

Функциональная классификация растений методами многомерной статистики

В.Э. Смирнов*

*Институт математических проблем биологии РАН
Россия, 142290, г. Пущино, Московская обл.*

Аннотация. Функциональный тип растений определяется как группа видов растений, сходных по некоторому набору функциональных свойств и по отношению к определенным средовым факторам, без учета филогенетической связи между этими видами. В отечественной геоботанике традиционна и хорошо известна концепция эколого-ценотических групп видов растений, которые можно рассматривать как частный случай функциональных типов. В статье дается обзор наиболее известных и перспективных методов выделения функциональных типов растений и описывается собственная методика анализа данных по растительности, объединяющая экспертные знания и многомерные статистические методы в единую процедуру для нахождения и уточнения состава эколого-ценотических групп видов, заданных *a priori*.

Ключевые слова: многомерный анализ экологических данных, функциональные типы растений, эколого-ценотические группы видов

1. Введение

Задачи выделения групп (типов) растений, так или иначе связанных с их функциональной ролью в экосистеме, имеют давнюю историю в экологии (обзор в [1]). Функциональный тип растений (ФТР) определяется чаще всего (см., например, [2]) как группа растений, образованная без учета их филогенетических связей, но с учетом сходства свойств видов и/или сходства их отношений к определенным внешним условиям, например, абиотическим факторам среды или степени нарушенности местообитаний. При этом различают функциональные группы отклика (functional response groups) и функциональные группы эффекта (functional effect groups) [3]. Для формирования первых важен отклик видов на изменение экосистемных параметров, а для формирования вторых важна степень воздействия видов на экосистему (например, через продукцию биомассы или скорость разложения опада).

В большинстве случаев, однако, трудно разграничить отклик видов от их воздействия. Например, выпас зависит от структуры растительности и в то же время селективно удаляет биомассу – соответственно, можно разделить виды на ФТР по такому критерию, как влияние на интенсивность выпаса (некоторые растения поедаются лучше, некоторые – хуже), но сам выпас приводит к изменениям в растительном покрове (увеличивается «вес» ФТР, состоящих из видов, более устойчивых к поеданию животными). Кроме того, хотя растения, принадлежащие к разным ФТР, действительно могут играть разную роль в экосистемах, именно отклик видов на средовую вариацию, а не их экосистемные функции, формирует основу для большинства функциональных классификаций.

В отечественной геоботанике популярна концепция эколого-ценотических групп (ЭЦГ), которые более всего соответствует функциональным группам отклика,

* vsmirnov@issp.psn.ru

поскольку ЭЦГ видов формируются по принципу сходства экологических и ценологических условий, в которых они произрастают (см. раздел 3).

Функциональные группы видов служат для обобщенного, генерализованного описания растительности, что делает их крайне удобным инструментом, прежде всего, при моделировании динамики экосистем с учетом воздействий разного рода. Так, например, они используются при построении моделей, связанных с воздействием пожаров на растительный покров [4–7], при моделировании динамики ландшафтной структуры [8], островных экосистем [9], эффектов вырубок леса [10], моделировании различных режимов землепользования [7, 11], лесопользования [12], выпаса [13] и др. Также функциональные группы используются для оценки различных аспектов биоразнообразия – инвазии нежелательных видов [14], моделировании оценки влияния опада на биоразнообразии [9, 15] и др.

Основная проблема в применении концепции ФТР заключается в отборе свойств растений, релевантных для выделения определенных ФТР, и в выборе подходящих методов для проведения функциональной классификации.

Опубликованные подходы к функциональному описанию растительности включают как дедуктивные методы, когда функциональные группы определяются в соответствии с личным опытом исследователя и аутоэкологической информацией (например, [16, 17]), так и индуктивные, количественно анализирующие полевые данные или результаты полевых экспериментов.

Индуктивные подходы могут быть, в свою очередь, разделены на неконтролируемые (unsupervised) классификации (приводящие к эмерджентным группам *sensu* [18]), получаемые кластеризацией матрицы «виды-функциональные свойства», и контролируемые (supervised) классификации, в основе которых лежат функциональные свойства или группы свойств, которые в наибольшей степени объясняют отклик видов на средовую вариацию. Результат неконтролируемой классификации, как правило, сильно зависит от входных данных, поэтому может заметно измениться при добавлении новых видов или видовых свойств [19]. Хотя в последующем анализе эмерджентные группы могут обнаружить корреляцию со средовыми градиентами (например, [20, 21]), такие классификации остаются неконтролируемыми в том смысле, что изначально игнорируют отклик видов на средовые градиенты. Это приводит к получению функциональных групп меньшей предсказательной ценности. Контролируемые классификации лишены этого недостатка, поскольку учитывают отклик видов на средовую вариацию, но при их проведении возникают иные трудности, прежде всего методического характера.

В этой статье мы кратко рассмотрим наиболее известные подходы к выделению ФТР на основе количественного анализа, а также опишем собственный алгоритм разделения видов на ЭЦГ.

2. Обзор методов функциональной классификации растений

На рис. 1 представлен пример данных, обычно используемых при выделении ФТР. Сообщества описываются видовым составом и видовыми обилиями, а каждый вид представлен набором функциональных свойств. Для анализа данные организуются в матрицы: матрица **B** для видовых свойств и матрица **W** для видовых обилий. Третья матрица **E** содержит измерения средовых факторов.

Можно рассматривать поиск ФТР как рекурсивный процесс, вовлекающий в единый анализ перечисленные матрицы и состоящий из трех основных этапов.

1. Выбор некоторого набора видовых свойств, экологическая значимость которых известна или предполагается. Если выбранные свойства константны для вида (т.е. не принимается во внимание внутривидовая изменчивость), то выбор осуществляется, как правило, на основе существующих (глобальных или региональных) баз данных по

видовым свойствам (например, база видовых свойств LE DA для флоры северо-западной Европы, доступная по адресу <http://www.leda-traitbase.org>, или база данных «Флора сосудистых растений Центральной России», доступная по адресу <http://www.jcbi.ru/ecol/index.shtml>). Полученные при этом ФТР будут группами видов. В ином случае можно рассматривать свойства локальных популяций видов и выделять ФТР для этих локальных видовых популяций.

2. Сбор данных для описания сообществ, т.е. получение информации по обилию видов и средовым характеристикам для этих сообществ.

3. Анализ данных для определения наиболее релевантных свойств для целей исследования и, соответственно, для выделения ФТР. Процесс может быть перезапущен с первого этапа, если анализ не выявил (для данной цели) удовлетворительные релевантные свойства из числа тех, что были выбраны в начале.

