

=====МАТЕРИАЛЫ ВТОРОЙ НАЦИОНАЛЬНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ=====  
=====«МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ»=====

УДК: 574.38

## Динамика распределения экологических ниш в сообществах лесных растений при сукцессии

©2012 Комаров А.С. \*, Зубкова Е.В. \*\*

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,  
Пушино, Московская область, 142290, Россия*

**Аннотация.** Рассматривается задача моделирования динамики распределений экологических ниш растений. Ряд предположений, высказанных ранее на основе общих теоретических соображений, был проанализирован на основе обработки большого числа геоботанических описаний, собранных в зонах средней тайги, южной тайги и смешанных лесов. Использовалась специализированная программная система обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам растений. Показаны разные реакции сообществ растений на изменение богатства почвы и влажности почвы в процессе экологической сукцессии. Результаты могут быть использованы при разработке моделей динамики лесного напочвенного покрова.

**Ключевые слова:** экологические шкалы, моделирование, экологические факторы, увлажнение почвы, богатство почвы, GAMS, ширина ниши, стенобионты, эврибионты.

### ВВЕДЕНИЕ

В последнее десятилетие в экологии возникли новые задачи, стимулированные развитием математических моделей и информационных методов. К таким задачам следует отнести оценку пригодности местообитаний (habitat suitability) для видов растений и животных [1]. Эта задача решается вычислением с помощью моделей диапазонов факторов среды, в которых вид может существовать, с последующей визуализацией таких местообитаний на карте средствами геоинформационных систем (ГИС). Оценка комплекса условий абиотических факторов конкретной территории сейчас легко осуществить по дистанционным измерениям с использованием ГИС, изменения факторов определяются математическими моделями, такими как модели изменений климата, рассчитанными полями загрязнений, либо рассчитанными изменениями гидрологического режима территорий.

Однако реакцию видов на изменение факторов в общем случае описать не так просто. Обычно все рассуждения о пригодности местообитаний происходят с привлечением понятия экологической ниши [2]. Г. Хатчинсон рассматривал каждую физическую, химическую, биотическую компоненты среды как некий градиент, вдоль которого у каждого организма есть свое значение оптимума и пессимума, таким образом, ниша может быть представлена как  $n$ -мерный гиперобъем, охватывающий полный диапазон условий, при котором организм может успешно воспроизводить себя. Варьирование видового состава растительности вдоль градиента среды является

---

\* as\_komarov@rambler.ru

\*\* elenazubkova@rambler.ru

результатом различий требований видов к местообитаниям. Однако нахождение экологической ниши в конкретном количественном выражении, необходимом для построения карт пригодности местообитаний, всегда является непростой задачей, при решении которой проявляется зачастую большая изобретательность. Часто такие оценки построены на сложных теоретических понятиях, компенсирующих отсутствие прямых наблюдений.

## 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ

Наиболее известными теоретическими предположениями, по-видимому, являются следующие: Ю. Одум [3] высказал предположение, что сообщества растений на первых сукцессионных стадиях состоят из растений, обладающих широкими экологическими нишами. В работе [4] авторами было предположено, что доминантные виды имеют большую ширину ниши, чем остальные. Ими также было показано, что ширина ниши убывает при возрастании количества видов, и тогда это является следствием увеличения конкуренции. Это было позднее косвенно подтверждено в работе [5], в которой авторы показали, что ниши становятся более узкими при, в некотором смысле, оптимальном сложении сообщества. В этой работе мы так или иначе покажем, используя конкретные экспериментальные данные, что в действительности происходит с экологическими нишами растений при развитии сообщества.

Рассмотрим еще один из примеров теоретических рассуждений, послуживших, впрочем, построению на их основе математических моделей [6]. В западной литературе известны представления о видах-генералистах (менее специализированных видах с широкими пределами толерантности по факторам) и специалистах (более специализированных видах с узкими экологическими нишами) [6,7]. В отечественных исследованиях к этим явлениям применяются термины стенобионты – виды с узкими диапазонами условий жизни по конкретному фактору среды, и эврибионты – виды с относительно широкими диапазонами условий жизни по рассматриваемому фактору среды обитания. В дальнейшем мы будем пользоваться этими терминами. Необходимо отметить, что Л.А. Жуковой и др. [8,9] была предложена и применена на большом фактическом материале методика более детального разделения видов на категории стено-эврибионтности с последующим анализом биологической составляющей этого явления. В зарубежной литературе в настоящее время этой теме посвящен значительный круг теоретических и практических исследований. Так, среди эврибионтов предлагается выделять разные категории видов [10]: 1) виды, состоящие из ценопопуляций особей с разными генотипами стенобионтов, которые могут проявиться при смене условий среды, например, в разных частях ареала; 2) виды, у которых ценопопуляции особей имеют генотипы, обладающие способностью реализовывать различные фенотипы в зависимости от условий среды (фенотипическая пластичность); 3) виды с более широким диапазоном благоприятных для жизни условий по фактору, чем это проявляется в изучаемой области изменений среды.

