



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
ЮЖНО-УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГУМАНИТАРНО-
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
(ФГБОУ ВО «ЮУрГГПУ»)

ФАКУЛЬТЕТ ЕСТЕСТВЕННО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ
КАФЕДРА ХИМИИ, ЭКОЛОГИИ И МЕТОДИКИ ОБУЧЕНИЯ ХИМИИ

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
СООБЩЕСТВ БРЕДИНСКОГО КОМПЛЕКСНОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАКАЗНИКА

Выпускная квалификационная работа
по направлению 05.03.06 – Экология и природопользование
Направленность программы бакалавриата
«Природопользование»

Проверка на объём заимствований:
85,35 % авторского текста

Работа рекомендована к защите
рекомендована/не рекомендована

«07» июня 2018 г.
зав. кафедрой Химии, экологии
и методики обучения химии
С Сутягин А.А.

Выполнил:
Студент группы ОФ-401/058-4-1
Перлов Евгений Дмитриевич

Перлов

Научный руководитель:
д. б. н., профессор
Назаренко Назар Николаевич

Челябинск
2018

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
Глава 1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗУЧЕНИЯ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ БИОГЕОЦЕНОЗОВ	6
1.1 Неоднородность растительности и структурные уровни растительного покрова	6
1.2 Горизонтальная структура лесных экосистем – обзор современных концепций и теорий.	15
Глава 2 ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	25
2. 1 Положение Брединского заказника.....	25
2. 2 Физико-географическая характеристика.....	31
2. 2. 1 Географическое положение.	31
2. 2. 2 Геология.	31
2. 2. 3 Климат, поверхностные воды, почвы.	32
2. 2. 4 Флора и растительность.	33
2. 2. 5 Животный мир.....	33
2. 3 Методика изучения горизонтальной структуры фитоценозов.....	34
2. 3. 1 Метод главных компонент.....	34
2. 3. 2 Метод экологических шкал.	36
2. 3. 3 Методика исследования мозаичности степных экосистем Брединского государственного природного биологического заказника.	41
Глава 3 МОЗАИЧНОСТЬ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ БРЕДИНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО ЗАКАЗНИКА.	43
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	63
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	65

ВВЕДЕНИЕ

Степные экосистемы Южного Урала формируются в условиях климата с резко выраженной сезонностью и занимают около 40% территории Челябинской области (8 административных районов). В настоящее время большая часть степей области находится либо в стадии активного сельскохозяйственного использования (выращивание зерновых культур или отгонное животноводство), либо перешло в залежную стадию. Сохранившиеся условно естественные степные экосистемы области охраняются как особо охраняемые природные территории разных типов (памятники природы, заказники, филиал Ильменского государственного заповедника УрО РАН – музей-заповедник «Аркаим»). Одним из таких ООПТ является Брединский государственный природный биологический заказник, который был организован с целью сохранения, воспроизводства и восстановления ценных в хозяйственном, научном и культурном отношении видов животного мира и обеспечения устойчивого состояния среды обитания охраняемых видов животного мира. В настоящий момент степные экосистемы занимают около 31% (146353 га) территории заказника.

Современные тенденции в изучении мозаичности экосистем состоят в рассмотрении растительного покрова как непрерывного целого, сформированного совокупностью разномасштабных единиц, где фитоценоз является лишь одним из пространственных элементов [13]. Мозаичная организация растительности формируется под влиянием многих экологических факторов, которые по-разному влияют на формирование мозаик разного уровня [3, 4]. Наименее изученными в настоящий момент являются мозаичность и ее факторы на уровне микросайт – биотоп [3], где формируется парцеллярная и ценотическая структура экосистем, определяющая характер материально-

энергетического обмена, естественное возобновление и сукцессионную динамику.

Объектом исследования является горизонтальная структура и факторы ее формирования степных травянистых экосистем Южного Урала.

Предметом исследования являются степные экосистемы Брединского государственного природного биологического заказника.

Целью данной работы является изучение мозаичности растительности степных экосистем Южного Урала на примере Брединского государственного природного биологического заказника.

Задачами данной работы будут являться:

- выделение объективных мозаик степного травостоя Брединского государственного природного биологического заказника

- анализ распределения видов степной растительности в степных экосистемах

- фитоиндикационная оценка биотопов степных экосистем Брединского государственного природного биологического заказника

- определения ведущих экологических факторов формирования мозаик степной растительности Брединского государственного природного биологического заказника.

Глава 1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗУЧЕНИЯ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

1. 1. Неоднородность растительности и структурные уровни растительного покрова

По мнению П. Грейг-Смита [23], неоднородность пространственного сложения – одно из наиболее фундаментальных свойств растительного покрова. Она довольно ярко проявляется в неравномерном (то есть в отличном от случайного) размещении по площади сообществ отдельных видов, в контрастности хорошо различимых сообществ и в мозаичной структуре того, что мы обычно считаем одним сообществом.

С учетом того, что неоднородность (мозаика) повсеместна и имеет размеры вплоть до самых небольших, на первом этапе работы перед геоботаником часто возникают два важных вопроса. Какую растительность считать гомогенной и на основе каких принципов выделять пространственные мозаики? Какой пространственный уровень (масштаб) неоднородности и соответственно, какой размер площадок выбрать для работы? От ответов на эти вопросы во многом зависят конечные результаты и выводы любого исследования.

Э. Даль и Э. Гадач [25] называют отдельный вид гомогенно распределенным по конкретной площади, если вероятность нахождения его особи внутри площадки заданного размера является одной и той же во всех частях площади. Сообщество же Даль и Гадач называют гомогенным, если гомогенно распределены все входящие в него виды. Не вызывает сомнений, что это определение можно без изменений принять и для мозаик других уровней -выше и ниже фитоценотического.

Однако распределение отдельных видов, как оказалось, редко является случайным даже в пределах совсем небольших пробных площадей. Основная масса видов в сообществах всегда имеет контагиозное

(агрегированное) распределение. Этот важный вывод стал обобщением большого числа работ, специально посвященных данной проблеме [23,27], и в настоящее время никем не оспаривается. По приведенному определению это означает, что гомогенных сообществ в природе не существует.

Развивая такой подход, многие авторы пришли к выводу, что ”мозаичность присуща всем без исключения сообществам, даже таким, которые представлены одновидовыми популяциями...” [28]. На практике это означало, что элементы горизонтальной структуры 1 (микроруппировки) выделялись прямо в поле по пятнам немногих преобладающих видов; при этом чем больше видов принималось во внимание автором, тем больше типов микроруппировок он выделял, одновременно, но уменьшая размер выделов. В отдельных случаях даже площадку размером в 1 м² дробили на несколько контуров [29].

Подобного рода субъективные методы подверг резкой критике В.Н. Василевич [27], отмечавший, что выделяемые П.П. Ярошенко и его последователями микроруппировки ”оказываются искусственными, не отличающимися друг от друга ничем, кроме доминирующих видов, на основании которых они и были выделены”. Аналогичный субъективизм, по мнению Б.М. Миркина [30], до сих пор процветает при изучении лесных сообществ, где устанавливаются многие типы биогеоценотических эквивалентов микроруппировок парцелл.

В последнее время стало очевидным, что критерии гомогенности, которые предложили Э. Даль и Э. Гадач, сформулированы слишком жестко и выделять пространственные мозаики всех уровней (включая сообщества и микроруппировки) целесообразно не по немногим доминирующим видам, а по группам сопряженных видов, чья совместная встречаемость обусловлена сходной реакцией на воздействие ряда экологических и фитоценотических факторов. Мы полагаем, что неравномерность распределения отдельных видов следует считать

несущественной для мозаичности всего сообщества, если эти виды не образуют закономерных сочетаний. При таком подходе в поле весь фитоценоз рассматривается как одна совокупность и образцы отбираются рандомизированно или систематически. Микрогруппировки же (если таковые имеются) выделяются в ходе последующей статистической обработки большого числа описаний. Лишь в крайнем случае, когда дискретность в сообществе явно преобладает, отдельные выборки можно получить в пределах четко различимых контуров [31].

Однако и этот подход к выделению пространственных мозаик на основе групп видов может оставаться весьма субъективным до тех пор, пока в каждом конкретном случае не будет четко решаться вопрос о размере учетных площадок. Именно этим выбором во многом определяется характер всех получаемых в ходе работы результатов и, в частности, их соответствие определенной шкале пространственной неоднородности. Очевидно, что в начале исследований мы должны всегда определить желаемый (допустимый) уровень абстракции, а также масштаб наблюдений, наиболее соответствующий изучаемому явлению, поскольку в дальнейшем интерпретировать результаты мы сможем только в рамках выбранного подхода [37]. Недооценка этих фундаментальных принципов лишь подрывает доверие к площадочным методам учета как таковым [30, 31], так как результаты, полученные на площадках разного размера, нередко оказываются трудносопоставимыми между собой.

Решая вопрос о размере площадок, мы прежде всего должны отчетливо представлять, какое место в ряду пространственных единиц растительного покрова занимают наши объекты. Как справедливо отмечают, анализируя роль пространственной и временной шкал в экологических исследованиях Дж. Уинс с соавт. [62], возможный набор масштабов исследования образует континуум, однако в этом континууме удобно выделить по крайней мере пять интервалов: 1) масштаб, соответствующий размерам одиночного неподвижного организма

(индивидуума); 2) масштаб локального пятна, занятого многими индивидуумами одного или нескольких видов; 3) масштаб участка, достаточно большого для того, чтобы включать в себя много локальных пятен или популяций. Происхождение которых связано с расселением; 4) масштаб пространства, достаточно большого для того, чтобы включать в себя систему, в значительной степени закрытую как для иммиграции, так и для эмиграции, и наконец, 5) масштаб биогеографический, включающий разные климаты. Подход авторов (среди которых преобладают зоологи) к выделению масштаба системы, в значительной степени закрытой для иммиграции и эмиграции, частично перекликается с идеей ботаников о выделении площади, на которой может эффективно осуществляться полный оборот поколений вида [41]. Основные принципы многоуровневого подхода и понятие о структурных уровнях собственно растительного покрова достаточно полно сформулировал В. В. Мазинг [33, 34, 35]. Согласно этим принципам, расчленить по горизонтали растительный покров на более или менее однородные элементы можно с различной дробностью. Крупные подразделения включают в себя группировки меньшего размера, а те, в свою очередь, - еще более мелкие. В этом длинном ряду группировок (мозаик) самых различных величин есть только две абсолютные границы: верхняя как совокупность всего растительного покрова Земли и нижняя, определяемая размерами самых мелких растительных организмов.

В своей последней работе В.В. Мазинг [35] выделяет пять основных структурных уровней растительного покрова: 1) популяционный (с той оговоркой, что этот уровень часто понимается как функциональный, но может рассматриваться и как территориальный); 2) ценоотический; 3) ландшафтный; 4) региональный достаточно крупных территорий, связанный с комплексом условий среды и историческими факторами формирования флоры и растительности, и 5) планетарный (биосферный), выделяемый как высший в ряду территориальных единиц.

Во многом близкие уровни предлагает различать Э. ван дер Маарель [38]: 1) индивидуума; 2) локального пятна (одновидового или из нескольких видов); 3) уровень популяции; 4) сообщества; 5) уровень ландшафта и 6) региональный.

Большинство советских геоботаников, как отмечает В.В. Мазинг [35], считают ценотический уровень главным, а фитоценоз элементарной частицей растительного покрова. (Даже такой последовательный континуалист, как Б.М. Миркин [31], придает очень большое значение критериям, по которым интерценотические мозаики можно было бы отличать от интраценотических.) Такие взгляды в известной степени оправдали себя при изучении растительности лесной зоны Северного полушария. Однако знакомство с растительностью других зон и анализ сущности фитоценоза показывают, что в ряду единиц растительного покрова фитоценоз является в такой же мере расчлененным и малоцелостным, как и большинство других объектов геоботаники. Фактически он представляет собой более или менее условный выдел в непрерывной ткани растительного покрова [35].

А вот что пишет об этом П. Грейг-Смит [23]: "Хотя различать мозаику сообществ и мозаики внутри сообществ удобно в силу различий в методах исследования, очевиден переход одного в другое как в отношении масштаба, так и в отношении выраженности. Масштаб мозаик меняется от размеров, связанных с размерами зон влияния отдельных растений (т. е. от десятых долей миллиметра до десятков метров), вплоть до географического. Также сильно меняется и выраженность мозаики, и в некоторых случаях она может быть обнаружена только количественными методами".

Аналогичное положение в своей монографии "Строение растительных сообществ" приводит А.А. Корчагин [42]: "Каждая из территориальных структурных единиц растительности может быть подразделена на более мелкие структурные территориальные единицы, и в

то же время она сама является структурной частью объединения более высокого ранга...”

В последние годы многоуровневый (или иерархический) подход к анализу пространственной структуры растительности получает все большее развитие во всем мире. По-видимому, мы можем говорить о слиянии в единую новую методологию определенных идей из трех разных направлений геоботаники и экологии.

Во-первых, это идеи системного иерархического подхода, характерного для теоретической экологии. Как отмечают Т. Аллин и Т. Старр [54, 55], растительность есть результат взаимодействия большого числа очень разных процессов, каждый из которых имеет свой масштаб. Экстенсивные и медленные процессы свойственны высоким, уровням организации, быстрые и локальные более низким уровням. Основная задача геоботаника состоит в том, чтобы изучать эти уровни отдельно.

В достаточно ясном виде идеи многоуровневого подхода содержатся также в геоботаническом картографировании, что выражается в описании комбинаций растительных контуров (фитоценозов) разной степени сложности: микрокомбинаций, мезокомбинаций, макрокомбинаций и мегакомбинаций [43].

Третьим источником идей о многоуровневом сложении растительности мы можем считать количественную геоботанику, а точнее, то ее направление, где использовались площадки переменного размера. Начало интенсивным работам в этой области положили П. Грейг-Смит [24] и К. Кершо [56]. Позднее результатом этих работ (стал вывод о существовании нескольких уровней пространственной организации сообществ [57]. Первый уровень соответствует размерам особей видов второй - размножения этого вида и, наконец, третий - особенностям взаимоотношений этого вида с другими компонентами.

Таким образом, в геоботанике мы имеем дело с изучением растительных мозаик, образующих континуум масштабов [60]. В этом не

прерывном ряду можно выделить несколько основных уровней пространственной организованности. Каждому уровню соответствует свой диапазон величин территориальных единиц, свои качественные различия в структуре и динамике, свой набор ведущих факторов и своя мера экологической однородности [35, 53]. При описании более высоких уровней часто требуются иные принципы, чем при описании более низких. Так, процессы (например, пожары), разрушающие структуры одного уровня, могут способствовать стабилизации других. Различение качественных особенностей структурных уровней растительного покрова имеет значение как при планировании (постановке задачи), так и при использовании полученных выводов [35]. Результаты исследований можно эффективно сравнивать между собой только в том случае, если использовалась одина и та же или по крайней мере близкая пространственная шкала [59]. И наконец, как справедливо отмечает Б. Паттен [61], идеальное изучение любого уровня должно обязательно включать в себя изучение и более высокого, и более низкого уровня.

Каковы же объективные данные, подтверждающие существование определенных уровней пространственной неоднородности растительности? Рассмотрим здесь всего лишь два примера, относящихся к более высоким уровням, поскольку о низших уровнях речь будет идти отдельно.

Б.В. Виноградов [44, 45] пришел к нетривиальному выводу о существовании характерных масштабов неоднородности, анализируя разные типы растительности по аэрокосмическим снимкам. Как видно из приводимых им графиков, отражающих частоты встреч на снимках контуров растительности разных размеров, определенные размеры контуров встречаются явно чаще, чем другие. Это и есть средние размеры разномасштабных элементов пространственной неоднородности. В разных районах размеры эти достаточно индивидуальны, однако в процессе

дистанционного мониторинга для резкого сокращения объема работ и повышения качества индикации выявить их достаточно лишь один раз.

Второй пример модель лесной сукцессии [40]. Другие данные и совершенно иная задача, однако вывод авторов тот же: ”Результаты подтверждают многоуровневую организацию лесных систем”, показывая качественные различия в динамике на разных пространственных уровнях. Используя для модели десять масштабов с размерами элементов сетки от 0,01 до 1 га, авторы показали, что низшие уровни отражают динамику окон (прорывов в пологе), тогда как высшие динамику насаждений в целом.

