

Remote sensing modeling of vegetation phylogenetic diversity spatial variation

O.V. Zhukov¹, D.S. Ganzha², Y.Y. Dubinina³

¹ Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnieper, Ukraine

² Natural reserve "Dnieper-Orilsky", Dnipropetrovsk region, Dniprovskiy district, town Obukhovka, Ukraine.

³ Melitopol Institute of Ecology and Social Technologies of the Open International University "Ukraine", Melitopol, Ukraine

E-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

Submitted: 10.02.2017. Accepted: 15.04.2017

The features of the plant community phylogenetic organization of the Dnipro arena within the nature reserve "Dnieper-Orilsky" and the regularities of its spatial variation involving remote sensing of the earth's surface data have been stated. Materials have been collected in the period of 2012-2016 within a nature reserve. Research polygon is within the first terrace (arena) of the river Dnieper valley. The sandy steppe, meadow, forest and marsh communities in the river Protoch floodplain and beam Orlova, as well as artificial pine plantations have been found as being present within research polygon. The vegetation description has been carried out on sites 10×10 m (100 m²). Total 94 descriptions of the geobotanical sample have been made. Data on plant phylogeny have been obtained by Phylomatic service. Phylogenetic diversity of the communities has been assessed by indices Feith, Simpson and Shannon. Phylogenetic analysis has been performed by means of a double principal coordinate analysis (DPCo). Earth remote sensing data in the public domain have been obtained from EarthExplorer. Vegetation index have been calculated by images from the Sentinel satellites. Digital elevation model has been constructed with the *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM) data. At the points in space where the geobotanical samples were collected, the value of spatial predictors has been extracted (vegetation indices and geomorphological indicators derived from DEM).

A multiple linear regression analysis has been conducted between the values of the axes obtained by DPCoA and environment predictors. The kernel-based machine regression has been used for modeling spatial patterns of dependent variables. The vegetation cover has been found to be represented by 189 species within the investigated polygon. Abundance Phylogenetic Deviation (APD) for the investigated metacommunity has been evaluated to -0.53 which is statistically significantly different from random alternatives ($p = 0.001$).

APD negative value indicates that phylogenetic organization of the investigated metacommunity is overdispersed. Permutation procedure have allowed to establish that the DPCoA-axes eigenvalues obtained from the real phylogenetic tree was significantly higher than their own number for the random phylogenetic trees for the first seven axes. This indicates that the first seven axes are useful for additional information on metacommunity ordination structure. The axes 1, 2, 3 and 6 largely have been found to be labeled by vegetation index. This means that decryption of satellite images may be interpreted in terms of recent phylogenetic features of vegetation. Axis 4 and 7 have marked by geomorphological predictors. Axis 5 to some extent independent of the predictors considered as a reflection of digression-demutation vegetation caused by anthropogenic impacts.

Keywords: phylogeny, diversity, remote sensing, community ordination, modeling, spatial ecology

Моделювання просторового варіювання філогенетичного різноманіття рослинного покриву за допомогою даних дистанційного зондування Землі

О.В. Жуков¹, С.Д. Ганжа², Ю.Ю. Дубініна³

¹ Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпро, Україна

² Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський»,

Дніпропетровська область, Дніпровський район, смт Обухівка, Україна.

³ Мелітопольський інститут екології та соціальних технологій Відкритого міжнародного університету «Україна»,

Мелітополь, Україна

E-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

У роботі встановлені особливості філогенетичної організації угруповань рослин арени р. Дніпро у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський» та визначені закономірності її просторового варіювання з залученням даних дистанційного зондування поверхні Землі. Матеріали зібрано у період 2012–2016 рр. у межах природного заповіднику. Досліджений полігон знаходиться у межах першої надзаплавної тераси (арени) р. Дніпро. На полігоні представлені піщаний степ, лугові, лісові та болотні угруповання в заплаві р. Проточ та в балці Орлова, штучні насадження сосни звичайної. Описання рослинності проведено на ділянках розміром 10×10 м (100 м²). Усього зроблено 94 геоботанічних описання. Відомості про філогенію рослин одержано за допомогою сервісу Phylomatic. Філогенетичне різноманіття угруповань оцінено за допомогою індексів Фейта, Сімпсона та Шеннона. Філогенетичний аналіз виконаний засобами подвійного аналізу головних координат. Дані дистанційного зондування Землі у вільному доступі одержані з сайту EarthExplorer. Вегетаційні індекси розраховані на основі знімку з супутника Sentinel. Для побудови цифрової моделі рельєфу використана інформація з Радарної топографічної місії шаттлів. У точках простору, де були проведені геоботанічні описання, були оцінені значення просторових предикторів – вегетаційних індексів та геоморфологічних показників. Між значеннями осей, одержаними у результаті DPCoA-підходу та предикторами, проведений множений лінійний регресійний аналіз. Для моделювання просторових патернів залежних змінних нами застосована регресія за ядерним методом опорних векторів. Встановлено, що у межах дослідженого полігону рослинний покрив представлений 189 видами. Індекс філогенетичної девіації з урахуванням чисельності (APD) для досліджуваного метаугруповання приймає значення –0,53, що статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи ($p = 0,001$). Від'ємне значення APD свідчить про понаддисперсію у філогенетичній організації досліджуваного метаугруповання. Пермутаційна процедура дозволила встановити, що власні числа DPCoA-осей, отриманих у результаті застосування реального філогенетичного дерева статистично вірогідно перевищують власні числа для випадкових філогенетичних дерев для перших сімох осей. Це свідчить про те, що перші сім осей несуть корисну додаткову ординаційну інформацію про структуру метаугруповання. Осі 1, 2, 3 та 6 значною мірою маркуються вегетаційними індексами. Це означає, що у результаті дешифровки космічних знімків можливо останні інтерпретувати у термінах філогенетичних особливостей рослинного покриву. Осі 4 та 7 маркуються геоморфологічними предикторами. Ось 5 певною мірою незалежна від розглянутих предикторів, так як є відображенням дигресії-демутатії рослинного покриву внаслідок антропогенного впливу.