Физиологически обусловленная пластичность, позволяющая эврибионтам быть толерантными к различным условиям среды, увеличивает их энергетические затраты [11,12]. Тогда при оптимальных условиях стенобионты должны превосходить эврибионтов в смысле большего прироста численности. Однако, если среда переменчива, либо непредсказуема, то затраты на дополнительную приспособленность эврибионтов могут оцениваться как «малые» по сравнению с преимуществами, получаемыми при физиологической или фенотипической пластичности, и в этой ситуации эврибионты оказываются в выигрыше [13,14]. Можно предположить, что эврибионт имеет преимущество по выживанию перед стенобионтом в таких условиях среды, когда они не оптимальны для стенобионта, а широта реакции эврибионта в состоянии их скомпенсировать. При этом эврибионты по сравнению со стенобионтами более длительно (в пределах их толерантности) могут вносить свой вклад в сообщество

при меняющихся условиях среды. В этой ситуации состав эврибионтов в сообществе не должен меняться так сильно, как состав стенобионтов.

Приведенные выше соображения позволяют предположить, что эврибионты обладают относительно меньшей скоростью роста, чем стенобионты при оптимальных условиях, но при этом их скорость роста меньше меняется при отклонениях условий среды от оптимальных [15].

Математическое моделирование и предыдущие теоретические и экспериментальные работы показывают, что эврибионты выживают в флуктуирующих средах, в то время как стенобионты успешны в постоянных или медленно меняющихся средах [16,17].

## 2. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Для разработки более содержательной модели динамики сообщества лесных растений, составляющих собой лесной напочвенный покров, мы сопоставим эти теоретические выводы с экспериментальными данными, полученными с помощью диапазонных экологических шкал растений [18]. Ранее в работе [19] рассмотрено применение шкал Д.Н. Цыганова для нескольких массивов геоботанических описаний (ГБО) в различных частях Европейской России для местообитаний, представляющих собой последовательные ряды лесных сукцессионных стадий. В работе приведено детальное описание экспериментальных данных, представляющих собой большие совокупности геоботанических описаний, сделанных разными авторами: 1) в лесах Печоро-Илычского заповедника [20], 2) в лесах Костромской области [21], 3) в Неруссо-Деснянском полесье Брянской области (заповедник «Брянский лес») [22,23]. Было взято авторское выделение сукцессионных стадий (табл. 1). В скобках даны соответствующие латинские названия по классификации Л.Б. Заугольной и О.В. Морозовой, предложенной для лесов Европейской части России [24].

