

УДК 578.087.1:581.55:630.182

**ОБОСНОВАНИЕ СИСТЕМЫ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП ВИДОВ
РАСТЕНИЙ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ НА ОСНОВЕ
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ, ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ОПИСАНИЙ И
СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА**

В.Э. Смирнов^{1*}, Л.Г. Ханина¹, М.В. Бобровский²

¹Институт математических проблем биологии РАН (г. Пущино)

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (г. Пущино)

*E-mail: vsmirnov@issp.serpukhov.su

Реферат

Разработана методика анализа данных по растительности, объединяющая экспертные знания и статистические методы в единую процедуру, которая позволяет уточнить состав эколого-ценотических групп видов растений, выделенных экспертно. Методика использует стандартные геоботанические данные (геоботанические описания и таблицы экологических характеристик видов), причем позволяет получать результат в условиях неполноты данных. В методике используются современные многомерные методы количественной экологии - дискриминантный анализ и многомерное шкалирование. В результате анализа для каждого вида определяется количественная мера его принадлежности к той или иной группе; состав групп может пересекаться. Методика позволила на основе анализа более 2000 геоботанических описаний и экологических таблиц Элленберга обосновать состав семи эколого-ценотических групп для более 900 видов сосудистых растений Европейской России; проанализировать систему эколого-ценотических групп видов растений; выделить ядерные виды каждой группы и промежуточные виды, близкие по своим экологическим и ценотическим свойствам к нескольким группам. Полные списки видов семи эколого-ценотических групп доступны через интернет по адресу <http://www.impb.ru/spm/geobot/ecg>.

Summary

The original approach for finding, testing and analysis of ecological-coenotical plant species groups (ECG) is proposed. The approach has been tested on the ECG system for the vascular plants of European Russian forests developed earlier by O.Smironova and L.Zaugolnova with contribution of O.Evstigneev. The ECG system is an extension of Nitscenko ECG system (1969) and Zozulin historical suites (1970, 1973). Seven species groups of the system were obtained on the base of expert knowledge, and thus their verification by formal methods was desirable step. Ecological and coenotical species features for quantitative analysis were presented as variables of two types: (1) Ellenberg indicator values and (2) species scores derived from ordination of vegetation plots. The ordination was conducted by non-metric multidimensional scaling (NMS) technique and ordination scores for the species were calculated by weighted averaging of the plots coordinates. Further, discriminant analysis (DA) was used to identify misclassified species in ECG. DA was run repeatedly on the whole set of variables and on various subsets of them, with monitoring of results by experts on every step of the analysis. The procedure continued until a position of every species in the ECG system fits both DA results and expert judgment. Such joint expert-statistical approach allowed to greatly improve the ECG system, to put about 1000 vascular species into seven groups and to outline core species and intermediate species. It was also shown that the updated groups are homogeneous with respect to all variables under the study. The proposed methodology can be useful for improvement of any a priori species groups defined by either expert knowledges or traditional statistical methods such as cluster analysis.

Введение

Эколого-ценотические группы (далее ЭЦГ) видов растений широко используются в современных экологических исследованиях - для решения задач оценки

экосистемного и структурного разнообразия растительного покрова по геоботаническим и лесотаксационным данным (Ильинская и др., 1982; Маслов, 1990; Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2002; Абатуров, Меланхолин, 2004; Бобровский, Ханина, 2004), при анализе сукцессионного статуса и типизации растительных сообществ (Ниценко, 1969; Смирнова и др., 2001; Ханина и др., 2002; Восточноевропейские леса, 2004), для моделирования и прогноза динамики растительности (Михайлов, 2001; Ханина и др., 2004), для прогнозирования условий местообитаний растительных сообществ и отдельных факторов среды по растительности (Булохов, 1993, 2004). Такая широта применения ЭЦГ обусловлена тем, что эколого-ценотические, как и другие в широком смысле функциональные группы видов растений, удобны при решении задач, требующих оценки или анализа общих структурно-функциональных черт растительного покрова и использующих генерализованное описание растительности (несколько групп вместо сотен видов).

Состав ЭЦГ определяют, как правило, экспертно (на основе информации о встречаемости видов в сообществах и местообитаниях разного типа) и преимущественно для ограниченного набора видов. Первое приводит к тому, что ЭЦГ, выделяемые разными авторами для одной и той же территории, не всегда хорошо согласуются, результаты анализа невоспроизводимы другими исследователями. Разделение на ЭЦГ только ограниченного набора видов (ярких представителей соответствующих ЭЦГ) и отсутствие классификации большинства видов растений позволяет оценить эколого-ценотическую структуру доминантов растительного покрова, но препятствует расчету и сравнительному анализу эколого-ценотических спектров растительности. Последние весьма эффективны при решении задач оценки, анализа и прогноза биоразнообразия растительного покрова (см. Сукцессионные..., 1999, Оценка..., 2000).

В качестве примеров выделения ЭЦГ на основе количественного анализа можно привести работы А.А. Маслова (1990) и P.L. Nimis с соавторами (1994), где ЭЦГ находились для небольшого числа видов с помощью ординации и кластерного анализа соответственно. Также E. van der Maarel (1993) предпринял попытку создания системы ЭЦГ для Нидерландов на основе эколого-флористической классификации растительности и экологических таблиц Г. Элленберга. Группы выделялись автором по критериям синтаксономической и экологической однородности видов.

Целью нашего исследования было уточнение формальными методами экспертного разделения на ЭЦГ максимально большого числа видов сосудистых

растений лесной зоны Европейской России. Под ЭЦГ, вслед за А.А. Ниценко (1969), понимали группы видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов и приуроченных к сообществам того или иного типа. Обзор представлений об ЭЦГ в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы выполнен О.В. Смирновой с соавторами (2004).

В задачи нашего исследования входили:

1) разработка методики статистического уточнения экспертного разделения видов на ЭЦГ;

2) реализация этой методики для семи групп, выделенных О.В. Смирновой совместно с Л.Б. Заугольной и О.И. Евстигнеевым на основе ЭЦГ А.А. Ниценко (1969) и исторических свит Г.М. Зозулина (1970, 1973);

3) статистическое исследование системы ЭЦГ; анализ вклада различных факторов в разделение видов на группы.

Были проанализированы следующие ЭЦГ: 1) бореальная (Bг), включающая виды темнохвойных (еловых и елово-пихтовых) лесов; 2) неморальная (Nm), включающая виды широколиственных лесов и дубрав; 3) нитрофильная (Nt), включающая виды черноольшаников; 4) боровая (Pn), образованная видами сосновых лесов; 5) лугово-степная (Md), включающая виды лугов, степей и лесных опушек; 6) водно-болотная (Wt), образованная видами прибрежно-водных и внутриводных местообитаний, низинных болот; 7) олиготрофная (Olg), образованная растениями верховых (олиготрофных) болот.

Традиционно в экологии задачу разделения видов на группы решают с использованием процедур кластерного анализа и ординации (см., напр., Legendre, Legendre, 1998; McCune, Grace, 2002); в фитоценологии также популярно использование специальных методов, таких как TWINSpan (Hill, 1979). Однако, формальные методы пригодны, когда надо разделить на группы мало известный исследователю набор видов, как в случае изучения новых флор и фаун. Для разделения на группы набора видов, по экологии и биологии которых накоплен большой объем знаний, мы предложили использовать экспертно-статистический подход. В основе нашего подхода лежит первоначальное разделение видов на группы экспертами с последующей проверкой и уточнением этого разделения с помощью формальных методов. В результате положение каждого вида в получаемой системе ЭЦГ согласуется как с известной о нем информацией (экспертной биологической, экологической), так и с выводами статистического анализа.