Ключові слова: філогенія, різноманіття, дистанційне зондування, ординація угруповань, моделювання, просторова екологія

Вступ

Вивчення видового складу угруповань є центральною проблемою екології (Pavoine et al., 2004). Угруповання визначається як сукупність видів, виявлених в одному оселищі (Pavoine et al., 2009). Видовий склад біотичного угруповання є результатом взаємної дії еволюційних та екологічних механізмів (Ricklefs, 1987) та зазнає впливу ніша-залежних (Diamond, 1975; Tilman, 1982; Weiher, Keddy, 1999), нейтральних (Bell, 2001; Hubbell, 2001) та історичних (Ricklefs, 1987; Ricklefs, Schluter, 1993) процесів. Є думка, що відомості про філогенію здатні допомогти вирішити питання про відносну роль екологічної ніші, нейтральних та історичних процесів у організації угруповань та у визначенні механізмів формування структури угруповань (Cavender-Bares et al., 2009).

Ефективним інструментом аналізу властивостей угруповань рослин є екоморфний аналіз за Бельгардом (Belgard, 1950, 1971; Potapenko et al., 2016; Zhukov, Potapenko, 2016; Zhukov et al., 2016a, 2016b). Цей підхід можна застосувати для оцінки відношень подібності-відмінності між членами угруповання. Але значний об'єм екологічно релевантної інформації міститься в даних про філогенію видів, які складають угруповання. Філогенія є носієм непрямої інформації про спільне походження, спільні адаптації та потенціал конкуренції між видами (Webb et al., 2002). Філогенетично близькі види мають тенденцію бути адаптованими до подібних оселищ так як вони характеризуються подібними біологічними властивостями – патерн, який має назву «консерватизм екологічної ніші» (Lord et al., 1995). У цьому випадку локальні угруповання, які розподілені в екологічному градієнті, можуть демонструвати надлишок споріднених видів, які локально співіснують, що є прикладом «просторової філогенетичної кластеризації» (Hardy, 2008). Навпаки, патерн «просторової філогенетичної понаддисперсії» (сестринські види зустрічаються разом менш часто, ніж це можна очікувати виходячи з випадкових умов) може бути результатом 1) конкурентного виключення між двома із споріднених видів, які мають подібні екологічні потреби; 2) смертності, яка залежить від щільності споріднених видів (Gilbert, Webb, 2007); 3) екологічного вибуття, яке викликане диференціацією оселищ між сестринськими видами (Cavender-Bares et al., 2004, 2006). Відомості про ці процеси можуть бути одержані у результаті дослідження кореляції між спільною зустрічальністю та філогенетичною відстанню пар видів у природних угрупованнях. Така просторова філогенетична структура може мати біогеографічне походження, коли швидкість вибуття переважає швидкість розселення видів через біогеографічні бар'єри (Webb et al., 2002; Hardy, Senterre, 2007). Важливим питанням є встановити, чи є чисельні види випадково розподілені по філогенетичній структурі? Цей патерн може бути кількісно оцінений за допомогою індексу філогенетичної девіації з урахуванням чисельності (*Abundance Phylogenetic Deviation* – APD) (Hardy, 2008). Індекс APD>0 у випадку філогенетичної кластеризації чисельності видів, тобто тоді, коли чисельні види притаманні тільки окремим філогенетичним кладам. Якщо значення APD<0, то мова йде про філогенетичну понаддисперсію, тобто це ситуація, коли найчисельніші види розподілені серед філогенетично відмінних клад (Hardy, 2008).

Дані про угруповання можуть бути представлені у двох матрицях: перша матриця містить дистанції або відмінності між видами, а друга – містить відомості чисельність (або присутність/відсутність) видів (рядки) в угрупованні (стовпці).

Відмінності між видами можуть бути оцінені на основі їх таксономії ([Izsak, Papp, 1995](#); [Warwick, Clarke, 1995](#)), морфології ([Blondel et al., 1984](#); [Cody, Mooney, 1978](#); [Losos, 1992](#)), або їх біологічних властивостей ([Lamouroux et al., 2002](#)). Індекси видового різноманіття зазвичай обчислюються на підставі відносини числа видів до числа особин, що припадають на один вид для цього угруповання. Найбільш поширеними індексами різноманіття є індекси Джині-Сімпсона ([Simpson, 1949](#)) і Шеннона ([Shannon, 1948](#)). Однак, ці індекси не враховують відмінності між видами. «Індекси, засновані на особливостях» позначають безліч індексів, які включають відмінності серед видів, що базуються на одній або декількох біологічних властивостях ([Pavoine et al., 2004](#)). Головним завданням подвійного аналізу головних координат (*double principal coordinate analysis* – DPCoA) є оцінка типології угруповання на основі інформації про гетерогенність видових ідентичностей, а також відмінностей між видами і відносною чисельністю видів ([Pavoine et al., 2004](#)).

