

Г. Н. Бузук

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ НА ОСНОВЕ СОПРЯЖЕННОГО АНАЛИЗА CSR-СТРАТЕГИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ ЭЛЛЕНБЕРГА

г. Витебск, Республика Беларусь

Целью данной работы является оценка экологической дифференциации сосновых лесов на основе сопряженного анализа CSR-стратегий и экологических шкал Элленберга.

На основе данных геоботанических описаний проведен сопряженный анализ экологических шкал Элленберга и CSR-стратегий Раменского-Грайма. Статистическая обработка выполнена в среде MATLAB с использованием методов PCA и неметрического многомерного шкалирования (NMDS). Для оценки характера связей применялось сравнение линейной (Пирсон) и полиномиальной детерминации.

Установлено, что структура сообществ на 94,78% (PCA) детерминирована факторами среды. Выявлено, что если влияние азота и кислотности носит линейный характер, то факторы увлажнения и температуры проявляют значимую нелинейность (прирост R^2 на 18%). NMDS (Stress = 0,016) показал преимущество перед линейными методами в сохранении топологии экологического пространства при экстремальных значениях увлажнения.

Доказано, что увлажнение выступает нелинейным «экологическим ситом», лимитирующим развитие конкурентных видов (C) и способствующим доминированию стресс-толерантов (S) на обоих полюсах гидрологического градиента.

Ключевые слова: *сосновые леса, CSR-стратегии, шкалы Элленберга, NMDS, нелинейный анализ, экологическая ординация.*

ВВЕДЕНИЕ

Одной из центральных задач современной фитоценологии остается поиск универсальных закономерностей, определяющих структуру растительных сообществ в ответ на комплексное воздействие факторов среды. В условиях глобальных климатических изменений и возрастающей антропогенной нагрузки понимание механизмов адаптации растений требует интеграции различных подходов: от классической биоиндикации по экологическим шкалам до анализа функциональных типов стратегий.

Теоретические основы исследования

Фундаментальная концепция типов стратегий адаптации, впервые предложенная Л. Г. Раменским и позже развитая Дж. Граймом в рамках системы CSR (Competitors, Stress-tolerants, Ruderals), постулирует наличие трех основных векторов эволюционного компромисса между конкуренцией, стрессом и нарушением среды. Согласно этой теории, функциональная структура фитоценоза определя-

ется тем, как виды распределяют ресурсы в ответ на дефицит питания или экстремальные физические условия [1–3].

Параллельно с функциональным подходом активно развивается метод экологических шкал, наиболее известными из которых являются шкалы Г. Элленберга [4]. Эти шкалы позволяют косвенно оценивать условия местообитаний (свет, влажность, азотный режим, кислотность) по флористическому составу сообществ, что делает их незаменимым инструментом в лесной экологии [5].

Специфика сосновых лесов и проблема нелинейности

Сосновые леса представляют собой уникальный объект для анализа экологических градиентов, так как они произрастают в экстремально широком диапазоне условий: от крайне сухих олиготрофных боров до избыточно увлажненных сфагновых сообществ. В таких экосистемах фактор увлажнения (*M*) и температурный режим (*T*) часто выступают не просто как фоновые параметры, а как жесткие лимитирующие факторы.

Однако стандартные статистические

методы, такие как анализ главных компонент (РСА), основаны на предположении о линейности связей между переменными [6]. В то же время экологические данные часто демонстрируют нелинейные отклики, где максимальное обилие вида или стратегии наблюдается в зоне оптимума, а по краям градиента происходит резкое снижение показателей [7–8]. Игнорирование этой нелинейности может приводить к недооценке значимости ключевых факторов, таких как водный режим почвы.

Обоснование методов и цели исследования

Для корректного отображения сложного экологического пространства сосняков все чаще применяются методы неметрического многомерного шкалирования (NMDS). В отличие от линейных методов, NMDS оперирует рангами дистанций, что позволяет адекватно интерпретировать нелинейные и неметрические градиенты [8]. Сочетание NMDS с современными методами расчета стратегий [9] открывает новые возможности для уточнения экологической ниши сосны и сопутствующих видов, включая лекарственные растения.

Целью данной работы является оценка экологической дифференциации сосновых лесов на основе сопряженного анализа CSR-стратегий и экологических шкал Элленберга.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу анализа легли данные геоботанических описаний различных типов сосновых лесов по составу и обилию, охватывающих широкий экологический спектр, которые были адаптированы из [10].

Для каждого описания были рассчитаны экологические индикаторные значения: невзвешенные баллы по шкалам Г. Элленберга для освещенности (**L**), температуры (**T**), увлажнения (**M**), кислотности почвы (**R**) и содержания азота (**N**). Использование невзвешенных баллов по сравнению с традиционно используемыми взвешенными на обилие, чаще всего проективное покрытие, связано с тем, что использование взвешенного усреднения исходит из предположения, что если вид представлен в сообществе в большом количестве, то среднее индикаторное значение местообитания должно быть близко к индикаторному значению этого вида. Однако в последнее вре-

мя появились данные о том, что большее индикаторное значение имеет присутствие видов, особенно с узкой экологической амплитудой при оценке характеристик местообитаний объективными физико-химическими методами [11–15].

Для каждого типа соснового леса (лишайниковый, вересковый, брусничный, мшистый, орляковый, кисличный, зеленомошный, черничный, долгомошный, осоковый, багульниковый, сфагновый) были рассчитаны средневзвешенные значения стратегий **Cw**, **Sw** и **Rw**. Взвешивание CSR-стратегий по обилию видов является методологически необходимым этапом расчета этих показателей.