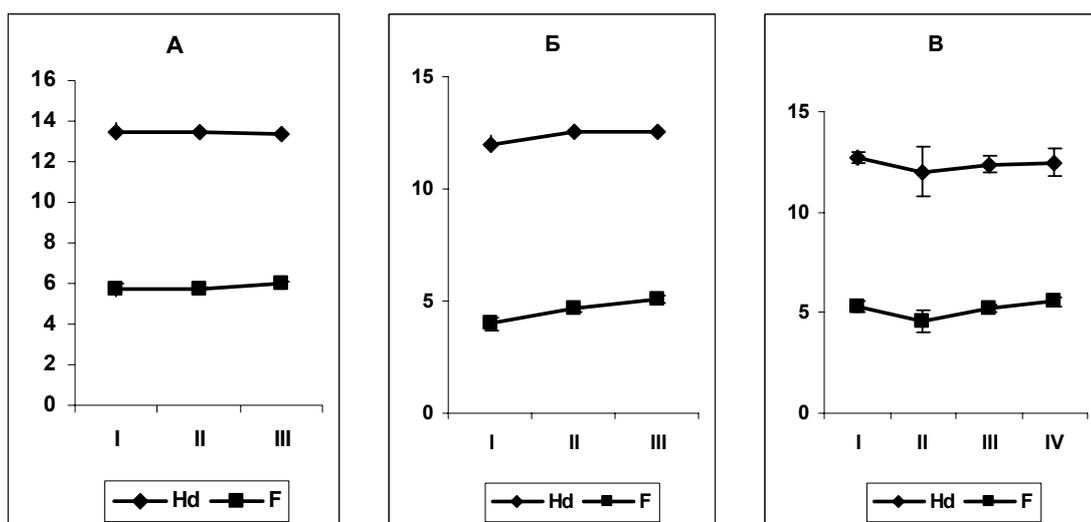
**Таблица 1.** Материалы исследования

СТАДИЯ	ТЕРРИТОРИЯ, РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО	ГБО (шт.)
<b>А</b>	<b>Печоро-Илычский заповедник</b>	
I	Пихто-ельники с кедром чернично-зеленомошные ( <i>Abieta fruticoso-hylocomiosa</i> )	26
II	Пихто-ельники с кедром бореально-мелкотравные ( <i>Abieta parviherboso-hylocomiosa</i> )	79
III	Пихто-ельники с кедром высокотравные приручьевые ( <i>Abieta magnoherboso-hylocomiosa</i> )	98
<b>Б</b>	<b>Костромская область</b>	
I	Сосняки зеленомошные ( <i>Pineta sylvestris fruticoso-hylocomiosa</i> )	63
II	Ельники бореально-мелкотравно-кустарничковые ( <i>Piceeta parviherboso-hylocomiosa</i> )	159
III	Ельники (и пихто-ельники) с липой неморально-бореально-высокотравные ( <i>Piceeta nemoralo-mangoherbosa</i> )	172
<b>В</b>	<b>Брянская область, заповедник «Брянский лес»</b>	
I	Сосняк зеленомошный ( <i>Pineta sylvestris hylocomioso-cladinosa</i> )	31
II	Сосняк бруснично-зеленомошный с дубом и чернично-зеленомошный с дубом ( <i>Pineta sylvestris fruticoso-hylocomiosa</i> )	8

III	Березово-дубово-елово-сосновый лес с подростом липы, клена и подлеском лещины ( <i>Pineta sylvestris parviherboso-hylocomiosa</i> )	15
IV	Полидоминантный хвойно-широколиственный лес с дубом ( <i>Piceeta composita (borealo-nemoralis)</i> )	11

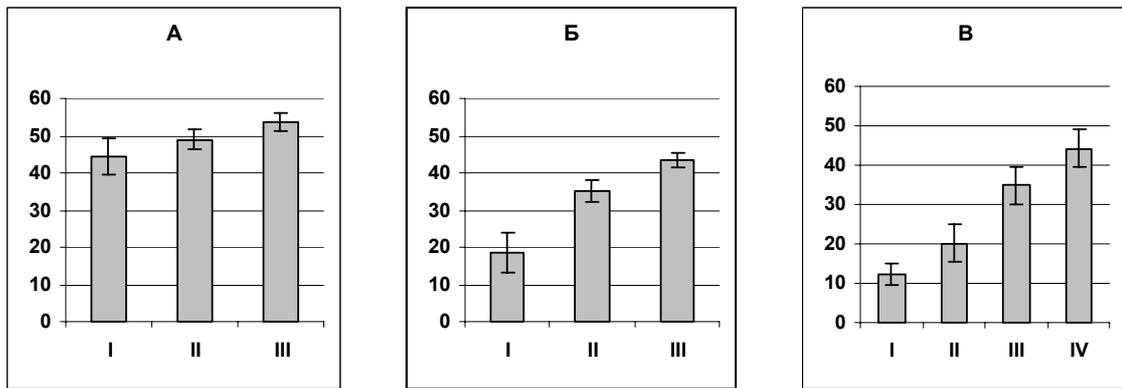
По ширине диапазона на шкале фактора виды ГБО были поделены на две группы: стенобионтов и эврибионтов. Так как шкала увлажнения почв (Hd) Д.Н. Цыганова [18] описывает изменение фактора 23 баллами, то было принято к стенобионтным отнести виды с шириной диапазона не более 7 баллов; ширина шкалы богатства почв азотом (Nt) – 11 баллов, следовательно, стенобионтными (с узким диапазоном) было принято считать виды с шириной диапазона от 1 до 5. Предложенное деление условно, но, как показали предварительные исследования, в том числе и в работе [25], оно позволяет выявить и количественно показать некоторые закономерности в изменении видового состава изученных сообществ в ходе сукцессии. В работе с большими массивами данных была использована программа EcoScaleWin [26,27], позволившая существенно ускорить составление списков видов с балловыми характеристиками и получить сводную информацию об экологических условиях изучаемых участков.