Створена філогенія рослин видового рівня, яка базується на відомостях про послідовності генів, які присутні в GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) для наземних рослин ([Zanne et al., 2014](#)). Ця філогенія містить відомості про 31 749 видів рослин та створена на основі сімох регіонів генів (18S rDNA, 26S rDNA, ITS, *matK*, *rbcl*, *atpB* та *trnL-F*), які включають регіони, що еволюціонують як помірно, так і швидко ([Qian, Jin, 2016](#)). Оцінювання найбільшої правдоподібності філогенії здійснено за допомогою часового шкалювання на основі 39 викопних калібрувань. Філогенія включає 98,6 % родин насінневих рослин, представлених у світовій флорі, біля 11 % видів ([Qian, Zhang, 2014](#)) та 51,6 % родів ([Zanne et al., 2014](#)). Номенклатура порядків та родин наведено відповідно до APG III (2009). Таким чином, інформація, яка наведена у цій філогенії, може застосовуватися для реконструкції філогеній у екологічних та біогеографічних дослідженнях насінневих рослин ([Qian, Jin, 2016](#)).

Філогенетична структура особливо інформативна для вирішення питання про роль нейтральних процесів у організації угруповань. Нейтральне угруповання жоден з екологічних процесів, які стосуються міжвидових відношень або відношень видів з навколишнім середовищем, не здатний створити філогенетичну структуру в просторовому розподілі видів ([Hardy, 2008](#)). Але чисто нейтральні процеси здатні утворювати складну структуру просторового розподілення видів ([Ulrich, 2004](#)). Ця обставина свідчить про те, що рандомізація чисельності видів серед локацій не є придатною процедурою для утворення альтернативи для порівняння спостережуваної філогенетичної структури ([Gotelli, 2000](#)).

Слід відзначити, що екологічні процеси відбуваються паралельно у просторі екологічному та просторі географічному ([Kunah, Kolada, 2010](#)). Для відображення поведінки угруповання у екологічному просторі застосовуються техніки ординації ([Hill, 1973](#); [Doledec et al., 1996](#); [Legendre, Gallaghe, 2001](#); [Zhukov, 2015b](#); [Sokolov, Zhukov, 2016](#)). Дані дистанційного зондування Землі мають велике значення для моделювання просторових патернів екологічної ніші окремих видів ([Zhukov et al., 2015](#); [Zhukov, Shatalin, 2016](#); [Andrushenko, Zhukov, 2016](#); [Zimaroeva et al., 2015a, 2015 b](#)), характеристик середовища ([Baljuk et al., 2014](#); [Zhukov et al., 2016](#)) та екологічних властивостей угруповань ([Zhukov et al., 2013](#); [Zhukov et al., 2015](#); [Zhukov, Gofman, 2016](#)).

Метою нашої роботи є встановити особливості філогенетичної організації угруповань рослин арени р. Дніпро у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський» та визначити закономірності її просторового варіювання з залученням даних дистанційного зондування поверхні Землі.

Матеріали та методи

Матеріали зібрано у період 2012–2016 рр. у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський» (рис. 1). Досліджений полігон знаходиться у межах першої надзаплавної тераси (арени) р. Дніпро. На полігоні представлені піщаний степ, лугові, лісові та болотні угруповання в заплаві р. Проточ та в балці Орлова, штучні насадження сосни звичайної (рис. 2). Описання рослинності проведено по стандартним геоботанічним методикам ([Voronov, 1973](#)) на ділянках розміром 10×10 м (100 м²). Усього зроблено 94 геоботанічних описання. Проективне покриття рослин оцінювали окомірно. Рослин визначали за «Определитель высших растений Украины» (1987). Назви рослин наведено за базою даних The Plant List ([2013](#)), систематику – за базою даних Euro+Med ([2016](#)). Відомості про філогенію рослин одержано за допомогою сервісу Phylomatic ([Webb, Donoghue, 2005](#)). Філогенія базується на відомостях про послідовності генів, які присутні в GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) для наземних рослин ([Zanne et al., 2014](#)).

Відомості про філогенію застосовано для оцінки філогенетичного аспекту різноманіття рослинних угруповань. Одним з індексів, запропонованих для вимірювання різноманіття в межах угруповання шляхом групування особин у категорії (найбільш звичайно – у види) з урахуванням їх чисельності, є індекс Хаврда і Чарвата ([Havrda, Charvat, 1967](#)):

$$H_a(p) = (1 - \sum_{i=1}^n p_i^a) / (a - 1),$$

де $p = (p_1, p_2, \dots, p_n)$, p_i – відносний достаток (чисельність або проективне покриття) i -ої категорії в угрупованні, які включають n категорій, і a – константа масштабування ($a \geq 0$), яка дозволяє робити зважування ролі рідкісних категорій ([Pavoine et al., 2009](#)).

Якщо a дорівнює нулю, то H_a зводиться до кількості категорій, мінус 1. Цей показник різноманіття інтерпретується як категоріальне багатство (як окремий випадок – видове багатство). При такому значенні a категорії, з низькою чисельністю в угрупованні, мають рівну вагу з тими категоріями, які мають високу чисельність. При збільшенні a вага рідкісних категорій знижується. Якщо $a = 1$, тоді H_a чисельно дорівнює індексу Шеннона ([Shannon, 1948](#)), якщо $a = 2$, тоді цей індекс стає рівним індексу Сімпсона ([Simpson, 1949](#)).

Для фракціонування різноманіття по ієрархічних рівнях філогенетичної організації угруповання ієрархічне дерево повинно бути ультраметричним, що означає рівну відстань від усіх листів дерева до його кореня. У філогенетичному

дереві довжина гілок пропорційна еволюційному часу, в таксономічному дереві ця довжина є сурогатом еволюційного часу. Ієрархічні рівні можуть бути пронумеровані від кореня дерева до його листа: (t_1, t_2, \dots, t_N) . Запропоновано наступний індекс філогенетичного (таксономічного) різноманіття (Pavoine et al., 2009):

$$I_i = \sum_{K=1}^N (t_K - t_{K-1}) H_{a,K},$$

де $H_{a,K}$ – індекс різноманіття H_a , який застосовано до K -го періоду для філогенетичного дерева).

