отмечено небольшое количество переходов в неморальную группу из бореальной, боровой и нитрофильной ЭЦГ. Для группы определяется небольшое число ядерных видов.

Нитрофильная ЭЦГ для данного региона также является неустойчивой – две трети видов по результатам статистической оценки перешли в другие ЭЦГ. Переходы связаны преимущественно с градиентом освещенности и увлажнения – в прибрежно-водную, болотную, влажно-луговую и бореальную группы. Необходимо отметить, что базовый для

данной ЭЦГ вид *Alnus incana* (L.) Moench по результатам экспертно-статистического анализа определяется как переходный нитрофильно-бореально-тундровый. Отмечалось также небольшое количество переходов в группу, преимущественно, из бореальной и водно-болотной ЭЦГ. Для группы характерно небольшое число ядерных видов.

ЭЦГ олиготрофных болот является одной из самых устойчивых (небольшое число переходов) и экологически специфичных (высокая доля ядерных видов). При этом немногочисленные переходы из группы отмечались в основном в бореальную, прибрежно-водную группу и ЭЦГ мезофильных болот, а пополнение группы происходило за счет видов близких ЭЦГ – внутриводной, прибрежно-водной и мезотрофных болот.

Боровая ЭЦГ практически не изменилась по численности, но по результатам статистической оценки наполовину обновила свой состав. Переходы из группы связаны преимущественно с градиентами освещенности и увлажнения – в бореальную (затенение), сухо- и влажно-луговую (комплекс видов борových опушек и полей). При этом пополнение группы осуществлялось за счет бореальных видов, а также монтанных, петрофитов и хасмофитов (виды горных сосновых и лиственничных лесов) и видов сухо-луговой ЭЦГ. Боровая группа характеризуется сравнительно низкой экологической специфичностью – около четверти ядерных видов.

Петрофитная ЭЦГ, как и хасмофитная, также определяется как наиболее проблемная при экспертной оценке. От изначально отнесенных в группе осталось только пять видов. Из группы наблюдались разнообразнейшие переходы, а пополнение шло преимущественно за счет хасмофильной, монтанной и лесных ЭЦГ. Для группы выделено только два ядерных вида.

Немногочисленная степная ЭЦГ по результатам анализа увеличила свой состав – от первоначальной оценки в группе осталось две трети видов и из группы наблюдались переходы во влажно-луговую ЭЦГ, за счет которой также шло преимущественное пополнение степной ЭЦГ, также в степную группу перешли отдельные бореальные, борových, хасмофитные, петрофитные и кретофитные виды. Порядка половины группы составляют ядерные виды, что указывает на ее высокую экологическую специфичность.

Для ЭЦГ мезотрофных болот наблюдалась сравнительно низкая точность экспертной оценки – от первоначально отнесенных в группе осталось только 15 видов. Подавляющее большинство переходов отмечается в прибрежно-водную ЭЦГ и группу олиготрофных болот, также несколько видов перешло во влажно-луговую ЭЦГ и тундровую. В группу отмечались переходы из прибрежно-водной ЭЦГ, а также групп олиготрофных болот, бореальной (виды заболоченных лесов), нитрофильной и тундровой. Половина видов группы по результатам статистической оценки отнесена к ядерной.

Наконец, прибрежно-водная ЭЦГ характеризуется высокой численностью (вторая после влажно-луговой) и большим числом ядерных видов. По результатам статистической оценки состав группы обновился наполовину. Из группы отмечались переходы, преимущественно, в болотные и влажно-луговую ЭЦГ, а также во внутриводную и бореальную и нитрофильную (виды заболоченных лесов). Пополнение группы также шло за счет видов указанных ЭЦГ.

При классификации видов на ценоморфы отмечалась более высокая точность экспертной оценки (63%). Наиболее точная экспертно определены аквалнты, палюданты, рудеранты, силванты и кретофиты, соответственно, точность экспертной оценки при выделении ЭЦГ и ценоморф частично совпадает для экологически специфичных групп.

Аквальная ценоморфа является наиболее устойчивой – немногочисленные переходы из группы наблюдаются в близкую палюдантную ценоморфу, а выпавшие виды заменились видами, экспертно отнесенными к палюдантам. Все виды группы по результатам статистической оценки оказались ядерными.

Хасмофитная ценоморфа для этой классификации также является проблемной – от изначально выделенных осталось три вида, а переходы, как и для системы ЭЦГ, наблюдались преимущественно в монтанную, тундровую, петрофильную и степную ценоморфы. Ценоморфа пополнилась за счет переходов из монтанной, тундровой и луговой групп. Определено только два ядерных вида.

Ценоморфа кретофитов как и ЭЦГ тоже относится к наиболее устойчивой (в другие ценоморфы перешло только 2 вида) и также характеризуется высокой экологической специфичностью – практически все виды ядерные.

Монтанная ценоморфа обновила свой состав на две трети. Из группы наблюдались переходы в лесную, петрофильную, тундровую и хасмофитную ценоморфы. По результатам статистической оценки ценоморфа пополнилась за счет хасмофитов, петрофитов, тундровых и лесных видов. В отличие от ЭЦГ, более половины группы отнесено к ядерным видам.

Палюдантная (болотная) ценоморфа увеличила свой состав и характеризуется значительным числом (более 80%) ядерных видов. Переходы из ценоморфы по результатам статистической оценки связаны с градиентами увлажнения, освещенности и температурного режима и наблюдались в аквальную, лесную, тундровую и луговую ценоморфы, а пополнение группы – за счет лесных, луговых, аквальных и тундровых видов.

Пратантная (луговая) ценоморфа также увеличила свой состав, но характеризуется меньшей экологической специфичностью (несколько менее трети ядерных видов). При этом из группы по результатам статистической оценки наблюдались переходы в большое число ценоморф с преобладанием переходов по градиентам увлажнения (в болотную и, гораздо реже, степную) и освещенности (в лесную), а также большое количество переходов отмечалось в рудеральную ценоморфу. Пополнение ценоморфы шло преимущественно за счет болотных, псаммофильных, рудеральных, сильвантных (опушечно-полянны) и степантных видов.