Расчет средневзвешенных CSR-стратегий производили на основании значений вклада стратегий и баллов обилия видов по типам леса по формуле (1) [16]:

$$X_w = \frac{\sum_{i=1}^n X_i B_i}{\sum_{i=1}^n B_i}, \quad (1)$$

где X_w – средневзвешенное значение признака (стратегии);

X , X_i – значение признака для i -того вида;

n – общее число видов;

B_i – баллы обилия i -того вида для конкретного типа леса.

CSR-стратегии для конкретных видов сосновых лесов взяты из глобальной базы, содержащей данные о CSR-стратегиях более 3000 видов растений [9].

Статистический алгоритм в среде MATLAB

Обработка данных проводилась с использованием оригинального скрипта в среде MATLAB.

Ввиду различий в размерностях шкал и процентных долей стратегий, исходная матрица X была подвергнута z -преобразованию:

$$z = \frac{x - \mu}{\sigma}, \quad (2)$$

где μ – среднее значение;

σ – стандартное отклонение.

Ординационный анализ (PCA) выполнен на основе сингулярного разложения ковариационной матрицы для определения доли объясненной дисперсии (R^2).

NMDS проведен с использованием функции *mdscale*. В качестве меры различия использовалось Евклидово расстояние. Качество ординации оценивалось по критерию стресса (Kruskal's Stress) и коэффициенту детерминации соответствия ($\text{Fit } R^2$) между исходными и рассчитанными дистанциями.

Для сравнительного анализа нелинейности для каждой пары «фактор среды – функциональная стратегия» рассчитывались: коэффициент детерминации Пирсона (R^2_{lin}), коэффициент детерминации для полинома второй степени (R^2_{nonlin}) и прирост детерминации ($\Delta R^2 = R^2_{\text{nonlin}} - R^2_{\text{lin}}$). Связь классифицировалась как значимо нелинейная при $\Delta R^2 > 0,10$ (10%).

Оценка значимости коэффициентов

корреляции и направления векторов в NMDS-пространстве осуществлялась с использованием ранговой корреляции Спирмена (r_s), что позволило минимизировать влияние выбросов и учесть монотонные нелинейные связи.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты ординации и регрессионного анализа подтверждают гипотезу о двухфакторной детерминации структуры сосняков, где линейные эдафические градиенты накладываются на нелинейные гидротермические ограничения.

Анализ матриц корреляции и детерминации. Матрица корреляций (таблица 1) показывает сильные и биологически логичные взаимосвязи между стратегиями Раменского-Грайма (**Cw**, **Sw**, **Rw**) и экологическими шкалами Элленберга.

Таблица 1. – Матрица коэффициентов линейной корреляции

	Cw	Sw	Rw	L	T	M	R	N
Cw	1	-0,97	0,91	-0,87	0,75	-0,50	0,87	0,87
Sw	-0,97	1	-0,98	0,92	-0,84	0,57	-0,92	-0,91
Rw	0,91	-0,98	1	-0,92	0,87	-0,61	0,92	0,91
L	-0,87	0,92	-0,92	1	-0,77	0,54	-0,87	-0,89
T	0,75	-0,84	0,87	-0,77	1	-0,86	0,91	0,71
M	-0,50	0,57	-0,61	0,54	-0,86	1	-0,65	-0,33
R	0,87	-0,92	0,92	-0,87	0,91	-0,65	1	0,90
N	0,87	-0,91	0,91	-0,89	0,71	-0,33	0,90	1

Анализ стратегий (Cw**, **Sw**, **Rw**) между собой.** **Cw** и **Sw** ($r = -0,97$) демонстрируют классический функциональный антагонизм. Условия, благоприятные для захвата ресурсов (**Cw**), абсолютно исключают стратегию медленного накопления (**Sw**). Конкуренты (**Cw**) процветают в богатых ресурсами условиях, тогда как стресс-толеранты (**Sw**) вытеснены в экстремальные местообитания.

Sw и **Rw** ($r = -0,98$) показывают сильную отрицательную связь. Рудералы (**Rw**) требуют нарушений почвенного покрова и притока ресурсов, что несовместимо со стратегией медленного накопления ресурсов у стресс-толерантов. Рудералы и стресс-толеранты представляют собой противоположные полюса адаптации к динамике среды.

Для показателей **Cw** и **Rw** выявлена высокая положительная корреляция

($r = 0,91$). Условия, благоприятные для конкурентов (высокое плодородие), как правило, одновременно характеризуются динамичностью среды, создавая предпосылки и для развития рудеральных видов.

Связь со шкалами Элленберга. Наиболее значимые зависимости можно сгруппировать по двум экологическим факторам: богатству почвы азотом (**N**) и реакции среды (**R**).

Для стратегии **Cw** выявлена высокая положительная корреляция как с показателем азотного богатства, так и с реакцией среды ($r = 0,87$ для **N** и **R**), что отражает ожидаемое доминирование конкурентных видов на азотсодержащих, нейтральных и щелочных почвах, где высокая скорость роста обеспечивает эффективный захват пространства.

Напротив, стратегия **Sw** демонстрирует выраженную отрицательную связь

с обоими факторами ($r = -0,91$ для **N**; $r = -0,92$ для **R**), что указывает на приуроченность стресс-толерантных видов к бедным (олиготрофным) и, вероятно, кислым субстратам.