Рассмотрим теперь вопрос о том, что же конкретно соответствует разным пространственным уровням организации в отдельных типах растительности. Очень подробно этот вопрос разбирают М.С. Боч и В.В. Мазинг [33], на примере растительности болот. Элементарный, первый уровень на болотах это отдельные куртинки сфагновых мхов однородного состава, одинаковой плотности и продуктивности, а также отдельные травяные кочки. С куртинами сфагнума (авторы называют их дернинами) топически связаны также виды печеночников и цветковых (*Vaccinium oxycoccos*, *Rubus chamaemorus*, *Drosera rotundifolia*).

Второй уровень охватывает ковры из куртин мхов разных видов с отличающейся экологией; группировки травянистых, полукустарниковых и кустарничковых растений. Этот уровень исследований ценотический в традиционном понимании.

Третий уровень - фациальный, или ценокомплексный. Он соответствует выделам облесенных болот с одинаковым древостоем. Однако и без деревьев на болотах формируются комплексы сопоставимых размеров.

Болотный массив, состоящий из фаций, представляет собой четвертый уровень. В идеальном случае он устроен концентрически. Поверхность массива выпуклая и может быть расчленена на склон и плоскую вершину - плато.

Наконец, рассматривая отдельные простые массивы как части сложных болотных систем, как элементы ландшафта, в который входят болотные озера, остатки незаболоченной суши и пр., мы переходим на пятый, ландшафтный уровень.

Рассмотрим отдельно уровни, лежащие ниже уровня сообществ. Как правило, здесь говорят, всего об одном уровне микрогруппировок, или парцелл. Правда, Н.В. Дылис [46,47] понимал под парцеллами структурные единицы не фитоценозов, а биогеоценозов, но выделение парцелл проводилось им по признакам растительного компонента [51].

Говоря о парцеллах, Н.В. Дылис [48] считал их "далее неделимыми структурными частями горизонтального расчленения биогеоценоза". Эту точку зрения (применительно к микрогруппировкам) разделяет и В.И. Василевич [27]. Однако П.О. Карпачевский [50] считает, что следует различать парцеллярный и внутрипарцеллярный уровни мозаичности растительности и почв. Внутрипарцеллярный уровень мозаичности Карпачевский связывает с закономерным чередованием растительных и почвенных микрзон по радиусу от стволов деревьев-эндификаторов.

Понятно, что в разных сообществах набор микрогруппировок, их средние размеры и причины образования могут быть весьма различными. Хочется подчеркнуть, что результаты, полученные в одном сообществе на площадках различного размера, могут сильно отличаться между собой из-за наличия внутри сообщества пространственной неоднородности разного масштаба. Так, уровень в 1-3 м может соответствовать размерам ветровальных бугров и западин, а уровень в 10 м размерам достаточно крупных окон в древостое.

Из этого явственно вытекает необходимость применения в работе площадок различного размера, причем наиболее оптимальным является их "подгонка" под средние размеры мозаик соответствующих масштабов. В сочетании данного принципа с методами объективного (количественного)

выделения элементов горизонтальной структуры мы видим залог успешного развития учения о неоднородности растительного покрова [32].

1.2 Горизонтальная структура лесных экосистем – обзор современных концепций и теорий

На сегодняшний день проблема горизонтальной структуры экосистем остается дискуссионной [77]. Несмотря на большое количество классификационных схем мозаичности, единая теория горизонтальной структуры экосистем отсутствует, хотя определяется группа теорий, которые описывают характер формирования мозаик в естественных лесных экосистемах.

Современные модели естественной организации биогеоценологического покрова базируются на достижениях биогеоценологии, ландшафтоведения, фитоценологии, лесной экологии и популяционной биологии [67, 81, 89, 119, 157]. Согласно последних исследований, биогеоценологический покров рассматривается как система биотических, биокосных и абиотических систем, связанных потоками вещества и энергии [107]. Каждый из элементов этих систем, в свою очередь, представлен множеством элементов, которые объединяются в иерархические структуры, которые проявляются в одном из аспектов в виде определенного порядка, размещения и группировке.

Структурная основа лесных экосистем формируется многолетними древесными видами. Отдельное множество образуют особи других растений. Вместе эти элементы формируют совокупность определенным образом размещенных в физическом пространстве единиц, которые характеризуются определенным набором показателей – пространственную организованность системы [77, 160].

В этом плане пространственная организованность близка к понятию структуры, как синонима строения растительной группировки,

распространенном в классической геоботанике [74, 90, 99]. Теоретический обзор представлений о строении сообщества с точки зрения классической геоботаники выполнено в пятом томе сборника «Полевая геоботаника» [90]. Классическим подходом к изучению структурных особенностей в этом плане является исследование морфологической структуры, то есть пространственно ограниченных по высоте или площади групп растений, которые различаются по системе признаков: высотой, составом, обильностью, биомассой, биологическими особенностями, фазой онтогенеза и тому подобное.

В начале развития биогеоценологии предусматривалось четкое соответствие абиотичной, биотической и биокосного компонента биогеоценоза и четкое совпадение их границ [122]. Дальнейшие исследования [67, 72, 84 - 87, 92, 108] обнаружили несовпадение в пространстве границ вышеупомянутых компонентов, определенных по различным признакам группировок и среды. Растительные группировки одного и того же типа растут в разных положениях в рельефе, на разных материнских породах и почвах, а полное совпадение границ различных подсистем биогеоценоза является частным случаем, который характерен для ландшафтов, где постоянное антропогенное воздействие усиливает экологические особенности экотопа [92].

Более того, неоднородность пространственного состава – одно из фундаментальных свойств растительного покрова [139], которое проявляется в неравномерном размещении отдельных видов в группировке и мозаичной структуре самой группировки. В этом плане надо отметить, что основная масса видов имеет контагиозный (агрегированный) распределение, а гомогенных группировок как таковых не наблюдается [65, 101, 128, 139]. Такая неравномерность сложности растительности приводит к разнообразию в составе, структуре и свойствах отдельных компонентов биогеоценоза, что привело к разработке теории

внутрибиогеоценотического членения. Это было выражено в теории биогеоценотичних парцелл [73 - 76].

Парцели являются структурными частями биогеоценозов, которые отличаются составом, строением, свойствами своих компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена, обособленные на всю вертикальную толщину биогеоценоза и занимают разные по величине и конфигурации участка биогеоценоза. Парцели также является частным случаем биогеоценотичних синузий и для них характерен ряд особенностей состава и строения. Парцели различаются числом, высотой и плотностью ярусов, видовому составу растений, их обилии, формами роста, жизненности и наличии неярусных синузий.

Выделяют несколько групп парцелл. По объему выделяют: большие парцели, которые занимают значительный объем, встречаются крупными пятнами и определяют внешний вид, строение биогеоценоза, характер и направление его материально-энергетического обмена; парцели, дополняющие, которые занимают значительно меньшие площади. По происхождению определяют парцели: коренные, которые отражают закономерный природный развитие структуры биогеоценоза в соответствии с условиями местообитания и свойств особей, составляющих парцеллу, в том числе гетеротрофного блока; производные, которые формируются в результате действия антропогенных или природных стихийных факторов.

Разработка парцеллярной структуры биогеоценозов повлекла развитие принципов многоуровневого подхода к их изучению, соответственно, разработке понятия о структурном уровне растительного покрова. В этом плане в первую очередь надо отметить разработки В. Мазинга [97, 98], который отмечал, что растительный покров по горизонтали можно расчленить на более-менее однородные элементы различной мелкости. Такие элементы формируют иерархическую структуру, где более крупные группировки включают в себя меньшие.

Такая структура ограничивается лишь двумя абсолютными границами – совокупностью растительного покрова Земли и линейными размерами маленьких организмов. Определяется пять уровней структурной организованности растительного покрова [98]: популяционный, ценоотический, ландшафтный, региональный и планетарный.

Схожий подход прослеживается также и в последователя континуальной строения растительного покрова Б.М. Миркина [102 - 104], который определял внутри- и межценоотические типы мозаичности растительного покрова, и других исследователей [66, 69]. На наличие внутриценоотической структуры биогеоценоотического покрова также указывали исследователи почвоведы [72, 84 - 87]. Похожий подход в то же время предлагали определять и западные экологи: выделялись уровни, которые соответствуют размерам особей, особенностям размножения вида и особенностям взаимоотношений вида с другими компонентами группировки [146] или уровне индивидуума, локального пятна (одно - или многовидовой), популяции, группировки, ландшафтный и региональный [156].

Традиционно, ведущим для отечественной геоботаники является ценоотический уровень, а фитоценоз (биогеоценоз) является элементарной единицей при изучении растительного покрова [98]. Разработка теории парцелярной структуры экосистем и исследования ценоотической структуры растительности нелесных зон привели к смещению акцентов в сторону изучения внутриценоотических мозаик, а фитоценоз стал считаться как один из условных элементов в непрерывном растительном покрове [98, 101], который является не столько жестко интегрированным образованием, а группировкой видовых популяций, которые интегрируются под влиянием различных факторов [81, 98, 119].

Таким образом, в геоботанике и экологии наблюдается смещение исследования от одного объекта – фитоценоза в совокупности разномасштабных единиц растительного покрова, как единой целостной

системы. Соответствующим образом наблюдается и изменение задач – от поиска однородных единиц растительного покрова к анализу неоднородностей [81, 88, 127].

На сегодняшний день, современные представления о структуре растительного покрова базируются на следующих концепциях: теории континуума и экологической индивидуальности видов [113, 115, 125, 159], теории фитоцено типов [112], теории типов экологической стратегии видов [140], концепции циклического развития многовидовых фрагментов группировки [81], теории GAP-мозаики [89], теории структуры и динамики популяций растений [67, 119, 129, 130, 141], теории сукцессионного развития растительных сообществ и концепции полеклимаксу [137, 159], ординации растительности [62, 68, 112 - 115, 134, 142 - 145, 147, 149, 153, 154, 158, 159], представлений о влиянии конкуренции на распределение видовых популяций за градиентами среды и концепции оптимумов у растений [81, 111].

Обобщение указанных теорий в рамках интеграции привело к формулированию современной парадигмы, которая получила название теории иерархического континуума [133, 135, 136, 148, 150, 151, 155]. К основным положениям этой теории относятся: представление о континуальности растительного покрова, теория иерархической организованности – структурной или пространственной функциональной иерархии, представление о разномасштабной гетерогенности растительного покрова, которая формируется под влиянием различных факторов, имеющих специфический характер действия на каждом из уровней.

Понятие континуума на сегодняшний день является достаточно разработанным, а наличие континуальности растительного покрова обоснованной [102 - 105, 106, 107, 112 - 116, 159]. Согласно современным представлениям о континуальности растительного покрова, четкие границы между растительными группировками и дискретный характер

растительности может рассматриваться как частичный случай континуума при наличии контрастных экологических условиях [81].

Дискуссионным вопросом является проблема континуальности видового состава, которая проявляется в отсутствии четких границ между единицами растительного покрова по видовому составу и наличию экотонов – переходных группировок смешанного видового состава. Континуальный характер видового состава связан в первую очередь с перекрытием кривых толерантности видов смежных группировок [113, 138]. При этом у видов с широкой экологической амплитудой толерантности оптимумы распределены регулярно, а у видов с узкой – независимо и являются включенными в более широкие амплитуды [138]. Такая иерархия включения видов была сформулирована как концепция «ядро – сателлиты» [135, 136]. Ее суть заключается в том, что виды с высокой обильностью и распространением характеризуются широкими амплитудами толерантности и формируют «ядра» группировок, а виды с невысокой обильностью и низкой встречаемостью характеризуются узкими амплитудами толерантности и являются «сателлитами» «ядерных» видов в группировках. Таким образом, гипотеза независимого распределения оптимумов кривых толерантности за градиентом факторов была изменена концепцией иерархической структурированности такого распределения и привела к гипотезе композиционного континуума [133], согласно которой оптимумы видов могут распределяться градиентом как регулярно, так и нерегулярно, что было подтверждено фактическими данными [132]. Указанные теории на сегодняшний день и является основой концепции иерархического континуума.

С другой стороны, современные исследования привели к пересмотру представлений о самих кривых толерантности. Оказалось, что для многих видов характерна асимметрия распределения и багатопеakedность кривой распределения обильности или численности вида за градиентами среды

[129, 130, 132, 133], а одна вершина симметричная кривая – лишь частичный случай, характерный не для всех видов [81].

Исходя из вышесказанного, определение единиц любого масштаба по любым признакам в подавляющем большинстве случаев имеет условный характер [105]. Соответственно, границы единиц растительности также имеют условный характер и зависят от критериев, выбранных исследователем и размера исследовательских участков. В растительном покрове преобладают экотоны между различными ценозами, поскольку преимущество получают виды с широкими (что сильно перекрываются) амплитудами [81]. Экологические группы видов также разделяются нечетко (прогнозируется наличие переходных групп видов даже при большой мелкости эколого-ценотических групп и переходы видов из группы в группу для различных условий местообитания) и выразительная смена экологических групп видов будет наблюдаться только при наличии большого градиента факторов.

Иерархическая организованность структурных уровней растительности обеспечивается характером отношений между организмами, популяциями и экосистемами, которые сами по себе уже являются ее уровнями и отражают иерархию включения. Особенность растительных группировок в этом плане заключается в модульном строении особей растений. Отдельные модули (побеги, листья и т.п.) могут формировать отдельные особи в результате вегетативного размножения, формируя одновидовые группы и мозаики. Также, в результате вегетативного размножения и модульного строения такие показатели, как численность, возрастная и половая структура, могут относиться также и для уровня организмов [81].

Мозаичность на уровне организмов и популяций определяется влиянием отдельных особей на пространство вокруг себя, формируя таким образом фитогенные поля. Проблематика формирования фитогенных полей, особенно для древесных видов, их взаимодействие на уровне

особей и популяций и влияние на формирование мозаичности в лесных экосистемах достаточно основательно исследована в современной геоботанике [63, 67, 77, 78 - 80, 83, 91, 93 96, 100, 101, 109, 120, 131]. Наложении таких полей обеспечивает наличие популяционных локусов или пространственной структуры ценопопуляций, а взаимодействие полей определяет континуальный характер популяционной структуры [64].

С другой стороны, традиционно, фитоценоз рассматривался как совокупность отдельных особей растений разного вида [121, 123, 124], но современные исследования [67, 81, 118, 119, 152] показали, что с системных позиций фитоценозов элементами являются популяции, основа исследований которых была заложена демографией растений, как разделом фитоценологии [110, 126, 128, 129, 130].

С позиции популяционной концепции структуры фитоценоза выделения последнего и границ между соседними ценозами определяется в первую очередь на основе популяционных параметров эдификаторных видов, которые формируют видоспецифичную пространственную структуру популяций, или популяционной мозаику [67]. Основу такой мозаики составляют элементарные популяции – множества особей одного вида, количество которых необходима и достаточна для устойчивой непрерывной смены поколений в минимальном пространстве [67]. Характеристиками элементарной популяции есть время жизни одного поколения, минимальное пространство, необходимое для устойчивой смены поколений и уровень плотности особей. Все показатели являются видоспецифичными. Размер элементарных популяций может варьировать от 0,2 – 10 м² в видов травостоя до 100 – 10000 м² у древесных пород [81, 109].

Вследствие того, что для разных видов популяционные мозаики имеют разные размеры, они могут частично или полностью перекрываться, на них накладывается мозаика видов других уровней, что приводит к формированию разномасштабной популяционной и ценологических

мозаичности различного происхождения. Совместное наличие мозаик видов-эдификаторов и других видов приводит к формированию иерархической структуры, которая включает в себя один элемент популяционной мозаики вида-эдификатора и совокупности популяционных мозаик других видов (деревьев второго яруса, кустарников, травостоя и т. п.). Соответственно, для различных элементов популяционной мозаики вида-эдификатора наблюдаются различные условия биотопа (вследствие различного воздействия на среду особей разного онтогенетического статуса). Итак, для одной элементарной популяции эдификатора формируется система разнородных иерархических групп элементарных популяций других видов. Виды-эдификаторы одной функциональной группы могут формировать сходные условия фитосреды, следовательно, могут существовать похожи по видовому составу популяционные мозаики других видов в группировках разных эдификаторов [67].

Таким образом, горизонтальная пространственная структура растительного покрова определяется как включенность разноразмерные (разномасштабных) участков, которые характеризуются различным составом и структурой [81].