Псаммофильная ценоморфа является одной из проблемных при экспертной оценке, поскольку при небольшой первоначальной численности по результатам статистической оценки она резко уменьшила свой состав и в группе осталось только четыре экспертно определенных вида. Из группы и в группу наблюдались переходы, связанные с семью другими ценоморфами, однозначно не идентифицируемые по градиентам ведущих факторов. Для группы определено только 4 ядерных вида.

Петрофильная ценоморфа, как и ЭЦГ, также определяется как проблемная при экспертной оценке, поскольку ее численность уменьшилась в два раза, а от изначально отнесенных в ней осталось только пять видов. Из группы наблюдались переходы в разные ценоморфы, а в группу перешло несколько хасмофитов и монтантных видов и один рудерант. Для группы определено четыре ядерных вида.

Рудеральная (сорные виды) ценоморфа определяется как достаточно устойчивая (точность экспертной оценки составляет 70%) и экологически специфическая (почти половина видов – ядерные). Немногочисленные переходы из группы по результатам статистического анализа наблюдались в луговую, степную и лесную ценоморфы, а группа увеличила свой состав преимущественно за счет переходов из луговой, лесной, степной, псаммофильной и болотной ценоморф.

Сильвантная (лесная) ценоморфа является самой многочисленной для флоры ХМАО, устойчивой (68% точности экспертной оценки) и экологически специфичной (70% ядерных) видов. Численный состав группы почти не поменялся, при этом из и в нее наблюдались переходы преимущественно луговых (опушечно-полянны виды) и болотных (виды заболоченных лесов) видов, также группа пополнилась за счет монтанной и петрофитной (виды горных лесов) ценоморф.

Степная ценоморфа по результатам статистической оценки дала меньшую точность экспертного определения и меньшее число ядерных видов по сравнению с системой ЭЦГ. От первоначального числа в группе осталась только треть видов и из группы наблюдались переходы преимущественно в луговую и рудеральную ценоморфы. Состав группы пополнялся преимущественно за счет рудерантов и пратантов, а также хасмофитов и псаммофитов.

ЭЦГ	Ценоморфа											
	Tu	St	Pr	Sil	Ps	Ru	Pal	Aq	Chs	Ptr	Cr	Mont
Aa	11/20	0/2	0/1									
St	13/25	0/2	0/1	0/1	1/5	0/1						
MDr	1/1	0/9	21/29	-/2	1/1							
MFr	0/1	0/1	37/108	3/18	0/1	54/95	-/4					
Br	106/113	0/1	2/2									
Nm	15/16											
Pn	0/1	0/14	13/34	4/6	2/13							
Nt	0/4	5/7	11/14									
Olg	1/2	-/3	44/46									
Sw	0/1	1/1	40/41									
Wt	4/15	4/14	0/1	78/93								
InW	0/1	0/1	45/45									
Chs	0/2	2/5	0/1									
Ptr	0/2	1/3	3/9									
Cr	5/6											
Mont	0/1	0/1	9/16									

Table 2. Кросс-классификация видов флоры ХМАО-Югра по системам ЭЦГ и ценоморф в числителе число ядерных видов, в знаменателе – общее.

Результаты классификации тундровой ценоморфы сравнимы с тундровой ЭЦГ. Группа сохранила половину первоначального состава при этом из нее чаще всего происходили переходы в болотную, монтанную, луговую и лесную ценоморфы, а сама ценоморфа обновилась за счет хасмофитов, петрофитов, псаммофитов, болотных и монтанных видов. Доля ядерных видов составила почти половину группы.

Поскольку в классификациях анализировались одни и те же виды, то имеется возможность кросс-классификации (перекрестной классификации) флоры по двум системам одновременно (таблица 2). При этом важен не столько перекрестный анализ общего числа видов групп, сколько кросс-классификация «ядерных» видов, указывающих на особенности формирования экофлоры региона. В результате установлено, что для обеих систем практически полностью совпадают аквальная, меловая и монтанная ценоморфы и ЭЦГ. Также практически совпадают тундровая, петрофитная и хасмофитная ценоморфы и ЭЦГ, за исключением небольших отклонений, особенно по тундровой группе.

Степная группа более четко определяется в системе ценоморф, поскольку в системе ЭЦГ в нее входят также и степные рудеранты. Псаммофитная группа в системе ЭЦГ попадает преимущественно в число борových видов, что связано с особенностями формирования боров на песчаных почвах. Сухо-луговая ЭЦГ практически в полном составе попадает в рудерантную ценоморфу, также в нее попадает порядка половины влажно-луговой ЭЦГ, что указывает на особенности формирования рудеральной флоры ХМАО-Югра.

Наиболее сложными при кросс-классификации определяются лесные и болотные группы. Так в нитрофильной лесной ЭЦГ обнаруживаются два ценоотических ядра: лесо-болотное и болотное, а также выделяются переходные виды опушек заболоченных мелколиственных

лесов, в системе ценоморф определяющиеся как пратанты. Сложный характер формирования отмечен у палюдантной ценоморфы, для которой определяется несколько ценологических ядер – олиготрофных, мезотрофных болот и переувлажненных местообитаний, а также заболоченных темнохвойных лесов. Наиболее сложный характер формирования отмечен для лесной ценоморфы, для которой выделяется зональное флористическое ядро бореальных лесов, два немногочисленных ценологических ядра боров и лиственных лесов, ядро заболоченных мелколиственных лесов и крайне малочисленные группы лесов прибрежных и скальных.

В результате классификаций в модели дискриминантного анализа для обеих независимых классификаций четверка ведущих экологических факторов определяется абсолютно одинакова (табл. 3).