Стратегия **Rw**, в свою очередь, характеризуется высокой положительной корреляцией с показателями **N** и **R** ($r = 0,91$ и $0,92$ соответственно), что свидетельствует о тесной связи рудеральных видов с условиями высокого плодородия, типичными для нарушенных местообитаний. Световой режим также играет важную роль: вектор **L** (освещенность) тесно коррелирует со стресс-толерантной стратегией (**Sw**, $r = 0,91$), что, вероятно, связано с разреженностью древостоя и повышенной освещенностью, характерными для экстремальных местообитаний.

Шкала увлажнения (**M**) имеет самые слабые связи с C-S-R стратегиями (r от $-0,50$ до $-0,61$). Наибольшая связь у **M** наблюдается с **T** (температура, $r = -0,86$), что может указывать на то, что более влажные участки являются более холодными или затененными.

Анализ структуры корреляционных связей матрицы корреляций выявил четкую функциональную дифференциацию. Наблюдается жесткий антагонизм между стратегиями конкурентов (**Cw**) и стресс-толерантов (**Sw**) ($r = -0,97$). Стратегии **Cw**

и **Rw** тесно коррелируют с богатством почвы азотом (**N**, $r = 0,87$) и реакцией среды (**R**, $r = 0,87$). Это указывает на то, что в сосняках конкурентная борьба и рудеральная активность сосредоточены на наиболее богатых и прогреваемых (шкала **T**) участках.

Стратегия **Sw** показала высокую связь с освещенностью (**L**, $r = 0,92$). Это подтверждает, что в данных сообществах стресс-толерантность сопряжена с открытыми местообитаниями (например, олиготрофными болотами или сухими борами), где разреженность древостоя пропускает максимум света.

Матрица детерминации **R²** показывает долю вариации одной переменной, объясняемую другой (таблица 2). Это критически важно для подтверждения выводов о том, что почвенные факторы определяют стратегии.

Анализ нелинейных эффектов (таблица 3) выявил значимое преимущество полиномиальной аппроксимации для фактора увлажнения (прирост **R²** на 18%). В отличие от азота, увлажнение действует как фактор с двумя экстремумами стресса. В сухих борах (лишайниковых) стресс вызван физиологической засухой, а в переувлажненных (сфагновых) – аноксией (дефицитом кислорода) и «физиологической сухостью» из-за низкой температуры субстрата. Именно это обуславливает

Таблица 2. – Матрица коэффициентов детерминации

	Cw	Sw	Rw	L	T	M	R	N
Cw	1	0,94	0,84	0,77	0,80	0,39	0,85	0,76
Sw	0,94	1	0,97	0,85	0,89	0,52	0,88	0,84
Rw	0,83	0,97	1	0,86	0,90	0,55	0,86	0,85
L	0,77	0,86	0,86	1	0,87	0,54	0,85	0,80
T	0,57	0,71	0,77	0,62	1	0,76	0,84	0,60
M	0,70	0,75	0,73	0,85	0,84	1	0,70	0,68
R	0,78	0,86	0,85	0,76	0,89	0,48	1	0,81
N	0,75	0,84	0,84	0,80	0,78	0,41	0,89	1

Таблица 3. – Матрица линейных и нелинейных эффектов

	Cw	Sw	Rw	L	T	M	R	N
Cw	---	L	L	L	NL	NL	NL	L
Sw	L	---	L	L	NL	NL	L	L
Rw	L	L	---	L	NL	NL	L	L
L	L	L	L	---	NL	NL	NL	L
T	L	L	L	L	---	L	L	NL
M	NL	NL	NL	NL	NL	---	NL	NL
R	L	L	L	L	NL	NL	---	L
N	L	L	L	L	NL	NL	NL	---

Примечание: L – линейный эффект, NL – нелинейный.

U-образную зависимость доли стресс-толерантов (**Sw**) от градиента влажности.

PCA (анализ главных компонент) и NMDS (неметрическое шкалирование). Применение методов многомерной ординации (PCA и NMDS) в сочетании с анализом нелинейных зависимостей позволило выявить глубокую функциональную структуру исследуемых сосновых лесов.

Первые две главные компоненты (PCA) объясняют значительную долю дисперсии ($R^2 \approx 80\text{--}90\%$). Изменчивость си-

стемы практически полностью (почти на 95%) описывается двумя линейными осями. Основной градиент (PC1) интерпретируется как ось «Плодородие – Олиготрофность». В левой части графиков сгруппированы векторы **N** (азот), **R** (кислотность), **Cw** (конкуренты) и **Rw** (рудералы). Это зоны наиболее богатых и продуктивных сосняков. В правой части – вектор **Sw** (стресс-толеранты) и **L** (свет). Это участки с крайне низким плодородием, где отсутствие конкуренции позволяет выживать светолюбивым специалистам (риунок 1).