Разработаны различные подходы к проведению анализа видовых свойств. В анализе может использоваться только *одна матрица* – **В** (т.е., матрица виды/свойства, см. рис. 1), без учета описаний сообществ (например, [22, 23]). Выявленные структуры при анализе такой матрицы, такие как группы видов или тренды (закономерности) варьирования в ординационном пространстве, интерпретируются в качестве основы для ФТР, но только при условии, что выбранные свойства видов действительно являются функциональными *на уровне сообщества*. Этот подход, следовательно, должен включать дальнейшие шаги по верификации полученных ФТР в том смысле, что они действительно являются устойчивыми, постоянными группами видов при данных средовых условиях или типах нарушений.

Виды	Свойства		Сообщества		
	Размер листа	Высота	1	2	3
<i>A</i>	2	1	5	25	0
<i>B</i>	1	2	40	0	0
<i>C</i>	2	1	0	20	10
<i>D</i>	1	4	0	10	0
<i>E</i>	1	2	0	0	20
<i>F</i>	1	1	0	0	20
В =			W =		
			E =		

Рис. 1. Пример трех матриц, участвующих в анализе ФТР. Матрица **В** содержит видовые свойства, матрица **W** – описания сообществ по обилиям видов, матрица **E** – описания сообществ по средовым характеристикам (из [24], с изменениями).

Анализ может использовать *две матрицы* – **В** и **W**, объединяемыми различными способами. Одной из возможных альтернатив является метод, описанный в [25], который использует произведение матриц **В** и **W**, что дает матрицу **V** - видовые свойства/сообщества. Матрица **V** затем используется в многомерном анализе для выявления трендов в варьировании видовых свойств по описаниям сообществ. Данный метод протестирован в [26], и сделано заключение, что видовые свойства в матрице **В** должны быть либо бинарными (двоичными) переменными, либо нормированными количественными. Подход, связанный с матричным умножением, интересен тем, что позволяет выделить видовые свойства, скоррелированные на уровне сообщества, а в последующем анализе и установить их связи со средовыми факторами (с матрицей **E**).

Однако основной недостаток этого метода заключается в том, что полученные с его помощью результаты не ведут напрямую к ФТР. Существование групп видов с некоторыми сходными функциональными свойствами не обязательно означает, что для конкретной задачи, требующей функциональной классификации, эти группы можно рассматривать в качестве ФТР, поскольку последние определены только для заданных средовых условий или нарушений.

ФТР можно выделить путем объединения в матрице **В** идентичных (по свойствам) видов (популяций) и затем объединением в матрице **W** соответствующих обилий, как предложено в [1]. В этой работе ФТР находятся монотетической классификацией, которая также является иерархической и делительной (дивизивной). Классификация является монотетической потому, что в процессе кластеризации рассматривается только одно свойство на каждом шаге деления. В этом случае появляется столько узлов деления, сколько существует градаций соответствующего видового свойства. При этом могут быть использованы видовые свойства любого статистического типа. Если свойство представляет собой непрерывную переменную (например, масса семян) или дискретную переменную с большим числом градаций (например, количество семян на одно растение), то для монотетической классификации оно должно быть перекодировано в небольшое число дискретных классов и анализировано как номинальная (качественная) переменная. После объединения (рис. 2А) получаются матрица **F** для ФТР, выделенным по видовым свойствам и матрица **X** для ФТР, выделенным по сообществам. Матрица **X** может быть в дальнейшем использована в многомерном анализе для выявления закономерностей в поведении ФТР в сообществах и для установления корреляций со средовыми факторами (матрицей **E**).

A	Свойства		Сообщества				
	Виды	Размер листа	Высота	1	2	3	
$A+C$	F =	2	1	X =	5	45	10
$B+E$		1	2		40	0	20
D		1	4		0	10	0
F		1	1		0	0	20

B	Свойства		Сообщества				
	Виды	Размер листа	Высота	1	2	3	
$A+C$	F =	2	1	X =	5	45	10
$B+E+F$		1	1.5		40	0	40
D		1	4		0	10	0

Рис. 2. Пример для иллюстрации метода анализа ФТР, включающий объединение видов по свойствам в матрице **В** (рис. 1), что дает матрицу **F**. **A** – объединение основано на монотетической классификации, и объединяются только виды с идентичными свойствами. **B** – объединение основано на политетической классификации кластерным анализом, и объединяются виды со сходными (необязательно идентичными) свойствами, что позволяет получить меньшее число типов. Видовые обилия в матрице **W** (рис. 1) складываются для видов **A** и **C**, **B** и **E** (в **A**), с добавлением **F** (в **B**), что дает матрицу **X** (из [24], с изменениями).

Наконец, возможен анализ *трех матриц* (**B**, **W**, **E**) одновременно, но он представляет определенные методические сложности, названные в [27] «проблемой четвертого угла». Предложенный авторами путь решения проблемы («the fourth corner

method») основан на анализе статистической значимости связи между средовыми характеристиками и видовыми свойствами. Метод работает только с данными по присутствию/отсутствию видов, и расширение метода для работы с видовыми обилиями требует, по [27], соответствующего статистического решения, которое пока не найдено. Проблема заключается, как было показано для тестового набора данных, в появлении нежелательной зависимости между значениями в 4-й, результирующей матрице. В «методе четвертого угла» эта проблема решается путем случайных перестановок (пермутаций) значений в матрице W , производимых одной из четырех рандомизационных моделей в комбинации со статистикой хи-квадрат. Такое статистическое решение работает только с такими трехматричными данными, где либо матрица W , либо матрица E представлена бинарными (двоичными) переменными. Кроме того, как было указано выше, виды представлены только присутствием/отсутствием. Поэтому метод имеет ограниченное применение в задаче выделения ФТР; однако, к настоящему времени опубликовано немало подходов, где «проблема четвертого угла» так или иначе обходится.

Среди подходов к обходу «проблемы четвертого угла» можно упомянуть о методе одновременной ординации трех матриц (метод RLQ, [28]), отдельные последовательные ординации [29–31] и различные комплексные аналитические процедуры, например, многомерный анализ в комбинации с матричным умножением [26] или применение статистических линейных моделей ([32], см. ниже).

Предложены следующие критерии [33], которым должен отвечать метод выделения ФТР, способный анализировать три матрицы одновременно: 1) простота; 2) гибкость (возможность работы с разными типами данных); 3) статистическая интерпретируемость (т.е. возможность оценить устойчивость статистической модели); 4) способность к предсказанию при добавлении новых данных.

Рассмотрим подробнее несколько подходов, отвечающих этим критериям, поскольку именно подобные подходы трехматричного анализа ФТР представляются наиболее перспективными. Все они используют максимум доступной информации о видах, но «проблема четвертого угла» в них обходится по-разному, путем комбинирования разных статистических методов.