Эколого-ценологические группы					Ценоморфы				
фактор	Λ-Уилкса	Частная Λ	F-удаленное	Уровень значимости	фактор	Λ-Уилкса	Частная Λ	F-удаленное	Уровень значимости
Hdmin	0,04	0,82	11,69	>0,01	Hdmin	0,07	0,81	17,33	>0,01
Lcmin	0,04	0,88	7,37	>0,01	Lcmin	0,07	0,89	9,20	>0,01
Aemin	0,04	0,91	5,32	>0,01	Aemin	0,06	0,93	5,47	>0,01
Aemax	0,03	0,93	4,34	>0,01	Aemin	0,06	0,95	4,17	>0,01
Fhmax	0,03	0,93	4,01	>0,01	Camax	0,06	0,95	3,94	>0,01
Lcmax	0,03	0,94	3,62	>0,01	Hdmax	0,06	0,95	3,80	>0,01
Ommin	0,03	0,94	3,60	>0,01	Ommin	0,06	0,95	3,77	>0,01
Hdmax	0,03	0,94	3,31	>0,01	Lcmax	0,06	0,96	3,16	>0,01
Camax	0,03	0,95	2,61	>0,01	Camax	0,06	0,96	3,02	>0,01
Tmmin	0,03	0,96	2,32	>0,01	Slmin	0,06	0,96	2,91	>0,01
Slmin	0,03	0,96	2,30	>0,01	Tmmax	0,06	0,97	2,61	>0,01
Ommax	0,03	0,96	2,21	0,01	Ntmin	0,06	0,97	2,49	>0,01
Crmax	0,03	0,96	2,19	0,01	Slmax	0,06	0,97	2,42	0,01
Fhmin	0,03	0,96	2,07	0,01	Ommax	0,06	0,97	2,30	0,01
Camax	0,03	0,96	2,05	0,01	Tmmin	0,06	0,97	2,13	0,02
Slmax	0,03	0,96	2,03	0,01	Knmax	0,06	0,97	2,02	0,02
Knmax	0,03	0,96	2,01	0,01	Fhmax	0,06	0,97	1,96	0,03
Tmmax	0,03	0,97	1,70	0,05	Fhmin	0,06	0,98	1,91	0,04
Ntmax	0,03	0,97	1,69	0,05	Crmax	0,06	0,98	1,83	0,05
Ntmin	0,03	0,97	1,61	0,06	Ntmax	0,06	0,98	1,65	0,08
Knmin	0,03	0,97	1,49	0,10	Rcmin	0,06	0,98	1,56	0,11
Crmin	0,03	0,98	1,36	0,16	Crmin	0,06	0,98	1,36	0,18
Rcmin	0,03	0,98	1,29	0,20	Knmin	0,06	0,98	1,17	0,30
Rcmax	0,03	0,98	1,17	0,29	Rcmax	переменная исключена из модели анализа			

Table 3. Ведущие факторы классификации видов флоры ХМАО-Югра по системам ЭЦГ и ценоморф факторы ранжированы по их значимости в модели

Ведущими факторами, определяющими распределение видов, как по ЭЦГ так и по экоморфам являются (по уменьшению эффекта) минимальные величины почвенного увлажнения (иссушение почв), минимальные показатели освещенности (затенение), аэрация почв, соответственно, минимальная (увеличение скважности почв и их аэрации) и максимальная (уменьшение скважности почв, их низкая аэрация и высокая обводненность). Для прочих факторов наблюдаются различия по уровню значимости. Также практически идентичны факторы, не являющиеся статистически значимыми для классификации видов, – минимальные величины азота в почве (для ценоморф – максимальные), минимальные

показатели континентальности и криорежима, минимальные и максимальные показатели кислотности почв (для ценоморф максимальные показатели кислотности вообще выпадают из модели анализа).

Для ЭЦГ по результатам канонического анализа определяется семь статистически значимых (по результатам оценки критерия хи-квадрат) уравнений в дискриминантная модель (из 14), для ценоморф таких уравнений дискриминантных функций определяется шесть (из 11). Ординация ЭЦГ и ценоморф в пространстве первых двух ведущих дискриминантных функций показала схожее распределение групп и формирование сходных рядов биотопического замещения (рис.). Во-первых, отдельную группу формируют ценоморфы монтанная, хасмофитная, петрофитная, тундровая и сивлантная, которой соответствуют идентичные группы ЭЦГ, за исключением того, что в состав группы входит бореальная ЭЦГ, к которой и относится большинство сивлантов (табл. 2). Центральное положение в осях дискриминантных функций занимает палюдантная ценоморфа, которой соответствуют ЭЦГ мезотрофных болот, нитрофильная и прибрежно-водная. Оканчивается ряд замещения аквальной ценоморфой и, соответственно, внутриводной ЭЦГ. «Перпендикулярный» ряд формируют пратантная и псамофильная ценоморфы и, далее, рудеранты, степанты и кретофиты, в свою очередь, образующие короткие биотопические ряды, параллельные аквально-палюдантно-лесному. Для ЭЦГ также выделяется «перпендикулярный» степно-кретофитный и луговой ряд, менее выраженный.

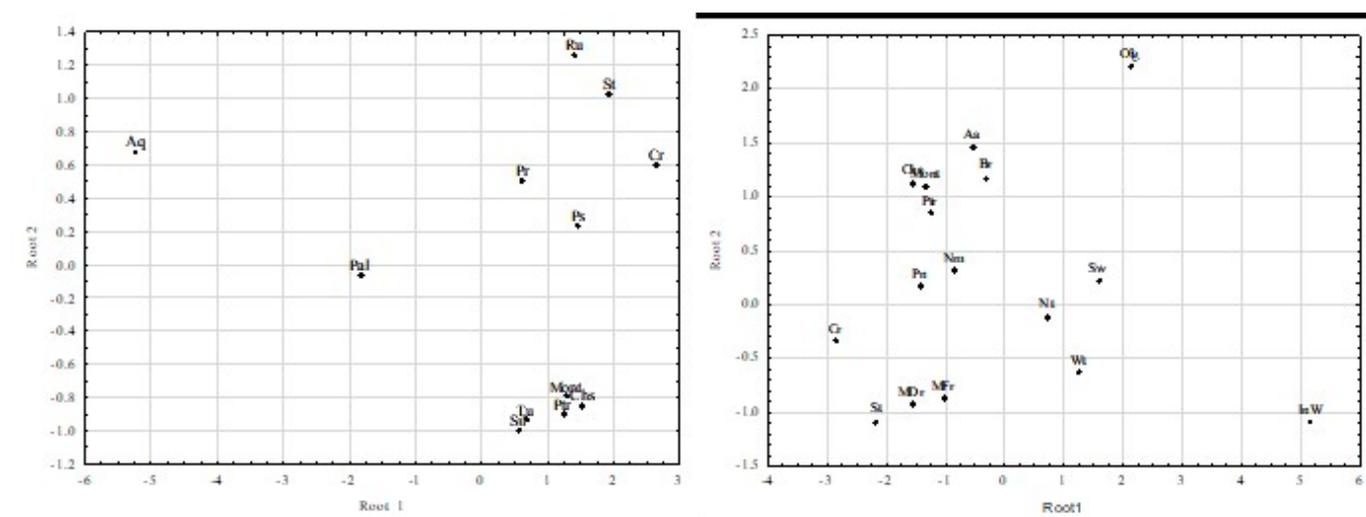


Figure 1. Ординация ценоморф (слева) и ЭЦГ (справа) в пространстве первых дискриминантных функций (Root1 и Root2)