В результате анализа экспериментальных данных было найдено, что показатель увлажнения почв, оцененный с использованием шкал по свойствам видов растений для всех местообитаний, оказывается постоянным и по шкалам Д.Н. Цыганова, и по шкалам Г. Элленберга [28] (рис. 1).



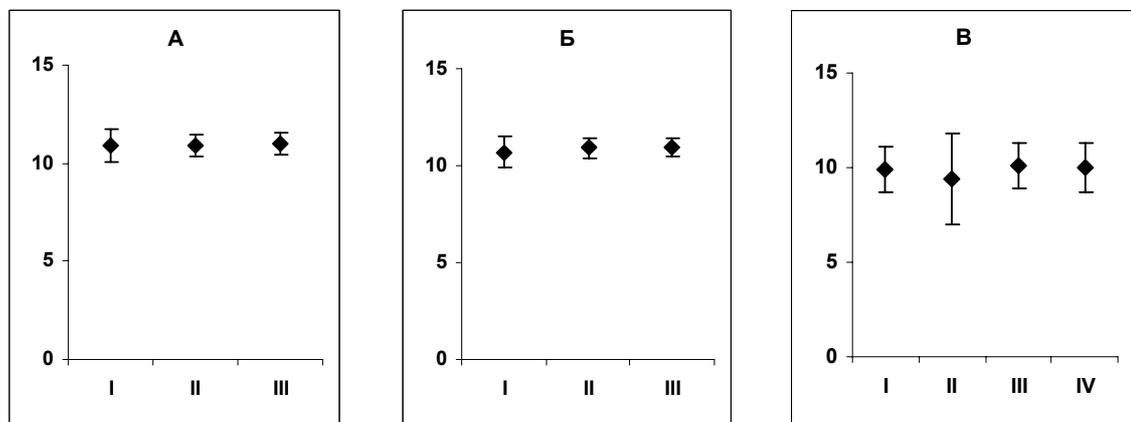
**Рис. 1.** Оценка экотопов по шкале Д.Н. Цыганова (Hd) и Г. Элленберга (F) по фактору увлажнения почв в ГБО на разных стадиях сукцессии: А – Печоро-Илычский заповедник, Б – Костромская область, В – заповедник Брянский лес.; по горизонтальной оси – стадии сукцессии, по вертикальной – баллы шкал влажности почв. На рисунке для каждой стадии, так же как и на всех последующих рисунках, приведено значение ошибки среднего. Иногда ошибки малы и не отражаются на графиках.

При этом доля стенобионтов, оцененная для каждого геоботанического описания, монотонно возрастает, увеличиваясь от первой к последней стадии в несколько раз (рис. 2).



**Рис. 2.** Процент видов стенобионтов по фактору увлажнения почв Д.Н. Цыганова (Hd) на разных стадиях сукцессии: А – Печоро-Ильчский заповедник, Б – Костромская область, В – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси – стадии сукцессии, по вертикальной – процент стенобионтных видов в сообществе на данной стадии сукцессии.

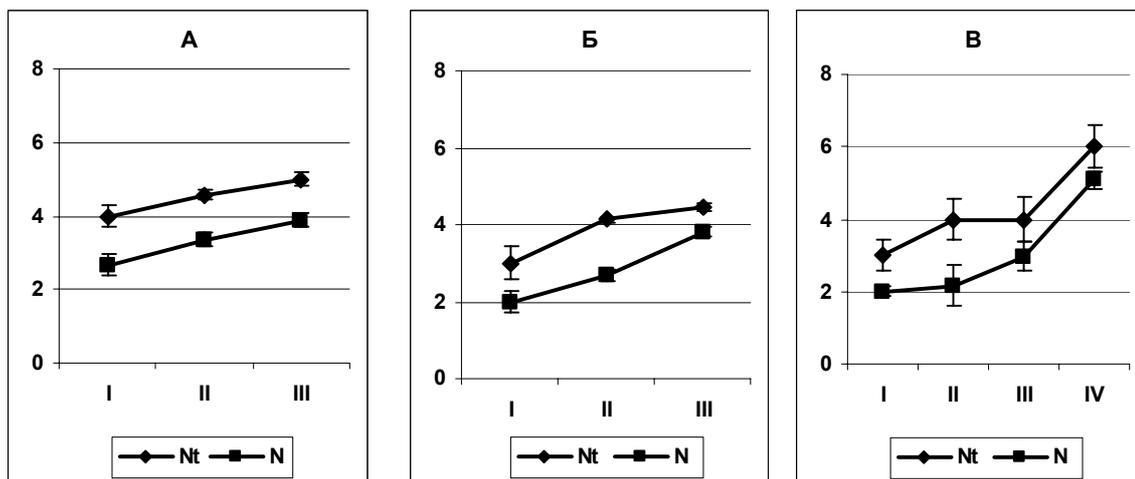
Интересно определить, как располагаются в полном диапазоне фактора появляющиеся новые виды. Это можно сделать следующим образом: у каждого из видов, которых мы относим к стенобионтам, есть минимальная (левая) и максимальная (правая) граница его балльного диапазона. Предполагая, что диапазон узок, его относительное расположение можно охарактеризовать, например, положением левой границы. Изменение по стадиям средней левой границы может быть интерпретировано следующим образом: если ее значение увеличивается, то вновь заселившиеся виды появляются в местообитаниях с увеличившимся значением фактора, если левая граница не меняется, то виды заселяются равномерно по всему диапазону условий. В случае показателя увлажнения почв левая граница остается практически постоянной для всех изученных стадий сукцессии во всех районах, где проводились исследования (рис. 3).