В [32] трехматричный подход состоит из следующих шагов: 1) видовые группы отклика находятся путем визуального обнаружения в пространстве прямой ординации (проведенной каноническим анализом соответствий) матриц W и E ; 2) те же группы видов и тоже визуально отмечаются на диаграмме не прямой ординации (проведенной анализом соответствий) матрицы W ; 3) видовые свойства, наиболее связанные с матрицей E , находятся методами статистического линейного моделирования; 4) информация, полученная на этапах 2 и 3 объединяется для выяснения того, какие группы видов наиболее гомогенны (однородны) по наиболее существенным видовым свойствам; 5) информация из этапов 1 и 4 объединяется для выявления видов, принадлежащих к одной и той же группе, полученной на этапе 4, и принадлежащих к той же самой группе отклика, полученной на этапе 1, что позволяет в результате получить ФТР.

Этот подход был применен для анализа растительных сообществ в субтропической Австралии (Квинслэнд) [32]. Данные были получены в ходе многолетнего полевого эксперимента по влиянию выпаса на растительность эвкалиптовых лесов. В качестве факторов рассматривались 2 переменные (поголовье скота на гектар и положение экспериментального участка в рельефе), которые обуславливали примерно одинаковые доли вариации всего растительного покрова, но при большей чувствительности широколистных трав к положению на склонах, а однолетних узколистных трав – к поголовью скота. С повышением интенсивности выпаса в растительном покрове уменьшалась доля однолетних трав с соответствующим увеличением доли широколистных трав и многолетних узколистных трав. Детальный функциональный

анализ был проведен для однолетних узколистных трав и широколистных трав. Многолетние узколистные травы были представлены только двумя видами, что не позволило выделить ФТР для этой жизненной формы.

В соответствии с описанной выше процедурой для однолетних узколистных трав и широколистных трав был проведен анализ, состоящий из пяти этапов: 1) нахождение видовых групп отклика на выпас; 2) нахождение видовых групп на основе сходства видов по всем свойствам; 3) нахождение видовых свойств, связанных с выпасом; 4) объединение результатов, полученных на этапах 2 и 3; 5) описание ФТР, полученных по результатам этапов 1 и 4, и оценка их путем сравнения с наблюдаемыми откликами отдельных видов.

Из исследуемых видов у 54% однолетних узколистных трав и у 57% широколистных трав наблюдалось соответствие между сходным ответом на выпас и сходными функциональными свойствами. Такие виды образовали по 8 ФТР для каждой из двух жизненных форм. Полученные ФТР могут быть охарактеризованы следующим образом. Низкая интенсивность выпаса ведет к преобладанию прямостоящих или вьющихся широколистных трав с крупными или среднего размера семенами. Высокая интенсивность выпаса ведет к преобладанию однолетних узколистных трав, стелящихся широколистных трав с крупными семенами или низкорослых, цепляющихся широколистных трав с мелкими семенами.

Рассмотренный метод представляет определенные трудности для представления в виде алгоритма для автоматической обработки данных, поскольку этапы 1 и 2 требуют субъективных решений исследователя.

Методы автоматической оптимизации анализа видовых свойств и выделения ФТР на основе трехматричного подхода изложены, в частности, в [1, 19]. Предложенный в этих работах алгоритм осуществляет поиск такого поднабора видовых свойств (называемого «оптимальным»), что бы выделенные по нему ФТР показали максимальную связь со средовыми факторами или воздействиями на среду. Авторы считают, что ФТР, выделяемые таким образом, «более функциональны», чем ФТР, выделяемые на основе «неоптимальных» (т.е., не выбранных какой-либо формальной процедурой) видовых свойств [19]. Алгоритм на каждой итерации из начального (полного) набора видовых свойств (матрица **V**) изымает некоторый поднабор фиксированного размера, по нему монотетической классификацией находят ФТР, затем производится объединение матриц, как было описано выше (текст и рис. 2А).

В монотетической классификации число ФТР, на которые делится список видов, становится функцией от числа возможных комбинаций значений видовых свойств (рис.1, 2А). Поэтому если число видов, видовых свойств и их возможных значений велико, то будет выделено слишком много ФТР. Это непрактично само по себе, а, кроме того, приводит к появлению большого количества нулевых значений в матрице **X**, что нежелательно, если предполагается дальнейший анализ. Статистические методы в той или иной степени чувствительны к нулевым значениям, если последние являются, фактически, обозначениями пропусков (что характерно для видовых данных, где нули просто маркируют отсутствие видов в выборках), а не «обычными» значениями переменной (например, температуры).

Поэтому описанный выше алгоритм был модифицирован в [24] путем замены монотетической классификации политетической – кластерным анализом (рис. 2Б, 3). Кластерный анализ делит на группы каждую новую матрицу **C**, которая представляет собой поднабор свойств, извлекаемый из целого набора, содержащегося в матрице **V**. Свойства могут быть любого типа, т.е. количественные, качественные, бинарные (двоичные); допускается также смесь разных типов. Соответственно, для кластерного анализа должны быть выбраны подходящие меры расстояний (сходств). Стратегии кластерного анализа могут быть также различны. Но независимо от выбранной стратегии и меры расстояния в иерархическом кластерном анализе всегда существует

проблема выбора оптимального числа групп (уровня деления). Эта проблема решается в алгоритме дополнительным поиском для каждого поднабора свойств такого уровня деления, который максимизирует функцию ρ – матричный коэффициент корреляции (рис. 3). Для каждого уровня деления, дающего t ФТР, из матрицы \mathbf{W} формируется новая матрица \mathbf{X} путем сложения видовых обилий внутри каждой из t ФТР. Затем на основе матрицы \mathbf{X} рассчитываются расстояния между описаниями сообществ, и находится матричный коэффициент корреляции $\rho(\mathbf{D}; \Delta)$, где \mathbf{D} , таким образом, является матрицей расстояний между описаниями сообществ для данного поднабора свойств и данного уровня деления (t групп), а Δ – матрицей расстояний для тех же описаний сообществ, но рассчитанных на основе средовых факторов или воздействий (матрица \mathbf{E}).