Ординация также показала (см. рис. 1), что ряды замещения и группы ЭЦГ в пространстве дискриминантных осей расположены зеркально относительно рядов и групп ценоморф. Это связано с тем, что коэффициенты в дискриминантных уравнениях в модели для ЭЦГ и ценоморф близкие по абсолютному значению, но различные по знаку. В частности, для первой дискриминантной оси наибольшая корреляция отмечается для минимальных значений почвенного увлажнения, и почвенной аэрации, но для ЭЦГ корреляция положительная, а для ценоморф – отрицательная. Для второй оси наибольшая корреляция отмечается с минимальными величинами освещенности, но для ЭЦГ корреляция отрицательная, а для ценоморф – положительная.

Наконец, сравнение центроидов ведущих экологических факторов ЭЦГ и ценоморф в пространстве фитондикационных шкал (таблица 4) показало, что такие группы как тундровая, кретофиты, петрофиты и хасмофиты в обеих системах в фитондикационных шкалах характеризуются абсолютно одинаковым положением. Также практически одинаковое положение (за исключением незначительных отклонений по отдельным режимам) в шкалах

характерно для степной, внутриводной и монтанной ЭЦГ и ценоморфы.

Для лесных, луговых и болотных ЭЦГ и ценоморф в подавляющем большинстве случаев наблюдается ситуация, когда близкие по экологии ЭЦГ, составляющие ценоморфу, вписываются в более широкую амплитуду факторов соответствующей ценоморфы, либо незначительно от нее отклоняются. Исключение составляют несколько ЭЦГ и ценоморф. Во-первых, боровая группа от прочих сивантных отличается смещением в зону больших показателей освещенности, при этом псаммофильная ценоморфа в целом соответствует боровой ЭЦГ, за исключением режимов освещенности и переменности почвенного увлажнения (смещение в зону больших показателей). Во-вторых, нитрофильная ЭЦГ, соответствуя сивантной группе по режиму освещенности, резко отличается от нее по режиму почвенного увлажнения, соответствуя палюдантной ценоморфе, а также смещением в зону больших величин содержания почвенного азота. В-третьих, неморальная ЭЦГ отличается от сивантной группы смещением в зону более щелочных и богатых азотом почв, а также больших величин термоклимата. В-четвертых, сухо-луговая ЭЦГ отличается смещением в зону больших величин содержания солей и азота в почве, по последнему показателю она соответствует не пратантной, а рудеральной ценоморфе. В-пятых, прибрежно-водная ЭЦГ от прочих палюдантных групп отличается смещением в зону более богатых азотом почв. Наконец, ЭЦГ олиготрофных болот резко отличается от остальных палюдантных групп по большинству эдафических факторов и терморегиму.

Гру ппа	hd	fh		rc		sl		Ca		nt		ae		tm		om		Kn		Cr		lc		
Sil	9	16	4	7	5	9	3	9	4	8	3	8	5	9	4	11	10	16	4	15	3	11	4	8
Br	9	16	3	7	4	9	3	9	4	8	3	8	5	9	4	10	10	17	4	15	3	10	4	8
Nm	8	15	4	7	6	10	4	9	5	9	4	9	5	9	5	12	10	16	4	14	4	11	4	8
Pn	7	15	4	8	5	10	4	10	4	9	2	7	4	8	4	11	8	16	4	15	4	11	5	9
Nt	10	18	4	8	5	10	4	10	4	8	4	9	7	11	4	12	9	17	3	14	3	12	4	8
Ps	6	15	5	9	5	10	4	9	4	8	2	7	4	8	4	11	9	16	4	14	4	10	6	9
Pr	8	16	5	9	6	10	4	11	5	9	3	8	5	9	4	12	8	16	4	15	4	11	6	9
MD r	6	14	5	9	5	11	5	12	5	9	3	8	4	8	5	12	8	16	4	15	4	12	7	9
MF r	7	16	5	9	6	10	4	11	5	9	4	9	5	9	5	12	7	16	3	15	4	12	6	9
Ru	6	15	5	9	5	11	5	11	5	9	4	9	4	8	5	13	6	16	3	15	4	12	6	9
Wt	11	18	4	9	5	10	4	10	4	8	4	9	7	11	4	12	8	16	4	15	3	11	6	9
Sw	12	19	4	7	5	9	3	9	3	7	3	8	8	12	4	11	10	17	3	14	4	11	6	9
Olg	12	19	2	5	2	7	2	6	2	5	1	6	9	12	3	9	10	17	3	15	2	11	6	9
Pal	12	19	3	7	4	9	3	9	3	7	3	8	8	12	4	11	9	17	3	15	3	11	6	9
St	5	13	5	9	6	11	5	12	6	10	3	7	4	8	6	11	8	14	7	15	5	10	7	9
St	5	13	5	9	6	11	5	12	6	10	3	7	4	8	6	12	8	14	5	15	4	11	7	9
Aa	9	16	3	6	5	9	3	8	4	7	2	7	5	9	3	8	12	17	3	14	3	10	7	9
Tu	9	16	3	6	5	9	3	8	4	7	2	7	5	9	3	8	12	17	4	14	3	10	7	9
Ptr	8	15	3	7	5	10	4	9	5	10	3	7	4	8	3	9	10	18	3	14	3	10	6	8
Ptr	8	15	3	7	5	10	4	9	5	10	3	7	4	8	3	9	10	18	3	14	3	10	5	8
InW	18	22	2	6	6	11	5	11	4	8	4	8	12	15	4	12	7	17	3	15	3	12	6	8
Aq	18	22	2	6	6	11	6	11	4	8	4	9	12	15	4	12	6	17	3	15	3	12	6	8
Chs	7	14	3	6	5	9	4	8	5	9	1	6	4	7	4	9	12	16	4	12	4	9	6	9
Chs	7	14	3	6	5	9	4	8	5	9	1	6	4	7	4	9	12	16	4	12	4	9	6	9
Mo nt	8	15	3	7	4	9	3	8	5	9	3	7	4	8	3	9	12	18	2	12	4	11	6	9

