

ОПЫТ ИНВЕРТИРОВАННОЙ КАНОНИЧЕСКОЙ ОРДИНАЦИИ (НА ПРИМЕРЕ АНАЛИЗА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ)

Смирнов В.Э.^{1,2}, Кораблёв А.П.³

¹*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*

²*Институт математических проблем биологии РАН – филиал Федерального исследовательского центра Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН*
vesmirnov@gmail.com

³*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия*
akorablev@binran.ru

Аннотация: инвертированный канонический анализ представляет определенный интерес в качестве дополнения к статистическому арсеналу эколога, однако примеры его применения в литературе практически отсутствуют. В работе демонстрируются некоторые особенности и возможности такого анализа, выполненного на данных по жизненным формам растений.

1. Введение

Каноническая ординация – стандартный подход в современной экологии для исследования связей между компонентами экосистем. В качестве входных данных в каноническом анализе выступают две матрицы – матрица откликов (например, составленная из обилий видов) и матрица предикторов (например, составленная из измерений средовых характеристик). Однако в ряде задач интерес представляет инвертированная форма анализа, в которой предикторы и отклики меняются местами (Legendre, Legendre, 2012). Инвертированный вариант, в частности, имеет смысл тогда, когда в качестве откликов – характеристик среды выступают типологии (или классификации) местообитаний (или условий среды), т.е. качественные переменные, а в качестве предикторов – виды (или группы видов), представленных обилиями, – т.е., количественные переменные. Примером данных такого рода и решаемых с их помощью задач служит проведенное нами следующее исследование, основной целью которого было выяснение того, насколько хорошо жизненные формы (ЖФ) растений (по системе советского ботаника И.Г. Серебрякова) могут отражать условия первичных местообитаний, и какие факторы экотопического отбора оказывают на них наибольшее влияние. Предпосылками к проведению инвертированного канонического анализа этих данных послужили следующие обстоятельства: 1) в задачи работы входило не только выяснение того, как влияют экотопические условия на жизненные формы растений (ЖФ), но и обратная задача – в какой степени ЖФ являются индикаторами этих условий, в какой степени способны их предсказать; 2) большинство характеристик среды оказалось возможным выразить в номинальной шкале; 3) именно качественные переменные (и их категории) вызвали наибольшие проблемы при интерпретации результатов прямого анализа, в котором предикторами явились характеристики среды, откликами – ЖФ (Кораблёв и др., на рецензировании); 4) в случае видовых данных инвертированному анализу, даже когда он желателен, обычно препятствует статистическая проблема – предикторов больше, чем объектов, на которых они измерены. В нашем случае (небольшое число ЖФ) эта проблема отсутствовала.

2. Объекты и методы

Подробное описание района исследования, сбора данных, характеристик ЖФ трав и экологических факторов дано в статье Кораблёва и др. (на рецензировании). Для настоящей работы было отобрано 41 геоботаническое описание, сделанное на начальных стадиях первичных вулканогенных сукцессий на п-ове Камчатка (плато Толбачинский дол). Выбраны были только ЖФ поликарпических трав, разделенные в соответствии с особенностями морфологии подземных органов. По геоботаническим описаниям суммировали проективное

покрытие видов каждой из следующих ЖФ: 1) дерновинные (обозначение Т-Д), 2) длиннокорневищные (Т-ДК), 3) короткорневищные кистекорневые (Т-КК), 4) стержнекорневые (Т-С), 5) длиннокорневищно-стержнекорневые (Т-СД). Эти ЖФ были использованы как наиболее представленные в данных.

В качестве зависимых переменных (откликов) выступили характеристики экотопов – качественные переменные, либо преобразованные из количественных (например, расстояние до леса, мощность тефры, высота над ур. моря и т.п.), либо изначально представляющие собой типологии (например, наличие или отсутствие выходов лавы, типы древесных остатков, степени подвижности грунта и т.п.)

Все расчеты выполняли в среде статистического программирования R (R Core Team, 2016). Предварительный (разведочный) анализ матрицы откликов выполняли с помощью множественного анализа соответствий (Multiple Correspondence Analysis, MCA) и других методов пакета FactoMineR (Husson et al., 2017) для R. По результатам этого анализа был сформирован окончательный список из 10 переменных-откликов, представленных 2 – 3 категориями (таблица 1).