Методы

Исходя из определения ЭЦГ, принятого в настоящей работе (см. введение), состав групп уточняли по результатам анализа экологических и ценотических свойств видов, образующих группы. В качестве экологических свойств видов анализировали балльные оценки видов по факторам увлажнения почвы, кислотности, обеспеченности почвы азотом, освещенности, температурного режима и континентальности климата, взятые из таблиц Г. Элленберга (Ellenberg, 1996). В качестве ценотических характеристик видов брали координаты видов в ординационном пространстве описаний типовых сообществ. Основным статистическим методом уточнения и описания состава ЭЦГ был выбран многомерный дискриминантный анализ (далее ДА). Принадлежность видов к ЭЦГ уточняли по вероятностям их отнесения к каждой ЭЦГ, рассчитанным в результате проведения ДА.

Математически многомерный ДА основан на нахождении собственных векторов и собственных значений ковариационной матрицы переменных. Алгоритм ДА максимизирует различия между а priori выделенными группами объектов в многомерном пространстве их признаков (McCune, Grace, 2002). В данной работе использовали линейную модель ДА, т.е. находили линейные функции (оси) от исходных переменных (признаков - экологических и ценотических свойств видов).

Анализ групп видов в новом пространстве, задаваемом найденными осями (дискриминантными функциями), позволил: 1) определить, какие переменные вносили наибольший вклад в разделение видов на группы; 2) статистически исследовать систему ЭЦГ в целом; и 3) определить правильно и неправильно классифицированные виды и уточнить групповую принадлежность видов. По терминологии, принятой для ДА, вид считают правильно классифицированным, если по результатам ДА он попадает в ту же группу, к которой данный вид отнес эксперт, и неправильно классифицированным - в противном случае.

Подчеркнем здесь, что мы использовали ДА как описательный метод, т.е. без проверки гипотез о значимости различий между группами и значимости вклада каждой переменной в разделение видов. Такое ограничение связано с тем, что ДА, будучи параметрическим методом, предъявляет к данным определенные требования, которые в экологических исследованиях, как правило, не выполняются. К их числу относятся предположения о нормальности распределений и однородности внутригрупповых дисперсий, что редко наблюдается у экологических данных. Кроме того, на результаты ДА сильное влияние оказывают априорные вероятности принадлежности объекта к той

или иной группе. Эти вероятности в экологических исследованиях практически никогда неизвестны, и их обычно принимают одинаковыми для всех групп. В целом вопрос о робастности (статистической устойчивости) ДА при нарушениях базовых требований исследован недостаточно (обсуждение проблемы см. Williams, 1983).

С учетом приведенных соображений, мы рассчитывали и использовали следующие статистики ДА:

1) для оценки вклада переменной в разделение видов на группы - стандартизированные коэффициенты дискриминантных функций и обычную в таких случаях F-статистику - отношение межгрупповой дисперсии к внутригрупповой;

2) для анализа расположения ЭЦГ в пространстве ДА - расстояния между групповыми центроидами (расстояния Махаланобиса);

3) для уточнения принадлежности видов к ЭЦГ - апостериорные вероятности для каждого вида, которые рассматривали в качестве количественной меры принадлежности вида к той или иной ЭЦГ;

4) для оценки числа правильно классифицированных видов - классификационные матрицы. Для последних известно, что если они строятся для тех же данных, по которым найдены дискриминантные функции, то число правильно классифицированных видов не является независимым критерием классификационной мощности ДА. Поэтому мы также рассчитывали классификационные матрицы по методу складного ножа и сравнивали два подхода. В случае всего набора переменных расхождение составило 2%.

Набор переменных для ДА в нашей работе состоял из балльных значений экологических факторов, взятых из таблиц Г. Элленберга (Ellenberg, 1996), и координат видов в ординационном пространстве. Балльные значения видов из экологических шкал мы рассматривали как экологические характеристики видов, а ординационные координаты - как ценотические. Следует оговорить, что характеристики видов из экологических шкал и координаты видов в ординационном пространстве, безусловно, не являются взаимоисключающими переменными, т.е. нельзя сказать, что они характеризуют совершенно разные свойства видов. Обилие / присутствие видов в описаниях, по которым осуществляется ординация, зависит от всего набора средовых факторов, как биотических, так и абиотических. В связи с этим очевидно, что существует определенное перекрытие свойств видов, формализованных в экологических шкалах и представленных ординационными координатами, а разделение

анализируемых характеристик видов на экологические и ценоотические является в некоторой степени условным.

Координаты видов получали в результате непрямой ординации 2152-х геоботанических описаний на площадках 100 м², содержащих 991 вид сосудистых растений, и последующей ординации видов. В качестве источника описаний была использована база данных геоботанических описаний FORUS. Базу данных поддерживают и пополняют совместно Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН и Институт математических проблем биологии РАН (администратор базы Е.М. Глухова). Из FORUS были выбраны описания модельных сообществ заповедников «Калужские засеки», «Брянский лес», «Костомукшский», «Воронинский», старовозрастных еловых и елово-пихтовых лесов республик Коми и Карелия, байрачных дубрав и остепненных лугов Ростовской и Волгоградской областей. Сообщества отбирали по принципу выраженного доминирования одной из семи анализируемых ЭЦГ. Основные сведения о геоботанических описаниях с указанием их авторов приведены в табл. 1.

Таблица 1

Сведения о геоботанических описаниях, по которым были рассчитаны координаты видов в ординационном пространстве

| Место проведения геоботанического обследования | | Авторы геоботанических описаний | Число описаний |
|--|---|---|----------------|
| административное положение | наименование ООПТ/лесхоза | | |
| Калужская обл. | Заповедник «Калужские засеки» | О.В. Смирнова, Р.В. Попадюк, Т.О. Яницкая, М.М. Шовкун, М.В. Бобровский, Е.С. Есипова, С.А. Турубанова, Т.Ю. Самохина | 540 |
| Брянская обл. | Заповедник «Брянский Лес» | О.И. Евстигнеев, Е.П. Сарычева | 270 |
| Тамбовская обл. | Заповедник «Воронинский» | О.В. Смирнова, Е.П. Сарычева, О.В. Пчелинцева, Н.А. Торопова, А.В. Славгородский | 137 |
| Республика Карелия | Заповедник «Костомукшский», лесхоз Пяозерский | В.Н. Коротков, О.В. Смирнова | 227 |
| Республика Коми | Лесхозы Ухтинский, Усть-Немский, Удорский, Прилузский, Койгородский | О.В. Смирнова, Н.В. Захарова, П.В. Потапов, Е.И. Киричок | 275 |
| Ростовская и Волгоградская области | | Г.М. Зозулин, О.В. Пчелинцева | 703 |

Ординацию массива описаний проводили для видов травяно-кустарничкового яруса по баллам покрытия-обилия видов, указанным по шкале Браун-Бланке, методом неметрического многомерного шкалирования. В качестве меры расстояния между

описаниями использовали коэффициент Брея-Кертиса. Координаты для каждого вида рассчитывали отдельно как средневзвешенные координаты описаний, в которых этот вид присутствовал. Такой расчет координат видов на основе ординации описаний позволил, в частности, снять вопрос о выборе подходящей меры связи между видами, что само по себе является теоретической проблемой (см. Legendre, Legendre, 1998).

Выбор неметрического многомерного шкалирования (Non-metric Multidimensional Scaling, далее NMS) (McCune, Grace, 2002) в качестве метода непрямой ординации определялся следующим.

1) NMS является гибким и устойчивым методом непрямой ординации, все более популярным в экологических исследованиях, чья способность корректного представления сложных многомерных данных находит подтверждение в многочисленных сравнительных исследованиях (см., например, Пузаченко, Санковский, 1992; McCune, Grace, 2002);

2) NMS позволяет найти оптимальную размерность данных или, иными словами, число осей ординации, воспроизводящих основную, хорошо интерпретируемую часть от общего варьирования исходных данных. Для анализируемого массива геоботанических описаний оптимальная размерность была равна трем. В связи с этим, мы использовали координаты видов по первым трем осям в качестве ценотических переменных в ДА (отметим, что при использовании более трех координат наблюдалось уменьшение числа правильно классифицированных видов).