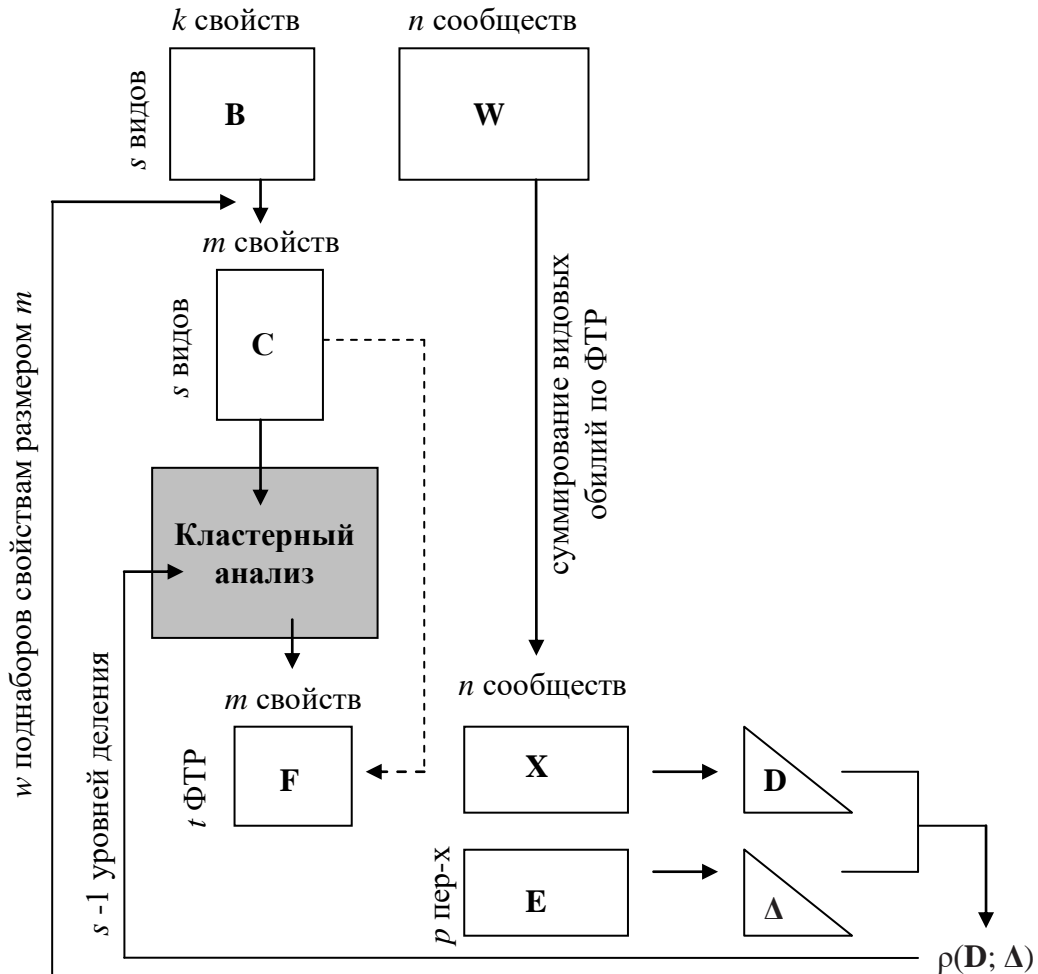


Рис. 3. Схема алгоритма для нахождения оптимального поднабора свойств при анализе ФТР на основе матриц \mathbf{B} , \mathbf{W} и \mathbf{E} (см. текст и рис. 1). Выделение типов может осуществляться путем монотетической (прерывистая линия) или политетической (кластерный анализ) классификаций (из [24], с изменениями).

Алгоритм может проверить все возможные поднаборы свойств, размером от $m=1$ до k , где k – число свойств в матрице \mathbf{B} . Число поднаборов в таком случае составит $w_1=2^k-1$, что потребует значительного вычислительного времени. Пошаговый вариант алгоритма рассматривает только $w_2=(k^2+k)/2$ поднаборов свойств. Пошаговая процедура начинается с оценки поднаборов размером $m=1$ и продолжается до тех пор, пока не находится такой поднабор данного размера (т.е., такое свойство), при котором достигается максимум функции ρ (матричной корреляции). Затем оцениваются поднаборы размера $m=2$ (найденное на предыдущем шаге свойство плюс каждое из

оставшихся $k-1$ свойств) до тех пор, пока не находится свойство, которое, будучи добавленным к первому, снова дает максимум функции ρ . Процесс продолжается до поднабора размером $m=k$, т.е., полного набора. Таким образом, для каждого поднабора свойств j (j от 1 до w_1 или w_2) оценивается корреляция при выделении от $t=2$ до s групп, где s – число видов (поскольку в предельном случае число ФТР равно числу видов). Окончательный результат процедуры дает поднабор видовых свойств и число ФТР, при которых достигается максимальная корреляция со средовыми переменными (с матрицей **E**).

Метод был протестирован на данных пятилетнего полевого эксперимента, призванного оценить влияние азотного удобрения и интенсивности выпаса на равнинах Эльдorado, Бразилия. Анализировалось 13 видовых свойств, из которых 5 составили по оценке алгоритма оптимальный поднабор: форма роста (растущие отдельно, образующие розетки, образующие дерновину), наклон растения (стелящиеся, полупрямостоящие, прямостоящие), продолжительность жизни (многолетние растения или нет), форма и площадь листьев. По этому оптимальному поднабору свойств было выделено 23 ФТР, которые показали наиболее сильную связь с обоими средовыми факторами (азот и выпас).

Следующий метод [33] основан на объединении определенным образом 3-х матриц (**B**, **W**, **E**) в одну таблицу, пример которой дан ниже (табл. 1), и последующем анализе такой таблицы.

Таблица 1. Пример организации данных в виде одной таблицы. Вместо встречаемости могут быть использованы другие оценки представленности видов в сообществе – проективное покрытие, число особей и т.п. (из [33], с изменениями).

Сообщество	Виды	Встречаемость	Средовые переменные (условия местообитаний или нарушения)	ФТР
A1	Species sp. 1	F ₁₁	X ₁ , Y ₁ , Z ₁	
A1	Species sp. 2	F ₁₂	X ₁ , Y ₁ , Z ₁	
B2	Species sp. 1	F ₂₁	X ₂ , Y ₂ , Z ₂	
B2	Species sp. 2	F ₂₂	X ₂ , Y ₂ , Z ₂	
C3	Species sp. 1	F ₃₁	X ₃ , Y ₃ , Z ₃	
C3	Species sp. 2	F ₃₂	X ₃ , Y ₃ , Z ₃	

Функциональные свойства (матрица **B**) отсутствуют в таблице, но они используются для нахождения ФТР (последний столбец таблицы) в результате следующей процедуры.

1. Ординация видовой матрицы описаний сообществ анализом соответствий с удаленным трендом.

2. Иерархическая агломеративная кластеризация координат видов по 3-м ординационным осям, позволяющая получить группы видов, обитающих совместно (и, предположительно, в сходных экологических условиях).

3. Построение классификационного дерева по функциональным свойствам для окончательного определения состава и количества видовых групп.