Таблица 1 – Зависимые переменные

Сокр. название	Полное название	Категории
ВУМ	Высота над у. м.	0 – лесной пояс (до 799 м), 1 – верхняя граница леса (от 800 м)
ВЯ	Наличие или отсутствие деревьев и кустарников (т.е., верхнего яруса)	0 – отсутствуют, 1 – есть
ГМТ	Группы мощности тефры	1 – <31 см; 2 – 31–100 см; 3 – >100 см
ДО	Наличие древесных остатков на поверхности почвы	0 – нет, 1 – мелкие ветви, 2 – крупные стволы деревьев
МиТ	Микротопография	1 – выпукло или ровно, 2 – волнисто, 3 – вогнуто
НЛ	Наличие или отсутствие лавы	0 – отсутствует, 1 – есть
ППМ	Превышение поверхности микрорельефа	0 – 0-15 см, 1 – >15 см
РЛ	Расстояние до леса	1 – <1499 м; 2 – 1500-3999 м; 3 – >4000 м
РЧТ	Размер частиц тефры	0 – мелкий (0-2 мм), 1 – средний и крупный (> 2 мм)
СПГ	Степень подвижности грунта	1 – грунт слабо подвижен, 2 – грунт подвижен локально, 3 – грунт подвижен по всей площади

Канонический анализ проводили методом RDA (Redundancy Analysis); модель RDA строили и оценивали с помощью ряда функций пакета vegan (Oksanen et al., 2016). Перед расчетом модели исходные зависимые переменные превращали в бинарные фиктивные (т.н. тип «dummy»). Независимые переменные – ЖФ – преобразовывали по методу, предложенному Anderson et al. (2006). Значимость результатов моделирования оценивали пермутационным способом (число пермутаций – 9999).

3. Результаты

Графические результаты канонической ординации представлены на рисунке 1. Значимы ($p = 0.0001$) две первые оси, они объясняют около 30 % дисперсии откликов. С первой осью отрицательно коррелируют Т-Д, Т-КК, из откликов наибольшие отрицательные корреляции показывают ДО-2 и ВЯ-1, положительные – ДО-0, РЛ-3, МиТ-1. Со второй осью положительно коррелируют остальные ЖФ, из откликов – ДО-1, СПГ-2, ГМТ-1; отрицательно связаны с осью СПГ-1 и РЛ-2.

4. Обсуждение результатов

На диаграмме отчетливо выделились две группы ЖФ (предикторов) и три группы характеристик местообитаний. Первая группа предикторов Т-КК и Т-Д положительно связана с группой откликов, которые отражают благоприятные условия для развития растительности (верхняя левая часть диаграммы) – малую мощность тефры, наличие разреженного верхнего яруса, древесных остатков и выходов лав на поверхности почвы, небольшое расстояние до леса. Эти предикторы отрицательно связаны с наиболее экстремальными характеристиками среды – группой факторов в правой части диаграммы. Другая группа предикторов (Т-С, Т-ДК и Т-СД) отрицательно связана с наиболее благоприятными условиями экотопов (группа откликов в нижней левой части диаграммы) и относительно индифферентна к экстремальным характеристикам среды. Подобное разделение ЖФ на две группы – видов благоприятных условий и пионерных видов, устойчивых к нарушениям, – находит подтверждение в литературе. В частности, стержнекорневые и длиннокорневищные растения часто выступают в роли доминантов пионерных сообществ на молодых вулканических субстратах Камчатки, Японии и США (Tsuyuzaki, del Moral, 1995; Воронкова и др., 2008).