Mo nt	8	15	3	7	4	9	3	8	5	9	3	7	4	8	3	8	12	18	3	12	4	10	6	9
Cr	5	12	3	7	6	11	5	9	9	12	2	6	3	6	6	11	7	16	6	15	5	10	7	9
Cr	5	12	3	7	6	11	5	9	9	12	2	6	3	6	6	11	7	16	6	15	5	10	7	9

Table 4. Центроиды (минимальное и максимальное значение) ЭЦГ и ценоморф в фитоиндикационных шкалах полужирным выделены группы ценоморф

При этом сходные ЭЦГ и ценоморфы в обеих системах характеризуются сходной фитоиндикационной ценностью. В частности, и ЭЦГ и ценоморфа кретофитов характеризуется минимальными величинами режимов почвенного увлажнения, азотного режима и почвенной аэрации. Монтанные, тундровые и петрофильные ЭЦГ и ценоморфы характерны для условий низких величин термоклимата. Степная ЭЦГ и ценоморфа отвечают минимальным показателям почвенного увлажнения и максимальным солевого и кислотного (нейтральные – слабощелочные почвы) режимов.

Обсуждение

При классификации видов на группы в первую очередь возникает вопрос, насколько подробной она должна быть и насколько большое количество выделенных групп будет реально отражать особенности экофлоры региона. На примере бореальной и болотной растительности ХМАО-Югра видно, что выделение дробных ценоотических групп, близких по экологии часто не несет какой-либо значимой информативной нагрузки, не дает преимуществ точности оценки биотопов и может снижать точность классификации.

Точность экспертной оценки экофлоры ХМАО-Югра по результатам статистического анализа сопоставима с нашими исследованиями в других регионах (Nazarenko, 2016a; Nazarenko, 2016b; Drogunova & Nazarenko, 2017a Drogunova & Nazarenko, 2017) и оценке системы ЭЦГ (Smirnova, 2004; Smirnov et al, 2006) и составляет порядка 50 – 60%. Более высокая (80%) точность экспертного определения ценоморф для Украины (Nazarenko, 2016) объясняется тем, что данная классификация для этой территории разрабатывалась и развивалась в течение полувека. Таким образом, при высокой изученности биотопов и экологии видов точность экспертной оценки возрастает, однако она не бывает абсолютной, за исключением специфических ценоотических групп. Необходимо отметить, что имеется в виду не точность самой дискриминантной модели, поскольку модель представляет собой систему уравнений, точность которой определяется каноническим анализом (Canonical Analysis) с использованием критерия хи-квадрат. Для ХМАО-Югра число статистически значимых дискриминантных уравнений для ЭЦГ и ценоморф отличалось одним уравнением (для остальных уровень значимости превышал 0,05) и эта разница связана с большим числом групп в системе ЭЦГ. Дискриминантным анализом в данном случае оценивается, насколько экспертно выделенные группы соответствуют положениям групп в фитоиндикационных шкалах, и 60% правильно классифицированных видов являются достаточно высокой экспертной точностью. Это связано с тем, что, во-первых, сами группы определяются по встречаемости видов в тех или иных биотопах, которая не может быть абсолютно точной. Например, вид, характерный для горных щебнистых тундр может быть отнесен к монтанной, хасмофильной и тундровой группам, в зависимости от того, где его чаще отмечал конкретный исследователь. Кроме того, сама статистическая оценка имеет вероятностный характер. Например, вид, имеющий по результатам расчета апостериорную вероятность отнесения к тундровым 0,4, монтанным – 0,3 и хасмофитам 0,3, будет в алгоритме анализа отнесен к тундровым. Фактически же он будет являться переходным с близкой вероятностью произрастания во всех трех типах ценозов и при более детальной изученности и изменения вероятностей может перейти в другую группу. Далее, оценка вида в шкалах не может быть точной, поскольку кривые толерантности видов имеют сложный характер, а ценоотические оптимумы видов могут быть смещены в зону

минимальных, либо максимальных значений в зависимости от характера реализованной ниши вида в конкретной природной зоне (Austin & Smith, 1989; Austin & Gaywood, 1994; Nazarenko, 2009). Наконец, точность классификации зависит от числа экспертно определенных групп и насколько эти выделенные группы близки по экологии. В частности, более высокая точность для ХМАО-Югра системы ценоморф объясняется тем, что в ней определяется по одной объединенной болотной и лесной ценоморфе, а не несколько таких групп, как в системе ЭЦГ. Соответственно, в анализе ценоморф исключаются переходы между лесными и болотными группами, присутствующие как «ошибки» при анализе системы ЭЦГ. Наконец, точность дает оценку числу ядерных видов и их устойчивых сателлитов, являющихся базовыми для группы, а также переходных видов, встречаемых в биотопах нескольких типов, что является ценным для общей характеристики экофлоры региона. При этом, безусловно, можно путем неоднократных повторов классификации и искусственных переносов видов из одной группы в другую добиться высокой точности, в том числе и выше используемой в дискриминантном анализе доверительной вероятности 0,95. Однако данная «точность» имеет сомнительный экологический и научный смысл и отражает известную в биометрии ситуацию «слишком хорошо, чтобы быть правильным».