**Рис. 3.** Левая граница стенобионтных видов растений по фактору увлажнения почв (Hd) в ГБО на разных стадиях сукцессии: А – Печоро-Ильчский заповедник, Б – Костромская область, В – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси – стадии сукцессии, по вертикальной – баллы шкалы влажности почв.

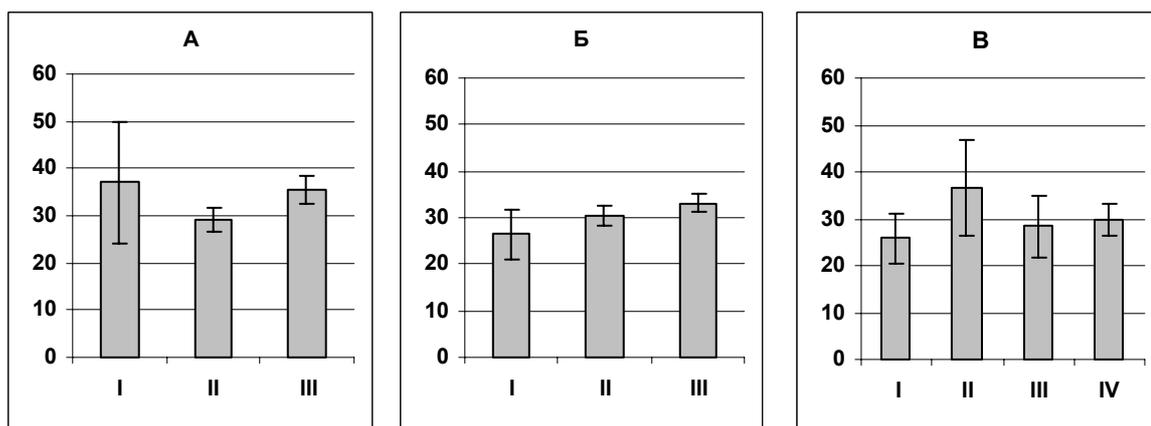
Тот факт, что показатель увлажнения почв по стадиям остается постоянным, а число стенобионтов растет, может говорить об увеличении количества экологических ниш от начальной сукцессионной стадии к конечной, вследствие, например, возрастания мозаичности местообитания.

Рассмотрим теперь оценку последовательности местообитаний по фактору богатства почв. От начальной до конечной из рассмотренных стадий сукцессии по шкалам Д.Н. Цыганова (Nt) и Г. Элленберга (N) (рис. 4) показатель богатства почв растет.



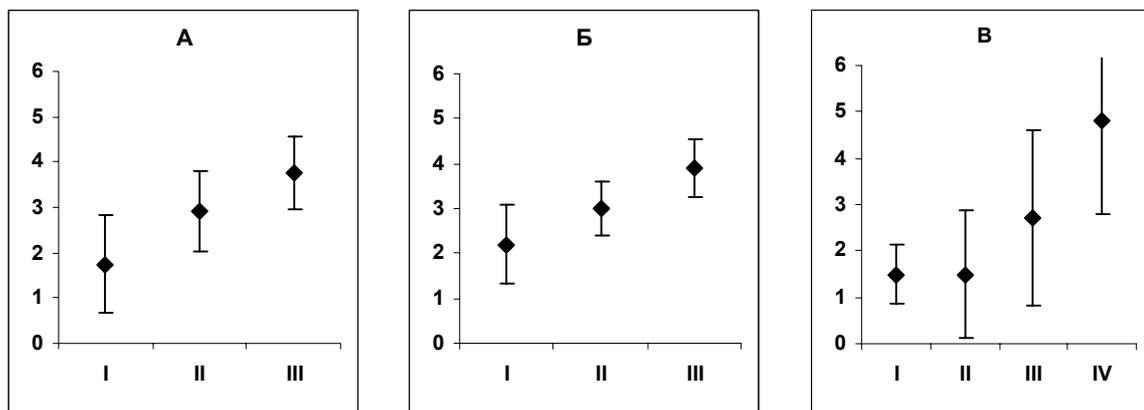
**Рис. 4.** Оценка экотопов по шкале Д.Н Цыганова (Nt) богатства почв азотом и Г. Элленберга (N) богатства почв минеральным азотом в ГБО на разных стадиях сукцессии: А – Печоро-Ильчский заповедник, Б – Костромская область, В – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси – стадии сукцессии, по вертикальной – баллы шкал богатства почв.