Получаемые в результате видовые кластеры содержат виды с совместной встречаемостью и сходными функциональными свойствами и образуют ФТР. Для проверки качества функциональной классификации авторы метода проводят статистическое моделирование на основе дисперсионного анализа. Предлагается протестировать три модели. Во всех моделях в качестве зависимой переменной (отклика) выступает встречаемость видов, а роль предикторов (факторов, эффектов) играют: в модели I – виды (как категориальная переменная) и переменные из

матрицы **E** (средовые характеристики или нарушения) с учетом взаимодействий между всеми факторами; в модели **II** – те же факторы, но взаимодействие учитывается только между переменными из матрицы **E**; в модели **III** – ФТР и переменные из матрицы **E** с учетом всех взаимодействий.

Для получения несмещенной оценки предсказательной силы моделей авторы предлагают использовать один из методов статистического моделирования – перекрестную проверку (cross-validation). В каждой перекрестной проверке весь набор данных делится (случайным или неслучайным образом) на *K* подвыборок наблюдений. *K*-1 подвыборки используются для построения модели (обучающая выборка), а последняя подвыборка резервируется для проверки модели (обучаемая выборка). Процедура затем повторяется *K* раз, причем всякий раз какая-либо подвыборка в свою очередь исключается из построения модели. Для оценок всех полученных моделей можно использовать r^2 , *F*-критерий, информационный критерий Акаике'a (AIC). Последний является критерием согласия, зависящим от сложности модели [34], и позволяет сравнение моделей с неравным числом параметров [35].

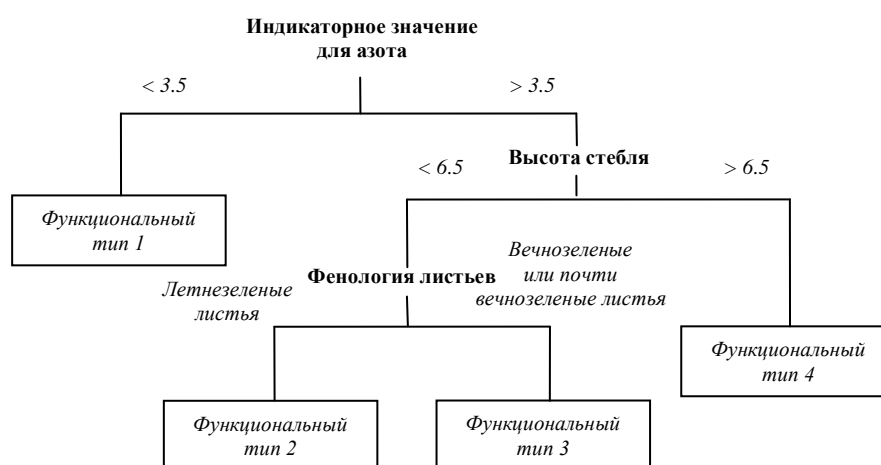


Рис. 4. Классификационное дерево, усеченное до оптимального размера из 4-х терминальных узлов после процедуры перекрестной проверки (из [33], с изменениями).

Алгоритм был применен при анализе результатов полевого эксперимента, цель которого заключалась в изучении влияния богатства и увлажнения почвы на растительность болотистых низин в Дании [33]. ФТР определялись указанной выше процедурой, но не для 20 видов, задействованных в эксперименте, а для 250 видов датской флоры (включая 20 из эксперимента), отобранных из массива в 2254 описаний. Отбор осуществлялся по критерию наличия в литературе и в базах данных информации по 35 функциональным свойствам видов, включая экологические индикаторные значения Элленберга [36]. Модель усеченного (до оптимального размера) классификационного дерева (рис. 4) позволила выделить 4 ФТР, причем из 35 свойств для построения такой классификации оказалось достаточно 3-х (перечислены в порядке убывания важности): богатство почвы азотом по Элленбергу, высота стебля, фенология листьев. Первому ФТР соответствовали виды бедных местообитаний, второй включал короткостебельные виды с летнезелеными листьями, предпочитающими более богатые местообитания. В третий ФТР входили короткостебельные виды с гибернирующими вечнозелеными или почти вечнозелеными листьями. К четвертому ФТР относилось высокотравье – виды с высокими стеблями из богатых местообитаний.

Моделирование на основе дисперсионного анализа показало, что видовая модель с учетом всех взаимодействий (модель I, см. выше) объясняет 86% вариации видовой встречаемости. Если не учитывать взаимодействие между видами и средовыми переменными (модель II), то предсказательная сила модели падает до 61%. Модель для

ФТР (Ш) объясняет только 18% вариации встречаемости. Иными словами, переход от видов к ФТР заметно уменьшил возможность предсказывать отклик видов на средовые условия. Такой результат авторы объясняют тем, что ФТР находились по полевым данным, а применялись к экспериментальным, полученным в определенных, контролируемых условиях.

3. Построение системы эколого-ценотических групп видов сосудистых растений Европейской части России

Как было указано в введении, ЭЦГ видов растений можно рассматривать как частный случай функциональных групп (отклика). Под ЭЦГ, согласно А.А. Ниценко [37], понимается группа 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 [38]. Как и ФТР, ЭЦГ видов растений широко используются в современных экологических исследованиях - для решения задач оценки экосистемного и структурного разнообразия растительного покрова по геоботаническим и лесотаксационным данным [39–44], при анализе сукцессионного статуса и типизации растительных сообществ [37, 45, 46], для моделирования и прогноза динамики растительности [47–49]. 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).

Специфика ЭЦГ состоит, в частности, в том, что их традиционно выделяют экспертным путем. Это обстоятельство ограничивает возможности их применения, поскольку ЭЦГ, выделяемые разными авторами для одной и той же территории, не всегда хорошо согласуются, результаты невозпроизводимы другими исследователями. С другой стороны, богатый опыт российской геоботанической науки позволяет не подбирать наиболее существенные свойства видов и не выделять далее ФТР на их основе (с привлечением информации по сообществам), а уточнять и развивать уже существующие и хорошо себя зарекомендовавшие эколого-ценотические классификации видов. Поэтому в [50, 51] мы решали не задачу формального разделения групп видов на основе их экологических и ценотических свойств, а задачу уточнения и анализа группировок видов, предложенных экспертами *a priori*. В этом, в частности, состоит отличие нашего подхода от методов нахождения ФТР, рассмотренных выше.

Для разделения на группы набора видов, по экологии и биологии которых накоплен большой объем знаний, мы предложили использовать экспертно-статистический подход ([50], рис. 5). В его основе 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.

Исходя из определения ЭЦГ, состав групп уточняется по результатам анализа экологических и ценотических свойств видов, образующих группы. В качестве экологических свойств видов выступают экологические индикаторные значения для видов - увлажнения почвы, кислотности, обеспеченности почвы азотом, освещенности, температурного режима и континентальности климата, взятые из таблиц Г. Элленберга [36]. В качестве ценотических характеристик видов выступают координаты видов в ординационном пространстве геоботанических описаний. Ординацию массива описаний можно проводить разными методами, но наилучшие результаты, как правило, дает метод неметрического многомерного шкалирования.