Адекватность классификационной схемы оценивается также по переходам в результате статистической оценки видов из группы в группу. В случае и ЭЦГ, и ценоморф переходы происходили между близкими группами по градиентам ведущих для этих групп факторов, что указывает на адекватность применения обеих систем и возможность использования обеих классификационных схем для фитоиндикации градиентов ведущих факторов. Исключения немногочисленны и связаны с точностью определения видов в экологических шкалах и оценки в шкалах для этих видов реализованной экологической ниши.

Для обеих классификационных схем практически одинаково в шкалах определяется большая часть групп, характерных для специфических по экологии биотопов и ценозов, а также ядерные виды этих ценозов. При этом кросс-классификация ценоморф и ЭЦГ и ее оценка в фитоиндикационных шкалах позволяет уточнять экологию некоторых групп. Так степная ценоморфа и ЭЦГ для ХМАО-Югра определяется преимущественно как группа видов остепненных лугов. Сухо-луговая ЭЦГ не является экологически специфичной, выделение ее не критическое, а виды этой группы приурочены преимущественно к антропогенно нарушенным местообитаниям. Нитрофильная ЭЦГ для условий ХМАО-Югра также не является специфической, резко отличается по режиму увлажнения от других лесных ЭЦГ и, фактически, разбивается на два ядра с сателлитами – сильвантное (сидофильное) и палюдантное (гелиофитное), что подтверждается оценкой ЭЦГ в фитоиндикационных шкалах. Пратантная ценоморфа для ХМАО-Югра определяется преимущественно влажно-луговой флорой и практически совпадает по экологии с влажно-луговой ЭЦГ. Выделение псаммофитной ценоморфы не критическое, поскольку псаммофиты составляют гелиофитную часть ядра и сателлитов боровой ЭЦГ. ЭЦГ мезотрофных болот и прибрежно-водная для условий ХМАО-Югра могут быть объединены в одну палюдантную группу, но при этом выделение группы олиготрофных болот из палюдантов является обязательным и критически важным, поскольку данная группа является специфической по нескольким ведущим факторам, что подтверждается ее положением в фитоиндикационных шкалах.

Ординация ценоморф и ЭЦГ ХМАО-Югра в системе первых уравнений модели дискриминантного анализа показала, что один и тот же фактор в одной системе оценивается с точки зрения его увеличения (роста), а в другой – уменьшения. Таким образом, графическое отображение рядов замещения отличается, но принципиальной разницы между классификационными схемами нет. Также ординация показала резкое отличие ЭЦГ олиготрофных болот, и рудеральной ценоморфы, что дополнительно свидетельствует о необходимости и критичности их выделения при классификации.

Наиболее сложный характер формирования определяется для сильвантной группы. С одной стороны, большинство лесных ЭЦГ в фитоиндикационных шкалах соответствуют более

широким амплитудам факторов объединенной сивлантной ценоморфы, отличаясь только смещением в сторону больших или меньших режимов по отдельным факторам. Это объясняется тем, что подавляющее число лесных видов ХМАО-Югра относится к одной из ЭЦГ – бореальной, что отражает зональный характер растительного покрова. При этом в самой группе, кроме бореального, выделяются несколько небольших ценоотических ядер с сателлитами других лесных ЭЦГ. Это находящееся на северной границе ареала неморальное ядро, в условиях ХМАО-Югра соответствующее видам мелколиственных лесов, боровое – сосняков и лиственничников, нитрофильное – заболоченных мелколиственных лесов, прибрежно-водное – пойменные и периодически затапливаемые лесные ценозы на озерных берегах, петрофильное – скально-лесные виды. Таким образом, выделение объединенной сивлантной группы будет характеризовать исключительно превалирующие зональные лесные ценозы и может быть адекватным только в условиях нелесных зон, либо при выделении объединенной сивлантной ценоморфы необходимо помнить, что ее индикаторная ценность будет исключительно для наиболее распространенных зональных лесных биотопов региона исследования.

Наконец, необходимо рассмотреть особенности выделения рудеральной ценоморфы. В частности, авторы системы ЭЦГ полагают ее выделение нецелесообразным, поскольку рудеранты зоны хвойно-широколиственных лесов маркируют природные нарушения и входят в состав соответствующих ЭЦГ как обитатели специфических микроместообитаний (Smirnova, 2004). Это в некоторой степени подтверждается анализом экофлоры ХМАО-Югра, в которой подавляющее большинство рудерантов относится к луговым ЭЦГ. С другой стороны, в рамках системы ценоморф А.Л. Бельгарда с учетом значительной антропогенной трансформации биотопов и наличием во флорах синантропного компонента рекомендуется выделять рудеранты в отдельную ценоморфу. При этом выделяются не только «чистые» рудеранты, но и ценоморфы соответствующих типов биотопов – рудеранты лесные, степные, луговые, галофильные, псаммофильные и даже петрофильные (Tarasov, 2012). Далеко не все сторонники школы Бельгарда согласны с этим, предлагая ограничиться дополнительным выделением только лесных, степных и луговых рудерантов (Matveev, 2006). Исследование экофлоры ХМАО-Югра показало правоту сторонников А.Л. Бельгарда, поскольку во флоре региона выделяются ядерные виды-рудеранты с сателлитами, но таких ядер отмечается три – мощное луговое и малочисленное степное и лесное (боровое). С другой стороны, объединенная рудеральная ценоморфа характеризуется максимальными показателями режима почвенного азота, что подтверждается и другими нашими исследованиями (Nazarenko, 2013; 2016, 2016b; Drogunova & Nazarenko, 2017). Таким образом, разделение рудеральной ценоморфы на мелкие группы не критично, а сами рудеранты являются устойчивой ценоотической группой из луговых, степных и опушечно-полянских нитрофилов.

Таким образом, для ХМАО-Югра возможно применение как системы ценоморф, разработанной для Степи Украины, так и системы ЭЦГ, разработанной для хвойно-широколиственных лесов Европейской части России. Для большинства выделенных ценоотических групп обе системы дают адекватные оценки, соответствующие экологии сообществ региона, градиентам ведущих абиотических факторов, рядам биотопического замещения и положению групп и видов в фитоиндикационных шкалах. Точность обеих классификаций сопоставима и отражает характер формирования самих групп во флоре региона. Выделенные, как в системе ценоморф, так и в системе ЭЦГ группы являются индикаторами соответствующих биотопов. Ведущими факторами обособления как ценоморф, так и ЭЦГ для ХМАО-Югра являются минимальные величины почвенного увлажнения, минимальные показатели освещенности и минимальная и максимальная аэрация почв. При этом системы ценоморф и ЭЦГ отличаются противоположными векторами ординации по градиентам этих факторов (если ценоморфы отражают увеличение режима, то ЭЦГ, соответственно, его уменьшение и, наоборот).