Результат ординации 2152-х геоботанических описаний методом NMS в первой-второй и первой-третьей осях ординации показан на рис. 1. На диаграммах приведены вектора экологических факторов, рассчитанные по шкалам Элленберга по методу, описанному В. McCune, J.B. Grace (2002). Первая ось наиболее сильно коррелирует с изменением кислотности почвы, обеспеченности почвы азотом и изменением температурного режима; вторая ось – с освещенностью; третья – с увлажнением почвы и освещенностью.

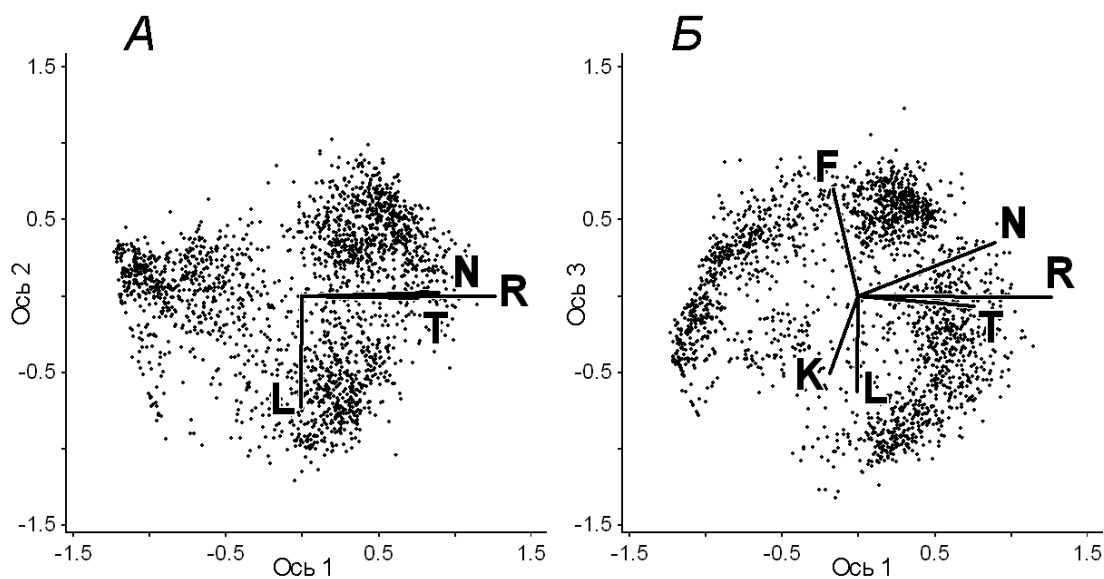


Рис. 1. Результаты ординации 2152-х геоботанических описаний методом неметрического многомерного шкалирования. А – положение описаний в первой и второй, Б – в первой и третьей осях ординации. На диаграммах приведены вектора экологических факторов, рассчитанные по шкалам Элленберга: F – увлажнение почвы, L – освещенность, N – богатство почвы азотом, R – кислотность почвы, T – температура, K – континентальность климата.

Итак, ДА проводили для 991 вида, представленного в отобранных описаниях, изначально по 9-ти переменным: по 6-ти факторам из таблиц Элленберга и 3-м ординационным координатам. Предварительное проведение ДА показало, что континентальность климата вносила незначительный вклад в различия между группами (заметим, что корреляция баллов континентальности с первыми осями ординации была также минимальна, см. рис. 1). О незначительности вклада этого фактора в различия между ЭЦГ свидетельствовали величины таких статистик ДА, как стандартизированные коэффициенты дискриминантных функций и корреляции с осями ДА – для фактора континентальности они были минимальны. Вклад этой переменной также оказался статистически незначим (F-статистика ~ 1 , т.е. межгрупповая и внутригрупповая дисперсии практически равны); вклад же остальных 8-ми переменных статистически значим при $p < 0,001$. Повторим, что мы использовали ДА как описательный метод, тем не менее, информация о статистической значимости вклада переменных полезна в качестве ориентира. С учетом приведенных соображений, континентальность климата была исключена из дальнейшего анализа.

Особенностью исследования было проведение ДА не только по максимальному числу переменных (8-ми), но и по 3-м (только координаты), а также по 4-м, 5-ти, 6-ти и 7-ми переменным (координаты и все возможные комбинации соответствующего числа экологических факторов из шкал). Необходимость проведения ДА по всем возможным

вариантам комбинирования экологических факторов была вызвана неполнотой информации в шкалах Элленберга - из 991-го вида, представленного в геоботанических описаниях, только 363 вида (37%) имели значения по всем экологическим шкалам, но при этом 684 вида из 991-ти (69%) имели значение хотя бы по одной экологической шкале.

Для уточнения принадлежности вида к ЭЦГ сводили вместе результаты всех существующих для него вариантов ДА - от максимального до минимального набора переменных. При этом, если при максимальном существующем для вида наборе переменных вид являлся правильно классифицированным, то вид далее не анализировали. Если вид при максимальном существующем для него наборе переменных являлся неправильно классифицированным, то он анализировался далее - экспертно пересматривалась вся существующая информация по виду, включая результаты всех вариантов ДА. Процесс уточнения был итеративным - после повторного экспертного рассмотрения видов и уточнения состава ЭЦГ всю процедуру с полным набором видов запускали вновь.

По результатам ДА с учетом значений апостериорных вероятностей были определены виды, образующие ядра групп, и виды, занимающие промежуточное положение между группами по своим экологическим и ценотическим свойствам. «Ядерными» были названы правильно классифицированные виды с однозначным положением в системе ЭЦГ, у которых апостериорная вероятность была больше или равна 0,6 (порог задавался эмпирически). «Промежуточными» видами могли быть как правильно, так и неправильно классифицированные виды, однако они должны были быть близкими по своим экологическим и ценотическим свойствам группам, указанным экспертно. Для каждого промежуточного вида был определен список групп, к которым вид наиболее близок.

Результаты

Проведенный анализ позволил уточнить принадлежность к семи ЭЦГ 973 видов растений из 991, участвовавшего в анализе. Их оставшихся видов 14 являлись адвентивными, и им не была «назначена» ни одна из семи рассматриваемых групп, а для 4-х видов результаты анализа оказались далеки от экспертной оценки. Эти 4 вида встречались с небольшим обилием в одном-двух описаниях анализируемого массива данных, поэтому для уточнения их принадлежности к ЭЦГ требуется проведение дополнительных исследований. Из 973 видов 773 были правильно

классифицированными, из них 601 вид (61%) образовывал ядра групп и 372 вида по анализируемым свойствам оказались «промежуточными». Для 75 видов была изменена принадлежность к ЭЦГ в результате анализа.

Самой большой из анализируемых ЭЦГ по числу видов являлась лугово-степная группа - 438 видов (табл. 2), 45% анализируемых видов. За ней следовали неморальная (14%), водно-болотная (13%) и бореальная (10%) группы. При этом итоговый процент правильно классифицированных видов по результатам всех вариантов ДА был наибольшим в неморальной ЭЦГ (88%), а минимальным - в нитрофильной и боровой группах (73% и 74% соответственно). Итоговый процент ядерных видов был наибольшим в олиготрофной группе (79%) и наименьшим - в боровой и нитрофильной группах (55% и 57% соответственно).