При $a = 0$, H_0 – є багатство, а l_0 – індексом Фейта (Faith, 1992) за вирахуванням висоти дерева. При $a = 2$, H_2 – індексом Сімсона, а l_2 – є квадратичною ентропією за Рао (Rao, 1982). При $a = 1$, тоді l_1 – є генералізацією індексу Шеннона.

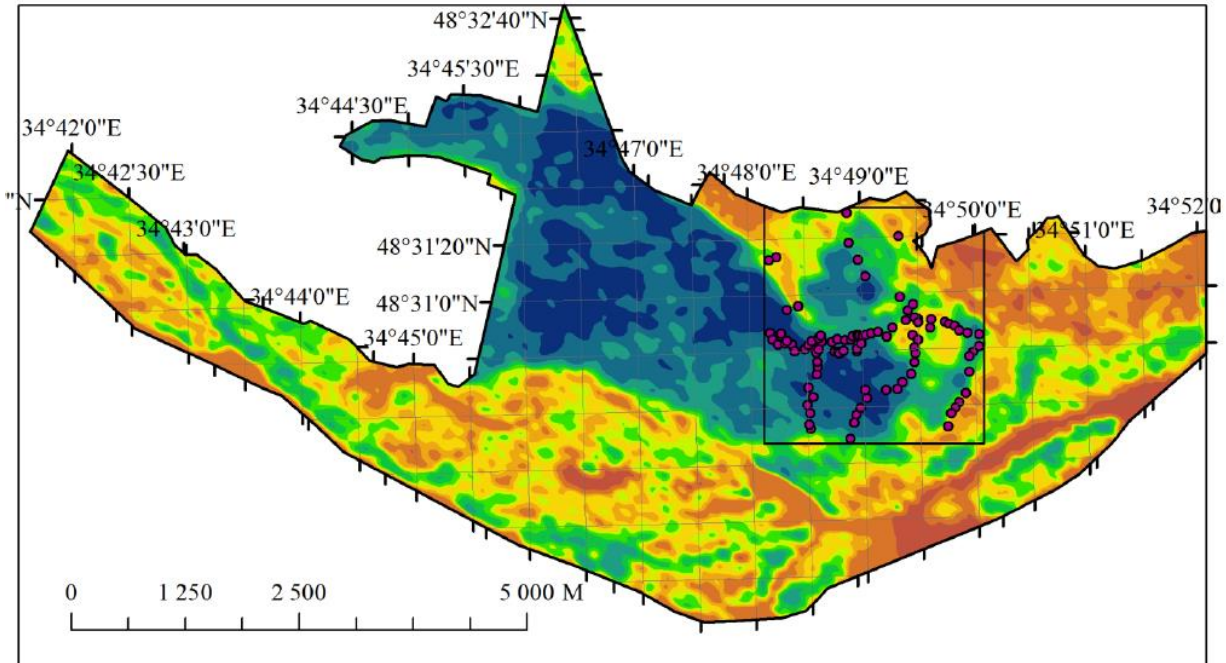


Рис. 1. Розташування дослідного полігону та точок розміщення геоботанічних описів у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Оріївський»

Внесок ієрархічного рівня в індекс таксономічного (філогенетичного) різноманіття l_a залежить від структури таксономічного (філогенетичного) дерева, тривалості філогенетичного періоду (для філогенетичного дерева) і чисельністю видів в угрупованні. Для аналізу l_a в межах метаугруповання, необхідно вивчити варіацію різноманіття в угрупованнях і між ними. Угруповання можуть бути визначені в просторі або в часі. Фракціонування l_a по ієрархічних рівнях або філогенетичному часу може бути застосовано для угруповання – γ -компонента, для угруповання – α -компонента, і для філогенетичного різноманіття між угруповань – β -компонента ($\beta = \gamma - \alpha$).

Для визначення того, який саме філогенетичний період схильний до впливу на відмінності між угрупованнями розроблений пермутаційний тест (Pavoine et al., 2009). Більш високе значення відношення $(\beta/\gamma)_K$ ніж можна було очікувати при випадковій альтернативі, вказує на філогенетичну кластеризацію. Це означає меншу кількість ліній, або те, що чисельність представників окремих ліній дуже висока. Навпаки, менше значення $(\beta/\gamma)_K$ вказує на філогенетичну понаддісперсію – більше число ліній і (або) вирівняність їх чисельності.

Філогенетичний аналіз засобами подвійного аналізу головних координат (*Double Principal Coordinate Analysis* – DPCoA) (Pavoine et al., 2004) проведений за допомогою бібліотеки ade4 у середовищі R (R Core Team, 2016). Процедура аналізу та додаткові скрипти наведені у роботі (Pavoine et al., 2009).

Дані дистанційного зондування Землі у вільному доступі одержані з сайту EarthExplorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>).

Вегетаційні індекси розраховані на основі знімку з супутника Sentinel (<https://sentinels.copernicus.eu/web/sentinel/home>).