Также в качестве факторов, которые определяют иерархию структуры растительного покрова, кроме разномасштабной неоднородности рельефа и материнских грунтообразующих пород нужно определить средообразующую функцию организмов. В англоязычной научной литературе такая функция определяется как «нарушение» – любое воздействие на экосистему, приводит к ее распаду или дисфункции, или изменения популяционной структуры вида или видов, или изменения доступности ресурсов или физической среды [67].

Различают нарушения эндогенные и экзогенные. Первые являются результатом жизнедеятельности видов-эдификаторов, вызывают локальные нарушения и формируют мозаики микрометообитаний (микросайтов).

Именно наличие микросайтов определяет возможность непрерывной смены поколений в популяциях. Экзогенные нарушения являются результатом воздействия на ценозы природных катастроф или антропогенного воздействия. Вследствие таких нарушений формируются мозаики большого размера, сопоставимого с площадью естественных ценозов или большего масштаба. Исследования лесов обнаружили важную роль нарушений в формировании структуры растительного покрова, что повлекло появление концепции GAP-мозаики [89], дальнейшее развитие которой привело к определению мозаично-сукцессионной концепции экосистемы [155]. Согласно определенным концепциям мозаичная структура экосистем является результатом постоянной системы нарушений различного масштаба и характера. Такие нарушения приводят к формированию разномасштабной иерархически соподчиненной мозаики сукцессионных «пятен», которые постоянно меняются в пространстве и времени.

Подход к изучению экосистем с биогеоценотических позиций обуславливает учет влияния не только популяций деревьев-эдификаторов, но и видов-эдификаторов других трофических групп. Среди таких функциональных групп видов-эдификаторов надо определить копытных животных, насекомых, которые грызут листья, и грибы [67], которые формируют зоогенные и микрогенные мозаики.

Глава 2 ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2. 1 Положение Брединского заказника

1. Данное Положение было разработано в соответствии с Федеральным законом от 14 марта 1995 года N 33-ФЗ "Об особо охраняемых природных территориях". Также федеральным законом от 24 апреля 1995 года N 52-ФЗ "О животном мире" и Законом Челябинской области от 14 мая 2002 года N 81-30 "Об особо охраняемых природных территориях Челябинской области".

2, В соответствии с Законом «Об особо охраняемы природных территориях Челябинской области» от 14.05.2002 года N 81-30 происходит финансирование режима особой охраны Брединского комплексного государственного природного биологического заказника Челябинской области.

3. Целью формирования Брединского комплексного заказника является сохранение целостности местообитаний особо ценных диких животных, в том числе популяции степного сурка, а также их восстановление и воспроизводство.

4. Брединский комплексный заказник имеет биологический (зоологический) профиль.

5. Образование заказника не влечет изъятия у собственников, Землевладельцев, землепользователей и арендаторов земельных участков.

Собственники, землевладельцы, землепользователи, арендаторы земельных участков, расположенных на территории Брединского заказника, как другие юридические и физические лица обязаны соблюдать

установленный в Брединском комплексном заказнике режим особой охраны.

6. При разработке территориальных комплексных схем областных и районных схем землеустройства и районной планировки, а также при подготовке регламентов лесного хозяйства и проектов освоения лесов учитывается Режим особой охраны Брединского заказника.

С Министерством по радиационной и экологической безопасности Челябинской области согласовываются регламенты лесного хозяйства и проекты освоения лесов для территории Брединского комплексного Заказника, в том числе санитарно-оздоровительные мероприятия, а также проекты развития населенных пунктов, расположенных на границе с Брединским комплексным заказником.

7. Брединский комплексный заказник располагается на территории Брединского муниципального района Челябинской области. Площадь Брединского заказника составляет 42440,2 гектара.

Общая протяженность границ Брединского заказника - 107,68 километра.

8. Брединский заказник располагается в степной зоне, к юго-востоку от города Бреды. Большую часть Брединского заказника составляют степные участки, их значительная часть распахана и используется под посевы различных зерновых культур. Пашни разделены лесополосами, образованными березой и вязом мелколистным. В центральной и юго-восточной частях Брединского заказника имеются немногочисленные березовые колки.

Речная сеть представлена рекой Берсуат и ее маловодными притоками.

На территории Брединского комплексного заказника присутствуют редкие виды животных и растений, которые занесены в Красные книги Российской Федерации и Челябинской области.

9. Границы Брединского комплексного заказника обозначаются на местности специальными информационными знаками (аншлагами). Изменение границ заказника осуществляется в том же порядке, что и их утверждение.

10. Охрана Брединского комплексного заказника организуется и осуществляется Министерством по радиационной и экологической безопасности Челябинской области при участии областного государственного учреждения "Особо охраняемые природные территории Челябинской области".

Юридический адрес Министерства по радиационной и экологической безопасности Челябинской области: Челябинская область, город Челябинск, проспект Ленина, дом 57.

Юридический адрес областного государственного учреждения «Особо охраняемые природные территории Челябинской области» : Челябинская область, город Челябинск, улица Карла Маркса, дом 72а.

11. Для осуществления мероприятий по организации охраны и функционирования Брединского заказника граждане и другие юридические лица вправе оказывать содействие государственным органам.

12. Основными задачами Брединского заказника являются:

1) сохранение, воспроизводство и восстановление ценных в хозяйственном, научном и культурном отношении видов животного мира;

2) обеспечение устойчивого состояния среды обитания охраняемых видов животного мира;

3) организация и проведение научных исследований охраняемых видов, обитающих на территории Брединского комплексного заказника;

4) экологическое образование и просвещение населения.

13. Режим охраны заказника

На территории Брединского заказника запрещается любая деятельность, если она противоречит целям создания Брединского

комплексного заказника или причиняет вред природным комплексам и их компонентам, в том числе:

- 1) промысловая и любительская охота;
- 2) промышленное рыбоводство и рыболовство;
- 3) предоставление земельных участков и лесных участков с целью строительства, в том числе для индивидуального жилищного строительства, дачного строительства, садоводства и огородничества;
- 4) предоставление новых земельных и лесных участков с целью рекреационного использования с размещением различных объектов капитального и временного строительства, за исключением беседок, навесов, скамеек и других аналогичных объектов, в том числе для личного рекреационного использования;
- 5) размещение кладбищ, скотомогильников, мест захоронения отходов производства и потребления, радиоактивных, химических, взрывчатых, токсичных, отравляющих, ядовитых веществ, удобрений, а также их складирование;
- 6) строительство станций автозаправок, автомобильных стоянок, автомобильных мастерских;
- 7) заправка топливом, мойка и ремонт механических транспортных средств;
- 8) проведение изыскательских, взрывных и буровых работ, разработка и добыча полезных ископаемых, за исключением добычи подземных вод в целях питьевого и хозяйственного водоснабжения;
- 9) выемка грунта, нарушение почвенно-растительного слоя, за исключением сельскохозяйственных, лесохозяйственных работ и противопожарных мероприятий;
- 10) нарушение местообитания объектов животного мира, умышленное причинение беспокойства объектам животного мира;
- 10-11) движение вне дорог общего пользования механических транспортных средств, за исключением транспорта, используемого при

исполнении служебных обязанностей Министерством экологии Челябинской области, Главным управлением Министерства Российской Федерации по делам гражданской обороны, чрезвычайным ситуациям и ликвидации последствий стихийных бедствий по Челябинской области, Главным управлением лесами Челябинской области, областным государственным учреждением "Особо охраняемые природные территории Челябинской области", областным государственным учреждением "Центр пожаротушения и охраны леса Челябинской области". Допускается езда механических транспортных средств землевладельцев, землепользователей, лесопользователей и собственников земель к участкам, находящимся в их владении, пользовании их собственности расположенным в границах Брединского комплексного заказника;

11) сжигание сухих листьев и травы, разведение костров вне специально отведенных мест; проведение сельскохозяйственных палов;

12) применение различных минеральных удобрений, ядохимикатов и других химических средств защиты растений и стимуляторов роста растений, токсичных для объектов животного мира;

13) выпас скота (при использовании собак обязательно наличие на них намордника), катание на лошадях и сенокошение вне специально отведенных для этого мест;

14) повреждение биотехнических объектов, информационных знаков и аншлагов;

15) иные виды хозяйственной деятельности, рекреационного и другого природопользования, препятствующие сохранению, воспроизводству и восстановлению животного мира и среды его обитания.

На территории Брединского заказника при участии областного государственного учреждения "Особо охраняемые природные территории Челябинской области" и по согласованию с Министерством экологии Челябинской области допускается:

1) регулирование численности отдельных объектов животного мира, отлов для переселения и гибридизации при наличии разрешений соответствующих специально уполномоченных государственных органов в области охраны окружающей среды;

2) использование животного мира в научных, культурно-просветительных, воспитательных, рекреационных и эстетических целях при наличии разрешений соответствующих специально уполномоченных государственных органов в области охраны окружающей среды;

3) проведение плановых биотехнических мероприятий;

4) пользование водным объектом при наличии разрешительных документов, предусмотренных действующим законодательством;

5) иные виды хозяйственной деятельности, если они не противоречат целям создания Брединского заказника и не причиняют вреда местам обитания, природным комплексам и компонентам.

При наличии положительного заключения государственной экологической экспертизы на территории Брединского комплексного заказника допускаются строительство, реконструкция и капитальный ремонт линейных сооружений и иных объектов капитального строительства, осуществляемые с учетом режима особой охраны Брединского заказника.

Ответственность за нарушение режима особой охраны Брединского заказника устанавливается в соответствии с действующим законодательством Российской Федерации и Челябинской области.

Министр радиационной и экологической безопасности Челябинской области Г.Н. Подтесов. Утверждено постановлением Правительства Челябинской области От 22.05. 2008г. N 139 – П

2. 2 Физико-географическая характеристика

2. 2. 1 Географическое положение

Заказник находится на территории Брединского района Челябинской области к юго-востоку от пос. Бреды, к северу от реки Берсуат. Согласно физико-географическому районированию Челябинской области он расположен в степной зоне в провинции Притобольской низменности в подзоне ковыльно-типчаковых степей на южных черноземах. Большую часть заказника составляют открытые ственные участки, значительная часть которых вспахивается и используется под посевы различных зерновых и кормовых культур. Пашни разделены лесополосами, образованными березой, вязом мелколистственным, лохом серебристым, смородиной золотистой. Основная задача заказника - сохранение целостности местообитаний особо ценных в хозяйственном отношении диких животных, в том числе крупной популяции степного сурка. Т.е. заказник имеет ярко выраженный зоологический профиль. Рельеф этой местности равнинный, доминирует степной ландшафт, изредка нарушаемый отдельными мелкими березовыми колками. Гипсометрические отметки водораздельных пространств на юго-западе заказника колеблются около 400 м, но на восток они снижаются до 310 и менее метров. Наиболее низкая высотная отметка - в долине реки Синташта у поселка Андреевский (265 м над уровнем моря).

2. 2. 2 Геология

Преобладают плиоцен-четвертичные отложения, перекрывающие участки развития глинистых элювиальных образований различного состава. Меньший объем слагают щебнисто-глинистые, кремнистые, иногда существенно лимонитовые образования. В целом территория заказника характеризуется широким распространением образований коры выветривания. Здесь к ним приурочены гипергенные силикатные руды никеля, а также разнообразное каолиновое сырье. В долинах рек Синташта

и Берсуат развит довольно мощный аллювиальный комплекс. В современных балках присутствуют лентообразные залежи аллювиально-делювиальных образований, представленных в основном глинами и, в основании, валунными глинами.

2. 2. 3 Климат, поверхностные воды, почвы

Климат Брединского комплексного заказника наиболее теплый и засушливый в области. Количество осадков составляет 250-300 мм в год. Наибольшее количество осадков приходится на летний период. Средняя температура января $-17,4^{\circ}\text{C}$, июля $+19,3^{\circ}\text{C}$, среднегодовая $+1,9^{\circ}\text{C}$. Зимы, как правило, малоснежные, что приводит к глубокому (до 2 метров) промерзанию почвы. Часты сильные ветра и метели. Ранней весной преобладает сухая погода, почва подвергается иссушению, нередко происходит образование пылевых бурь. Очень характерны весенние (18-25 мая) и ранние осенние (9-13 сентября) заморозки. Следствием проявления заморозков является то, что безморозный период короче вегетационного. Лето короткое и жаркое, причем частым явлением здесь являются засухи и суховеи(12345). Речная сеть представлена рекой Бирсуат и ее притоками, северная граница заказника достаточно близко подходит к пойме реки Синташта, но не достигает ее. Обе реки относятся к Тобольскому бассейну. Реки маловодны, некоторые мелкие речки - с перемещающимся стоком. По характеру водного режима и соотношению источников питания все они относятся к казахстанскому типу, для которого характерны высокое весеннее половодье и незначительный сток во все другие времена года. Доминирующими почвами являются южные черноземы, часто карбонатные, как правило, малогумусные и маломощные. Часть территории занята солонцами со средним и глубоким залеганием. Небольшие участки в междуречье рек Синташта и Бирсуат занимают обыкновенные и выщелоченные черноземы.

2. 2. 4 Флора и растительность

В растительном покрове района в доагрикультурный период на водоразделах и пологих склонах преобладали ковыльные и ковыльно-типчаковые степи с ковылем Залесского (*Stipa zalesskii*), ковылем перистым (*S. pennata*), ковылем узколистным (*S. tirsia*), ковылем Лессинга (*S. lessingiana*), тырсой (*S. capillata*), типчака (*Festuca ualesiaca*) и довольно бедным по составу степным разнотравьем, часто включающим галофитные виды: кермек Гмелина (*Limonium gmelinii*), полынь скальная (*Artemisia rupestris*) и др. К небольшим понижениям приурочены участки луговых степей, также обычно солонцеватых, среди которых нередко имеются пятна солонцов. В более глубоких впадинах встречаются березовые или осиново-березовые колки, или же в центре понижения развивается осоковый кочкарник, окаймленный ивовыми зарослями, вокруг которых обычно наблюдается кольцо галофитных сообществ. Степные сообщества района, как и повсюду в степной зоне области, сильно пострадали от распашки и сохранились на незначительных участках (главным образом неудобных для земледелия вследствие высокой засоленности), подверженных влиянию выпаса и регулярных палов.

2. 2. 5 Животный мир

«Титульным» видом Брединского заказника, его визитной карточкой, безусловно является степной сурок. Численность сурка на охраняемой территории до придания охранный статус составляла 5-6 тыс. особей. В 1980 году она составляла уже 17 тыс. зверьков, а в 1990-х выросла до 35 тысяч. Ежегодный прирост за этот период составил в среднем 7,5%. Плотность составила 45 сурков на 1 кв. км Эти весьма высокие показатели хорошо отражают успехи в охране Брединского заказника. Из крупных и средних млекопитающих в ООПТ встречаются волк, корсак, степной хорь, косуля. В составе авифауны заказника отмечено 65 видов птиц из которых наибольший интерес представляют могильник (8 жилых гнезд!), стрепет и

журавль красавка. Население беспозвоночных животных носит типичный степной характер.

Несмотря на некоторое увеличение численности степного сурка в регионе, этот вид включен в приложение к Красной книге области как вид, нуждающийся в особом внимании к его состоянию в природной среде. Пять видов птиц заказника занесены в Красную книгу РФ, из них три вида гнездятся (могильник, стрепет и красавка), а два лишь изредка регистрировались на территории ООПТ (орлан-белохвост, ходулочник). Серощекая поганка, пеганка и огарь, внесенные в Красную книгу области, гнездятся в заказнике. Согласно критериям международного Союза охраны птиц, территория заказника отвечает требованиям ключевой орнитологической территории международного значения как участок с высокой плотностью гнездования могильника.

Из редких насекомых здесь встречаются красотка-девушка (пойма р. Бирсуат), богомол обыкновенный, дыбка степная (на выпасаемых участках), севчук Олене-Сервиля, муравьиный лев обыкновенный, аскалаф пестрый, махаон, переливница тополевая, несколько видов шмелей. В заказнике довольно часто встречаются гнезда кроваво-красного муравья-рабовладельца. Именно здесь автор в 1992 году наблюдал драматичную картину захвата муравьями- рабовладельцами соседнего гнезда бурого лесного муравья.