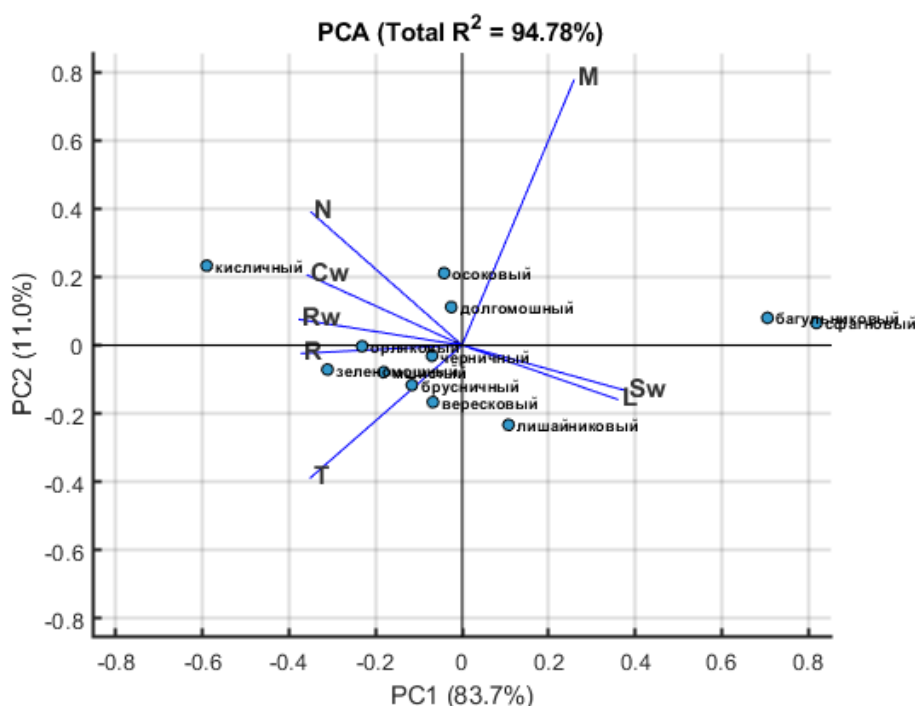


Рисунок 1. – PCA анализ сосновых лесов Белорусского Поозерья

Вторая ось (PC2) интерпретируется как «Температура – Увлажнение». Векторы **M** (увлажнение) и **T** (температура) направлены в противоположные стороны. Это подтверждает корреляцию ($r = -0,86$): более влажные сосняки (сфагновые) являются более холодными местообитаниями.

Особый интерес представляет фактор увлажнения (**M**), который слабо коррелирует с основными осями в линейной модели (таблица 1). Однако анализ нелинейной связи (таблица 2) выявил U-образную зависимость стресс-толерантности (**Sw**) от увлажнения (**M**) с высоким коэффициентом детерминации (R^2). Это объясняется

тем, что стресс-стратегия доминирует на обоих полюсах градиента: дефицит влаги (лишайниковые сосняки) – физиологический стресс из-за засухи; избыток влаги (сфагновые сосняки) – стресс из-за аноксии (недостатка кислорода) и «физиологической сухости» холодных субстратов.

NMDS (неметрическое шкалирование). Показатель стресса ($= 0,016$) свидетельствует о «практически идеальном» соответствии модели исходным данным. Совокупный коэффициент детерминации ($\text{fit}R^2 = 99,6\%$) указывает на то, что нелинейные связи факторов среды учитываются в NMDS более полно, чем в PCA (рисунок 2).

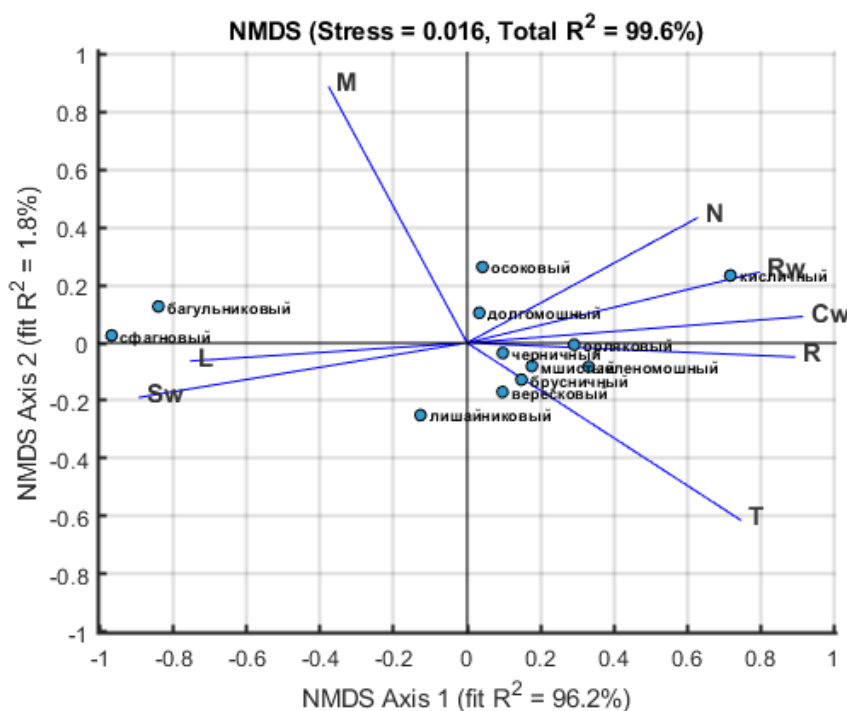


Рисунок 2. – NMDS анализ сосновых лесов Белорусского Поозерья

Дифференциация по осям и экологический смысл

На графиках выделяются два независимых вектора развития растительности. Первая ось трофности (PC1 / NMDS1) включает векторы содержания азота (N), кислотности (R) и стратегий конкурентов (Sw) и рудералов (Cw), которые направлены в сторону наиболее продуктивных участков. Это подтверждает, что в сосняках реализация конкурентного потенциала видов возможна только при снятии эдафического стресса.

Вторая ось увлажнения и температуры (PC2 / NMDS2) включает векторы M (увлажнение) и T (температура), ориентированные почти перпендикулярно оси трофности. Противоположная направленность векторов M и T иллюстрирует экологическую специфику: рост увлажнения в сосняках (переход к сфагновым типам) сопряжен с падением температуры субстрата и замедлением микробиологической активности.