Для побудови цифрової моделі рельєфу використана інформація з Радарної топографічної місії шатлів (*Shuttle Radar Topography Mission* – SRTM) з піксельним дозволом 30 м. Розраховані наступні вегетаційні індекси: AC-Index – чутливий до аерозолів; Clay – чутливий до вмісту глинистих мінералів у ґрунті; NDVI – нормалізований диференціальний вегетаційний індекс; GreenNDVI – зелений нормалізований диференціальний вегетаційний індекс (дуже чутливий до концентрації хлорофілу в рослинах); Hydrothermal – гідротермальний композит (чутливий до глинистих відкладень, покращує визначення вологи на орних землях); CIRedEdge – індекс хлорофілу; MNDW – нормалізований диференціальний водний індекс; Xanthophyll – вміст ксантофілу в рослинах; Chlorophyll – вміст хлорофілу а; LSWI – індекс вологості поверхні; NBR – нормалізований індекс пожеж; NDMI – індекс вологості (Жуков та ін., 2016). Застосовані наступні геоморфологічні показники: DEM – висота рельєфу; Alt – висота над русловою мережею; Curv – кривизна рельєфу; Diff – дифузна інсоляція; Dir – пряма інсоляція; LS – індекс ерозії; MBI – індекс балансу геомаси; TPI – індекс топографічної позиції; TWI – топографічний індекс вологості; VRM – векторна міра пересіченості місцевості; Wind – індекс вітрової ерозії (Zhukov et al., 2016).

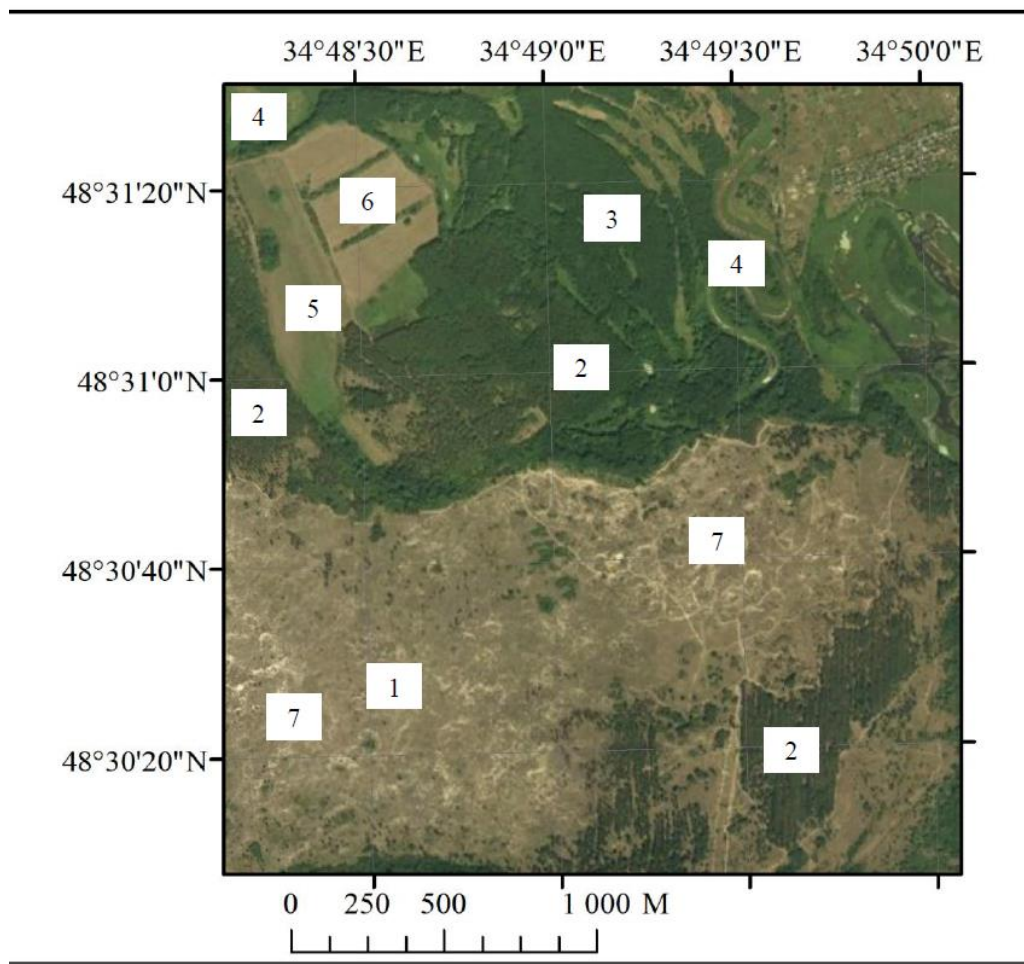


Рис. 2. Космічний знімок поверхні досліджуваного полігону.

1 – псамофітний степ на піщаних кучугурах; 2 – штучні соснові насадження; 3 – штучні широколистяні насадження з фрагментами залишків природних заплавної лісів; 4 – лугові та болотні угруповання заплави р. Протоц; 5 – балка Орлова; 6 – перелоги; 7 – еродований псамофітний степ

У точках простору, де були проведені геоботанічні описання, були оцінені значення просторових предикторів – вегетаційних індексів та геоморфологічних показників. Між значеннями осей, одержаними у результаті DPCoA-підходу та предикторами, проведений множений лінійний регресійний аналіз. Він показав помірну та низьку пояснювальну здатність змінних навколишнього середовища. Такого підходу достатньо, для якісної оцінки характеру зв'язку маркерів філогенетичної структури угруповань. Для виконання вказаних розрахунків була створена географічна інформаційна база даних у програмі ArcGis 10.4. Статистичний аналіз проведений в програмі Statistica 10.0.

Для моделювання просторових патернів залежних змінних нами застосована регресія за ядерним методом опорних векторів (Support Vector Method/Machine). Такий підхід дозволяє гнучко моделювати складні залежності, функціональна форма якої або дуже складна, або невідома. Розрахунки проведені за допомогою бібліотеки kernlab ([Karatzoglou et al., 2004](#)).