Таблица 2

Число видов в анализируемых эколого-ценотических группах

| Эколого-ценотическая группа | Число видов в группе | Процент правильно классифицированных видов | Процент ядерных видов |
|-----------------------------|----------------------|--|-----------------------|
| Бореальная, Bg | 96 | 81 | 68 |
| Неморальная, Nm | 138 | 88 | 63 |
| Боровая, Pn | 65 | 74 | 55 |
| Нитрофильная, Nt | 75 | 73 | 57 |
| Лугово-степная, Md | 438 | 80 | 62 |
| Водно-болотная, Wt | 127 | 76 | 61 |
| Олиготрофная, Olg | 34 | 82 | 79 |
| Всего | 973 | 80 | 62 |

Число правильно классифицированных видов определялось для всех вариантов ДА. Результаты при проведении анализа по 8-ми и 7-ми переменным представлены в табл. 3. Интересно, что для некоторых групп число правильно классифицированных видов существенно зависело от того, какие переменные участвовали в анализе. Так, для бореальной группы процент правильно классифицированных видов был минимален при проведении ДА без учета фактора обеспеченности почв азотом (табл. 3, столбец FLRTx); для нитрофильной группы - фактора увлажнения почв (LNRTx); для боровой группы - фактора кислотности (FLNTx). Следовательно, именно эти факторы (обеспеченности почв азотом, увлажнения и кислотности) являлись существенными для дифференциации видов соответственно бореальной, нитрофильной и боровой групп от видов других групп.

**Число правильно классифицированных видов в различных ЭЦГ
при проведении ДА по 8-ми и 7-ми переменным**

| Эколого-ценотическая группа | Набор переменных | | | | | |
|-----------------------------|------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | FLNRTx | FLNRx | FNRTx | FLNTx | FLRTx | LNRTx |
| Бореальная, Bg | 95,8 | 89,2 | 87,5 | 92,0 | 84,0 | 88,0 |
| Неморальная, Nm | 97,8 | 91,7 | 91,1 | 98,0 | 91,7 | 93,6 |
| Боровая, Pp | 76,7 | 74,3 | 76,7 | 65,6 | 77,4 | 76,7 |
| Нитрофильная, Nt | 82,9 | 76,9 | 68,6 | 75,0 | 76,3 | 57,9 |
| Лугово-степная, Md | 78,4 | 77,7 | 70,8 | 70,9 | 78,7 | 72,7 |
| Водно-болотная, Wt | 88,2 | 86,3 | 83,8 | 87,3 | 87,1 | 82,4 |
| Олиготрофная, Olg | 100,0 | 90,5 | 94,1 | 100,0 | 100,0 | 100,0 |

F – шкала увлажнения почвы, L – шкала освещенности, N – шкала обеспеченности почвы азотом, R – шкала кислотности, T – температурная шкала, x – координаты видов по первым трем осям ординации геоботанических описаний.

Наибольший вклад в разделение видов на ЭЦГ (согласно всем статисткам ДА) вносил фактор увлажнения почв, далее следовали фактор освещенности и координаты видов по первой оси ординации (т.е. ценотическая компонента видовых свойств).

Положение ЭЦГ в экологическом пространстве можно оценить через расположение средних значений экологических факторов для видов анализируемых групп, рассчитанных по шкалам Элленберга (рис. 2). Рис. 2, А иллюстрирует, что по основным факторам (увлажнения и освещенности) достаточно хорошо различаются между собой виды всех групп, за исключением 2-х пар - боровой и лугово-степной ЭЦГ, а также бореальной и неморальной ЭЦГ. Виды первой пары групп одновременно предпочитают светлые и достаточно сухие местообитания, а второй пары групп - довольно темные и влажные местообитания. Однако между собой виды этих групп хорошо различаются по фактору кислотности (рис. 2, Б): боровые и бореальные виды предпочитают существенно более кислые местообитания, чем лугово-степные и неморальные виды. Дополнительный вклад в разделение неморальных и бореальных видов вносит фактор температурного режима (рис. 2, В) - бореальные виды произрастают в условиях более низкой среднегодовой температуры.

Стандартные отклонения при расчете средних по факторам для групп колебались в основном около единицы, что свидетельствует о высокой однородности выделенных ЭЦГ. Только по шкале богатства почв азотом стандартное отклонение практически для всех групп было больше двух. Заметим, что именно по этому фактору ЭЦГ меньше всего различались между собой - его вклад в разделение видов на группы был минимален.

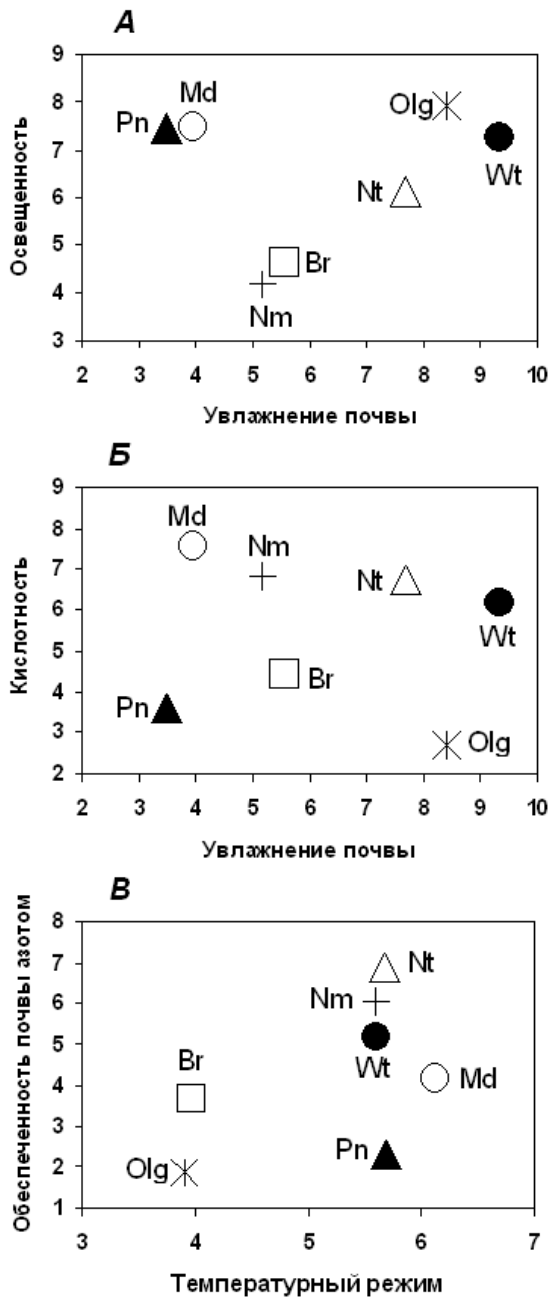


Рис. 2. Средние значения экологических факторов для видов анализируемых ЭЦГ, рассчитанные по шкалам Элленберга. *А* - увлажнение почвы и освещенность, *Б* - увлажнение и кислотность почвы, *В* - температурный режим и обеспеченность почвы азотом.

По-видимому, малая роль в разделении видов на ЭЦГ баллов по шкале обеспеченности почв азотом связана с трудностью формального отражения роли этого фактора в жизни растений. Косвенно об этом свидетельствуют экспериментальные работы по исследованию шкал Элленберга. Так, в подробном исследовании, проведенном А.Р. Schaffers, К.В. Sykora (2000) для видов флоры Нидерланд, наиболее сильные корреляции для фактора обеспеченности почв азотом были выявлены с продукцией биомассы, а ни с одним из почвенных параметров, включая

минерализацию азота и доступный минеральный азот. Интересно, что, по результатам авторов, фактор увлажнения почв лучше всего коррелирует со средним минимальным количеством летних осадков, а также со средним ежегодным и летним уровнем грунтовых вод, а фактор кислотности - с общим содержанием кальция (связь с почвенным рН была неудовлетворительной - средние балловые значения были схожими для всех сайтов со значением рН > 4,75 вследствие широты толерантности видов при среднем уровне рН).

Положение ЭЦГ в ценотическом пространстве можно оценить через расположение центроидов анализируемых групп видов в ординационном пространстве геоботанических описаний (рис. 3).