Однако число стенобионтов на разных стадиях в отличие от описанных ранее изменений по фактору влажности почв статистически не отличается ( $t$ - критерий с доверительной вероятностью  $> 0.95$ ) (рис. 5).



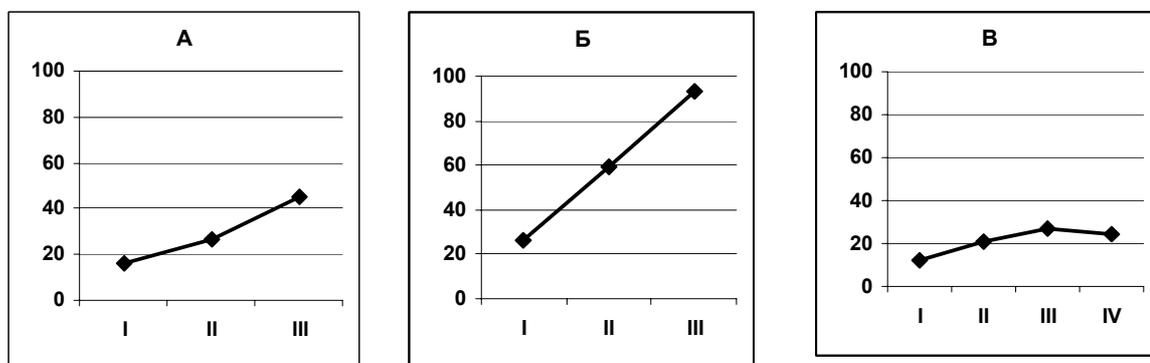
**Рис. 5.** Процент стенобионтных видов растений по фактору богатства почв азотом (Nt) в ГБО на разных стадиях сукцессии: А – Печоро-Ильчский заповедник, Б – Костромская область, В – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси – стадии сукцессии, по вертикальной – процент стенобионтных видов в сообществе на данной стадии сукцессии.

Вместе с тем, в сукцессионном ряду происходит смещение средних значений левой границы балльных диапазонов стенобионтных видов в сторону более богатых почв (рис. 6).



**Рис. 6.** Левая граница стенобионтных видов растений по фактору богатства почв азотом (Nt) в ГБО на разных стадиях сукцессии: А – Печоро-Илычский заповедник, Б – Костромская область, В – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси – стадии сукцессии, по вертикальной – баллы шкалы богатства почв азотом.

Это показывает, что картина соотношения стенобионтов и эврибионтов по фактору богатства почв азотом, в отличие от такого соотношения по фактору увлажнения почв, совершенно другая – стенобионты относительно более бедных местообитаний при развитии почвы и обогащении ее элементами питания уступают место другим видам, более приспособленным к богатым местообитаниям. Доля стенобионтов по фактору богатства почв азотом в геоботанических описаниях каждой из стадий сукцессии варьирует в значительных пределах, но при расчете средних показателей по каждому объекту закономерного изменения от стадии к стадии в целом не наблюдается, хотя суммарное число видов стенобионтов увеличивается (рис. 7); исключением из рассмотренных объектов являются сообщества в Брянском заповеднике. Наблюдаемое здесь снижение числа стенобионтных видов может быть следствием недостаточности геоботанических данных.



**Рис. 7.** Число стенобионтных видов растений по фактору богатства почв азотом (Nt) на разных стадиях сукцессии: А – Печоро-Илычский заповедник, Б – Костромская область, В – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси – стадии сукцессии, по вертикальной – количество стенобионтных видов растений по фактору богатства почв азотом.