Выделение дробных ценоотических групп, близких по экологии, не несет какой-либо значимой информативной нагрузки и не дает преимуществ точности оценки биотопов, за исключением

групп, специфических по экологии. Для ХМАО-Югра рекомендуется использование единой палюдантной ценотической группы, но с обязательным обособлением группы олиготрофных болот, также возможно использование единой пратантной (луговой) группы. Несмотря на то, что сильвантная группа для ХМАО-Югра идентифицируется преимущественно как бореальная, необходима детализация этой группы на бореальную, боровую и группу мелколиственных лесов, выделение отдельно нитрофильной группы не является критическим. По результатам оценки рекомендуется также выделение рудеральной ценотической группы.

Лучшая оценка экофлоры региона реализуется при совместном использовании нескольких систем ценотических групп одновременно.

References

- Austin, M. P. & Smith, T.M. (1989). A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, 83(1-2), 35-47. DOI: 10.1007/bf00031679
- Austin, M.P. & Gaywood, M.J. (1994) Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *Journal of Vegetation Science*, 5(4), 473-482. DOI: 10.2307/3235973
- Belgard, A.L. (1950) *Lesnaya rastitel'nost' yugo-vostoka USSR [The Forest Vegetation of South-East of the USSR]*. Kiev, Kiev State University Publ. (In Russian).
- Bobrovskii M.V. & Khanina, L.G. (2004) Quantification of vegetation diversity at the local level based on forest inventory data. *Russian Journal of Forest Science (Lesovedenie)*, 3, 28-34. (In Russian).
- Bulokhov, A.D. (1996). *Ekologicheskaya otsenka sredey metodami fitoindikatsii [Ecological assessment of environment by phytosindication methods]*. Bryansk: Bryansk Pedagogical University Press. (In Russian).
- Cherednichenko, O., Borodulina, V. (2018). Biodiversity of herbaceous vegetation in abandoned and managed sites under protection regime: A case study in the Central Forest Reserve, NW Russia. *Hacquetia*, 17(1), 35-59 DOI: 10.1515/hacq-2017-0015
- Collins, S.L. & Glenn, S.M. (1990). A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation. *American Naturalist*, 135(5), 633-648. DOI: 10.1086/285066
- Collins, S.L., Glenn, S.M., & Roberts, D.W. (1993). The hierarchical continuum concept. *Journal of Vegetation Science*, 4(2), 149-156. DOI: 10.2307/3236099
- Degteva, S.V. & Novakovskiy, A.B. (2008). Ecology-cenosis species groups in phytocenoses of landscapes in the North and Pre-Arctic Ural and in the Near-Ural Zone. *Theoretical and applied ecology*, 1, 32-37. (In Russian). DOI: 10.25750/1995-4301-2008-1-032-37
- Degteva S.V. (2005). Parameters of ecological space and floristic diversity of forest formations in the Northeast of European Russia. *Russian Journal of Ecology*, 36(3), 158-163. DOI: 10.1007/s11184-005-0054-6
- Degteva, S.V. & Novakovskiy, A.B. (2010). Groups of coupled species in the vegetation cover in the landscapes of the basins of the upper and middle courses of the Pechora River as indicators of ecotopic and phytocenotic conditions. *Contemporary Problems of Ecology*, 3(2), 203-209. DOI: 10.1134/S1995425510020104

Didukh, Ya.P. (2011). The Ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kiev: Phytosociocentre Publ.

Drogunova, M.S. & Nazarenko, N.N. (2017). Coenomorphs of Tambov region flora and biotopes' phytoindication. Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences, 22(5), 780–786. (In Russian). DOI: 10.20310/1810-0198-2017-22-5-780-786

Drogunova, M.S. & Nazarenko, N.N. (2017a). Ecological-coenotic groups of Temperature forests zone as biotopes phytometers (basing on the example of Tambov region flora). Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences, 22(5), 787–794. (In Russian). DOI: 10.20310/1810-0198-2017-22-5-787-793

Evstigneev, O.I. & Gornova, M.V. (2017). Microsites and maintenance of floristic diversity of tall-herb spruce forests (on the example of the Ryzhukha Swamp Natural Monument, Bryansk region). Russian Journal of Ecosystem Ecology, 2(2) (In Russian). DOI: 10.21685/2500-0578-2017-2-2

Evstigneev, O.I. & Gornova, M.V. (2017a). Tall-herb spruce forests as climax communities on lowland Swamps of Bryansk Polesie. Russian Journal of Ecosystem Ecology, 2(3) (In Russian). DOI: 10.21685/2500-0578-2017-3-3

Karaziya, S. (1977) Phytoceno-ecological groups of vegetation of forests of Lithuanian SSR. Trudy Litovskogo NII lesnogo khozyaystva, 17, 3–10. (In Russian).

Kleshcheva, E.A. (2007). The use of ecological scales for indication of the current state of forest communities. Russian Journal of Ecology, 38(2), 94–100. DOI: 10.1134/S1067413607020051

Kryshen', A.M., Gnatiuk, E.P., Genikova, N.V., Ryzhkova, N.I. (2016). Comparative analysis of Ecological-coenotic groups in the structure of partial floras of anthropogenically fragmented territory. Botanicheskii Zhurnal, 101(5), 489–516. (In Russian). DOI: 10.1134/S0006813616050021

Lebedeva, M.V., Yamalov, S.M. & Korolyuk, A.Y. (2017). Ecological cenotic groups of species in Bashkir Trans-Ural steppes in relation to key ecological factors. Contemporary Problems of Ecology, 10(5), 455–463. DOI: 10.1134/S1995425517050079