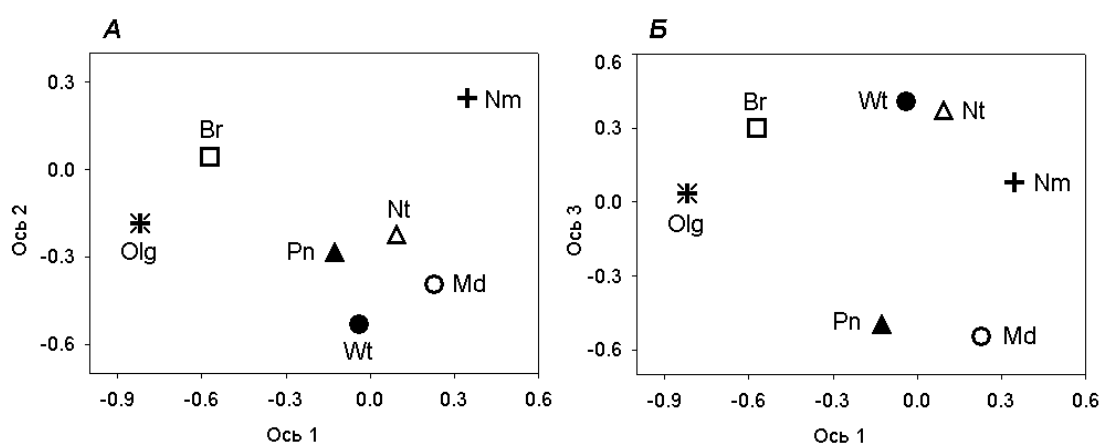


Рис. 3. Положение центроидов семи ЭЦГ в ординационном пространстве: *A* - в первой и второй осях ординации, *B* - в первой и третьей. Центроиды рассчитаны на основе ординации описаний, см. рис. 1.

В первых двух осях ординации (рис. 3, *A*) достаточно четко различается положение видов неморальной, бореальной и олиготрофной групп. Две последние группы, как и следовало ожидать, в ценотическом пространстве расположены рядом. В первых двух осях ординации также близко расположены центроиды водно-болотной, нитрофильной, лугово-степной и боровой групп. При этом в первой и третьей осях (рис. 3, *B*) среди указанного подмножества вместе остаются только пары водно-болотная - нитрофильная и лугово-степная - боровая ЭЦГ. Отметим, что среди видов боровой группы в ординационном пространстве четко выделялись два подмножества: виды, тяготеющие к бореальной ЭЦГ, и виды, тяготеющие к лугово-степной ЭЦГ. Это соответствует идее Г.М. Зозулина (1973) о выделении в отдельную группу южных боровых видов, и свидетельствует о желательности разделения видов боровой группы в дальнейшем.

Итак, на рис. 2 и 3 соответственно проиллюстрировано положение видов разных ЭЦГ в экологическом и ценогическом пространствах. Положение видов разных групп в обобщенном эколого-ценогическом пространстве можно проиллюстрировать через расположение видов анализируемых ЭЦГ в первых осях ДА (рис. 4). На рис. 4 хорошо видно, с одной стороны, перекрытие облаков видов, относящихся к разным ЭЦГ, а с другой стороны, - наличие у видов каждой группы специфической области в дискриминантном пространстве. В первых двух осях ДА достаточно хорошо различаются между собой виды всех групп, кроме видов бореальной и лугово-степной групп (рис. 4, А), которые отстоят от видов других групп по 3-ей оси ДА (рис. 4, Б).

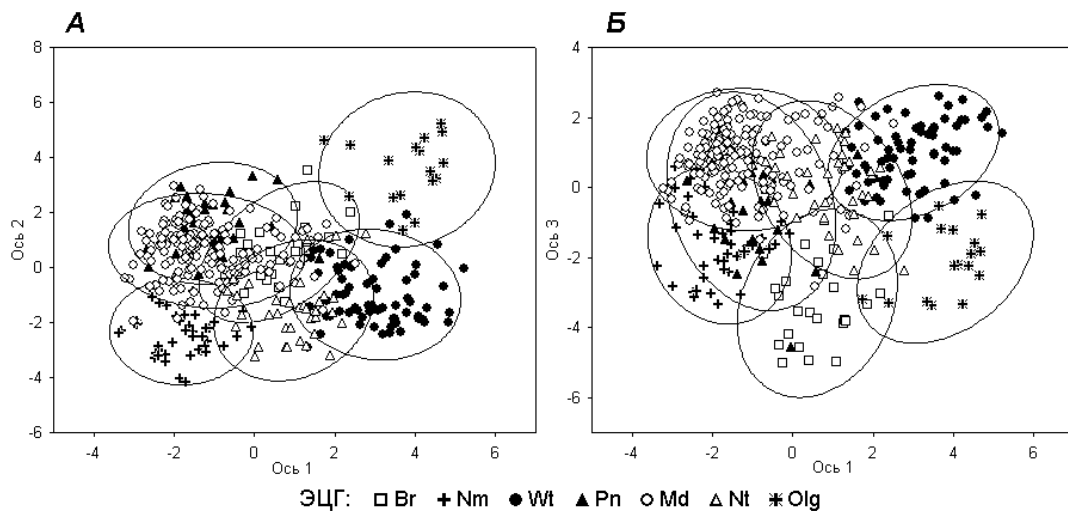


Рис. 4. Положение видов семи ЭЦГ в осях дискриминантного анализа. А - в первой и второй, Б - в первой и третьей дискриминантных осях.

Анализ расстояний между ЭЦГ в пространстве ДА показал, что максимальные расстояния между группами видов наблюдались при проведении ДА с полным набором переменных (5 шкал и 3 координаты видов). При этом наиболее различны между собой оказались неморальная и олиготрофная группы (расстояние Махаланобиса 68,3); наиболее близки - нитрофильная и водно-болотная группы (6,3), боровая и лугово-опушечная группы (5,9) (табл. 4).

Анализ изменения расстояний между ЭЦГ при вариантах ДА, усеченных по числу переменных, позволил выявить переменные, значимые для дифференциации видов разных групп между собой. В табл. 5 приведены пары ЭЦГ, расстояние между которыми резко уменьшалось при проведении ДА с неполным набором переменных, и переменные, исключенные из анализа, т.е. переменные, которые оказались наиболее существенными для дифференциации видов указанных пар групп.

Таблица 4

**Расстояния между эколого-ценотическими группами
в пространстве дискриминантного анализа**

| Эколого-ценотическая группа | | Br | Nm | Wt | Pn | Md | Nt | Olg |
|-----------------------------|-----|-----|------|------|------|------|------|------|
| Бореальная | Br | 0,0 | 19,4 | 28,1 | 17,3 | 21,4 | 17,3 | 24,8 |
| Неморальная | Nm | | 0,0 | 33,0 | 20,5 | 15,6 | 11,6 | 68,3 |
| Боровая | Wt | | | 0,0 | 27,5 | 20,8 | 6,3 | 33,4 |
| Нитрофильная | Pn | | | | 0,0 | 5,9 | 17,3 | 35,8 |
| Лугово-степная | Md | | | | | 0,0 | 10,7 | 44,0 |
| Водно-болотная | Nt | | | | | | 0,0 | 40,1 |
| Олиготрофная | Olg | | | | | | | 0,0 |

Таблица 5

**Пары наиболее близких эколого-ценотических групп по результатам
дискриминантного анализа с усеченным набором переменных**

| Пары ЭЦГ | Переменные, исключенные из анализа |
|-------------------------------|---|
| Боровая - лугово-степная | Кислотность почвы |
| Неморальная – лугово-степная | Освещенность |
| Неморальная – нитрофильная | Освещенность, увлажнение почвы |
| Нитрофильная – лугово-степная | Увлажнение почвы, обеспеченность почвы азотом |
| Неморальная – бореальная | Координаты видов, температура |

В табл. 6 приведен список видов, для которых была изменена ЭЦГ в результате анализа, а также указаны вероятности отнесения видов к исследованным группам и свиты этих видов по классификациям А.А. Ниценко (1969) и Г.М. Зозулина (1973). Наиболее частыми случаями изменения ЭЦГ были смены экспертной лугово-степной группы на водно-болотную, неморальную, нитрофильную и боровую; смены экспертной нитрофильной группы на водно-болотную и наоборот; замена водно-болотной группы бореальной. В целом результаты дискриминантного анализа оказались хорошо согласованы с позициями видов как в классификационных системах А.А. Ниценко и Г.М. Зозулина, так и в системе О.В. Смирновой и Л.Б. Заугольной. Вместе с тем, отнесение каждого конкретного вида к той или иной ЭЦГ не всегда очевидно. Существующий континуум растительного покрова, являющийся следствием

перекрытия амплитуд экологической и ценотической толерантности видов, находит свое отражение в определенной условности выделения ЭЦГ видов растений, в обилии «промежуточных» видов, тяготеющих к нескольким группам одновременно.