2.3. Методика изучения горизонтальной структуры фитоценозов

2.3.1 Метод главных компонент

Признание непрерывности растительного покрова как его коренного свойства выдвигает в число наиболее естественных методов анализа ординацию упорядочение объектов (видов или описаний) вдоль некоторых осей, определяющих варьирование растительности. При проведении прямых ординаций в качестве осей используют известные априорно

факторы (влажность, освещенность, богатство почвы и любые другие факторы среды; время и т.д.). При непрямых ординациях осями служат направления изменения сходства между описаниями или связей между видами.

В реальных геоботанических исследованиях сравнительно редко удается сразу разделить все факторы, действующие на растительность, на ведущие и малозначимые. Поэтому, несмотря на свою сложность, особую популярность в последние 20 лет получили непрямые методы ординации.

Одним из таких методов является висконсинская полярная ординация [58]. Первая ось проводится в ней между двумя видами (или описаниями), которые менее всего сходны друг с другом. Вторая ось проводится между другими наименее сходными видами, которые к тому же одинаково далеко удалены от первой пары. При желании аналогично выделяются и последующие оси.

Дальнейшее развитие висконсинской ординации представляют собой методы факторного анализа, и в частности метод главных компонент, называемый по-другому компонентным анализом. Для каждой оси выбор направления осуществляется в нем уже с учетом всей информации о сходстве видов. Математически корректная основа метода позволяет последовательно извлекать из многомерной системы корреляций между видами факторы, или оси, оказывающие наибольшее влияние на растительность. Имеется также возможность ранжировать оси по величине их вклада в общее варьирование. В дальнейшем выделяемые оси могут интерпретироваться какими-либо реальными факторами среды, однако по своей природе сами оси являются чисто фитоценоотическими.

Применению метода главных компонент (факторного анализа) посвящена огромная литература. Математические аспекты рассматриваются в монографиях Г. Хармана, К.Иберлы. Достаточно строго и вместе с тем доступно описан он у Дж. Девиса. В работах многих авторов подробно излагается применение метода в экологии и

фитоценологии. Только в СССР факторный анализ в геоботанических исследованиях применяли: Р.Е. Бешел и Н.В. Матвеева, К.К. Буш и Х.К. Буш, Ю.А. Злобин.

Следует также подчеркнуть, что метод главных компонент (факторный анализ), как и любой метод, имеет ограничения. Основным недостатком факторного анализа является линейность модели из-за чего в большинстве работ рекомендуют применять этот метод лишь в условиях довольно узкого эколого-фитоценологического диапазона выборки. И хотя критика факторного анализа как линейного метода далеко не всегда обоснована, его применение при анализе мозаичности, когда диапазон выборки ограничен рамками одного сообщества, можно считать максимально корректным.

2.3.2 Метод экологических шкал

Одна из трудных проблем, стоящих перед геоботаником при изучении мозаичности, это учет и оценка роли важнейших факторов среды. Многие из характеристик среды (как, например, содержание в почве аммония и нитратов) измерить в поле очень сложно. По многим факторам нет методов экспресс-оценки. Но главная сложность состоит в резких колебаниях значений большинства факторов (свет, влажность, температура и др.). Суточная, сезонная и флуктуационная изменчивость экологических характеристик позволяет с достаточной точностью оценить их только при постановке стационарных наблюдений. _Но организация таких наблюдений ”по ,всему комплексу факторов среды стоит слишком дорого, а отдельные факторы... без учета их возможного взаимодействия мало что могут сказать об экологических патенциях участка”.

Альтернатива прямым инструментальным измерениям характеристик среды состоит в применении для этих целей индикационных экологических шкал. Теоретической основой такого подхода стал широко известный принцип ”экологической индивидуальности видов растений”. Охарактеризовав отношение всех

интересующих нас вицов к ведущим факторам среды, в дальнейшем мы получаем возможность определить положение изучаемых фитоценозов или описаний в градиентных рядах этих факторов. Типы экологических шкал, вопросы их разработки и применения подробно описаны в литературе, поэтому ниже рассмотрим лишь ряд вопросов, важных для нашей работы.

На шкал разных авторов в европейской части СССР больше других известны шкалы П.Г. Раменского, шкалы Г. Элленберга и шкалы Э. Ландольта. Наиболее полным как по охвату факторов среды, так и по числу видов (почти 1800) являются балльные шкалы Элленберга. В этих шкалах для большинства сосудистых растений Центральной Европы даны оценки их отношения к свету, влажности и реакции почвы, содержанию в почве доступного азота, а также к тепловому режиму и континентальности климата. В менее полных и дробных шкалах Ландольта даны вместе с тем оценки отношения видов к содержанию в почве гумуса (точнее, органики) и к механическому составу почв. В этих же шкалах имеется, кроме списка сосудистых растений, и небольшой список мхов и лишайников.

В процессе работы оказалось, что при изучении мозаичности нецелесообразно использовать такие показатели, как отношение видов к теплу, континентальности климата и механическому составу почвы, поскольку в пределах одного сообщества варьирование этих показателей (с учетом точности шкал) практически сведено к нулю. Поэтому из шкал Элленберга как более детальных и имеющих больший географический диапазон мы взяли показатели отношения видов к свету [L, влажности -P, реакции почвы K и обеспечению азотом N₂, а из шкал Ландольта показатель отношения видов к гумусу H. Ниже даны градации шкал для изучавшихся нами факторов.

Шкала освещенности:

1. Полностью теневые растения, получающие обычно менее 1%, редко более 30% от полной дневной освещенности;
2. Между баллом 1 и 3;

3. Теневые растения;
4. Между 3 и 5;
5. Полутеневые растения, получающие более 10%, но, как правило, менее 100% от полной освещенности;
6. Между 5 и 7;
7. Полусветовые растения;
8. Между 7 и 9;
9. Световые растения, редко получающие менее 50% от полной освещенности.

Шкала влажности (отношение к влажности почв или уровню грунтовых вод): 1) на очень сухих почвах, например обнаженных скалах; 3) на сухих почвах; 5) на свежих почвах, т.е. в средних условиях; 7) на влажных, не просыхающих почвах; 9) на сырых, часто плохо аэрируемых почвах; 10) на часто затопляемых почвах; 11) водные растения, чьи листья обычно контактируют с атмосферой; 12) Подводные растения. Шкала реакции почвы: 1) только на очень кислых почвах; 3) в основном на кислых почвах; 5) в основном на слабокислых почвах; 7) в основном на нейтральных, но также на кислых и щелочных почвах 9) только на нейтральных или щелочных почвах. Шкала богатства почвы минеральным азотом (аммонийным и нитратным): 1 только на почвах, очень бедных минеральным азотом; 3 в основном на бедных почвах; 5 в основном на почвах со средним содержанием минерального азота; 7 -в основном на почвах, богатых минеральным азотом; 9) только на почвах, очень богатых азотом (индикаторы отложений навоза и т.п.).

Шкала содержания гумуса:

1. На бедных почвах без верхнего гумусового горизонта;
2. На почвах с небольшим гумусовым горизонтом, не встречаются на торфяниках и почвах, богатых перегноем;
3. На почвах со средним содержанием гумуса (обычно в форме мулля);

4. На почвах, богатых гумусом типа мулль, а также предпочитающие гумус типа мор, но с корневой системой, частично расположенной в минеральной части почвы;

5. Почти исключительно на почвах, богатых гумусом (индикаторы гумуса типа мор или торфа).

Как видно шкалы Элленберга по свету, реакции почв и по азоту являются 9-балльными, шкала влажности 12-балльной (для наземных растений 10-балльной). Менее дробна шкала гумуса Ландольта - в ней всего 5 баллов. Следует также отметить, что многие виды по ряду факторов отнесены к категории индифферентных, конкретные баллы по этим факторам для них в шкалах не приводятся.

Один из вопросов, часто возникающих по поводу шкал Элленберга и Ландольта, касается правомочности их применения в европейской части СССР, так как исходно шкалы Элленберга были предназначены для Средней Европы, а шкалы Ландольта для Швейцарии.

Как отмечает С. Перссон, работавший в южной Швеции, расширяя район применения шкал, необходимо решить две проблемы. Первая состоит в том, что, чем дальше уходим мы от Средней Европы, тем больше будет в составе сообществ видов, не вошедших в сводки Элленберга или Ландольта. Вторая проблема заключается в том, что в ином регионе за счет изменения комплекса всех факторов среды (в том числе климата) отношение видов к отдельным факторам может заметно меняться. Особенно это характерно для видов на границе ареала.

Что касается первой проблемы, то в Подмосковье она не стоит, так как флора области практически полностью входит в шкалы Ландольта и Элленберга. Успешно решается и вторая проблема. В последних изданиях шкал Элленберг во многом учел отношение изученных им видов к факторам среды не только в пределах Средней Европы, но и в пределах района действия шкал Раменского. Это резко снижает возможности крупных ошибок при применении шкал для целей индикации. Кроме того,

учет при индикации полного списка видов приводит к тому, что небольшие разнонаправленные неточности в показаниях отдельных видов при расчетах компенсируют друг друга.

Следует подчеркнуть, что шкалы Элленберга уже неоднократно применялись и проверялись инструментально в условиях Северо-Запада и Центра, европейской части СССР, причем во всех случаях сравнение результатов индикации и химических анализов почвы показало их достаточное соответствие.

Порядок расчетов при индикации был следующим. Для каждой площадки размером 0,2x0,2 м по полному списку видов, включая доминанты со встречаемостью более 90%, рассчитывали средние значения освещенности, влажности, реакции почвы и содержания в ней азота, гумуса. В связи с тем, что один балл шкалы Ланцольтта соответствует двум баллам шкалы Элленберга, для мхов и лишайников, которых в шкалах Элленберга нет, показатели L, F, R, и N получены путем удвоения соответствующих баллов в шкалах Ландольта. Аналогичным образом поступали и в тех случаях, когда индифферентный по Элленбергу вид имел конкретный балл в шкалах Ландольта. Во внимание принимали лишь присутствие вида на площадке, что при ее столь малых размерах вполне допустимо. Всего же включенных в обработку видов на площадке обычно было 4-6.

На небольших площадках размером в 1 м шкалы Элленберга ранее успешно применяли Э. ван дер Маарель с соавторами при изучении сукцессий, а на площадках в 0,25 м² - С. Перссон при изучении мозаичности лесо-луга. Нам же достаточно малый размер площадок позволил избежать усреднения и сглаживания микроразличий среды (например, на небольших буграх и западинах), которые неизбежно имели бы место даже на площадках в 1-2 м.

Полученные на площадках значения в дальнейшем использовались для характеристики сообществ и для выявления факторов мозаичности.

2.3.3 Методика исследования мозаичности степных экосистем Брединского государственного природного биологического заказника

Исследования мозаичности степных экосистем проводилось методом блоков и главных компонент [4, 5, 7, 21]. На участках заказника с ненарушенным травостоем было заложено 6 экологических профилей, в пределах каждого из которых выборочным методом закладывались 100-метровые трансекты, состоящие из непрерывных примыкающих площадок 0,2×0,2 м. На каждой площадке отмечали присутствие видов сосудистых растений. В качестве учетной единицы выбирались парциальные побеги [8], особь – для моноцентрических видов и компактный клон – для плотнокустовых злаков [9].

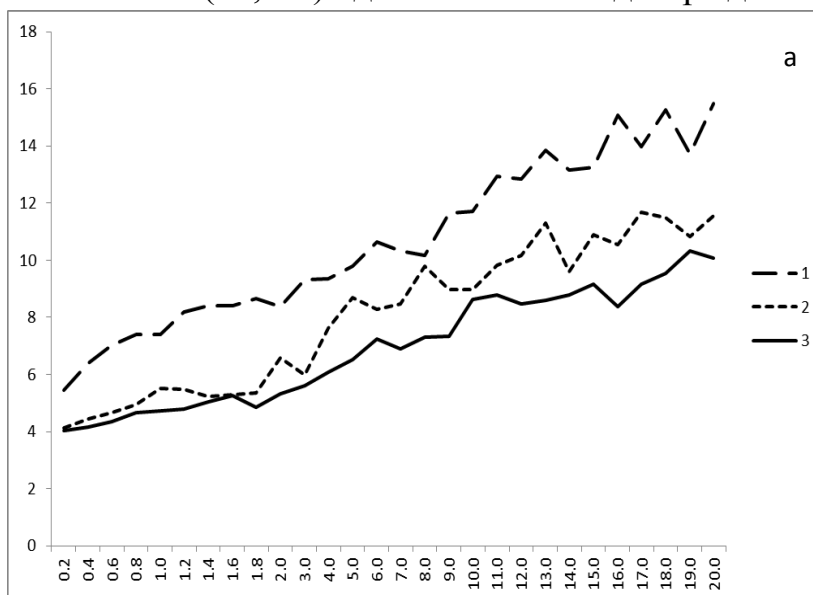
Для трансект формировалась база данных из неперекрывающихся блоков переменного размера в двух независимых противоположных направлениях. Шаг для объединения площадок в блоки был 0,2 м при размере блоков до 2 метров и 1,0 м – при размере блоков свыше 2 м. Расчет вклада первых трех осей главных компонент производился в пакете Statistica. Объективные размеры мозаик (уровни мозаичности) определялись по изменению вклада в суммарную дисперсию видов первых трех осей главных компонент по совместным «пикам» значений 1 и 2-ой, 1 и 3-й и 2 и 3-й осей. Кластеризация растительных группировок для уровней мозаичности выполнялся по матрице коэффициента Сёренсена-Чекановского с использованием бета-гибкой стратегии Ланса [1, 10, 15, 18]. Проверка классификации и информативности видов выполнялась дискриминантным анализом [1, 15, 17, 18]. Оценка факторов распределения видов живого напочвенного покрова проводилась ординацией видов в пространстве осей главных компонент [4, 5, 7] и неметрического многомерного шкалирования (НМШ) [10, 15] с последующей интерпретацией выделенных осей [5, 20] с использованием коэффициента корреляции Кендалла и унифицированных

фитоиндикационных шкал [12]. Перевод интервальных шкал в точечные для конкретных микросайтов выполнялся методом оценки реализованной экологической ниши видов [6].

3. МОЗАИЧНОСТЬ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ БРЕДИНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО ЗАКАЗНИКА

Оценка мозаичности степных целинок Брединского заказника (рис. 1) показала, что характер увеличения вклада осей главных компонент в суммарную дисперсию для обоих вариантов анализа очень близок. Это указывает на действие равнозначных по влиянию на формируемые мозаики экологических факторов и отсутствие четкой дифференциации видов на эколого-ценотические группы. При этом, как видно из графиков, наблюдается увеличение вклада осей главных компонент в суммарную дисперсию, что маркирует наличие нескольких разномасштабных факторов, определяющих формирование мозаик травостоя. Для двух независимых разнонаправленных вариантов выделения блоков разного размера определяются три уровня мозаичности: в одном варианте (а) выделялись объективные мозаики для уровней 6,0, 11,0 и 13,0 м, а для второго (б) – 1,8, 6,0 и 11,0 м.

Таким образом, для степных экосистем заказника однозначно выделяется два уровня мозаичности, относимых к парцеллярному (6,0 м) и ценотическому (11,0 м). Уровни микромозаик (1,8 м) и высокоуровневые ценотические мозаики (13,0 м) однозначно не подтверждаются.



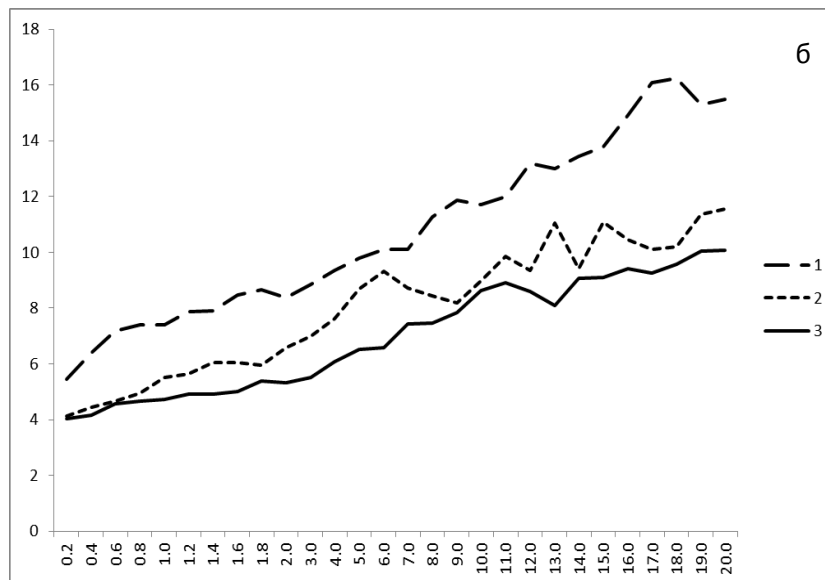


Рис. 1. Вклад в суммарную дисперсию растительности осей главных компонент в зависимости от размера блока для степных экосистем

Брединского заказника

(по оси ординат – вклад оси, %, по оси абсцисс – размер блока, м.; 1, 2, 3 – номера осей).