Координаты для каждого вида рассчитываются отдельно как средневзвешенные координаты описаний, в которых этот вид присутствовал. Такой способ получения координат видов – на основе ординации описаний – позволяет, в частности, снять вопрос о выборе подходящей меры связи между видами, что само по себе является теоретической проблемой [52].

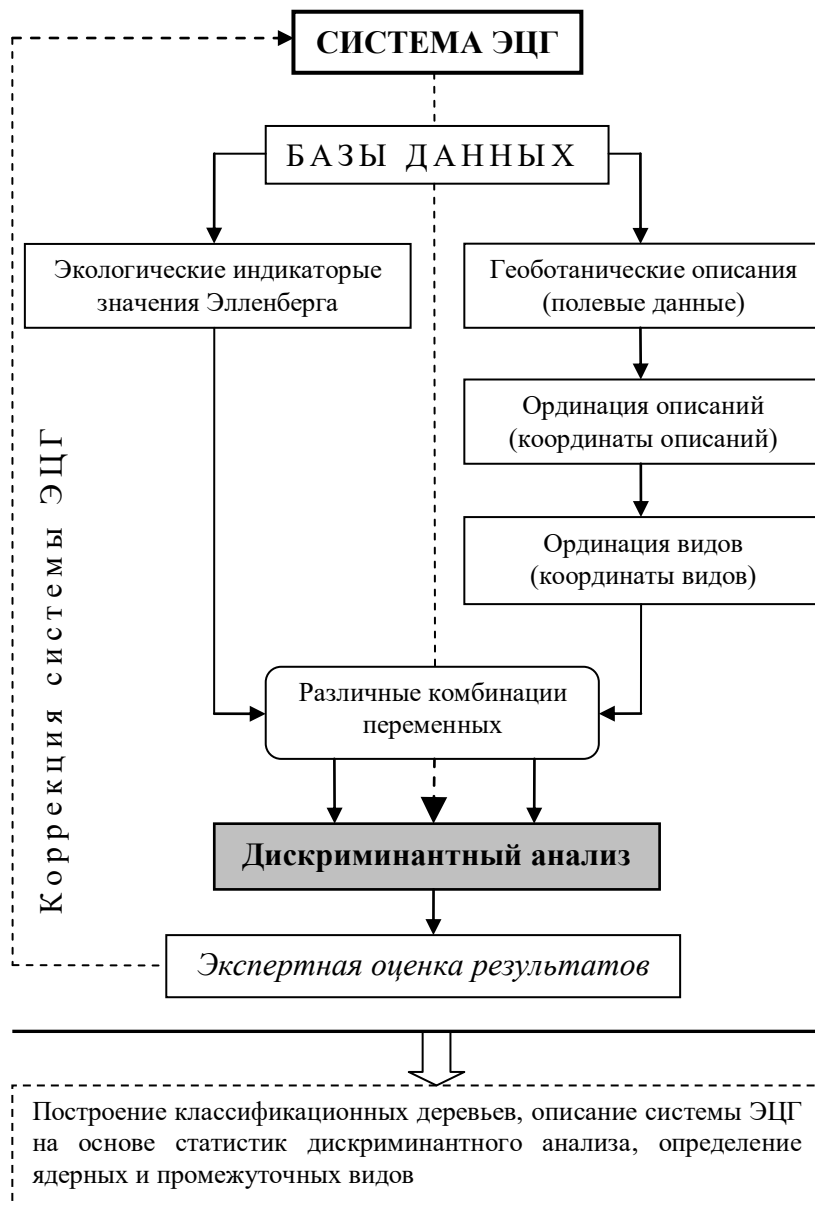


Рис. 5. Схема алгоритма для работы с эколого-ценотическими группами видов (пояснения в тексте).

По принятым в работе обозначениям видовые индикаторные значения из экологических шкал соответствуют матрице **B**, массив геоботанических описаний – матрице **W** (рис. 1). После ординации последней координаты видов добавляются к индикаторным значениям, формируя новую матрицу переменных, которая затем обрабатывается в многомерном дискриминантном анализе (далее ДА). Принадлежность видов к ЭЦГ уточняется по вероятностям их отнесения к каждой ЭЦГ, рассчитанным в результате проведения ДА.

Анализ групп видов в пространстве, задаваемом дискриминантными функциями (осями), позволяет: 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 (т.е. по априорной классификации), и неправильно классифицированным - в противном случае.

Подчеркнем здесь, что ДА использовался нами 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 обычно принимаются одинаковыми для всех групп. В целом вопрос о робастности (статистической устойчивости) ДА при нарушениях базовых требований исследован недостаточно (обсуждение проблемы см. [53]).

Из результатов ДА (с учетом приведенных соображений) при анализе ЭЦГ предлагается использовать следующие статистики ДА:

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

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

3) для уточнения принадлежности видов к ЭЦГ - апостериорные вероятности для каждого вида, которые рассматривались 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 дополнительно рассчитываются классификационные матрицы по методу складного ножа (*jackknife*) и сравниваются два подхода. По нашему опыту, расхождение обычно невелико и составляет около 5%.

В алгоритме учтена проблема неполноты экологических шкал. Известно, что информация в шкалах представлена не только не для всех видов, но зачастую и для имеющихся видов не по всем средовым характеристикам. Проведение же ДА возможно только при наличии полных данных для всех анализируемых переменных. В связи с этим, ДА проводится не только по максимальному набору переменных, состоящему из координат видов и шести экологических характеристик, но и по всем вариантам сочетаний экологических характеристик видов. Для уточнения принадлежности вида к ЭЦГ сводятся 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 является правильно классифицированным, то вид далее не анализируется. Если вид при максимальном существующем для него наборе переменных является неправильно классифицированным, то он анализируется далее - экспертом рассматривается вся существующая информация по виду, включая результаты всех вариантов ДА. Таким образом, процесс уточнения является не только интерактивным, но и итеративным -

после повторного экспертного рассмотрения видов и уточнения состава ЭЦГ вся процедура с полным набором видов запускается вновь.

По результатам ДА с учетом значений апостериорных вероятностей можно определить 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 выше некоторого заданного эмпирически порогового значения. К «промежуточным» видам можно отнести как правильно, так и неправильно классифицированные виды, однако они должны быть близкими по своим экологическим и ценотическим свойствам к группам, указанным экспертно. Для каждого промежуточного вида определяется список групп, к которым вид наиболее близок.

На последнем этапе, после окончательного определения состава групп, в качестве дополнительного инструмента для интерпретации и визуализации результатов возможно использование классификационных деревьев [51]. Деревья позволяют получить быструю визуальную оценку качества классификации, оценить важность переменных в анализе вообще и для конкретных групп в частности, положение различных ЭЦГ в пространстве анализируемых переменных и т.п. В этом смысле классификационные деревья являются хорошим дополнением ДА, чьи возможности графического представления результатов ограничены. Для построения деревьев хорошо зарекомендовал себя алгоритм C4.5, разработанный Куинленом [54], и реализованный, в частности, в свободно распространяемом пакете Weka [55].