Специально отметим результат ДА, полученный для видов деревьев. Напомним, что координаты видов, используемые в качестве переменных в ДА, брали из ординации площадок, построенной по обилию видов в травяно-кустарничковом ярусе, а сами описания отбирали по принципу наименьшей антропогенной нарушенности. В результате у деревьев апостериорные вероятности были максимальны, как правило, в тех ЭЦГ, с которыми в наибольшей степени ассоциированы возобновительные процессы этих видов в ненарушенном живом покрове (см. Восточноевропейские леса, 2004). Так, наибольшие апостериорные вероятности у *Betula pendula* и *Pinus sylvestris* были отмечены в олиготрофной, бореальной и боровой группах; у *Betula pubescens* – в олиготрофной и бореальной; у *Quercus robur* - в боровой и лугово-степной; у *Populus tremula* и *Alnus incana* - в бореальной группе. При этом ядерными видами (с апостериорной вероятностью больше 0,6) «лесных» ЭЦГ оказались теневыносливые виды поздних сукцессионных стадий, хорошо возобновляющиеся под пологом леса: бореальной ЭЦГ - *Abies sibirica*, *Picea abies*, *Pinus sibirica*, *Sorbus aucuparia*, неморальной ЭЦГ - *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*.

Заключение

Разработана методика анализа данных по растительности, объединяющая экспертные знания и статистические методы в единую процедуру, которая позволяет уточнить состав эколого-ценотических групп видов растений, выделенных экспертно. Методика использует стандартные геоботанические данные (геоботанические описания и таблицы экологических характеристик видов), причем позволяет получать результат в условиях неполноты данных. В методике используются современные многомерные методы количественной экологии - дискриминантный анализ и многомерное шкалирование. В результате анализа для каждого вида определяется количественная мера его принадлежности к той или иной группе; состав групп может пересекаться.

Следует отметить, что результаты анализа существенно зависят от специфики используемых переменных ДА, а именно выбранных экологических и ценотических характеристик видов растений. В качестве экологических характеристик мы использовали балльные экологические шкалы, в качестве ценотических – координаты

видов в ординационном пространстве геоботанических описаний. Соответственно, следует учитывать, что экологические шкалы представляют собой экспертные балльные оценки экологических свойств видов растений и, как любые экспертные оценки, их нельзя считать «объективным знанием» - в них могут содержаться ошибочные мнения экспертов об экологических свойствах видов. Кроме того, балльные значения экологических свойств видов определены далеко не для всех видов и не по всем факторам для каждого вида. Анализ ценологических свойств видов может быть осуществлен, что очевидно, при условии присутствия вида в анализируемом массиве геоботанических описаний. Достоверность результатов анализа существенно выше, если вид не является редким - присутствует более чем на одной-двух площадках в исследуемом массиве данных.

Разработанная методика позволила обосновать состав семи ЭЦГ для более 900 видов сосудистых растений Европейской России; проанализировать систему ЭЦГ; выделить ядерные виды каждой группы и промежуточные виды, близкие по своим экологическим и ценологическим свойствам к нескольким ЭЦГ, а также выделить экологические факторы, вносящие наибольший вклад в разделение видов на группы. Для каждого промежуточного вида был определен список групп, к которым вид наиболее близок. Полные списки видов семи ЭЦГ доступны через Интернет по адресу <http://www.impb.ru/spm/geobot/ecg>.

Предложенная система рассматривается нами как базовая, требующая дальнейшего расширения и уточнения. Использование семи анализируемых нами групп оказалось достаточным в задачах оценки и прогноза разнообразия растительности лесных территорий центра Европейской России (Оценка..., 2000, Бобровский, Ханина, 2004, Ханина и др., в печати). При переходе к более северным или более южным лесным территориям требуется расширение набора групп по пути их дальнейшей детализации.

Авторы выражают глубокую благодарность за всестороннюю активную поддержку данной работы О.В. Смирновой, без участия которой в качестве эксперта работа не могла быть выполнена. Авторы признательны Е.М. Глуховой за тщательное неустанное администрирование всех баз данных по растительности. Благодарим всех авторов геоботанических описаний, использованных в работе, а также В.В. Федяеву за предоставление О.В. Смирновой рукописных геоботанических описаний Г.М. Зозулина. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 01-04-49098, 05-04-49289) и ИНТАС (грант № 01-0633).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie. Тула, 2004. С. 254—324.
- Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Количественная оценка разнообразия растительности на локальном уровне по лесотаксационным данным // Лесоведение. 2004. № 3. С. 28—34.
- Булохов А.Д. Фитоценология и флористика: анализ флоры в синтаксономическом пространстве // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54, № 2. С. 201—209.
- Булохов А.Д. Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск, 2004. 245 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. М., 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 1. С. 23—33.
- Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 8. С. 1081—1092.
- Ильинская С.А., Матвеева А.А., Речан С.П., Орлова М.А., Казанцева Т.Н. Типы леса // Леса западного Подмоскowie. М., 1982. С. 20—150.
- Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М., 1990. 160 с.
- Михайлов А.В. Модель динамики биомассы живого напочвенного покрова в лесу. // Математика. Компьютер. Образование. Вып. 8, ч. 2. Сборник научных трудов / Под ред. Г.Ю. Ризниченко. М., 2001. С. 651—655.
- Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002—1014.
- Оценка и сохранения биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольной. М., 2000. 196 с.
- Пузаченко Ю.Г., Санковский А.Г. Анализ организации растительного покрова методами ординации // Журн. общ. биол. 1998. Т. 53, № 6. С. 757—773.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Использование демографических методов для оценки и прогноза сукцессионных процессов в лесных ценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, № 5. С. 26—34.
- Смирнова О.В., Заугольная Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А. Популяционные и фитоценологические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учебно-методическое издание. М., 2002. С. 145—194.
- Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. Кн. 1. М., 2004. С. 165—175.
- Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошниковой. СПб., 1999. 549 с.
- Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника "Калужские засеки") // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107, № 1. С. 40—48.
- Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Комаров А.С., Михайлов А.В., Смирнов В.Э. Прогнозирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова с помощью модели EFIMOD-PRO // Труды Всероссийской конференции «Принципы и методы сохранения биоразнообразия». Йошкар-Ола, 2004. С. 20—23.
- Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Комаров А.С., Михайлов А.В., Быховец С.С., Лукьянов А.М. Моделирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова // Лесоведение. В печати.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 1996. 1096 s.
- Hill M. O. TWINSpan - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York, USA. 1979.
- Legendre L., Legendre P. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier Science BV. 1998. 853 p.
- McCune B., Grace J.B. Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design. 2002. 300 p.
- Nimis P.L., Malyshev L.I., Bolongini G. A phytogeographic analyses of birch woodlands in the southern part of West Siberia // Vegetatio. 1994. V. 113. P. 25—39.
- Schaffers A.P., Sykora K.V. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements // Journal of Vegetation Science. 2000. V. 11. P. 225—244.
- Van der Maarel E. Relations between sociological-ecological species groups and Ellenberg indicator values // Phytocoenologia. 1993. V. 23. P. 343—362.
- Williams B. Some observations on the use of discriminant analysis in ecology // Ecology. 1983. V. 64. P. 1283—1291.