Таким образом, для изученных степных экосистем Брединского заказника доказано наличие иерархического континуума разномасштабных единиц двух уровней – парцеллярного и ценотического.

Для характеристики выделенных разноуровневых мозаик указывается возможность использования разных наборов видов растений [21], а сами мозаики можно определять как «микрофитохоры» (6,0 м), и «мезофитохоры» (11,0 м), где первые соответствуют парцеллам, а последние – биотопу [2].

С целью классификации выделенных мозаик и определения фитохор был проведен кластерный анализ блоков двух масштабов. Кластеризация растительных группировок показала наличие 7 групп мозаик для уровня 6,0 м и 5 групп мозаик – для 11,0 метров. Оценка классификации дискриминантным анализом показала точность классификации по показателям фиторазнообразия для микрофитохор (6,0 м) – 94% и мезофитохор (11,0 м) – 100 %. При этом на разных уровнях мозаичности

наблюдался различный вклад видов сосудистых растений в дискриминацию мозаики, соответственно, разную информативность видов, определяющих фитоценозоны (табл. 1).

Таблица 1.

Информативность значимых видов фитоценозов степных экосистем Брединского заказника*

№	Вид	6,0 м			11,0 м		
		Лямбда Уилкса	Частная лямбда	F-удаленное	Лямбда Уилкса	Частная лямбда	F-удаленное
1	2	3	4	5	6	7	8
1	<i>Festuca valesiaca</i> Gaud.	0,005	0,85	4,67	0,003	0,59	14,50
2	<i>Plantago media</i> L.	0,005	0,93	1,99	0,002	0,88	2,76
3	<i>Artemisia sericea</i> Web	0,005	0,89	3,35	0,002	0,70	8,88
4	<i>Achillea setacea</i> Waldst. et Kit.	0,005	0,82	5,71	0,002	0,98	0,47
5	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	0,005	0,85	4,58	0,002	0,97	0,52
6	<i>Artemisia vulgaris</i> L.	0,005	0,83	5,38	0,002	0,75	7,01
7	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	0,005	0,89	3,14	0,002	0,68	9,72
8	<i>Atriplex tatarica</i> L.	0,005	0,89	3,29	0,002	0,82	4,41
9	<i>Medicago sativa</i> L.	0,005	0,85	4,62	0,002	0,95	1,11

Продолжение таблицы 1.

1	2	3	4	5	6	7	8
10	<i>Alchemilla xanthochlora</i> Rot hm.	0,004	0,98	0,51	0,002	0,83	4,07
11	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	0,007	0,59	18,68	0,002	0,86	3,45
12	<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	0,005	0,95	1,34	0,002	0,97	0,73
13	<i>Aethusa cynapium</i> L.	0,005	0,86	4,22	0,002	0,69	9,42
14	<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	0,005	0,96	1,16	0,002	0,90	2,20
15	<i>Aster amellus</i> L.	0,005	0,90	2,82	0,002	0,96	0,79
16	<i>Euphorbia seguierana</i> Neck.	0,005	0,91	2,70	0,002	0,96	0,84
17	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	0,013	0,33	52,56	0,004	0,39	32,09
18	<i>Galium verum</i> L.	0,005	0,95	1,44	0,002	0,96	0,85
19	<i>Salvia stepposa</i> Shost.	0,005	0,96	1,01	0,002	0,69	9,13
20	<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit	0,005	0,90	2,79	0,002	0,92	1,80
21	<i>Verbascum thapsus</i> L.	0,005	0,89	3,41	0,002	0,88	2,78
22	<i>Sonchus arvensis</i> L.	0,006	0,78	7,22	0,002	0,96	0,77
23	<i>Trifolium pratense</i> L.	0,005	0,84	5,20	0,003	0,59	14,44
24	<i>Lepidium ruderales</i> L.	0,005	0,88	3,50	0,002	0,88	2,90
25	<i>Crepis tectorum</i> L.	0,005	0,93	2,05	0,002	0,83	4,13
26	<i>Artemisia commutata</i> Bess	0,005	0,94	1,79	0,002	0,66	10,51

Окончание таблицы 1.

1	2	3	4	5	6	7	8
27	<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	0,005	0,94	1,68	0,002	0,94	1,27
28	<i>Melampyrum cristatum</i> L.	0,005	0,86	4,12	0,002	0,82	4,49
29	<i>Artemisia absinthium</i> L.	0,005	0,94	1,78	0,002	0,69	9,12

* - полужирным выделены статистически значимые показатели.

На парцеллярном уровне наблюдается 19 статистически значимых информативных вида сосудистых растений, а на ценотическом – 18. При этом для парцелл наибольший вклад в дискриминацию растительного покрова вносит вегетативно подвижный *Elytrigia repens* и два сорно-степных вида *Linaria vulgaris* и *Sonchus arvensis*, а абсолютный доминант *Festuca valesiaca* является менее информативным. На ценотическом уровне информативность видов резко меняется – часть видов, определяющих парцеллярные мозаики, становятся неинформативными (в том числе и *Sonchus arvensis*), с другой стороны, некоторые виды (например, полыни), начинают играть значимую роль в формировании ценотических мозаик.

По встречаемости значимых видов выделенные парцеллы можно идентифицировать как следующие микрофитоценохоры (нумерация дана по результатам кластерного анализа) – табл. 2:

1. Пырейно-полынно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Artemisia sericea*) антропогенно трансформированные с активным участием *Achillea setacea* и *Sonchus arvensis*.

2. Льнянко-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Linaria vulgaris*) с активным участием *Achillea setacea*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*.

3, 6. Пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens*) – две микрофитоценохоры, отличающиеся численностью и встречаемостью пырея.

4, 7. Вьюнково-пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Convolvulus arvensis*) – две микрофитоценохоры, отличающиеся численностью и встречаемостью вьюнка.

5. Полынно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Artemisia vulgaris*).

Ординация микрофитоценохор по результатам численности и встречаемости значимых видов в пространстве первых двух дискриминантных функций (рис. 2) показывает, что видовой специфичностью и фиторазнообразием четко отличается льнянко-овсяническая парцелла (2 кластер), характеризующаяся наибольшим фиторазнообразием и большим числом доминант и содоминант. Также видовой специфичностью и фиторазнообразием отличается вьюнково-пырейно-овсяническая парцелла (7 кластер), характеризующаяся высоким фиторазнообразием, но небольшим количеством доминантных и содоминантных видов. Остальные парцеллы образуют в пространстве факторов фиторазнообразия гомогенную группу.

Таблица 2.

Кластеризация объективных мозаик степных экосистем Брединского заказника по встречаемости видов (%).

№	Вид	Кластеры 6,0 м							Кластеры 11,0 м				
		1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>Festuca valesiaca</i> Gaud.	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
2	<i>Plantago media</i> L.	15	-	14	21	-	10	18	100	31	-	38	6
3	<i>Artemisia sericea</i> Web	100	50	29	32	64	45	55	100	48	100	88	67
4	<i>Achillea setacea</i> Waldst. et Kit.	92	88	25	37	64	23	45	100	46	100	88	33
5	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	38	88	50	79	18	33	91	100	88	67	50	61
6	<i>Artemisia vulgaris</i> L.	69	75	25	68	91	27	64	100	69	67	100	64
7	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	62	38	54	45	9	69	45	100	75	100	19	94
8	<i>Atriplex tatarica</i> L.	8	-	11	8	-	19	18	-	21	33	-	39

Продолжение таблицы 2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
9	<i>Medicago sativa</i> L.	31	38	4	21	45	4	36	100	35	50	38	3
10	<i>Alchemilla xanthochlora</i> Roth.	-	-	4	3	-	2	18	-	8	-	-	6
11	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	100	88	100	100	18	82	100	100	100	100	81	100
12	<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	15	38	39	26	36	40	27	100	67	-	88	44
13	<i>Aethusa cynapium</i> L.	38	13	43	8	-	10	18	100	50	100	-	6
14	<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	15	-	11	37	-	14	18	-	40	-	-	33
15	<i>Aster amellus</i> L.	38	-	57	8	73	33	55	100	48	33	88	50
16	<i>Euphorbia seguierana</i> Neck.	15	13	7	11	-	5	27	-	25	0	13	11
17	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	31	100	21	16	-	14	-	-	25	100	13	33
18	<i>Galium verum</i> L.	-	-	11	16	-	11	18	-	19	17	13	22
19	<i>Salvia stepposa</i> Shost.	54	75	36	26	18	10	64	-	67	100	50	6

Окончание таблицы 2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
20	<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit	31	-	11	45	18	23	55	100	42	-	25	53
21	<i>Verbascum thapsus</i> L.	23	75	50	5	36	18	36	100	38	100	50	22
22	<i>Sonchus arvensis</i> L.	85	25	-	24	73	23	55	100	40	67	75	36
23	<i>Trifolium pratense</i> L.	31	-	21	-	73	18	9	100	23	50	88	6
24	<i>Lepidium ruderale</i> L.	69	25	7	-	36	30	-	-	40	100	56	17
25	<i>Crepis tectorum</i> L.	-	-	-	26	9	14	18	-	27	-	13	28
26	<i>Artemisia commutata</i> Bess	8	-	11	-	-	5	18	-	8	33	13	6
27	<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	8	13	-	29	45	11	9	100	8	-	63	31
28	<i>Melampyrum cristatum</i> L.	23	13	7	39	55	5	18	100	21	33	50	31
29	<i>Artemisia absinthium</i> L.	23	50	18	8	36	11	18	100	33	33	38	11

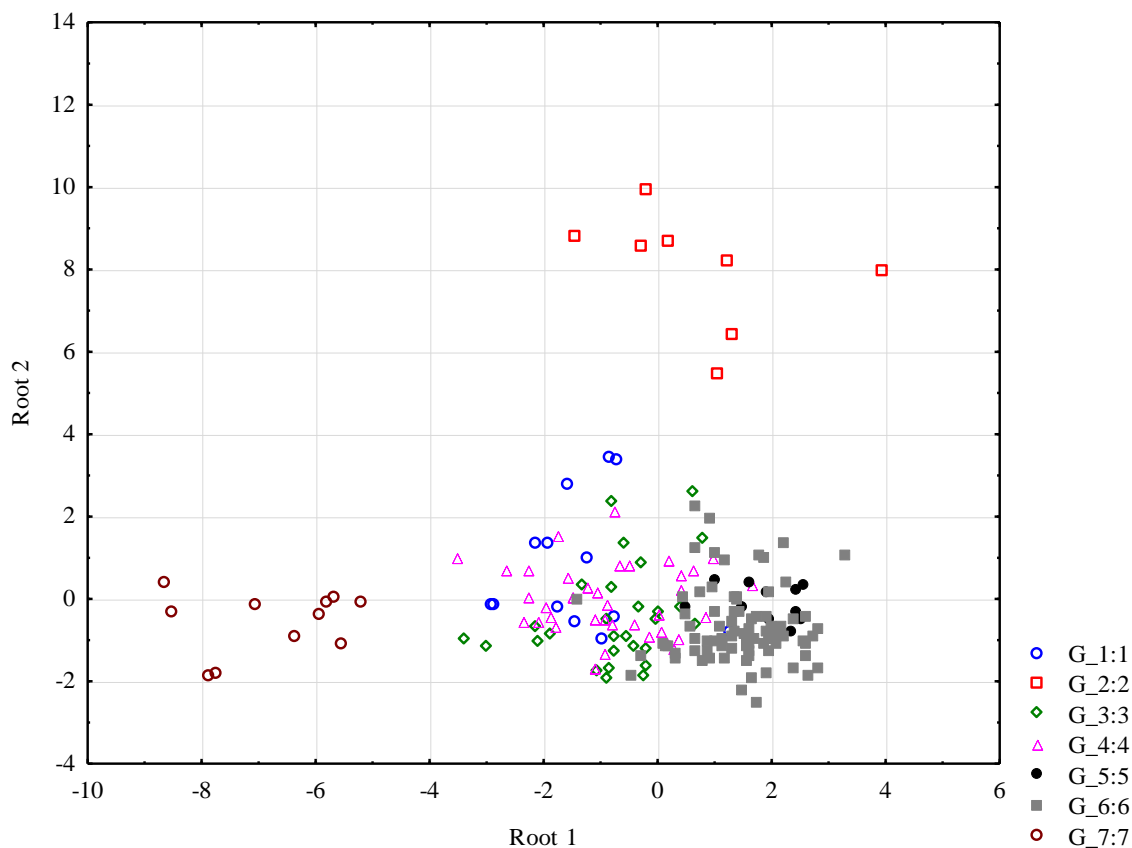


Рис.2. Ординация микрофитоценозов (6,0 м) в пространстве показателей флоразнообразия. (Root1 и Root2 – дискриминантные функции)

На ценотическом уровне по встречаемости значимых видов определяются следующие мезофитоценозы – табл. 2 (нумерация по результатам кластерного анализа):

1. Многовидовые пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens*).
2. Вьюнково-пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Convolvulus arvensis*).
3. Льнянко-пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Linaria vulgaris*).
4. Полынно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Artemisia vulgaris*).
5. Вейниково-пырейно-овсяницевые (*Festuca valesiaca* – *Elytrigia repens* – *Calamagrostis epigeios*).

Как видно из результатов кластеризации, четыре типа ценотических мозаик формируются различными комбинациями имеющихся

парцеллярных мозаик размером 6,0 метров. При этом на ценотическом уровне определяются группировки, нехарактерные для парцеллярного уровня с другим содоминантом (вейник наземный), занимающим подчиненное положение на уровне парцелл. Таким образом, степные экосистемы представляют собой иерархический континуум разноразмерных мозаик, при этом на разных уровнях одни и те же виды могут играть разную роль – как доминант или содоминант, так и ценотически малозначимых.

Ординация мезофитоценохор по результатам численности и встречаемости значимых видов в пространстве первых двух дискриминантных функций показывает принципиальные отличия этого уровня от парцеллярного (рис. 3).