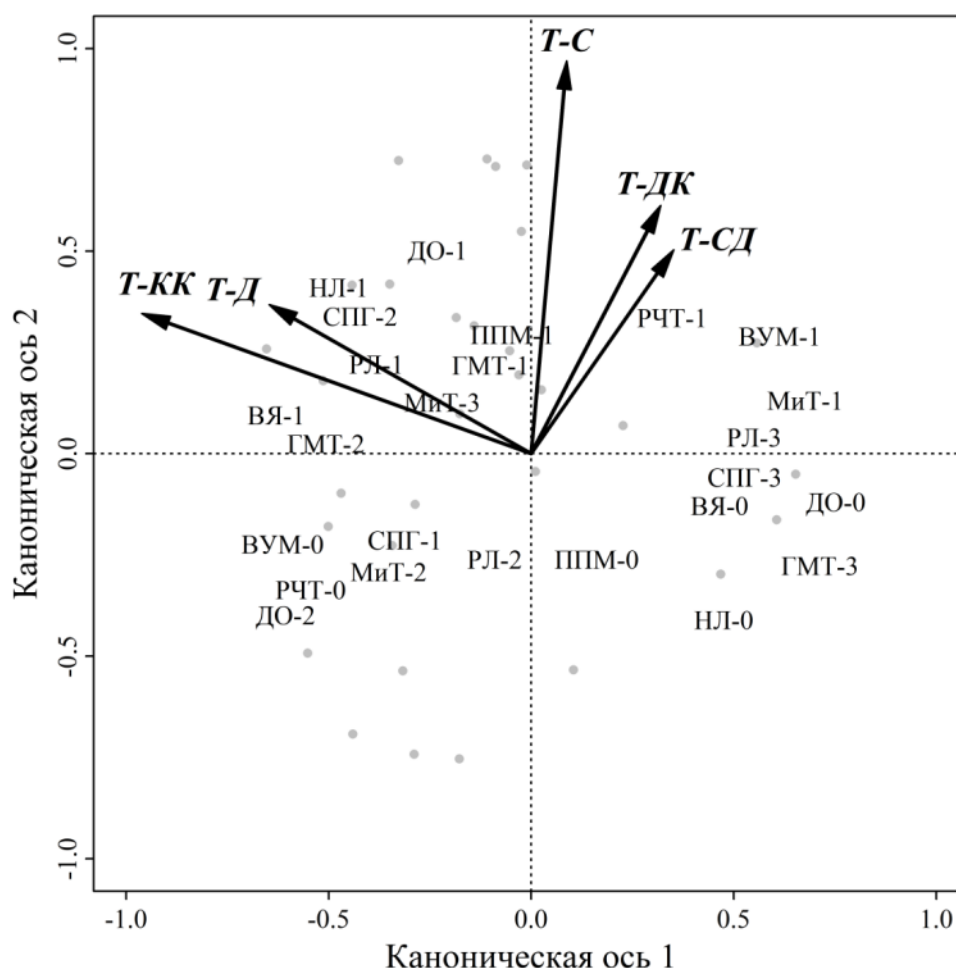


Рисунок 1 – Ординационная диаграмма инвертированного RDA. Стрелки и текст курсивом – ЖФ трав, обычный текст – положение категорий откликов, точки – позиции геоботанических описаний.

В прямом варианте анализа (Кораблев и др., на рецензировании) были получены похожие результаты: две значимые оси RDA, объясняющие около 52 % дисперсии откликов (т.е., ЖФ). Первую ось интерпретировали как составной сукцессионный градиент: с осью

положительно коррелировал комплекс факторов, связанный с мощностью тефры (расстояние до леса, высота над у. м. и т.д.) и отрицательно – наличие лавы. Вторая ось четкой интерпретации не получила. ЖФ коррелировали с осями примерно так же, как и в инвертированном анализе.

Таким образом, результаты обоих вариантов канонического анализа оказались схожи; при этом инвертированный вариант оказался проще как в построении модели, так и в ее интерпретации.

5. Выводы

Проведенный анализ подтвердил перспективность данного подхода при моделировании связей между компонентами экосистем, а также позволил уточнить его специфику. Хотя формально нет препятствий для использования в качестве откликов любых измеренных характеристик среды, наиболее логичным инвертированный вариант выглядит в задачах, предполагающих объяснение и диагностику выделенных а priori экологических типологий. В современной экологии предпочтение отдается измерению и анализу количественных переменных, но у качественных переменных, представляющих типологии, есть свое преимущество: они могут отражать такие свойства экосистем, прямое измерение которых сложно или невозможно. Отметим, что в качестве предикторов могут выступать любые видовые группировки, и особый интерес представляет в этом смысле концепция функциональных групп видов: меняя функциональные классификации, возможно проанализировать типологии с разных сторон. Это представляет, в частности, дополнительные возможности при оценке функционального разнообразия экосистем. Кроме того, и сами функциональные признаки, положенные в основу той или иной функциональной классификации, в инвертированном анализе получают оценку с точки зрения их «диагностических качеств». В нашем исследовании тип корневой системы проявился как информативный функциональный признак для начальных этапов первичной сукцессии, «объясняющий» не менее 30 % варьирования экологических условий, заданных в виде набора типологий.

Резюмируя результаты настоящего исследования, можно сказать, что инвертированная каноническая ординация не заменяет и не подменяет «обычный» вариант подобного анализа, но оказывается в некоторых случаях полезным дополнением к нему.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 17-04-01754-а.

Литература

- Воронкова Н.М., Холина А.Б., Верхолат В.П. Биоморфология растений и прорастание семян пионерных видов вулканов Камчатки. Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 6. С. 696–702.
- Кораблёв А.П., Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Нешатаева В.Ю. Жизненные формы растений и экотопический отбор в ходе первичной сукцессии на вулканических субстратах (Камчатка, Россия). Изв. РАН. Сер. биол. На рецензировании.
- Anderson M.J., Ellingsen K.E., McArdle B.H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*. 2006. V. 9. P. 683–693.
- Husson F., Le S., Pagès J. *Exploratory multivariate analysis by example using R*, 2nd edition. Chapman & Hall/CRC. 2017. 248 pp.
- Legendre P., Legendre L. *Numerical ecology*, 3rd English edition. Developments in Environmental Modelling, Vol. 24. Elsevier Science BV, Amsterdam. 2012. xiv + 990 pp.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. *vegan: Community Ecology Package*. 2016. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Tsuyuzaki S., del Moral R. Species attributes in early primary succession on volcanoes. *Journal of Vegetation Science*. 1995. V. 6. P. 517–522.