Результати

Встановлено, що у межах дослідженого полігону рослинний покрив представлений 189 видами. Відділ Bryophyta представлений *Syntrichia ruralis*, а відділ Pinophyta – *Pinus sylvestris*. Видове різноманіття мохів ари р. Дніпро у межах природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» значно вище, але потребує свого окремого дослідження. Мохи разом з лишайниками *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd. та *Cornicularia steppae* Savicz утворюють подушки ([Kosets, Tkachenko, 1973](#)). Сосна звичайна у межах дослідженої території має штучне походження та зустрічається у штучних лісових насадженнях, або у окремих локусах на місцях минулих пожеж, де у деяких випадках спостерігається її природне віновлення. Таким чином, покритонасінні рослини представлені 187 видами.

Філогенія рослин, які складають рослинний покрив дослідженої території, показаний на рис. 3. Порядки Poales та Asparagales відділилися на філогенетичному дереві біля 180 млн років тому назад (рис. 4). За іншими даними, Asparagales виникли 120 млн, а Poales – 118 млн років тому назад (Hertweck et al., 2015). У межах дослідженої території Asparagales представлені 2 родинами, 4 родами та 5 видами, а Poales – 3 родинами, 18 родами та 27 видами.

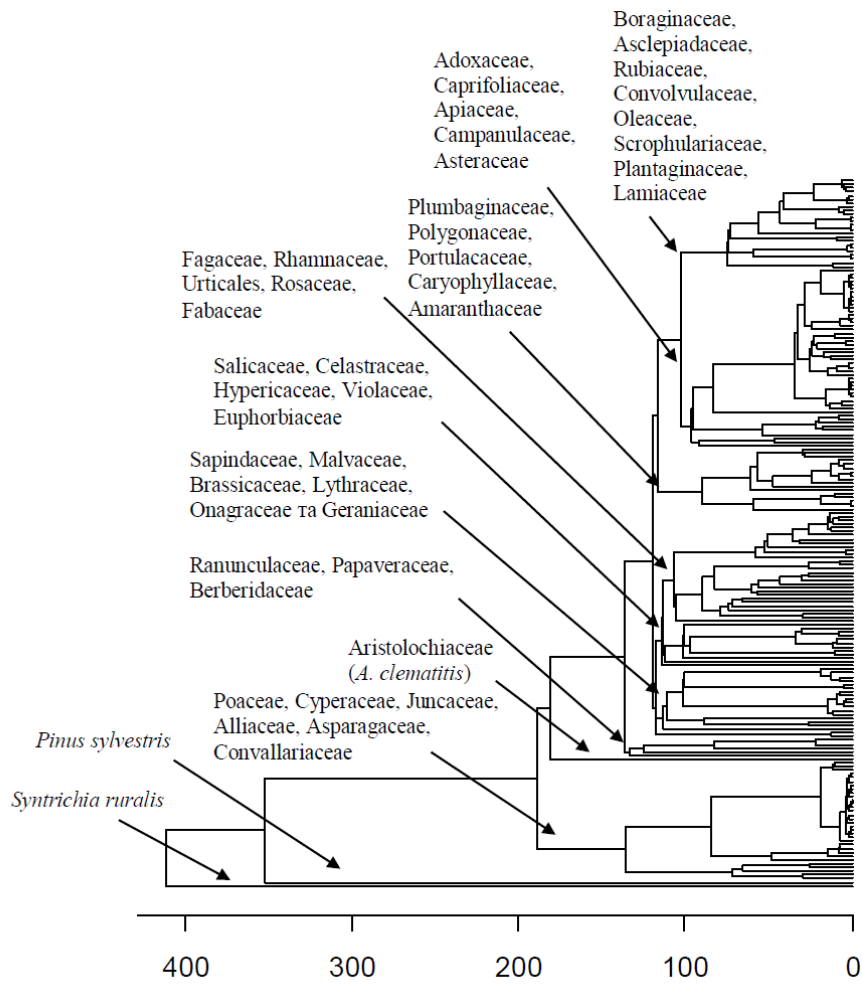


Рис. 3. Філогенія рослин арени р. Дніпро

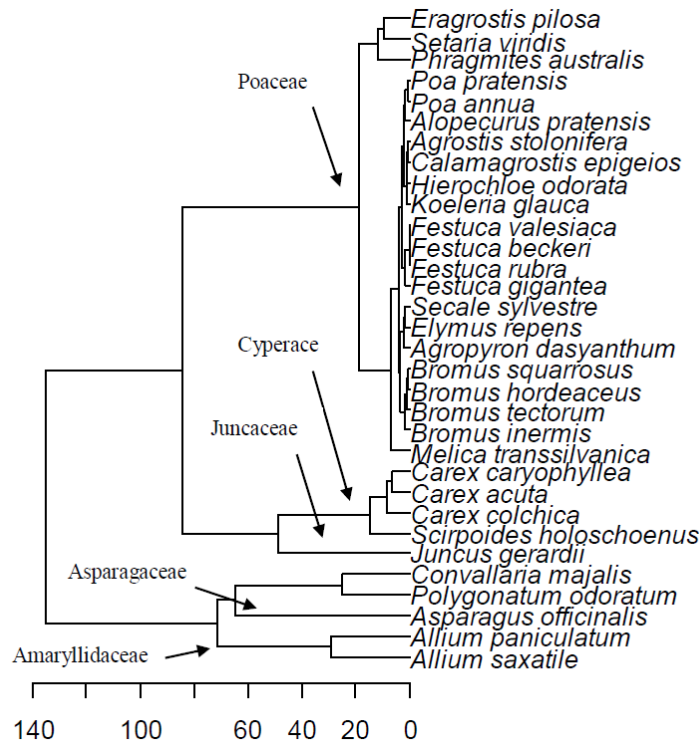


Рис. 4. Філогенія порядків та родин Poales (Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae) та Asparagales (Amaryllidaceae, Asparagaceae)