Как же можно объяснить такую динамику параметров? По нашему мнению, увеличение доли стенобионтов по влажности почвы от первой к последней из рассмотренных стадий сукцессии может происходить вследствие двух взаимосвязанных процессов: 1) выпадения из сообществ видов эврибионтных по фактору влажности почвы, приспособленных к бедным по азоту условиям (такие виды имеют невысокую конкурентоспособность в сравнении с поселяющимися на избытке питательных веществ быстрорастущими видами более богатых мест обитания) и 2) прихода стенобионтных по фактору увлажнения почв новых видов, более приспособленных к богатым местообитаниям. Отсутствие у вновь поселяющихся

лесных видов приспособленности к широкому изменению фактора влажности может быть легко объяснено. Это может быть результатом отсутствия в таких сообществах отбора на выживание по этому параметру, вследствие относительно стабильных условий среды, возникающих вследствие депонирования влаги пологом ярусной растительности с большим количеством лиственных, активно транспирирующих пород, а также развитого слоя подстилки и гумусового горизонта, обеспечивающих вместе стационарные условия по влажности без резких колебаний, как это неизбежно происходит на бедных почвах при отсутствии сомкнутого многоярусного полога. Таким образом, процесс внедрения новых видов нелинейно зависит от сочетания факторов. Наблюдаемые тенденции биологически объяснимы и не противоречат общим теоретическим предположениям.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный нами простой анализ экспериментальных данных показывает ряд особенностей динамики распределения экологических ниш при развитии сообщества растений. Полученные результаты показывают, что предположение Ю. Одума, в общем подтвердившись, оказывается при анализе конкретных данных более сложным. Изменение разных факторов может вызывать разную реакцию сообщества. Более того, совместное изменение факторов может вызывать нелинейную реакцию видов с разными экологическими нишами. В общем, подтверждаются экспериментально и при этом становятся более убедительными и предположения других авторов о том, что при развитии сообществ растений число стенобионтных видов возрастает. Интересно отметить, что к этому же результату пришли Ю. Хейкинен и Р. Мякипя [29], которые обнаружили большее число стенобионтов на более богатых лесных почвах, используя технику статистических вычислений с интенсивным использованием компьютеров (бутстреп) и обобщенные линейные аддитивные модели (GAMS).

Результаты нашей работы важны для следующих задач моделирования сложных лесных экосистем:

1. Моделирование экологических ниш растений и их распределения в сообществе является необходимым инструментом для разработки моделей пригодности местообитаний [1,30,31]. Эти модели позволяют прогнозировать распространение и обилие видов при изменении факторов. Изменения некоторых из этих факторов могут быть рассчитаны количественно по моделям лесных экосистем [32]. Изменения биоразнообразия в лесных сообществах происходят и при естественном развитии экосистем, и они также могут быть количественно описаны с использованием моделей [33]. Наши результаты позволяют детализировать эти прогнозы на основе анализа изменений распределений видов с разной реакцией на изменения среды.

2. В моделировании лесных экосистем в настоящее время одной из самых востребованных задач является моделирование живого напочвенного покрова, состоящего из большого числа видов растений с разной реакцией на изменения среды. Наши результаты показывают наиболее общие тенденции реакции сообщества растений в целом на воздействие разных факторов. На большом экспериментальном материале они демонстрируют, что реакции сообществ на изменения разных факторов различны, но универсальны и одинаково проявляются в разных климатических зонах. Это должно быть учтено при разработке детальных моделей динамики живого напочвенного покрова.