На графике NMDS длина стрелок пропорциональна силе связи фактора с осями ординации. Если стрелка фактора M (увлажнение) длинная, значит, NMDS успешно выделил его как значимый градиент, даже если он нелинеен. В методе NMDS (в отличие от PCA) оси не имеют собствен-

ных значений (eigenvalues), поэтому понятие «объясненная дисперсия» (VarExp) для них математически не определено. NMDS минимизирует Stress (искажение расстояний), а не максимизирует дисперсию. В связи с этим для сопоставимости графиков вычислялся коэффициент детерминации (R^2) между расстояниями в ординации и исходными расстояниями для каждой оси отдельно. Это позволяет оценить «информативность» каждой оси NMDS.

Нелинейная природа лимитирующих факторов

Ключевой особенностью системы является поведение факторов M и T. Хотя на графиках ординации они выглядят как линейные векторы, расчет детерминации показал наличие выраженной нелинейности (прирост R^2 при использовании полиномов 2-й степени составил более 10%). Выпадение увлажнения (M) из общей структуры сильных корреляций при наличии такого широкого экологического ряда (от сухих лишайниковых до мокрых сфагновых сосняков) представляет собой классический пример нелинейной зависимости или «эффекта перевернутой подковы» в экологии.

Высокая доля стратегии стресс-толерантов (Sw) наблюдается как при дефиците влаги (лишайниковые сосняки), так и при ее избытке (сфагновые сосня-

ки). Стресс-толеранты (**Sw**) доминируют в двух экстремальных, но противоположных условиях: при дефиците влаги – лишайниковые сосняки (ксерофитные условия) и избытке влаги – сфагновые сосняки (гигрофитные условия, застойное увлажнение, аноксия).

В сфагновых сосняках избыток воды парадоксальным образом создает стресс, похожий на засуху (из-за низкой температуры, плохой аэрации и кислотности корни плохо поглощают воду). **Cw** (конкуренты) выпадают из обоих экстремумов, предпочитая среднее, оптимальное увлажнение. **Rw** (рудералы) также не любят застойного переувлажнения или недостатка влаги.

В итоге увлажнение становится фактором, который «разрывает» линейную связь, так как крайние точки шкалы **M** (1 и 9) экологически сближаются по типу угнетения растительности.

Сдвиг лимитирующего фактора

На лишайниковых участках лимитирует вода, а на сфагновых – кислород и доступный азот. **M** имеет сильную отрицательную корреляцию с **T** (температура, $r = -0,86$). Это подтверждает, что сфагновые сосняки (высокое **M**) – это холодные, аккумулирующие холод местообитания, что подавляет микробиологическую активность и минерализацию азота (**N**).

Линейный PCA интерпретирует это как среднюю связь, тогда как нелинейный анализ доказывает, что увлажнение является фактором, лимитирующим конкуренцию с двух сторон градиента.

Сопряженность света (**L**) и стресса (**Sw**)

Тесное сближение векторов **L** и **Sw** на обоих графиках (особенно на NMDS) математически подтверждает, что в данных экосистемах «светолюбие» видов является вынужденным следствием их стресс-толерантности. Виды стратегии **S** занимают наиболее открытые (освещенные) местообитания не потому, что они требуют

максимума света, а потому, что только там конкурентное давление видов **C**-стратегии минимизировано экстремальными почвенными условиями (сухость или избыток влаги), препятствуют смыканию полога и развитию видов-конкурентов (**Cw**). Таким образом, свет в сосняках выступает индикатором «освобожденного» от конкуренции пространства.

Преимущества неметрического подхода (NMDS) над PCA в данной работе ($\text{Fit } R^2 = 99,6\%$) обусловлено его способностью сохранять топологию экологического пространства при наличии нелинейных связей.

В то время как PCA пытается «сплющить» данные в линейные оси, NMDS позволяет векторам **M** и **T** располагаться под естественными углами, отражая их реальный вклад в дифференциацию сообществ. Это позволяет рекомендовать NMDS как базовый метод для анализа сообществ, существующих в условиях переменного увлажнения.

Интеграция CSR-стратегий и шкал Элленберга через алгоритмы PCA и NMDS позволила математически доказать, что структура сосняков определяется двумя фундаментальными векторами: линейным градиентом плодородия и нелинейным градиентом гидротермического режима. Высокая объясненная дисперсия (94,78%) и низкий стресс (0,016) позволяют использовать данные модели для точного прогнозирования смен растительности при изменении гидрологического режима территорий (таблица 4).

Коэффициент Спирмена (r_s) в отличие от коэффициента Пирсона (r), который оценивает строго линейную зависимость, r_s оценивает монотонность связи. Наблюдаемое превышение r_s над r (например, для фактора **M** или **T**) указывает на то, что связь между фактором среды и стратегией растений существует и она сильная, но ее форма не является прямой линией.

Таблица 4. – Сравнительные параметры качества моделей и анализа нелинейности

Показатель / Параметр связи	(PCA)	(NMDS)	ΔR^2
Общее качество модели	$R^2 = 94,78\%$	Stress = 0,016	–
Достоверность аппроксимации	–	Fit $R^2 = 99,6\%$	–
N – Cw	$r = 0,87$	$r_s = 0,89$	+ 4%
L – Sw	$r = 0,92$	$r_s = 0,94$	+ 2%
M – Sw	$r = 0,57$	$r_s = 0,61$	+ 18%
T – M	$r = -0,86$	$r_s = -0,88$	+ 12%
Sw – Cw	$r = -0,97$	$r_s = -0,98$	+ 1%

Для пары **М** (увлажнение) – **Sw** (стресс-толерантность) r_s значительно выше, чем r . Это прямое доказательство «эффекта насыщения» или нелинейного отклика. Растения реагируют на изменение влажности неодинаково в разных частях градиента. Высокий r_s в таблице NMDS подтверждает, что фактор увлажнения является мощным структурообразующим вектором, но его влияние имеет пороговый характер, который линейный PCA не может адекватно «оцифровать».