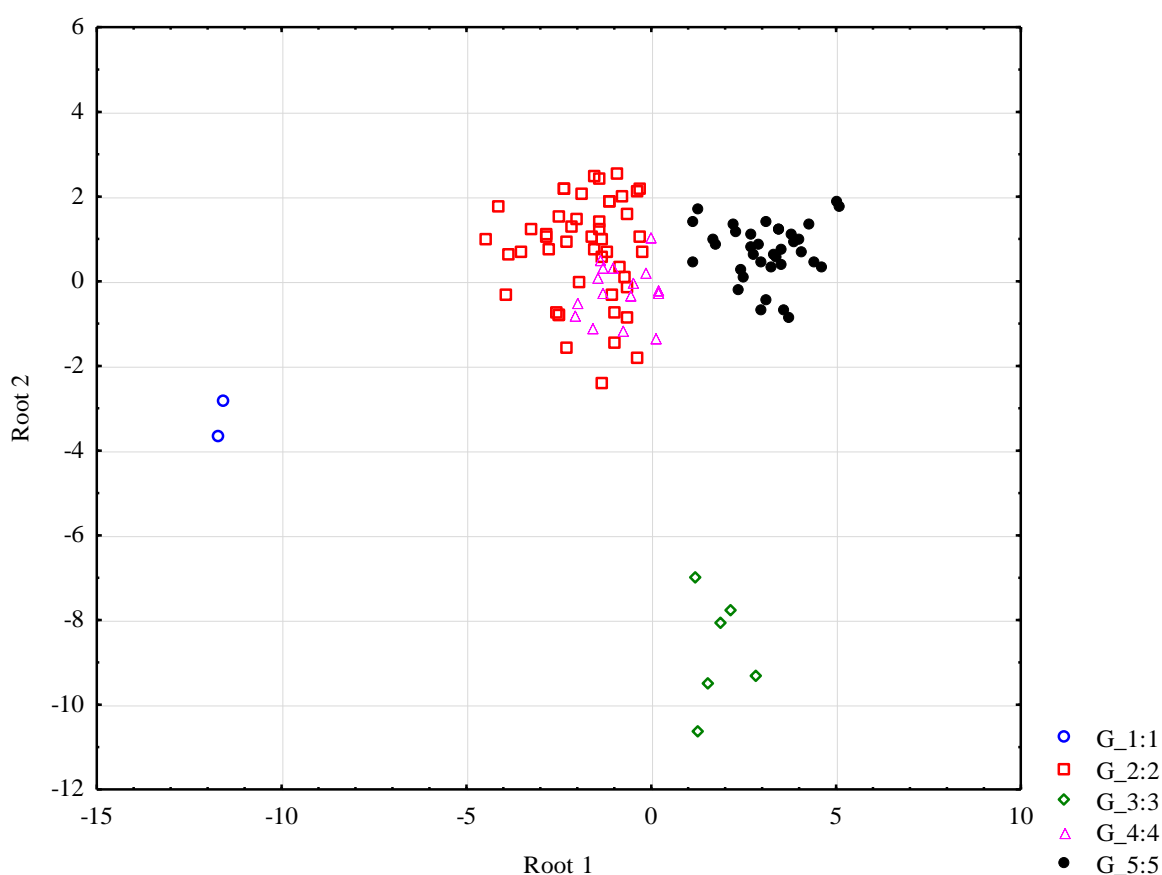


Рис. 3 Ординация мезофитоценохор (11,0 м) в пространстве показателей фиторазнообразия. (Root1 и Root2 – дискриминантные функции)

Так, большинство фитоценозов четко различаются по показателям видовой специфичности и фиторазнообразия, формируя в пространстве

этих показателей четкие непересекающиеся группы. Исключение составляют ценозы вьюнково-пырейно-овсяницевые (2 кластер) и полынно-овсяницевые (4 кластер), характеризующиеся сходным видовым составом и показателями фиторазнообразия, а отличающиеся только содоминантными видами.

Таким образом, с увеличением размера мозаик наблюдается изменение их видового состава и фиторазнообразия и перераспределение этих показателей. Выделение доминантных и содоминантных видов зачастую зависит от масштаба описания мозаик, при этом наблюдается смена доминант при увеличении размеров изучаемых мозаик. Для степных экосистем заказника на ценотическом уровне характерны сравнительно устойчивые ценохоры, более устойчивая структура доминирования и меньшая континуальность, чем для парцеллярного. Большая часть доминантных и содоминантных видов являются информативными для всех уровней мозаичности и только отдельные виды меняют характер доминирования при переходе от парцеллярного уровня на ценотический.

Особый интерес представляет экологическая индивидуальность выделенных мозаик, а также экологические факторы, определяющие обособление мозаик различного уровня. В геоботанике существует два подхода экологической ординации сообществ [1]. При так называемом R-анализе рассчитывается матрица величин признака в факторном пространстве объектов (описаний), а при Q-анализе – рассчитывается матрица показателей объектов (описаний) в факторном пространстве признаков.

Первый алгоритм был реализован на основе ординации видов и определения градиентов их распределения в блоках разного размера методом главных компонент. В качестве координат использованы положения видов в пространстве фитоиндикационных шкал, оцененные методом определения реализованной экологической ниши. Поскольку методика предполагает выделения трех ведущих осей главных компонент

(они же – оси ординации), то идентифицировались три группы ведущих факторов.

Оценка главных компонент на различных уровнях мозаичности показала, что ведущими факторами распределения видов в парцеллах являются уменьшение в верхних горизонтах почвы содержания азота, увеличение содержания кальция, а также увеличение солевого режима (минерализованности почвенного раствора) – табл. 3. При этом режим кальция определяется как ведущий для видов на всех уровнях мозаичности в большинстве вариантов исследования. Азотный режим, минерализованность почвенного раствора и почвенная аэрация играют роль в распределении видов в мозаиках степных травостоев отдельных фитокатен. С другой стороны, выявляются недостатки использования R-подхода и метода главных компонент, поскольку часть осей в подавляющем большинстве случаев наиболее сильно коррелируют именно с вышеуказанными факторами, но корреляция статистически не значима.

Второй алгоритм представлял собой ординацию блоков разного размера с определением градиентов распределения самих фитоценозов в пространстве экологических факторов. Реализация Q-подхода проходила в несколько этапов. На первом этапе на основе скорректированного методом определения реализованной экологической ниши положения видов в факторном пространстве выполнялась фитоиндикация мозаик по ведущим экологическим факторам (методом среднего балла). На втором этапе выполнялась ординация мозаик методом неметрического многомерного шкалирования (НМШ). На третьем этапе выполнялась идентификация осей многомерного шкалирования и проверка экологической индивидуальности мозаик по показателям фитоиндикации дискриминантным анализом.

Таблица 3.

Идентификация ведущих факторов распределения видов Брединского биологического заказника на разных уровнях мозаичности (метод главных компонент)*

Ведущие факторы (оси главных компонент)	Почвенное увлажнение (hd)	Переменность увлажнения (fh)	Кислотность почв (гс)	Солевой режим (sl)	Режим кальция (Ca)	Азотный режим (nt)	Почвенная аэрация (ae)
Мозаики 6,0 м (вариант а)							
1	-0,22	0,08	0,06	0,11	0,10	-0,30	-0,10
2	0,17	-0,03	-0,20	-0,19	-0,03	0,09	0,25
3	0,13	-0,25	-0,06	0,00	0,19	0,13	0,11
Мозаики 6,0 м (вариант б)							
1	0,05	-0,19	0,12	0,02	0,31	0,11	0,01
2	-0,05	0,18	0,06	0,28	0,11	0,02	0,02
3	-0,12	-0,16	-0,05	-0,04	0,11	-0,15	0,08
Мозаики 11,0 м (вариант а)							
1	-0,01	-0,07	0,09	0,00	0,32	0,06	-0,11
2	-0,20	0,11	0,06	0,18	0,14	-0,23	-0,13
3	0,22	-0,06	-0,19	-0,07	-0,09	0,10	0,20
Мозаики 11,0 м (вариант б)							
1	-0,12	0,19	-0,06	0,20	0,02	-0,11	-0,01
2	0,10	-0,15	0,06	-0,05	0,26	0,19	0,04
3	0,25	-0,13	-0,16	-0,09	-0,20	0,23	0,27

* - полужирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла.

Фитоиндикация мозаик показала, что величины ведущих экологических факторов на всех уровнях мозаичности сходны и характеризуются невысокими показателями варьирования (табл. 4). Следовательно, экологические условия степных местообитаний заказника однородны без экстремальных проявлений ведущих экологических факторов.

Таблица 4

**Статистические показатели фитоиндикации местообитаний
Брединского биологического заказника (баллы)**

Показатель	Почвенное увлажнение (hd)	Переменность увлажнения (fh)	Кислотность почв (gc)	Солевой режим (sl)	Режим кальция (Ca)	Азотный режим (nt)	Почвенная аэрация (ae)	Терморезим (tm)	Омброрезим (om)	Континентальность (Kn)	Криорезим (Cr)	Освещенность (lc)
Среднее	7,8	7,0	8,4	9,3	7,6	4,8	5,6	9,3	9,8	11,0	7,5	7,9
Медиана	7,8	7,0	8,4	9,3	7,6	4,8	5,6	9,3	9,8	11,0	7,5	7,9
Мода	7,7	7,1	8,4	9,2	7,5	4,8	5,6	9,3	9,8	11,1	7,5	7,9
Дисперсия	0,0068	0,0016	0,0012	0,0018	0,0038	0,0028	0,0006	0,0011	0,0018	0,0031	0,0009	0,0002
Минимум	7,6	6,9	8,4	9,1	7,5	4,7	5,5	9,2	9,7	10,8	7,4	7,9
Максимум	8,1	7,1	8,5	9,4	7,8	5,0	5,6	9,3	9,9	11,2	7,6	7,9

Ординация мозаик разного уровня неметрическим многомерным шкалированием по показателю стресса позволила выделить три ведущие

оси НМШ для парцелл и ценозов. Следовательно, на всех уровнях мозаичности выделяются три группы ценотических факторов, определяющих распределение мозаик в степных экосистемах. Связь осей НМШ с ведущими абиотическими факторами представлена в табл. 5.

Таблица 5

Идентификация ведущих факторов ординации мозаик (неметрическое многомерное шкалирование)*

Ось НМШ	Почвенное увлажнение (hd)	Переменность увлажнения (fh)	Кислотность почв (gc)	Солевой режим (sl)	Режим кальция (Ca)	Азотный режим (nt)	Почвенная аэрация (ae)
Мозаики 6,0 м							
NMS1	0,21	-0,11	-0,04	-0,05	0,31	0,21	-0,02
NMS2	0,44	-0,41	0,18	0,09	0,52	0,57	0,24
NMS3	0,02	0,02	-0,24	-0,15	0,01	-0,13	0,10
Мозаики 11,0 м							
NMS1	-0,17	0,08	0,22	0,16	-0,30	-0,06	0,02
NMS2	-0,30	0,25	-0,17	0,01	-0,39	-0,44	0,07
NMS3	-0,42	0,26	-0,01	0,05	-0,40	-0,39	-0,38

* - полужирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла.

Как видно из показателей корреляции осей НМШ с величинами абиотических факторов, ординация мозаик, в отличие от ординации видов, характеризуется более сложной факторной структурой.

Во-первых, на парцеллярном уровне структура растительных сообществ по первым двум ведущим комплексным факторам определяется сходными абиотическими факторами – рост почвенного увлажнения и уменьшение его колебаний при росте в верхних почвенных горизонтах содержания кальция и азота. Кислотный режим и режим почвенной

аэрации, как и уменьшение минерализованности почвенного раствора, в формировании парцеллярной структуры степных сообществ играют подчиненную роль (2 ось НМШ и отрицательная корреляция по 3 оси НМШ).

Во-вторых, на ценотическом уровне при сохранении роли тех же экологических факторов их значимость меняется. Ведущую роль в формировании ценотической структуры сообществ играют снижение почвенного увлажнения (нарастание сухости), кислотный режим (уменьшение кислотности и нарастание щелочности), рост минерализованности почвенного раствора и уменьшение режима кальция. Второй комплексный фактор формирования ценотической структуры сообществ обратный 2 оси НМШ для парцеллярного уровня, а третий – 1 оси НМШ парцеллярного уровня.

При этом фитоценохоры, выделенные кластерным анализом, характеризуются определенной экологической специфичностью. Так, точность классификации микрофитоценохор в пространстве ведущих экологических факторов на парцеллярном уровне в среднем составила 83%, а мезофитоценохор на ценотическом уровне – 95 %. Так же, как и для видов, на разных уровнях мозаичности наблюдался различный вклад факторов в дискриминацию мозаик. На парцеллярном уровне ведущими являются ценотические факторы ординации мозаик (первые три оси НМШ), а также показатели режима кальция и переменности почвенного увлажнения. На ценотическом уровне ведущую роль играет 2 ось НМШ, а также режим кальция, почвенного увлажнения и переменность почвенного увлажнения.

Следовательно, при влиянии в целом сходных экологических факторов на формирование структуры степных сообществ, на разных уровнях мозаичности меняется их роль. Выделяются факторы, влияющие преимущественно на парцеллярном уровне, и факторы влияющие преимущественно на ценотическом. Кроме того, характер влияния

факторов и их направленность также меняются (в том числе на полярно противоположные) в зависимости от уровня формирования мозаик травостоя. Таким образом, экология растительных сообществ зависит от уровня формирования пространственных мозаик и формирует иерархический континуум в пространстве ведущих экологических факторов.

Ординация микрофитоценоз в пространстве эколого-ценотических факторов (рис. 4) показывает «облачный» характер смены растительных сообществ вдоль экологических градиентов без четкой идентификации рядов эколого-ценотического замещения. Экологической специфичностью, как и по показателям фиторазнообразия, характеризуются льнянко-овсяницевая парцелла (2 кластер) с наиболее сложными ценотическими связями между видами и наибольшими показателями режима кальция, а также вьюнково-пырейно-овсяницевая парцелла (7 кластер), для которой определяются наибольшие показатели режима почвенного увлажнения и наименьшие величины режима переменности почвенного увлажнения.

Ординация мезофитоценоз (рис. 5) в эколого-ценотическом пространстве принципиально отличается от ординации парцелл. Выделяется ряд эколого-ценотического замещения от полынно-овсяницевых через льнянко-пырейно-овсяницевые к многовидовым пырейно-овсяницевым ценозема. Ряд определяется ростом величин почвенного увлажнения и ростом почвенного азота. Также выделяются два эколого-ценотически специфичных сообщества: вейниково-пырейно-овсяницевое и вьюнково-пырейно-овсяницевое, формирующие менее выраженный ряд замещения, прежде всего по ценотической структуре.

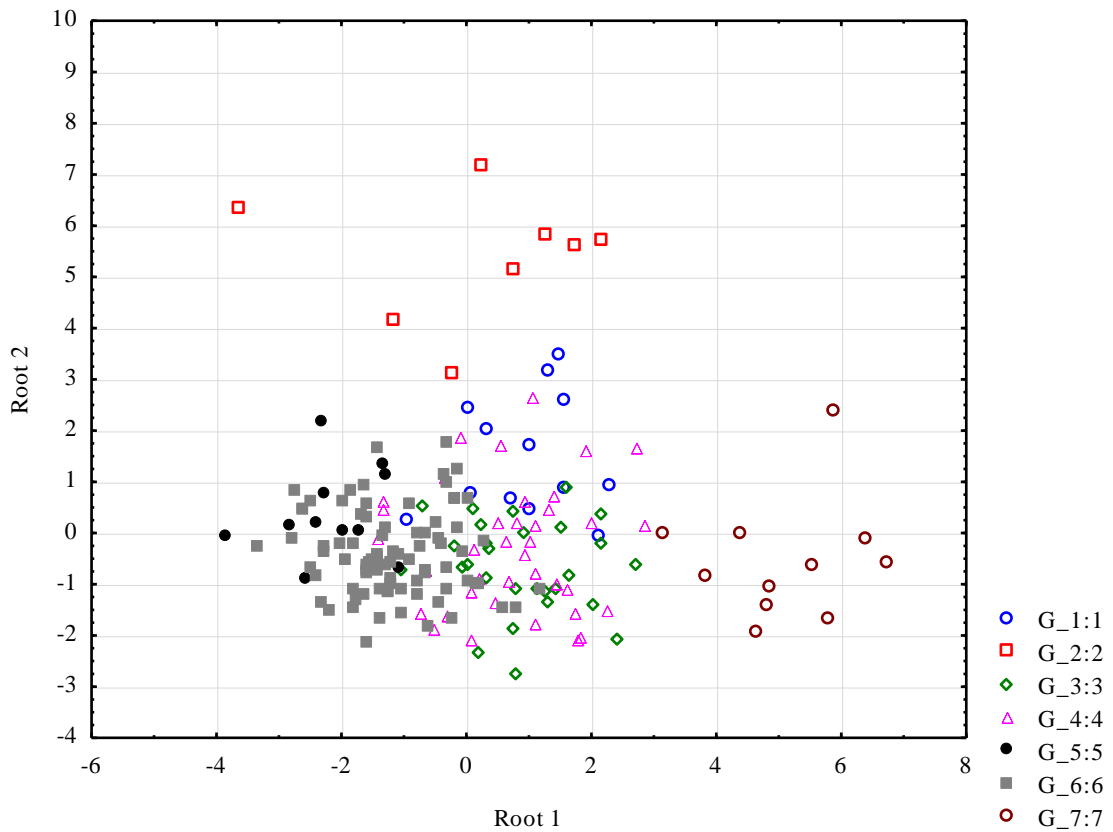


Рис. 4. Ординация микрофитоценохор (6,0 м) в эколого-ценотическом пространстве. (Root1 и Root2 – дискриминантные функции).