Виды, для которых была изменена ЭЦГ после проведения анализа

| Вид | ЭЦГ до ДА | ЭЦГ после ДА | № ДА* | Вероятности отнесения вида к различным ЭЦГ по результатам ДА | | | | | | | Эколого-ценотическая свита (Ниценко, 1969) | Историческая свита (Зозулин, 1973) |
|--|-----------|--------------|-------|--|------|------|------|------|------|------|--|--|
| | | | | Nm** | Md | Pn | Br | Nt | Wt | Olg | | |
| <i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy | Md | Pn | 1 | 0 | 0.12 | 0.88 | 0 | 0 | 0 | 0 | | Антропогенная |
| <i>Aconitum lasiostomum</i> Rchb. | Br | Nm | 32 | 0.64 | 0.01 | 0 | 0.01 | 0.32 | 0.02 | 0 | | Березняковая |
| <i>Anemone sylvestris</i> L. | Md | Nm | 1 | 0.81 | 0.08 | 0.08 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | Южноборовая | Боровая |
| <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh. | Md | Pn | 1 | 0.02 | 0.19 | 0.79 | 0 | 0 | 0 | 0 | | Антропогенная |
| <i>Aristolochia clematitis</i> L. | Nt | Nm | 1 | 0.97 | 0.02 | 0 | 0 | 0.01 | 0 | 0 | | Субксерофильно-дубравная |
| <i>Artemisia campestris</i> L. | Md | Pn | 1 | 0 | 0.12 | 0.88 | 0 | 0 | 0 | 0 | Сорно-залежная песчаная | |
| <i>Bidens tripartita</i> L. | Md | Wt | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.14 | 0.86 | 0 | Лугово-болотная | Травянисто-болотная Бореально-ивняковая |
| <i>Bromopsis riparia</i> (Rehmann) Holub | Wt | Md | 32 | 0 | 0.75 | 0.25 | 0 | 0 | 0 | 0 | | Ковыльниковая Луговая |
| <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin. | Wt | Br | 32 | 0 | 0 | 0.01 | 0.76 | 0.03 | 0.03 | 0.17 | | Бореально-ивняковая |
| <i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin. | Wt | Br | 32 | 0 | 0 | 0.01 | 0.78 | 0.05 | 0.03 | 0.11 | | |
| <i>Cardamine amara</i> L. | Nt | Wt | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.04 | 0.96 | 0 | | |
| <i>Carduus crispus</i> L. | Md | Nt | 1 | 0.01 | 0.2 | 0 | 0 | 0.79 | 0 | 0 | Рудеральная ольховая | Березняковая |
| <i>Carex acuta</i> L. | Md | Wt | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.01 | 0.98 | 0 | Лугово-болотная | Травянисто-болотная Бореально-ивняковая |
| <i>Carex cespitosa</i> L. | Nt | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.15 | 0.85 | 0 | | Бореально-ивняковая Ольшанниковая |
| <i>Carex elongata</i> L. | Md | Nt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.75 | 0.25 | 0 | | Бореально-ивняковая |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop. | Pn | Br | 2 | 0 | 0 | 0.01 | 0.98 | 0.01 | 0 | 0 | Боровая опушечно-полянная | Боровая |
| <i>Chelidonium majus</i> L. | Nt | Nm | 4 | 0.92 | 0.06 | 0 | 0 | 0.02 | 0 | 0 | Рудеральная ольховая | Березняковая |
| <i>Chondrilla latifolia</i> M. Bieb. | Pn | Md | 32 | 0 | 0.74 | 0.26 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Chrysaspis aurea</i> (Pollich) Greene | Md | Pn | 1 | 0 | 0.06 | 0.94 | 0 | 0 | 0 | 0 | | Антропогенная |
| <i>Cicuta virosa</i> L. | Nt | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.04 | 0.96 | 0 | Мелководная | |
| <i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop. | Olg | Wt | 1 | 0 | 0 | 0.01 | 0 | 0.13 | 0.86 | 0 | Торфянисто-луговая | Бореально-ивняковая |
| <i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm. | Wt | Br | 2 | 0 | 0 | 0.34 | 0.65 | 0 | 0 | 0.01 | | |
| <i>Cypripedium calceolus</i> L. | Nm | Br | 1 | 0 | 0 | 0 | 0.99 | 0 | 0 | 0 | | |

| Вид | ЭЦГ до ДА | ЭЦГ после ДА | № ДА* | Вероятности отнесения вида к различным ЭЦГ по результатам ДА | | | | | | | Эколого-ценотическая свита (Ниценко, 1969) | Историческая свита (Зозулин, 1973) |
|--|-----------|--------------|-------|--|------|------|------|------|------|------|--|------------------------------------|
| | | | | Nm | Md | Pn | Br | Nt | Wt | Olg | | |
| <i>Dactylis glomerata</i> L. | Nt | Md | 8 | 0.19 | 0.75 | 0.02 | 0 | 0.04 | 0 | 0 | Нитрофильно-луговая | Березняковая |
| <i>Delphinium cuneatum</i> Steven ex DC. | Md | Nm | 32 | 0.96 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | Березняковая |
| <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski | Nt | Md | 13 | 0 | 0.89 | 0.05 | 0 | 0.06 | 0 | 0 | Нитрофильно-луговая | Луговая |
| <i>Epilobium palustre</i> L. | Md | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.04 | 0.96 | 0 | Лугово-болотная | Бореально-ивняковая |
| <i>Epilobium tetragonum</i> L. | Md | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.13 | 0.87 | 0 | | |
| <i>Equisetum pratense</i> Ehrh. | Nm | Br | 1 | 0.05 | 0.03 | 0.01 | 0.84 | 0.08 | 0 | 0 | Полунеморальная | Луговая |
| <i>Galium aparine</i> L. | Md | Nt | 6 | 0.31 | 0.13 | 0.02 | 0 | 0.55 | 0 | 0 | Собственно мезофильная | Березняковая |
| <i>Galium rubioides</i> L. | Md | Nm | 32 | 0.77 | 0.18 | 0.03 | 0 | 0.01 | 0 | 0 | | Березняковая |
| <i>Geranium divaricatum</i> Ehrh. | Md | Nm | 32 | 0.95 | 0.04 | 0 | 0 | 0.01 | 0 | 0 | | Березняковая |
| <i>Geranium palustre</i> L. | Wt | Nt | 1 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | 0.85 | 0.1 | 0 | Болотно-кустарниковая | Луговая |
| <i>Heracleum sibiricum</i> L. | Nt | Nm | 32 | 0.93 | 0.03 | 0.01 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | Нитрофильно-луговая | Березняковая |
| <i>Hieracium umbellatum</i> L. | Md | Pn | 1 | 0 | 0.03 | 0.96 | 0.01 | 0 | 0 | 0 | Мелколиственная опушечно-полян | Боровая |
| <i>Hypochoeris radicata</i> L. | Md | Pn | 1 | 0 | 0.25 | 0.75 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Lapsana communis</i> L. | Md | Nm | 32 | 0.95 | 0.01 | 0 | 0 | 0.04 | 0 | 0 | | Березняковая Неморальная |
| <i>Lathyrus palustris</i> L. | Md | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.04 | 0.95 | 0.01 | Лугово-болотная | Бореально-ивняковая |
| <i>Luzula campestris</i> (L.) DC. | Md | Pn | 2 | 0 | 0.02 | 0.98 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Lycopus europaeus</i> L. | Nt | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.16 | 0.84 | 0 | Болотно-кустарниковая | Бореально-ивняковая |
| <i>Melampyrum nemorosum</i> L. | Md | Nm | 1 | 0.64 | 0.15 | 0.15 | 0.01 | 0.04 | 0 | 0 | Неморальная опушечно-полянная | |
| <i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ. | Md | Nm | 9 | 0.87 | 0 | 0 | 0 | 0.13 | 0 | 0 | | Березняковая |
| <i>Mentha aquatica</i> L. | Nt | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.04 | 0.96 | 0 | | Травянисто-болотная |
| <i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv. | Br | Nm | 1 | 0.96 | 0 | 0 | 0.01 | 0.03 | 0 | 0 | Нитрофильная теневая | Березняковая |
| <i>Myosotis sparsiflora</i> Pohl | Nt | Nm | 1 | 0.86 | 0.03 | 0 | 0 | 0.1 | 0 | 0 | | Березняковая Неморальная |
| <i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach | Wt | Nt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.76 | 0.24 | 0 | Гидрофильная пастбищно-дигресс | Луговая Ольшанниковая |
| <i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) Gray | Wt | Nt | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.94 | 0.06 | 0 | | Аллювиально-травянистая |
| <i>Persicaria minor</i> (Huds.) Opiz | Wt | Nt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.98 | 0.02 | 0 | | Аллювиально-травянистая |
| <i>Petasites spurius</i> (Retz.) Rchb. | Md | Wt | 1 | 0 | 0.1 | 0 | 0 | 0.28 | 0.62 | 0 | Лугово-пойменная песчаная | Аллювиально-травянистая |