Порядок Piperales представлений єдиним видом *Aristolochia clematidis*. Філогенетично наближеними є представники порядків Sapindales, Malvales, Brassicales, Myrtales та Geraniales, які формують групу Евророзід II (рис. 5). Ця група на філогенетичному дереві виокремилася біля 110 млн років тому назад. Ряд Sapindales представлений одною родиною та одним родом з чотрьма видами. Ряд Malvales представлений одною родиною з двома родами та двома видами. Ряд

Brassicales представлений одною родиною, 6 родами та 7 видами. Ряд Myrtales представлений родинами Lythraceae (1 род, 1 вид) та Onagraceae (2 роди, 2 вида). Ряд Geraniales представлений 1 родиною, 1 родом та одним видом. Вік порядків Malpighiales та Celastrales складає 100–110 млн років (рис. 6). У межах долсдженного полігону ряд Malpighiales представлений родинами Salicaceae, Hypericaceae, Violaceae, Euphorbiaceae, у склад яких входять 5 родів та 10 видів. Ряд Celastrales представлений одним видом *Euonymus europaeus*.

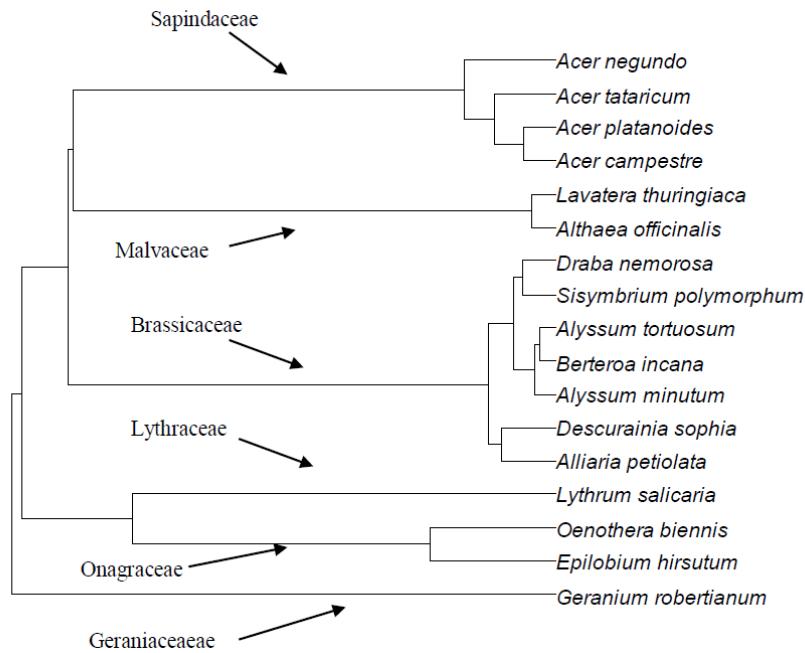


Рис. 5. Філогенія порядків та родин Sapindales (Sapindaceae), Malvales (Malvaceae), Brassicales (Brassicaceae), Myrtales (Lythraceae, Onagraceae) та Geraniales (Geraniaceae)

Група Астерід I представлена порядками Boraginales, Gentianales, Solanales та Lamiales (рис. 10). Вік цієї групи складає біля 75 млн. років. Ряд Boraginales представлений родиною Boraginaceae (2 роди, 2 види). Ряд Gentianales представлений родиною Аросупасеae (2 роди, 2 види) та Rubiaceae (1 род, 3 види). Ряд Solanales представлений родиною Convolvulaceae (2 роди, 2 види). Ряд Lamiales представлений родинами Oleaceae (один вид *Fraxinus excelsior*), Scrophulariaceae (1 род, 3 види), Lamiaceae (7 родів, 7 видів), Plantaginaceae (2 роди, 4 види).

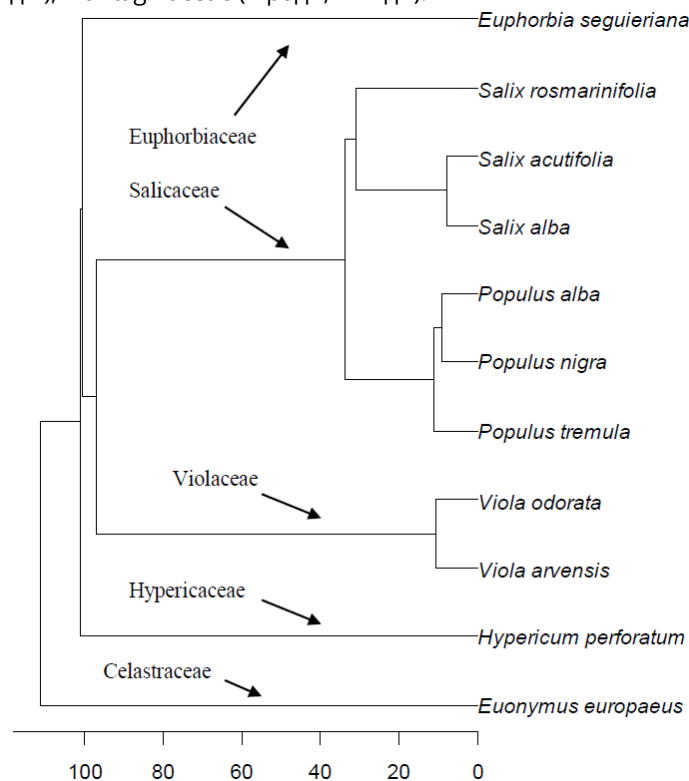


Рис. 6. Філогенія порядків та родин Malpighiales (Salicaceae, Hypericaceae, Violaceae, Euphorbiaceae) та Celastrales (Celastraceae)