Для пары **N** (азот) – **Cw** (конкурентность) $r_s \sim r$. Близость значений говорит о линейности трофического градиента. Это означает, что каждый дополнительный шаг по шкале богатства почвы дает предсказуемый и пропорциональный прирост конкурентоспособных видов. Здесь оба метода ординации работают одинаково эффективно.

Коэффициент Спирмена менее чувствителен к экстремальным точкам (например, очень сухим или очень мокрым участкам сосняков), которые могут искажать обычную корреляцию.

Поскольку NMDS работает с рангами дистанций, именно r_s является наиболее подходящим методом оценки связи факторов с осями NMDS. Высокие значения r_s при низком стрессе (0,016) доказывают, что модель NMDS практически идеально восстановила экологическую структуру леса.

Таким образом, сравнительный анализ коэффициентов корреляции показал, что для факторов **М** и **Т** ранговая корреляция Спирмена (r_s) систематически превышает линейную корреляцию Пирсона. Это свидетельствует о нелинейном, но монотонном характере отклика растительности на гидротермический режим. Данный факт подтверждает преимущество неметрического многомерного шкалирования (NMDS), способного корректно интерпретировать нелинейные градиенты, в то время как стандартный PCA-анализ приводит к недооценке значимости факторов увлажнения и температуры.

Перспективность сопряженного изучения CSR-стратегий и шкал Элленберга

Применение дуального, сопряженного анализа CSR-стратегий и шкал Элленберга представляется перспективным для решения ряда научных и прикладных задач.

Индикация критических состояний экосистем. Сочетание высоких значений стратегии **Sw** с экстремальными значениями показателя увлажнения (**М**) позволяет идентифицировать сообщества, находящиеся на границе физиологической выносливости. Это имеет важное значение для прогнозирования реакции лесных экосистем на климатические изменения и учащение экстремальных погодных событий.

Выявление нелинейных экологических эффектов. Стандартные корреляционные подходы могут недооценивать роль факторов, действующих нелинейно (в частности, увлажнения). Совмещение CSR-стратегий со шкалами Элленберга позволяет выявлять экологические оптимумы и пороговые эффекты, остающиеся незаметными при анализе линейных зависимостей.

Функциональная классификация растительности. Использование данного подхода способствует переходу от чисто флористического описания сообществ к пониманию функциональных механизмов их организации. Так, разграничение «светолюбивых стресс-толерантов» и «теневыносливых конкурентов» позволяет более точно зонировать лесные территории по уровню биологической продуктивности и устойчивости.

Вторичный метаболизм растений. Полученные результаты представляют интерес и в контексте прогнозирования содержания вторичных метаболитов (терпеноидов, фенольных соединений, алкалоидов) в дикорастущих продуцирующих их видах. В ряде исследований показано [17–20], что биотический и абиотический стресс выступает ключевым индуктором синтеза вторичных соединений, определяющих фармакологическую активность растений. Это открывает возможности для прогнозирования фитоценоотического оптимума накопления вторичных метаболитов, в том числе у лекарственных растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопряженный анализ CSR-стратегий и шкал Элленберга через PCA и нелинейную аппроксимацию позволил выявить ведущие факторы дифференциации сосновых лесов. Установлено, что плодородие почвы является линейным драйвером смены стратегий, в то время как увлажнение вы-

ступает как комплексный фактор, лимитирующий сообщества на обоих экстремумах градиента.

Выявлена высокая детерминированность стратегий факторами среды. Анализ главных компонент (PCA) показал, что 94,78% вариабельности эколого-ценотических стратегий и шкал Элленберга объясняются первыми двумя осями ординации. Это свидетельствует о жесткой экологической обусловленности функциональной структуры сосновых лесов: выбор видами определенной адаптивной стратегии (CSR) в данных сообществах практически полностью диктуется абиотическими условиями.

Установлена ведущая роль почвенного плодородия и кислотности. Основной вектор дифференциации сообществ (PC1) совпадает с градиентом содержания азота (N) и реакцией почвенной среды (R). Стратегии конкурентов (Cw) и рудералов (Rw) проявляют сильную положительную корреляцию с этими факторами ($r = 0,87-0,92$), концентрируясь на наиболее продуктивных участках. В противоположность им, стресс-толерантная стратегия (Sw) достигает максимума в олиготрофных условиях (r (Sw-N) = -0,91), что подтверждает статус сосны как абсолютного эдификатора в условиях минерального дефицита.

Световой режим может выступать как индикатор стресса. Выявленная тесная связь стресс-толерантности с освещенностью (r (Sw-L) = 0,92) указывает на то, что Sw-виды в исследуемых лесах не являются теневыносливыми «терпимцами», а представляют собой светолюбивых специалистов экстремальных местообитаний. Свет в данной системе выступает не как ресурс, за который ведется конкуренция, а как сопутствующий фактор на участках с разреженным древостоем, где конкуренция (C) подавлена дефицитом почвенных ресурсов.