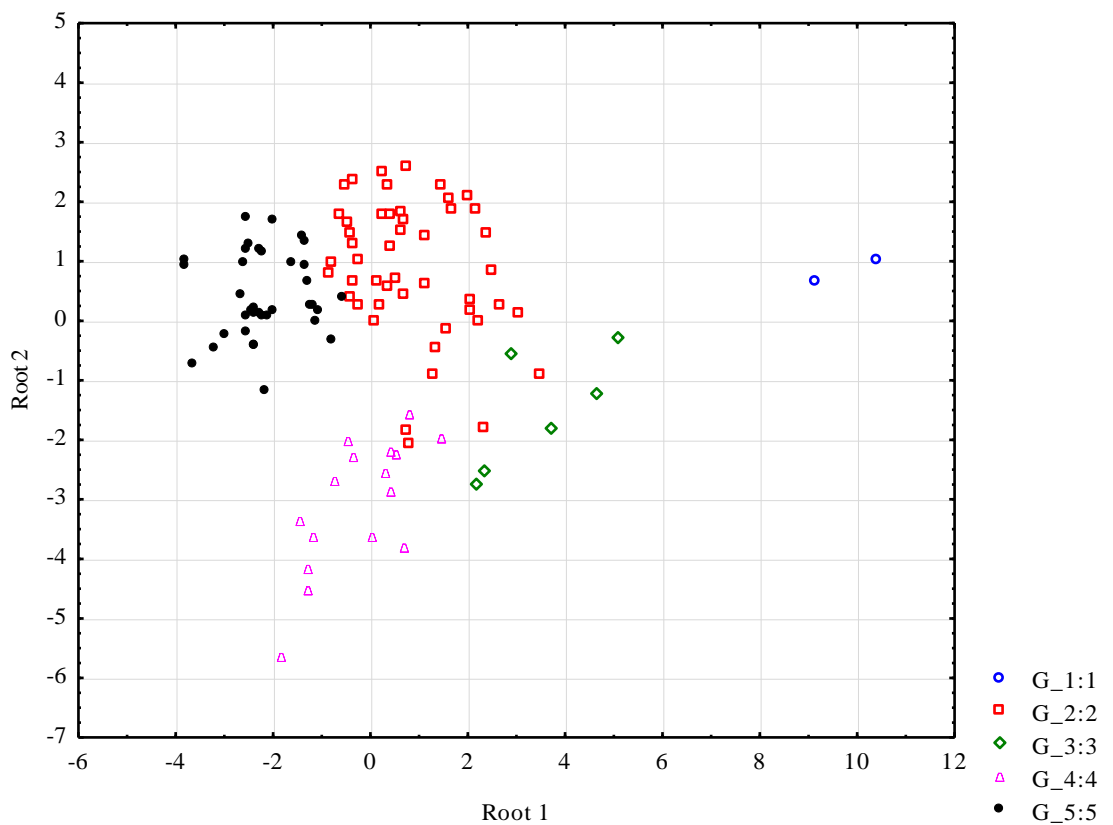


Рис. 5 Ординация мезофитоценохор (11,0 м) в эколого-ценотическом пространстве. (Root1 и Root2 – дискриминантные функции)

Таким образом, если в формировании степных парцелл преимущественную роль играют ценотические факторы и факторы фиторазнообразия, а экологическая уникальность играет подчиненную роль, то на ценотическом уровне формирование мозаик определяется не только ценотическими связями в растительных сообществах, но и влиянием абиотических факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наличие иерархического континуума для степных экосистем Брединского государственного природного биологического заказника подтверждается методами многомерной статистики. Степные экосистемы заказника представляют собой иерархический континуум разномасштабных единиц двух уровней – парцеллярного (6,0 м) и ценотического (11,0 м).

На разных уровнях мозаичности степных сообществ идентифицируется различный вклад видов сосудистых растений в формировании многовидовых мозаик. С увеличением размера мозаик наблюдается изменение их видового состава и фиторазнообразия и перераспределение этих показателей. Структура доминирования и ценотической значимости видов меняется в зависимости от масштаба мозаичности – на разных уровнях одни и те же виды имеют различный ценотический вклад в формирование растительных сообществ, и наблюдается смена содоминант при увеличении размеров мозаик. На ценотическом уровне характерны сравнительно устойчивые фитоценохоры, более устойчивая структура доминирования и меньшая континуальность, чем для парцеллярного.

Экологические условия степных местообитаний Брединского государственного природного биологического заказника однородны без экстремальных проявлений ведущих экологических факторов.

Для степных экосистем Брединского государственного природного биологического заказника идентифицируется нескольких разномасштабных факторов, определяющих формирование мозаик травостоя. Выделяются факторы, влияющие преимущественно на парцеллярном уровне, и факторы, влияющие преимущественно на

ценотическом. Также в зависимости от уровня формирования мозаик травостоя меняется характер влияния факторов и их направленность.

В формировании степных парцелл преимущественную роль играют ценотические факторы и факторы фиторазнообразия, а действие абиотических факторов играет подчиненную роль. На ценотическом уровне формирование мозаик определяется не только ценотическими связями в растительных сообществах, но и влиянием абиотических факторов.

Ведущими абиотическими факторами формирования мозаичности растительных сообществ и биотопов Брединского государственного природного биологического заказника являются режим кальция, азотный режим, кислотность почв, минерализованность почвенного раствора и почвенная аэрация. На разных уровнях мозаичности характер действия этих факторов меняется.

Устойчивые группы видов-индикаторов биотопов Брединского государственного природного биологического заказника не выделяются.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов [Текст] / Пер. с англ. под ред. А.Н. Гельфана, Н.М. Новиковой, М.Б. Шадринной. – М.: РАСХН, 1999. – 306 с.
2. Заугольнова Л.Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-террасного заповедника) [Текст] / Л.Б. Заугольнова // Ботанический журнал – 1999, т. 84, № 8. – С. 42 – 56.
3. Заугольнова Л.Б. Анализ растительного покрова лесной катены в антропогенном ландшафте (на примере бассейна р. Жилетовки, Подольский район Московской области) [Текст] / Л.Б. Заугольнова, И.И. Истомина, Е.В. Тихогова // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2000, т. 105, вып. 4. – С. 42 – 52.
4. Маслов А.А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 1. Выделение осей. [Текст] / А.А. Маслов // Бюл. МОИП. Отдел Биологический – 1983. – Т. 88, вып. 6 – С. 73 – 79.
5. Маслов А.А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 2. Идентификация осей экологическими факторами [Текст] / А.А. Маслов // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический – 1985. – Т. 90, вып. 4. – С. 107–117.
6. Маслов А.А. К оценке параметров экологических ниш лесных растений при помощи индикационных шкал [Текст] / А.А. Маслов // Перспективы теории фитоценологии. – Тарту: Изд. АН ЭССР, 1988. – С. 105 – 110.

7. Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ [Текст] / А.А. Маслов. – М.: Наука, 1990. – 160 с.
8. Смирнова О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф [Текст] / О.В. Смирнова // Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 72 – 80.
9. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. [Текст] / О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1987 – 208 с.
10. Ханина Л.Г. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника Калужские засеки) [Текст] / Л.Г. Ханина, В.Э. Смирнов, М.В. Бобровский // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2002, т. 107, вып. 1. – С. 40 – 47.
11. Austin M.P. A new model for the continuum concept [text] / M.P. Austin, T.M. Smith // Vegetatio. – 1989. –Vol. 83, N 1-2. – P. 35-47.
12. Didukh. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. [text] /Didukh, P. Ya – Kyiv: Phytosociocentre, 2011. – 176 p.
13. Collins S.L. A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation. [text] /S.L. Collins, S.M. Glenn // American Naturalist. – 1990. – 135 (5). – P.633–648.
14. Collins, S.L. The hierarchical continuum concept [text]/S.L. Collins, S.M. Glenn, D.W. Roberts // Journal of Vegetation Science – 1993, Volume 4, Issue 2. – P. 149 – 156.
15. Legendre L. Numerical ecology. [text]/L. Legendre, P. Legendre// Amsterdam: Elsevier Science B. V., 1998. – 853 p.
16. Martinez K.A. 2015. Core-satellite species hypothesis and native versus exotic species in secondary succession. [text] / K.A. Martinez, D.J. Gibson, B.A. Middleton // Plant Ecology. – 216 (3), 419–427.

17. McLachlan G.J. Discriminant analysis and statistical pattern recognition. [text] – Wiley-Interscience: Hoboken, 2004. – 580 p.
18. McCune B, Grace J. B. Analysis of Ecological Communities. MjM SoftWare Design, [text]/ B McCune, J. B. Grace– 2002. –300 p.
19. O’Neil R.V. A hierarchical concept of ecosystems [text] / R.V. O’Neil, D.L. de Anders, J.B. Waide, T.F.H. Allen. – Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1986 – 153 p.
20. Persson S. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams [text] // Journal of Ecology. – 1981, – V.69 № 1. – P. 71 – 84.
21. van der Maarel, process in plant community: fifty years after A.S. Watt [text]/ van der Maarel, E. Pattern // Journal of Vegetation Science – 1996, Volume 7, Issue 1. – P. 19 – 28.
22. Xiaobing Dai, Transect-based patch size frequency analysis [text]/Dai Xiaobing, van der Maarel // Journal of Vegetation Science – 1997, Volume 8, Issue 6. – P. 865 – 872.
23. Greig-Smith, in vegetation [text]/ Greig-Smith, P. Pattern // J. Ecol. – 1979. – Vol. 67, №3. – P. 755-779.
24. Greig-Smith P. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities [text] // Ann. Bot. 1952. – Vol. 16. – P. 293-316.
25. Василевич В.И. Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ [Текст]/ В.И. Василевич // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. – Владимир, 1970. – С. 66-83.
26. Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности [Текст] / В.И. Василевич // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1972 – Т. 1. – С. 7-83.

27. Василевич В.И. История и современное состояние количественной геоботаники [Текст] / В.И. Василевич // Бюл. МОИП. Отл. Биол. – 1984. – Т. 89, вып. 2. – С. 3-11.

28. Ярошенко П.Д. Некоторые итоги пятилетних исследований мозаичности растительных сообществ: (Из работ каф. Ботаники Владимир. Гос. Пед. Ин-та) [Текст] / П.Д. Ярошенко // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. – Владимир, 1970. – С. 382-397.

29. Сушина Р.Е. О некоторых методах изучения мозаичности луговых сообществ [Текст] / Р.Е. Сушина // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. – Владимир, 1970. – С. 205-323.

30. Миркин Б.М. об интраценотических мозаиках растительности [Текст] / Б.М. Миркин // Журн. Общ. Биологии. – 1982. – Т. 43. – №3. – С. 324-334.

31. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии [Текст] / Б.М. Миркин. – М.: наука, 1985. – 136 с.

32. Маслов А.А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 2. Идентификация осей фитоценотическими факторами [Текст] / А.А. Маслов // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1989. – Т. 94. – Вып. 3. – С. 89-95.

33. Мазинг В.В. Теоретические и методологические проблемы изучения структуры растительности: докл. по опубл. работам, представляемым к защите вместо дис. на соискание ученой степени д-ра биол. Наук. [Текст] / В.В. Мазинг. – Тарту, 1969. – 96 с.

34. Мазинг В.В. Структурные уровни растительного покрова [Текст] / В.В. Мазинг // Тез. Докл. 7-го Делегат, съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Донецк, 11-15 мая 1983г. Л.: Наука, 1983. С. 151.

35. Мазинг В.В. Структурные уровни растительного покрова [Текст] // Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. / В.В. Мазинг // Учен. зап. Тарт. Ун-та; вып. 812– Тарту: Тарт. Ун-т, 1988.– С. 122-141.
36. Грейг-Смит П. Количественная экология растений [Текст]/ П. Грейг-Смит. – М.: Мир, 1967. – 359 с.
37. Noy-Meir I. Relations between community theory and community in vegetation science: Some historical perspectives [text]/ I. Noy-Meir., E. van der Maarel // Vegetatio. –1987. –Vol. 69, –№ 1/3. – P. 5-15.
38. Van der Maarel E. Vegetation dynamics: Patterns in time and space [text] // Vegetatio. – 1988. – Vol. 77, – № 1/3. – P. 7-19.
39. Сушина Р.Е. О некоторых методах изучения мозаичности луговых сообществ [Текст] / Р.Е. Сушина // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. – Владимир, 1970. – С. 205-323.
40. Smith T.M., Scale and resolution of forest structural pattern [text]/ T.M. Smith, D.L. Urban // Vegetatio. –1988. – Vol. 74, – № 2/3. –P. 143-150.
41. Смирнова О.В. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза [Текст] / О.В. Смирнова, Р.В. Попадюк, А.А. Чистякова //Ботан. Журн. – 1988. – Т. 73. –№10. –С. 1423-1433.
42. Корчагин А.А. Строение растительных сообществ [Текст] // А.А Корчагин // Полевая геоботаника. –Л.: Наука, 1976. –Т. 5. – С. 5-320.
43. Грибова С.А.,. Картографирование растительности в съемочных масштабах [Текст] /С.А. Грибова, Т.И. Исаченко //Полевая геоботаника. – Л.: Наука, 1972. –Т. 4. –С. 137-330.
44. Виноградов Б.В. О пространственной структуре растительного покрова [Текст] /Б.В. Виноградов // Современные проблемы биогеографии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. – С. 13-19.
45. Виноградов Б.В. Аэрокосмический мониторинг экосистем. [Текст] / Б.В.Виноградов. – М.: Наука, 1984. – 320 с.

46. Дылис Н.В. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов [Текст] / Н.В. Дылис, А.И. Уткин, И.М. Успенская// Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1964. – Т. 69, вып. 4. –С. 65-72.
47. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза [Текст]/ Н.В. Дылис // Комаровские чтения. – Л.: Наука, 1969. – Вып. 21. – С. 1-56.
48. Дылис Н.В. Парцеллярная структура лесных биогеоценозов и ее лесоводственное значение [Текст]/ Н.В. Дылис// Ботаника. – Минск: Наука и техника, 1968. – Вып. 10. – С. 40-54.
49. Киреев Д.М. Методы изучения лесов по аэроснимкам. [Текст] /Д.М. Киреев. – Новосибирск: Наука, 1977. – 212 с.
50. Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе [Текст] / Л.О. Карпачевский. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 312 с.
51. Работнов Т.А. Фитоценология. [Текст]//Т.А. Работнов. – 2-изд. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 292 с.
52. Уиттекер Р. Сообщества и Экосистемы [Текст]/ Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
53. Юрцев Б.А. Основные направления современной науки о растительном покрове [Текст] / Б.А Юрцев. – Ботан. Журн. –1988. –Т. 73, №10. – С. 1423-1433.
54. Allen T.F.H. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. [text] / T.F.H.Allen, T.B.Starr. – Chicago: Univ. Chicago press, 1982. – 310p.
55. Allen T.F.H. Hierarchical complexity in ecology: F noneuclidian conception of the data space [text] / T.F.H. Allen. – Vegetatio. – 1987. – Vol. 69, № 1. – P. 17-25.
56. Kershaw K.A. The use of cover abd frequency in the detection of pattern in plant communities [text] / K.A. Kershaw// Ecology. – 1957. – Vol. 38, №2. –P. 291-299.
57. Kershaw K.A. Quantitative and dynamic plant ecology.[text]/ K.A. Kershaw – 2 nd ed. – L.: Arnold, 1974. – 308p.

58. Cottam G. Wisconsin comparative ordination [text] / G. Cottam, F.G. Goff, R.H. Whittaker// Handbook of vegetation science. – The Hague: Junk, 1973.– Pt.5: Ordination and classification of communities. – P. 193-221.
59. Fischer H.S. An outline for data analysis in phytosociology: past and present [text] / H.S. Fischer, F.A. Bemerlein// Vegetatio. – 1989. – Vol. 81, № 1/2. – P. 17-28.
60. Palmer M.V. Fractal geometry: A tool for describing spatial patterns of plant communities[text] / M.V. Palmer// Vegetatio. – 1988. – Vol. 75, – №1/2. – P. 91-102.
61. Patten B.C. Systems approach to the concept of environment [text] / B.V. Patten// Ohio J. Sci. – 1978. – Vol. 78. – P. 206-222.
62. Гельфана А.Н. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. [Текст]// Пер. с англ. под ред. А.Н. Гельфана, Н.М. Новиковой, М.Б. Шадринной. – М.: РАСХН, 1999. – 306 с.
63. Банникова И.А. Влияние древесной и кустарниковой растительности на формирование нижних ярусов лесных биогеоценозов [Текст] / И.А. Банников. – М.: Наука, 1967. – 325 с.
64. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии[Текст]// В.И. Василевич. – Л.: Наука, 1983. – 247 с.
65. Василевич В.И. История и современное состояние количественной геоботаники [Текст]// В.И. Василевич // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1984. – Т. 89, вып. 2. – С. 3 – 11.
66. Виноградов Б.В. Аэрокосмический мониторинг экосистем [Текст] // Б.В. Виноградов.– М.: Наука, 1984. – 320 с.
67. Смирнова О.В. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: Кн. 1. [Текст] // под ред.Смирновой О.В. – М.: Наука, 2004. – 479 с.
68. Грейг-Смит П. Количественная экология растений [Текст] / П. Грейг-Смит. – М.: Мир, 1967. – 359 с.