Описанный алгоритм был применен для построения ряда систем ЭЦГ сосудистых растений Европейской части России. В [50] подробно описывается процесс создания, уточнения и анализа базовой системы ЭЦГ из семи групп, выделенных О.В. Смирновой совместно с Л.Б. Заугольной и О.И. Евстигнеевым на основе ЭЦГ А.А. Ниценко [37] и исторических свит Г.М. Зозулина [56, 57]. В окончательном виде базовая система образована следующими ЭЦГ: 1) бореальная, включающая виды темнохвойных (еловых и елово-пихтовых) лесов; 2) неморальная, включающая виды широколиственных лесов и дубрав; 3) нитрофильная, включающая виды черноольшаников; 4) боровая, образованная видами сосновых лесов; 5) лугово-степная, включающая виды лугов, степей и лесных опушек; 6) водно-болотная, образованная видами прибрежно-водных и внутриводных местообитаний, низинных болот; 7) олиготрофная, образованная растениями верховых (олиготрофных) болот.

Исследования показали, что семь групп базовой системы оказываются, как правило, достаточными при оценке разнообразия и моделировании динамики растительных сообществ Центральной России (см., например, [40, 43, 49]). Однако, при анализе лесной растительности как более северных, так и более южных территорий в базовую систему необходимо вносить ряд изменений [58, 59].

Предложенный экспертно-статистический подход позволяет легко изменять базовую систему ЭЦГ на основе зонального принципа, т.е. в разных природных зонах более детально рассматривать группы, наиболее полно представленные в данной зоне. Например, в бореальной зоне – бореальную группу, в зоне умеренных лесов и лесостепи – лугово-степную и неморальную группы. Зональный принцип при выделении ЭЦГ вводится путем использования наиболее полных массивов геоботанических описаний растительности соответствующих природных зон. ЭЦГ уточняются (или определяются) для видов, встречаемых в описаниях соответствующего массива данных. Таким образом были построены системы ЭЦГ для видов северной и средней тайги [51], южной тайги, зоны широколиственных лесов и лесостепи. Списки видов базовой и зональных систем ЭЦГ доступны в Интернете по адресу <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg&lang=rus>.

4. Заключение

Из многочисленных опубликованных методов функциональной классификации растений только трехматричный подход позволяет напрямую получать ФТР, поскольку только при таком подходе учитываются связи между свойствами видов, описаниями сообществ видов и средовыми факторами (нарушениями). Любой метод, не учитывающий один из указанных компонентов, ведет к выделению групп видов, которые, строго говоря, могут и не являться ФТР. Однако, получение всех трех типов данных, необходимых для трехматричного подхода, само по себе представляет проблему, сужающую возможности применения подобных методов. Кроме того, другая проблема – «четвертого угла» (см. раздел 2) - приводит, на наш взгляд, зачастую к чрезмерной сложности алгоритмов, вопреки утверждениям самих авторов. Методы функциональной классификации предназначены для экологов, которым важны прежде всего сами ФТР и их использование в конкретных задачах по анализу растительного покрова.

Предлагаемый нами подход к разделению видов растений на ЭЦГ (частный случай ФТР) позволяет обойти указанные проблемы путем привлечения экспертных данных. Эксперт фактически использует всю информацию о виде, хотя и не представленную в виде формальных данных, непосредственно пригодных для количественного анализа. В этом случае требуется лишь проверка, уточнение экспертной классификации видов. Существенной особенностью нашего подхода является то, что такая проверка производится на основе стандартных геоботанических данных по видам с использованием общедоступных статистических методов.

Строго говоря, метод построения систем ЭЦГ в рамках данной статьи относится к двухматричным подходам, поскольку в анализ вовлечены матрица **V** (в которой могут находиться не только индикаторные значения из экологических шкал, но и другие свойства видов) и матрица **W** (рис.1). Однако, матрица средовых характеристик **E** все же присутствует в анализе, но в неявном виде. Эксперт может произвести классификацию видов по самым различным критериям, в зависимости от задачи: по отношению видов к тем или иным средовым факторам, нарушениям и т.п.. Следовательно, как было указано во введении, наш подход может быть отнесен к контролируемым (supervised) функциональным классификациям комбинированного дедуктивно-индуктивного типа (экспертно-статистического). Отметим также, что в результате анализа для каждого вида определяется количественная мера его принадлежности ко всем группам в системе, поэтому состав групп может пересекаться, т.е. получаемая классификация видов не обязательно является дискретной. Возможно определение видов, образующих ядра групп, и видов, занимающих промежуточное положение между группами, т.е. близких по свойствам к нескольким ЭЦГ. Алгоритм позволяет работать с любыми видовыми свойствами и классификациями видов, полученными не только экспертным путем, но и формальными методами (например, кластерный анализ).

Автор выражает глубокую благодарность Л.Г. Ханиной и А.С. Комарову за всестороннюю активную поддержку и обсуждение данной работы. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 05-04-49289).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pillar V.D., Orloci L. *Character-based community analysis: The theory and application program*. SPB. The Hague. NL. 1993.
2. Steffen W.L., Walker B.H., Ingram J.S.I., Koch G.W. *Global change and terrestrial ecosystems; The operational plan*. International Geosphere-Biosphere Programme. IGBP Report. 1992. N 21. Stockholm. SE.