Фактор увлажнения (M) формирует самостоятельный вектор, ортогональный оси плодородия. Относительно невысокие линейные корреляции M со стратегиями (от -0,50 до 0,57) при высоком качестве NMDS-ординации (Stress = 0,016) и выявленная U-образная связь со стратегией Sw доказывают, что увлажнение действует как комплексный ограничитель. Оно лимитирует развитие конкурентов как при дефи-

ците влаги (лишайниковые боры), так и при ее избытке (сфагновые боры), способствуя доминированию стресс-толерантов на обоих полюсах гидрологического градиента.

Использование NMDS с крайне низким показателем стресса подтвердило преимущество неметрических методов для совместного анализа экологических шкал и CSR-стратегий. Сочетание CSR-анализа с индикационными шкалами Элленберга является мощным инструментом для функциональной диагностики лесных экосистем, позволяя перейти от флористического описания к пониманию механизмов адаптации растительности к условиям среды.

SUMMARY

G. N. Buzuk
ECOLOGICAL DIFFERENTIATION
OF PINE FORESTS BASED
ON CONJUGATED
ANALYSIS OF CSR STRATEGIES
AND ELLENBERG ECOLOGICAL
INDICATOR SCALES

The aim of this study is to assess ecological differentiation of pine forests based on a conjugated analysis of CSR strategies and Ellenberg indicator scales.

Based on geobotanical description data a conjugated analysis of Ellenberg ecological indicator scales and Ramensky–Grime CSR strategies was made. Statistical processing was carried out in the MATLAB environment using Principal Component Analysis (PCA) and Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS). To assess the nature of relationships, linear (Pearson) and polynomial determination were compared.

It was established that community structure is determined by environmental factors by 94.78% (PCA). It was revealed that if nitrogen effect and acidity are linear, moisture and temperature factors exhibit significant nonlinearity (an increase in R^2 by 18%). NMDS (Stress = 0.016) demonstrated an advantage over linear methods in preserving ecological space topology under extreme moisture values.

It was proved that moisture acts as a non-linear “ecological filter” limiting the development of competitive species (C) and promoting the dominance of stress-tolerant species (S) on both poles of the hydrological gradient.

Keywords: pine forests, CSR strategies, Ellenberg indicator scales, NMDS, nonlinear analysis, ecological ordination.

ЛИТЕРАТУРА

1. Раменский, Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии / Л. Г. Раменский // Советская ботаника. – 1935. – № 4. – С. 15–41.
2. Grime, J. P. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties / J. P. Grime. – 2nd ed. – Chichester : John Wiley & Sons, 2001. – 417 p.
3. Grime, J. P. Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species / J. P. Grime, J. G. Hodgson, R. Hunt. – London : Unwin Hyman, 1988. – 742 p.
4. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa / H. Ellenberg, H. E. Weber, R. Düll [und andere.] // Scripta Geobotanica. – Vol. 18. – Göttingen : Goltze, 1991. – 248 p.
5. Смирнов, В. Э. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа / В. Э. Смирнов, Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Серия: Биологическая. – 2006. – Т. 111, № 2. – С. 36–47.
6. Ter Braak, C. J. F. A Theory of Gradient Analysis / C. J. F. Ter Braak, I. C. Prentice // Advances in ecological research. – 1988. – Vol. 18. – P. 271–317. – DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60183-X.
7. Василевич, В. И. Статистические методы в геоботанике / В. И. Василевич. – Ленинград : Наука, 1969. – 232 с.
8. McCune, B. Analysis of Ecological Communities / B. McCune, J. B. Grace. – Gleneden Beach, OR : MjM Software Design, 2002. – 300 p.
9. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide / S. Pierce, D. Negreiros, B. E. L. Cerabolini [et al.] // Functional ecology. – 2017. – Vol. 31, N 2. – P. 444–457. – DOI: 10.1111/1365-2435.12722.
10. Ловчий, Н. Ф. Кадастр типов сосновых лесов Белорусского Поозерья : монография / Н. Ф. Ловчий, А. В. Пучило, В. Д. Гуцевич. – Минск : Беларус. навука, 2009. – 194 с.
11. Aicher, S. A comparison of three ecological indicator value systems for reaction and temperature with on-site measured values / S. Aicher, A. Mankiewicz, G. Ostrowski // Report from the 5th Master Summer School “Biodiversity Monitoring”, Preda, Switzerland, 14–25 August 2023 / ed. J. Dengler. – Wädenswil : Institute of Natural

Resource Sciences. – P. 50–62.

12. Environmental modifiers of the relationship between water table depth and Ellenberg's indicator of soil moisture / C. Dwyer, J. Millett, R. J. Pakeman, L. Jones // Ecological indicators. – 2021. – Vol. 132. – Art. 108320. – DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.108320.

13. Schaffers, A. P. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements / A. P. Schaffers, K. V. Sýkora // Journal of vegetation science. – 2000. – Vol. 11, N 2. – P. 225–244. – DOI: 10.2307/3236802.

14. Бузук, Г. Н. Определение экологического пространства растительных сообществ методом идеального индикатора с помощью объединенных европейских экологических шкал Н. Ellenberg / Г. Н. Бузук // Вестник фармации. – 2023. – № 2. – С. 72–81. – DOI: 10.52540/2074-9457.2023.2.72.

15. Бузук, Г. Н. Комплексный способ расчета режимов экологических факторов среды (экологического пространства) растительных сообществ для амплитудных экологических шкал / Г. Н. Бузук // Вестник фармации. – 2021. – № 2. – С. 48–58. – DOI: 10.52540/2074-9457.2021.2.48.

16. Какие стратегии растений способствуют их доминированию в альпийских сообществах? / В. Г. Онипченко, К. В. Дудова, А. А. Ахметжанова [и др.] // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81, № 1. – С. 37–46.