69. Грибова С.А. Картирование растительности в съемочных масштабах [Текст]/ С.А. Грибова, Т.И. Исаченко // Полевая геоботаника. – Т. 4. – Л.: Наука, 1972. – С. 137 – 330.

70. Гуричева Н.П. Взаимоотношения между растительным покровом и животными [Текст]/ Н.П. Гуричева, П.П. Дмитриев // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). – М.: Наука, 1983. – С. 172 – 180.

71. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: Методические разработки для студентов биологических специальностей. – Ч.1. [Текст]/ А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова, И.В. Полтинкина и др.; под ред. О.В. Смирновой. – М.: Прометей, 1989.– 102 с.

72. Дмитриев Е.А. О происхождении неоднородности почвенного покрова в лесных биогеоценозах [Текст] / Е.А. Дмитриев, Л.О. Карпачевский, М.Н. Строганова, С.А. Шоба // Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1978. – С. 212 – 218.

73. Дылис Н.В. Парцеллярная структура лесных биогеоценозов и ее лесоводственное значение [Текст]/ Н.В. Дылис // Ботаника. – Минск: Наука и техника, 1968. – Вып. 10. – С. 40 – 45.

74. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза [Текст]/ Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1969. – 55 с.

75. Дылис Н.В. Основы биогеоценологии [Текст]/ Н.В. Дылис.– М.: МГУ, 1978. – 172 с.

76. Дылис Н.В. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов / Н.В. Дылис, А.И. Уткин, И.М. Успенская // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. [Текст] – 1964. – Т. 69, вып. 4. – С. 65 – 72.

77. Емшанов Д.Г. Методы пространственной экологии в изучении лесных экосистем [Текст]/ Д.Г. Емшанов. – К.: Меркьюри Глоуб Юкрейн, 1999. – 220 с.

78. Журавлева Е.Н. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России: 1. Влияние

экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов [Текст] / Е.Н. Журавлева, В.С. Ипатов // Ботанический журнал.– 2005. – Т. 90, № 5. – С. 702 – 712.

79. Журавлева Е.Н. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России: 2. Альтернативная изменчивость / Е.Н. Журавлева, В.С. Ипатов // Ботанический журнал. [Текст] – 2005. – Т. 90, № 10. – С. 1486 – 1498.

80. Журавлева Е.Н. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России: 2. Количественная изменчивость / Е.Н. Журавлева, В.С. Ипатов // Ботанический журнал. [Текст] – 2007. – Т. 92, № 11. – С. 1691 – 1706.

81. Заугольнова Л.Б. Современные представления о структуре растительного покрова: концепция иерархического континуума / Л.Б. Заугольнова // Успехи современной биологии. [Текст] – 1999. – Т. 119, № 2. – С. 115 – 127.

82. Заугольнова Л.Б. Анализ растительного покрова лесной катены в антропогенном ландшафте (на примере бассейна р. Жилетовки, Подольский район Московской области) / Л.Б. Заугольнова, И.И. Истомина, Е.В. Тихонова // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. [Текст] – 2000. – Т. 105, вып. 4. – С 42 – 52.

83. Ипатов В.С. Фитогенные поля одиночных деревьев некоторых пород в одном экотопе [Текст]/ В.С. Ипатов // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 8. – С. 1186 – 1191.

84. Карпачевский Л.О. Новые подходы к изучению лесных почв [Текст]/ Л.О. Карпачевский // Почвоведение– 1999. – № 1 – С. 152 – 160.

85. Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе [Текст]/ Л.О. Карпачевский. – М.: МГУ, 1977. – 312 с.

86. Карпачевский Л.О. Структура почвенного покрова и разнообразие лесных фитоценозов [Текст]/ Л.О. Карпачевский // Почвоведение– 1996. – № 6 – С. 722 – 727.

87. Карпачевский Л.О. Лес, почва и лесное почвоведение [Текст]/ Л.О. Карпачевский, В.А. Рожков, М.Л. Карпачевский, А.З. Швиденко // Почвоведение– 1996. – №5 – С. 586 – 598.
88. Катенин Е.А. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны [Текст] / Е.А. Катенин // Ботанический журнал. – 1988. – Т. 73, № 2. – С. 186 – 197.
89. Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии [Текст] / В.Н. Коротков // Биологические науки.– 1991. – № 8. – С. 7 – 20.
90. Корчагин А.А. Строение растительных сообществ [Текст]/ А.А. Корчагин // Полевая геоботаника – Т.5. – Л.: Наука, 1976. – 320 с.
91. Котов С.Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов [Текст]/ С.Ф. Котов // Ботанический журнал.– 1983. – Т. 68, № 1. – С. 39 – 40.
92. Ласточкин А.Н. Геоэкология ландшафта / А.Н. Ласточкин. [Текст]– СПб.: СпбГУ, 1995. – 265 с.
93. Лащинский Н.Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья [Текст] / Н.Н. Лащинский // Ботанический журнал.– 1975. – Т. 60, № 12. – С. 1721 – 1727.
94. Лебедева В.Х. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном [Текст]/ В.Х. Лебедева, М.Ю. Тиходева, В.С. Ипатов // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 3. – С. 400 – 410.
95. Лебедева В.Х. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном [Текст] / В.Х. Лебедева, М.Ю. Тиходева, В.С. Ипатов // Ботанический журнал.– 2006. – Т. 91, № 2. – С. 176 – 192.
96. Лебедева В.Х. Влияние деревьев на напочвенный покров в осиннике черничном [Текст]/ В.Х. Лебедева, М.Ю. Тиходева, В.С. Ипатов // Ботанический журнал.– 2008. – Т. 93, № 7. – С. 996 – 1010.

97. Мазинг В.В. Структурные уровни растительного покрова [Текст] / В.В. Мазинг // Тезисы доклада 7 съезда Всесоюзного ботанического общества. Донецк, 11 – 14 мая 1983 г. – Л.: Наука, 1983. – С. 151.
98. Мазинг В.В. Структурные уровни растительного покрова [Текст]/ В.В. Мазинг // Ученые записки Тартусского университета.– Тарту, Тартусский университет. – 1988. – Вып. 12. – С. 122 – 141.
99. Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза [Текст]/ В.В. Мазинг // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С. 149 – 157.
100. Маслов А.А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном [Текст]/ А.А. Маслов // Ботанический журнал.– 1986. – Т. 71, № 12. – С. 1646 – 1652.
101. Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ [Текст]/ А.А. Маслов. – М.: Наука, 1990. – 160 с.
102. Миркин Б.М. Об интраценотических мозаиках растительности [Текст]/ Б.М. Миркин // Журнал общей биологии.– 1982. – Т. 43, № 3. – С. 324 – 334.
103. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии [Текст]/ Б.М. Миркин. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
104. Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества [Текст]/ Б.М. Миркин. – М.: Наука, 1986. – 160с.
105. Миркин Б.М. О растительных континуумах [Текст]/ Б.М. Миркин // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51, № 3. – С. 316 – 326.
106. Миркин Б.М. Концепция фитоценоза: история дискуссий и современное состояние [Текст] / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова // Журнал общей биологии.– 1997. – Т. 58, № 2. – С. 106 – 117.

107. Миркин Б.М. Наука о растительности: история и современное состояние основных концепций [Текст]/ Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова.– Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.
108. Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования [Текст] / А.А. Ниценко. – Л.: Наука, 1971. – 153 с.
109. Парпан В.І. Структура, динаміка, екологічні основи раціонального використання букових лісів Карпатського регіону України: Автореф. дис... доктора біол. наук: 03.00.16. [Текст] / В.І. Парпан. – Дніпропетровськ, 1994. – 42 с.
110. Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов [Текст] / Т.А. Работнов // Бюллетень МОИП. Отдел биологический.– 1975. – Т. 80, вып. 2. – С. 5 – 17.
111. Работнов Т.А. Фитоценология [Текст]/ Т.А. Работнов.– М.: МГУ, 1978. – 383 с.
112. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии [Текст]/ Л.Г. Раменский // Советская ботаника.– 1935. – № 4. – С. 25 – 42.
113. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель [Текст] / Л.Г. Раменский. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
114. Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники [Текст] / Л.Г. Раменский // Ботанический журнал.– 1952. – Т. 37, № 2. – С. 181 – 201.
115. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова [Текст]/ Л.Г. Раменский.– Л.: Наука, 1971. – 334 с.

116. Раменский Л.Г., Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову [Текст]/ Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипов.– М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
117. Скворцова Е.Б. Экологическая роль ветровалов [Текст]/ Е.Б. Скворцова, Н.Г. Уланова, В.Ф. Басевич. – М.: Лесная промышленность, 1983. – 192 с.
118. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов [Текст]/ О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1987. – 208 с.
119. Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов [Текст]/ О.В. Смирнова // Успехи современной биологии.– 1998. – Т. 118, № 2. – С. 25 – 39.
120. Смирнова О.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова [Текст]/ О.В. Смирнова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 177 – 181.
121. Сукачев В.Н. Основы теории биогеоценологии [Текст]/ В.Н. Сукачев // Юбилейный сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. – Ч.2. – М.-Л.: АН СССР, 1947. – С. 283 – 304.
122. Сукачев В.Н. О соотношении понятий «географический ландшафт» и «биогеоценоз» [Текст]/ В.Н. Сукачев // Вопросы географии.– 1949. – Сб 16. – С. 45 – 60.
123. Сукачев В.Н. Основные принципы лесной типологии [Текст]/ В.Н. Сукачев // Труды совещания по лесной типологии.– М.-Л.: АН СССР, 1951. – С. 7 – 19.
124. Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии [Текст] / В.Н. Сукачев // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 5 – 49.
125. Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития [Текст] / Х.Х. Трасс. – Л.: Наука, 1976. – 252 с.

126. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов [Текст] / А.А. Уранов // Биологические науки.– 1975. – № 2. – С. 7 – 34.
127. Ханина Л.Г. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника Калужские засеки) [Текст] / Л.Г. Ханина, В.Э. Смирнов, М.В. Бобровский // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2002. – Т. 107, вып. 1. – С. 40 – 48.
128. Холод С.С. Ценотический подход к изучению пространственной структуры неоднородности растительного покрова тундровой зоны 1. Цельнопокровные кустарничково-травяно-моховые (сфагновые) тундры [Текст]/ С.С. Холод // Ботанический журнал.– 1997. – Т. 82, № 8. – С. 48 – 62.
129. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура): коллективная монография [Текст] // отв.редакторы А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
130. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии)б учебное пособие [Текст] / Л.Б. Заугольнова, Л.А.Жукова, А.С.Комарова, О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 183 с.
131. Ястребов А.Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках [Текст] / А.Б. Ястребов // Ботанический журнал.– 1993. – Т. 78, № 6. – С. 54 – 65.
132. Austin M.P. Current Problems of Environmental Gradients and Species Response Curves in Relation to Continuum Theory [text] / M.P. Austin, M.J. Gaywood // Journal of Vegetation Science – 1994. – Vol. 5, Is. 4. – P. 473 – 482.
133. Austin M.P. A new model for the continuum concept / M.P. Austin, T.M. Smith [text] // Vegetatio – 1989. – Vol. 83, Is. 1-2. – P. 35 – 47.

134. Bray J.R. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin / J.R. Bray, J.T. Curtis [text] // *Ecological Monographs*. – 1957. – Vol. 27. – P. 325 – 349.
135. Collins S.L. A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation [text] / S.L. Collins, S.M. Glenn // *American Naturalist* – 1990. – Vol. 135, Is. 5. – P. 633 – 648.
136. Collins S.L. The hierarchical continuum concept / S.L. Collins, S.M. Glenn, D.W. Roberts [text] // *Journal of Vegetation Science* – 1993. – Vol. 4, Is. 2. – P. 149 – 156.
137. *Forest Succession: Concepts and Applications* [text] / ed by D.C. West, H.H. Shugart and D.B. Botkin. – N.Y.: Springer-Verlag, 1981 – 498 p.
138. Gauch H.G.J. Coenocline simulation [text] / H.G.J. Gauch, R.H. Whittaker // *Ecology*. – 1972. – Vol. 53. – P. 446 – 451.
139. Greig-Smith P. Pattern in vegetation / P. Greig-Smith [text] // *Journal of Ecology*. – 1979. – Vol. 67. – P. 755 – 779.
140. Grime J.P. *Plant strategies and vegetation processes* / J.P. Grime. – Chichester, [text] N.Y.: Willey, 1979. – 222 p.
141. Harper J.L. *Population biology of plants* [text] / J.L. Harper. – London, N.Y.: Academic Press, 1977. – 892 p.
142. Hill M.O. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination / M.O. Hill [text] // *Journal of Ecology*. – 1973. – Vol. 61. – P. 237 – 249.
143. Hill M.O. DECORANA: A FORTRAN program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging [text] / M.O. Hill. – N.Y.: Cornell University, 1979. – 52 p.
144. Hill M.O. TWINSpan – A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes [text] / M.O. Hill. – Ithaca, NY: Ecology and Systematics, Cornell University, 1979 – 258 p.

145. Hill M.O. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique / M.O. Hill, H.G. Gauch [text] // *Vegetatio*. – 1980. – Vol. 42. – P.47 – 58.
146. Kersaw K.A. Quantitative and dynamic plant ecology [text] / K.A. Kersaw. – London: Arnold, 1947. – 308 p.
147. McCune B. Analysis of Ecological Communities / B. McCune, J.B. Grace. [text] – MjM SoftWare Design, 2002. – 300 p.
148. O’Neil R.V. A hierarchical concept of ecosystems / R.V. O’Neil, D.L. de Anders, J.B. Waide, T.F.H. Allen. [text] – Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1986. – 153 p.
149. Ordination of plant communities / Edited by R.H. Whittaker. [text] – The Hague: Junk, 1978. – 388 p.
150. Piket S.T.A. The ecology of natural disturbance and path dynamics / S.T.A. Piket, P.S. White. [text] – Orlando: Academic Press, 1985. – 472 p.
151. Plant Ecology. [text] – Oxford: Blackwell Science Publisher, 1986. – 496 p.
152. Smirnova O.V. Population mosaic cycles in forest ecosystems / O.V. Smirnova, L.B. Zaigol’nova, I.I. Istomina, L.G. Khanina [text] // Proceedings IAVS Symposium. – Uppsala: Opulus Press, 2000. – P. 108 – 110.
153. ter Braak C.J.F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate gradient analysis / C.J.F. ter Braak [text] // *Ecology*. – 1986. – Vol. 67. – P. 1167 – 1179.
154. ter Braak C.J.F. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods / C.J.F. ter Braak [text] // *Ecoscience*. – 1994. – Vol. 1. – P. 127 – 140.
155. The mosaic-cycle concept of ecosystems. [text] – Berlin: Springer-Verlag, 1991. – 168 p.
156. van der Maarel E. Vegetation dynamics: Patterns in time and space / E. van der Maarel [text] // *Vegetatio*. – 1988. – Vol. 77, № 1/3. – P. 7 – 19.

157. Vera F.W.M. Grazing ecology and forest history [text] F.W.M.Vera. – Oxon – New York: CABI Publishing, 2000 – 506 p.
158. Whittaker R.H. Gradient analysis of vegetation / R.H. Whittaker [text] // Biological Reviews. – 1967. – Vol. 42. – P. 207 – 264.
159. Whittaker R. H. Communities and ecosystems [text] / R.H. Whittaker. 2 ed. – N.-Y. : Academic Press, 1975. – 386 p.
160. Yemshanov D.G. Spatial dependence in ecological data: some approaches for modeling and biodiversity description [text] / D.G. Yemshanov // Екологія та ноосферологія. – 1995. – Т. 1, № 1 – 2. – С. 157 – 165.