Авторы выражают благодарность проф. Л.А. Жуковой за дискуссии по теме, Т.И. Грохлиной за возможность обрабатывать данные программой EcoScaleWin; О.И. Евстигнееву, М.В. Бобровскому, Л.Г. Ханиной, В.Э. Смирнову и Е.М. Глухой за консультации и помощь в отборе геоботанических описаний.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Guisan H.A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 2000. V. 135. № 2-3. P. 147–186.
2. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1948. V. 50. P. 211–246.
3. Odum E.P. The strategy of ecosystem development. *Science*. 1969. V. 164. P. 262–270.
4. McNauhghton S.J., Wolf L.L. Dominance and the niche in ecological systems. *Science*. 1970. V. 167. № 3915. P. 131–139.
5. Lawesson J.E., Oksanen J. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *Journal of Vegetation Science*. 2002. V. 13. P. 279–290.
6. Richmond C.E., Breitburg D.L., Rose K.A. The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecological Modelling*. 2005. V. 188. P. 279–295.
7. Kassen R. The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *J. Evol. Biol.* 2002. V. 15. P. 173–190.
8. Жукова Л.А. Методология и методика определения экологической валентности, стено-эврибионтности видов растений. В: *Методы популяционной биологии: сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара*. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 75–76.
9. Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. *Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений*. Йошкар-Ола, 2010. 368 с.
10. McPeck M.A. Trade-offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. *Am. Nat.* 1996. V. 148. P. S124–S138.
11. DeWitt T.J., Sih A., Wilson D.S. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 1998. V. 13. P. 77–81.
12. van Kleunen. M., Fischer M., Schmid B. Costs of plasticity in foraging characteristics of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Evolution*. 2000. V. 54. P. 1947–1955.
13. Parsons P.A. The energetic cost of stress. Can biodiversity be preserved? *Biodiv. Lett.* 1994. V. 2. P. 11–15.
14. Rutherford M.C., O’Callaghan M., Hurford J.L., Powrie L.W., Schulze R.E., Kunz R.P., Davis G.W., Hoffman M.T., Mack F. Realized niche spaces and functional types: a framework for prediction of compositional change. *J. Biogeogr.* 1995. V. 22. P. 523–531.
15. Egas M., Dieckmann U., Sabelis M.W. Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists: the role of trade-off structure. *Am. Nat.* 2004. V. 163. P. 518–531.
16. Bowers M.A., Harri L.C. A large-scale metapopulation model of interspecific competition and environmental change. *Ecol. Modell.* 1994. V. 72. P. 251–273.
17. Gilchrist G.W. Specialists and generalists in changing environments. I. Fitness landscapes of thermal sensitivity. *Am. Nat.* 1995. V. 146. P. 252–270.
18. Цыганов Д.Н. *Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов*. М.: Наука, 1983. 196 с.
19. Зубкова Е.В. Изменения соотношения реализованных экологических ниш растений в сообществах при сукцессии. *Известия Самарского научного центра РАН*. 2009. Т. 11. № 7(11). С. 1634–1639.
20. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Биоразнообразие и сукцессионный статус темнохвойных лесов Шежимопечорского и Большепорожного ботанико-географических районов Печоро-Илычского заповедника. *Труды Печоро-Илычского заповедника*. Сыктывкар, 2007. Вып. 15. С. 28–47.
21. Луговая Д.Л. *Роль экотопических и антропогенных факторов в формировании видового и структурного разнообразия южнотаежных лесов (восток Костромской области)*: автореф. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М., 2008. 26 с.

22. Евстигнеев О.И. Характеристика флористического и ценотического разнообразия Неруссо–Деснянского полесья. В: *Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России*. Под ред. Заугольной Л.Б. М.: Научный мир, 2000. С. 127–128.
23. Евстигнеев О.И. Сукцессионные процессы в растительном покрове задровых местностей (на примере заповедника «Брянский лес» и окружающих территорий). В: *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность*. Кн. 2. Под ред. Смирновой О.В. М.: Наука, 2004. С. 245–260.
24. Заугольная Л.Б., Морозова О.В. *Ценофонд лесов Европейской части России*. URL: [http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/type\\_forest3.html](http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/type_forest3.html) (дата обращения: 20.11.2011).
25. Зубкова Е.В. О некоторых особенностях диапазонных экологических шкал растений Цыганова Д.Н. *Известия Самарского научного центра РАН*. 2011. Т. 13. № 5. С. 48–53.
26. Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам. В: *Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы II Всероссийской научной конференции*. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 87–89.
27. Зубкова Е.В. Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А. *Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: учебное пособие*. Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. 96 с.
28. Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulsen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Göttingen: Verlag Erich Goltze KG, 1991. V. 18. 248 p. (Scripta Geobotanica).
29. Heikkinen Ju., Makipaa R. Testing hypotheses on shape and distribution of ecological response curves. *Ecological Modelling*. 2010. V. 221. P. 388–399.
30. Araújo M. & Guisan A. Six (or so) research priorities for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*. 2006. V. 33. P. 1677–1688.
31. Austin M.P., Belbin L., Meyers J.A., Doherty M.D., Luoto M. Evaluation of statistical models used for predicting plant species distributions: Role of artificial data and theory. *Ecological Modelling*. 2006. V. 199. 197–216.
32. Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E., Zoubkova E. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling*. 2003. V. 170. № 2–3. P. 373–392.
33. Khanina L., Bobrovsky M., Komarov A., Mikhajlov A. Modeling dynamics of forest ground vegetation diversity under different forest management regimes. *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 248. № 1–2. P. 80–94.

Материал поступил в редакцию 25.11.2011, опубликован 24.02.2012.