17. Winkel-Shirley, B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress / B. Winkel-Shirley // Current opinion in plant biology. – 2002. – Vol. 5, N 3. – P. 218–223. – DOI: 10.1016/S1369-5266(02)00256-X.

18. Bhattacharyya, P. Medicinal Plants Metabolomics in Response to Abiotic Stresses / P. Bhattacharyya, A. Ghosh // Medicinal Plants: Their Response to Abiotic Stress / ed.: A. Husen, M. Iqbal. – Singapore : Springer Nature Singapore, 2023. – P. 109–125.

19. Gershenzon, J. Changes in the Levels of Plant Secondary Metabolites Under Water and Nutrient Stress / J. Gershenzon // Phytochemical Adaptations to Stress / ed.: B. N. Timmermann, C. Steelink, F. A. Loewus. – New York : Springer, 1984. – P. 273–320.

20. Plant secondary metabolite diversity reflects both phylogeny and ecological adaptation / S. Pierce, W. Y. Guo, B. E. L. Cerabolini [et al.] // bioRxiv. – 2021. – DOI: 10.1101/2021.10.26.465835.

REFERENCES

1. Ramenskii LG. On the fundamental principles, basic concepts and terms of industrial land typology, geobotany and ecology. Sovetskaya botanika. 1935;(4):15–41. (In Russ.)

2. Grime JP. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. 2nd ed. Chichester, UK: John Wiley & Sons; 2001. 417 p
3. Grime JP, Hodgson JG, Hunt R. Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species. London, UK: Unwin Hyman; 1988. 742 p
4. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica. Vol. 18. Göttingen, Deutschland: Goltze; 1991. 248 p. (German)
5. Smirnov VE, Khanina LG, Bobrovskii MV. Substantiation of the system of ecological-cenotic groups of plant species in the forest zone of European Russia based on ecological scales, geobotanical descriptions and statistical analysis. Biulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Seriya: Biologicheskaya. 2006;111(2):36–47. (In Russ.)
6. Ter Braak C J F, Prentice IC. A Theory of Gradient Analysis. Adv Ecol Res. 1988;18:271–317. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60183-X
7. Vasilevich VI. Statistical methods in geobotany. Leningrad, RF: Nauka; 1969. 232 s. (In Russ.)
8. McCune B, Grace JB. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach, OR : MjM Software Design; 2002. 300 p
9. Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL, Kattge J, Diaz S, Kleyer M, et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. Functional ecology. 2017;31(2):444–57. doi: 10.1111/1365-2435.12722
10. Lovchii NF, Puchilo AV, Gutsevich VD. Cadastre of pine forest types in the Belarusian Lake District: monografiya. Minsk, RB: Belarus navuka; 2009. 194 s. (In Russ.)
11. Aicher S, Mankiewicz A, Ostrowski G. A comparison of three ecological indicator value systems for reaction and temperature with on-site measured values. In: Dengler J, editor. Report from the 5th Master Summer School “Biodiversity Monitoring”, Preda, Switzerland, 14–25 August 2023. Wädenswil, Switzerland: Institute of Natural Resource Sciences. p. 50–62
12. Dwyer C, Millett J, Pakeman RJ, Jones L. Environmental modifiers of the relationship between water table depth and Ellenberg's indicator of soil moisture. Ecol Indic. 2021;132(Art 108320). doi: 10.1016/j.ecolind.2021.108320
13. Schaffers AP, Sýkora KV. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. J Veg Sci. 2000;11(2):225–44. doi: 10.2307/3236802
14. Buzuk GN. Determination of the ecological space of plant communities by the ideal indicator method using the combined European ecological scales H. Ellenberg. Vestnik farmatsii. 2023;(2):72–81. doi: 10.52540/2074-9457.2023.2.72. (In Russ.)
15. Buzuk GN. A comprehensive method for calculating the modes of ecological factors of the environment (ecological space) of plant communities for amplitude ecological scales. Vestnik farmatsii. 2021;(2):48–58. doi: 10.52540/2074-9457.2021.2.48. (In Russ.)
16. Onipchenko VG, Dudova KV, Akhmetzhanova AA, Khomutovskii MI, Dzhatdueva TM, Tekeev DK, i dr. What plant strategies contribute to their dominance in alpine communities? Zhurnal obshchei biologii. 2020;81(1):37–46. (In Russ.)
17. Winkel-Shirley B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. Curr Opin Plant Biol. 2002;5(3):218–23. doi: 10.1016/s1369-5266(02)00256-x
18. Bhattacharyya P, Ghosh A. Medicinal Plants Metabolomics in Response to Abiotic Stresses. In: Husen A, Iqbal M, editors. Medicinal Plants: Their Response to Abiotic Stress. Singapore: Springer Nature Singapore; 2023. p. 109–25
19. Gershenzon J. Changes in the Levels of Plant Secondary Metabolites Under Water and Nutrient Stress. In: Timmermann BN, Steelink C, Loewus FA, editors. Phytochemical Adaptations to Stress. New York, USA: Springer; 1984. p. 273–320
20. Pierce S, Guo WY, Cerabolini BEL, Negreiros D, Faoro F, Magoga G, et al. Plant secondary metabolite diversity reflects both phylogeny and ecological adaptation. bioRxiv. 2021. doi: 10.1101/2021.10.26.465835

Адрес для корреспонденции:

г. Витебск, Республика Беларусь,
тел. +375-29-715-08-38,
e-mail: buzukg@mail.ru,
профессор, доктор фармацевтических наук,
Бузук Г. Н.

Поступила 25.03.2026 г.