3. Lavorel S., Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits – revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 2002. **16**. 545-556.
4. Franklin J., Syphard A.D., Mladenoff D.J., He H.S., Simons D.K., Martin R.P., Deutschman D., O’Leary J.F. Simulating the effects of different fire regimes on plant functional groups in Southern California. *Ecological Modelling.* 2001. **142**. 261-283.
5. Bradstock R.A., Kenny B.J. An application of plant functional types to fire management in a conservation reserve in southeastern Australia. *Journal of Vegetation Science.* 2003. **14**. 345-354.
6. De Groot W.J., Bothwell P.M., Carlsson D.H., Logan K.A. Simulating the effects of future fire regimes on western Canadian boreal forests. *Journal of Vegetation Science.* 2003. **14**. 355-364.
7. Lloret F., Vila M. Diversity patterns of plant functional types in relation to fire regime and previous land use in Mediterranean woodlands. *Journal of Vegetation Science.* 2003. **14**. 387-398.
8. Pausas J.G. The effect of landscape pattern on Mediterranean vegetation dynamics: A modelling approach using functional types. *Journal of Vegetation Science.* 2003. **14**. 365-374.
9. Wardle D.A., Zackrisson O. Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature.* 2005. **435** (9). 806-810.
10. Godefroid S., Rucquoy S., Koedam N. To what extent do forest herbs recover after clearcutting in beech forest? *Forest Ecology and Management.* 2005. **210**. 39-53.
11. Rusch G.M., Pausas J.G., Lepš J. Plant Functional Types in relation to disturbance and land use: Introduction. *Journal of Vegetation Science.* 2003. **14**. 307-310.
12. Ramovs B.V., Roberts M.R. Response of plant functional groups within plantations and naturally regenerated forests in southern New Brunswick, Canada. *Can. J. For. Res.* 2005. **35**. 1261-1276.
13. Louault F., Pillar V.D., Aufrere J., Garnier E., Soussana J.-F. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science.* 2005. **16**. 151-160.
14. Pokorny M.L., Sheley R.L., Zabinski C.A., Engel R.E., Svejcar T.J., Borkowski J.J. Plant Functional Group Diversity as a Mechanism for Invasion Resistance. *Restoration Ecology.* 2005. **13** (3). 448-459.
15. Wardle D.A., Bonner K.I., Nicholson K.S. Biodiversity and plant litter: Experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos.* 1997. **79** (2). 247-258.
16. Noble I.R., Slatyer R.O. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio.* 1980. **43**. 5-21.
17. Van der Valk, A.G. Succession in wetlands: A Gleasonian approach. *Ecology.* 1981. **62**. 688-696.
18. Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes T.D.A. Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 1997. **12**. 474-478.
19. Pillar V.D. On the identification of optimal plant functional types. *J. Veg. Sci.* 1999. **10**. 631-640.
20. Kleyer M. Validation of plant functional types across two contrasting landscapes. *J. Veg. Sci.* 2002. **13**. 167-178.
21. MacGillivray C.W., Grime J.P. Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Funct. Ecol.* 1995. **9**. 640-649.
22. Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R., Thompson K., Hendry G.A.F., Campbell B.D., Jalili A., Hillier S.H., Diaz S., Burke M.J.W. In: *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Ed.: Smith T.M., Shugart H.H., Woodward F.I. Cambridge University Press. 1997. pp.122-150.

23. Gitay H., Noble I.R., Connell J.H. Deriving functional types for rain-forest trees. *J. Veg. Sci.* 1999. **10**. 641-650.
24. Pillar V.D., Sosinski E. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis *Journal of Vegetation Science*. 2003. **14**. 323-332.
25. Feoli E., Scimone M. A quantitative view of textural analysis of vegetation and examples of application of some methods. *Arch. Bot. Biogeogr. Ital.* 1984. **60**. 72-94.
26. Diaz S., Cabido M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J. Veg. Sci.* 1997. **8**. 463-474.
27. Legendre P., Galzin R., Harmelin Vivien M.L. Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*. 1997. **78**. 547-562.
28. Doledec S., Chessel D., ter Braak C.J.F., Champely S. Matching species traits to environmental variables – A new three-table ordination method. *Environ. Ecol. Stat.* 1996. **3**. 143-166.
29. Lavorel S., Touzard B., Lebreton J.D., Clement B. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecol.* 1998. **19**. 227-240.
30. Lavorel S., Rochette C., Lebreton J.D. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. *Oikos*. 1999. **84**. 480-498.
31. Willby N.J., Abernethy V.J., Demars B.O.L. Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biol.* 2000. **43**. 43-74.
32. McIntyre S., Lavorel S. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *J. Ecol.* 2001. **89**. 209-226.
33. Nygaard B., Ejrnæs R. A new approach to functional interpretation of vegetation data. *Journal of Vegetation Science*. 2004. **15**. 49-56.
34. Ripley B.D. *Pattern recognition and neural networks*. Cambridge University Press. 1996.
35. Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals – A unified approach with case-studies. *Ecol. Monogr.* 1992. **62**. 67-118.
36. Ellenberg H. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. 5. Aufl. Ulmer: Stuttgart. 1996. 1096 p.
37. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова. *Бот. журн.* 1969. **54** (7). 1002-1014.
38. Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. В кн.: *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность*. Кн. 1. М. 2004. с. 165-175.
39. Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. В кн.: *Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie*. Тула: Гриф и К. 2004. 336 с.
40. Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Количественная оценка разнообразия растительности на локальном уровне по лесотаксационным данным. *Лесоведение*. 2004. **3**. 28-34.
41. Ильинская С.А., Матвеева А.А., Речан С.П., Орлова М.А., Казанцева Т.Н. В кн.: *Леса западного Подмоскowie*. М. 1982. с. 20-150.
42. Маслов А.А. В кн.: *Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ*. М.: Наука. 1990. 160 с.
43. *Оценка и сохранения биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России*. Ред. Заугольнова Л.Б. М.: Научный мир. 2000. 196 с.
44. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А. В кн.: *Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учебно-методическое издание*. М.: НУМЦ. 2002. с. 145-194.
45. В кн.: *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность*. Ред. Смирнова О.В. М.: Наука. 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
46. 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. **107** (1). 40-48.

47. Михайлов А.В. В сб.: *Математика. Компьютер. Образование. Вып. 8, ч. 2.* Ред. Ризниченко Г.Ю. М.: Прогресс. 2001. с. 651-655.
48. Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Комаров А.С., Михайлов А.В., Смирнов В.Э. В сб.: *Труды Всероссийской конференции «Принципы и методы сохранения биоразнообразия».* Йошкар-Ола: МарГУ. 2004. с. 20-23.
49. 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.* 2006. **1.** 70-80.
50. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа. *Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая.* 2006. **111** (1). 27-49.
51. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Глухова Е.М. В сб.: *Гидрофильный компонент в науке о растительности: Материалы всероссийского теоретического семинара.* Воронеж: Воронежский гос. ун-т. 2006. с. 57-67.
52. Legendre L., Legendre P. *Numerical ecology.* Amsterdam: Elsevier Science BV. 1998. 853 p.
53. Williams V. Some observations on the use of discriminant analysis in ecology. *Ecology.* 1983. **64.** 1283-1291.
54. Quinlan J.R. *C4.5: Programs for Machine learning.* Morgan Kaufmann. 1993.
55. Witten I.H., Frank E. *Data Mining: Practical machine learning tools and techniques.* Morgan Kaufmann. 2005.
56. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности. *Бот. журн.* 1970. **55** (1). 23-33.
57. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР. *Бот. журн.* 1973. **58** (8). 1081-1092.
58. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России. *Успехи современной биологии.* 2006. **126** (1). 27-49.
59. Стародубцева Е.А., Ханина Л.Г. Классификация растительности Воронежского заповедника. *Растительность России.* В печати.

Материал поступил в редакцию 15.02.2007, опубликован 28.02.2007.