Leonova, N.B., Goryainova, I.N. & Mukhin G.D. (2015). Phytodiversity of forest outliers in the agricultural landscapes in the south of the Arkhangelsk region. Arctic Environmental Research. Series: Natural Sciences, 3, 40–50. (In Russian). DOI: 10.17238/issn2227-6572.2015.3.40

Marinšek, A., Čarni, A., Šilc, U., Manthey, M., (2015). What makes a plant species specialist in mixed broad-leaved deciduous forests? Plant Ecology, 216(10), 1469–1479. DOI: 10.1007/s11258-015-0527-z

Martinez, K.A., Gibson, D.J. & Middleton, B.A. (2015). Core-satellite species hypothesis and native versus exotic species in secondary succession. Plant Ecology, 216(3), 419–427. DOI: 10.1007/s11258-015-0446-z

Matveev, N.M. (2006) Bioekologicheskii analiz flory i rastitel'nosti (na primere lesostepnoy i stepnoy zony) [Bioecological analysis of flora and vegetation: The example of Forest-Steppe and Steppe zones]. Samara: Samarskiy Universitet. (In Russian).

Matveev, N.M. (2012). Methodology of using the floristic structure of afforestation for characterization of biotopes in the Steppe zone. Biology Bulletin, 39(10), 794–799. DOI: 10.1134/s1062359012100020

Miklyaeva, I.M. & Belyavsky, D.S. (2018). Botanical diversity of Suhbaatar and Dornogov Aymags

Steppe Plains (Eastern Mongolia). Arid ecosystems, 24(3), (76), 56–66. (In Russian). DOI: 10.24411/1993-3916-2018-10026

Nazarenko, N.N. (2009). Species information value for oak woods' habitats evaluation by phytoindication methods in Northern Steppe of Ukraine. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology, 17(1), 143–151 (In Russian). DOI: 10.15421/010922

Nazarenko, N.N. (2013). Ecological-coenotic groups or A.L. Belgard's ecomorphs – comparative analysis by example of northern-steppe of Ukraine deciduous forests. Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences, 18(6-2), 3203–3207. (In Russian).

Nazarenko N.N. (2016). Coenomorphs as phytometers of biotopes. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology, 24(1), 8–14. (In Russian). DOI: 10.15421/011602

Nazarenko, N.N. (2016a). Ecological-coenotic groups of flora of the Southern Urals. The Materials of the All-Russian scientific-practical conference "Ecology in Secondary and Higher School: the synthesis of science and education". Chelyabinsk: CSPU. 89–94. (In Russian).

Nazarenko, N.N. (2016b). Coenomorphs of South Ural steppe flora (basing on the example of Chelyabinsk region). Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences, 21(5), 1889–1896. (In Russian). DOI: 10.20310/1810-0198-2016-21-5-1889-1896

Nitsenko, A.A. (1969). About the study of ecological structure of plant cover. Botanicheskii Zhurnal, 54 (7), 1002–1013. (In Russian).

Opredelitel' rasteniy Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga. (2006). [Plants of Khanty-Mansi Autonomous Area]. Novosibirsk-Ekaterinburg: Basko. (In Russian).

Rasshirennaya sistema ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov sosudistykh rasteniy dlya boreal'noy, gemiboreal'noy i umerennoy lesnykh zon Evropeyskoy Rossii (2008) [Extended system of ecological-coenotic groups of vascular plants for Boreal, Hemiboreal and Temperature Forest zones of the European Russia]. Available at: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg> (accessed 17.05.2019). (In Russian).

Sharyi, P.A., Sharaya, L.S. & Korotkov V.N. (2015). The role of accumulation areas in spatial distribution of the forest soils and eco-coenotic groups of plants in the south of Moscow Oblast. Russian Journal of Forest Science (Lesovedenie), 6, 417–429 (In Russian)

Saburov, D.N. (1984). The experience of meadow formation of the Central Russia classification according to ecological-cenotic groups. Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series, 89(1), 72–81. (In Russian).

Smirnov, V.E. (2007). Functional classification of plants by Multivariate Analysis. Mathematical Biology and Bioinformatics, 2(1), 1–17. (In Russian). DOI: 10.17537/2007.2.1

Smirnov, V.E., Khanina, L.G. & Bobrovskii, M.V. (2006) Validation of the Ecological-Coenotical groups of vascular plant species for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation releves and statistical analysis. Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series, 111(2), 36–47. (In Russian).

Smirnova, O.V., Bobrovsky, M.V. & Khanina, L.G. (2001). Estimation and forecast of succession dynamics in forest plant communities based on population ontogenetic methods. Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series, 106(5), 26–34. (In Russian).

Smirnova, O.V. (2004). Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' [East

European forests: the History in Holocene and modernity]. Book 1. Moscow: Nauka. (In Russian).

Tarasov, V.V. (2012). Flora Dnipropetrovs'koyi i Zaporiz'koyi oblastey. [Flora of the Dnepropetrovsk and Zaporozhye regions]. Dnipropetrovsk: Lira Publ. (In Ukrainian).

Tokhtar, V.K. (2013). Research of formation features of the main ecological and coenotical groups in local flora of permanent establishment on study of landscape systems in the southwest of Central Russian Upland. *Promyshlennaya botanika*, 13, 43-49. (In Russian).

Tsyganov, D.N. (1976). Ecomorfy flory khvoyno-shirokolistvennykh lesov [Ecomorphs of coniferous-broadleaved forests' flora]. Moscow: Nauka. (In Russian).

Zozulin, G.M. (1970). Historical series of vegetation. *Botanicheskii Zhurnal*, 55(1), 23-33. (In Russian).

Zozulin G.M. (1973) Historical series of vegetation of the European part of the USSR. *Botanicheskii Zhurnal*, 58(8), 1081-1092. (In Russian).

Citation

Nazarenko, N.N., Pasechnyuk, E.Yu. (2019). Classification of ecological-coenotic groups. Different procedural approaches (the case of Khanty-Mansi Autonomous Area-Yugra vascular plant flora).

Acta Biologica Sibirica, 5(2), 119-133.

Submitted: 10.04.2019. **Accepted:** 28.06.2019

<http://dx.doi.org/10.14258/abs.v5.i1.5189>

© 2019 by the authors. Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).