| Вид | ЭЦГ до ДА | ЭЦГ после ДА | № ДА* | Вероятности отнесения вида к различным ЭЦГ по результатам ДА | | | | | | | Эколого-ценотическая свита (Ниценко, 1969) | Историческая свита (Зозулин, 1973) |
|---|-----------|--------------|-------|--|------|------|------|------|------|------|--|---|
| | | | | Nm | Md | Pn | Br | Nt | Wt | Olg | | |
| <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. | Md | Nm | 11 | 0.67 | 0.26 | 0.01 | 0 | 0.05 | 0 | 0 | Осиновая | Березняковая |
| <i>Poa trivialis</i> L. | Wt | Nt | 8 | 0 | 0.01 | 0 | 0.01 | 0.92 | 0.05 | 0 | Болотно-кустарниковая | Луговая |
| <i>Potentilla argentea</i> L. | Md | Pn | 1 | 0 | 0.01 | 0.99 | 0 | 0 | 0 | 0 | | Луговая Березняковая |
| <i>Ptarmica cartilaginea</i> (Ledeb. ex Rchb.) Ledeb. | Md | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.05 | 0.95 | 0 | | |
| <i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Willd. | Md | Nm | 32 | 0.91 | 0.07 | 0.01 | 0 | 0.01 | 0 | 0 | | Березняковая |
| <i>Ranunculus flammula</i> L. | Md | Wt | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.01 | 0.98 | 0 | Гидрофильная пастбищно-дигресс | Высокогорно-болотная Травянисто-болотная |
| <i>Ranunculus repens</i> L. | Md | Nt | 17 | 0.01 | 0.01 | 0 | 0.01 | 0.89 | 0.08 | 0 | Гидрофильная пастбищно-дигресс | Луговая Высокогорно-болотная |
| <i>Rorippa austriaca</i> (Crantz) Besser | Md | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.35 | 0.65 | 0 | | Луговая Высокогорно-болотная |
| <i>Rumex obtusifolius</i> L. | Md | Nt | 4 | 0.02 | 0.03 | 0 | 0 | 0.94 | 0 | 0 | Рудеральная ольховая | Антропогенная Неморальная |
| <i>Salix myrtilloides</i> L. | Md | Wt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.17 | 0.82 | 0 | | |
| <i>Scleranthus perennis</i> L. | Md | Pn | 1 | 0 | 0.02 | 0.98 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Secale sylvestre</i> Host | Pn | Md | 32 | 0 | 0.61 | 0.39 | 0 | 0 | 0 | 0 | | Псаммофильно-травянистая |
| <i>Senecio nemorensis</i> L. | Nm | Br | 32 | 0 | 0 | 0.01 | 0.73 | 0.1 | 0.07 | 0.09 | | |
| <i>Silene chlorantha</i> (Willd.) Ehrh. | Pn | Md | 1 | 0 | 0.95 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | Южноборовая | Боровая |
| <i>Spergula arvensis</i> L. | Md | Pn | 1 | 0 | 0.06 | 0.92 | 0 | 0.01 | 0 | 0 | Сорно-залежная | |
| <i>Spergularia rubra</i> (L.) J. Presl & C. Presl | Md | Pn | 1 | 0 | 0.05 | 0.95 | 0 | 0 | 0 | 0 | Сорно-залежная | Антропогенная |
| <i>Stellaria alsine</i> Grimm | Wt | Br | 1 | 0 | 0 | 0 | 0.99 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Stellaria graminea</i> L. | Md | Pn | 2 | 0 | 0.08 | 0.91 | 0 | 0 | 0 | 0 | Собственно мезофильная | Луговая |
| <i>Stellaria media</i> (L.) Vill. | Md | Nt | 14 | 0.26 | 0.01 | 0 | 0 | 0.72 | 0 | 0 | Рудеральная ольховая | Антропогенная |
| <i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg. | Nt | Md | 8 | 0.01 | 0.84 | 0.08 | 0 | 0.07 | 0 | 0 | Нитрофильно-луговая | Антропогенная |
| <i>Thalictrum lucidum</i> L. | Md | Wt | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.11 | 0.89 | 0 | Лугово-карбонатная | Луговая |
| <i>Thyselium palustre</i> (L.) Raf. | Nt | Wt | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.04 | 0.96 | 0 | Болотно-кустарниковая | Ольшанниковая |
| <i>Veronica verna</i> L. | Md | Pn | 1 | 0 | 0.01 | 0.99 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Viburnum opulus</i> L. | Nm | Nt | 6 | 0.07 | 0.02 | 0 | 0.01 | 0.84 | 0.06 | 0 | | Березняковая |

| Вид | ЭЦГ до ДА | ЭЦГ после ДА | № ДА* | Вероятности отнесения вида к различным ЭЦГ по результатам ДА | | | | | | Эколого-ценотическая свита (Ниценко, 1969) | Историческая свита (Зозулин, 1973) |
|-----------------------------------|-----------|--------------|-------|--|------|------|----|------|------|--|------------------------------------|
| | | | | Nm | Md | Pn | Br | Nt | Wt | | |
| <i>Vicia pisiformis</i> L. | Md | Nm | 1 | 0.61 | 0.38 | 0.01 | 0 | 0.01 | 0 | 0 | Неморальная |
| <i>Viola persicifolia</i> Schreb. | Wt | Nt | 1 | 0.05 | 0.32 | 0.02 | 0 | 0.61 | 0.01 | 0 | Березняковая |

* вариант дискриминантного анализа, для которого указаны вероятности отнесения вида к ЭЦГ. 1 – анализ проводили по 8-ми переменным: пяти экологическим факторам (FNRLT - баллы влажности, богатства и кислотности почвы, освещенности и температурного режима по Эллленбергу) и трем координатам видов в ординационном пространстве; 2, 4, 6 – по 7-ми переменным: четырем экологическим факторам (FNRL, FNTL и NRLT соответственно) и трем координатам; 8, 9, 11, 13, 14 – по 6-ти переменным: трем факторам (FNL, FNR, FRL, NLT и NRL соответственно) и трем координатам; 17 – по 5-ти переменным: двум факторам FL и трем координатам; 32 – только по трем координатам.

** Nm – неморальная, Md – лугово-степная, Pn – боровая, Br – бореальная, Nt – нитрофильная, Wt – водно-болотная, Olg – олиготрофная ЭЦГ.