Група Еурозід I представлена рядами Fagales, Rosales та Fabales (рис. 7). Їх вік оцінюється у 117–108 млн років (Wikström et al., 2001). Ряд Fagales представлена одним видом *Quercus robur*. Ряд Rosales представлена родинами Rhamnaceae,

Urticales, Rosaceae, Cannabaceae, Ulmaceae та Moraceae, до складу яких у межах дослідженого полігону входять 16 видів з 13 родів. Ряд Fabales представлений родиною Fabaceae з 13 видів та 13 родів.

До групи Базальних еудикотів входить порядок Caryophyllales (рис. 8). Його вік становить 90–83 млн. років (Wikström et al., 2001). Ряд Caryophyllales представлений родинами Plumbaginaceae, Polygonaceae, Portulacaceae, Caryophyllaceae та Amaranthaceae, до складу яких входять 12 родин, які представлені 17 видами.

Група Астерід II представлена порядками Dipsacales, Apiales та Asterales (рис. 9). Вік цієї групи складає біля 95 млн. років. У межах дослідженого полігону Ряд Dipsacales представлений родинами Adoxaceae (один вид *Sambucus nigra*) та Carifoliaceae (два роди, два види). Ряд Apiales представлений родиною Apiaceae (6 родів, 6 видів). Ряд Asterales представлений родинами Campanulaceae (вид *Campanula patula*) та Asteraceae (24 роди, 37 видів).

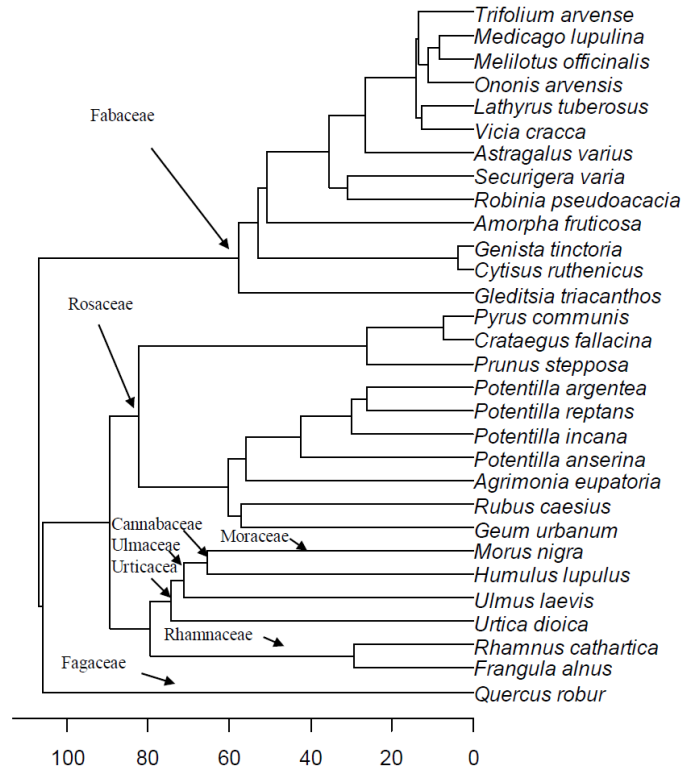


Рис. 7. Філогенія порядків та родин Fagales (Fagaceae), Rosales (Rhamnaceae, Urticales, Rosaceae, Cannabaceae, Ulmaceae, Moraceae), Fabales (Fabaceae)

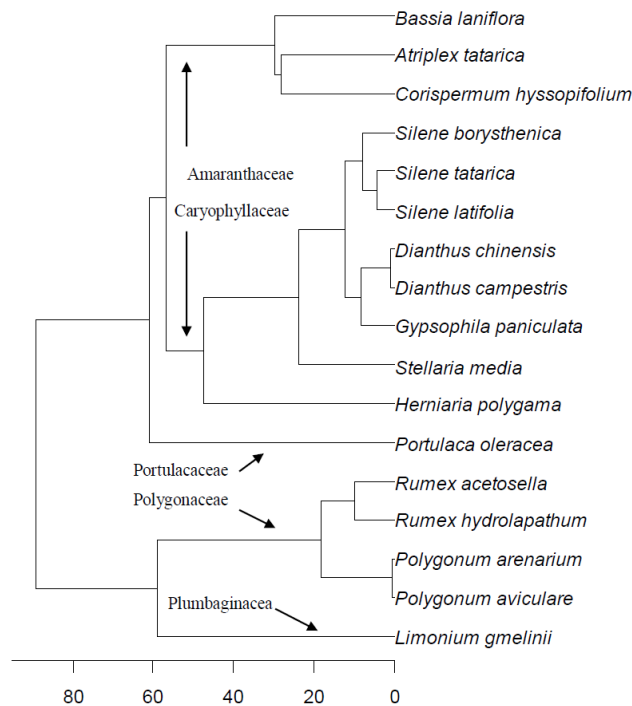


Рис. 8. Філогенія порядку та родин Caryophyllales (Plumbaginaceae, Polygonaceae, Portulacaceae, Caryophyllaceae, Amaranthaceae)

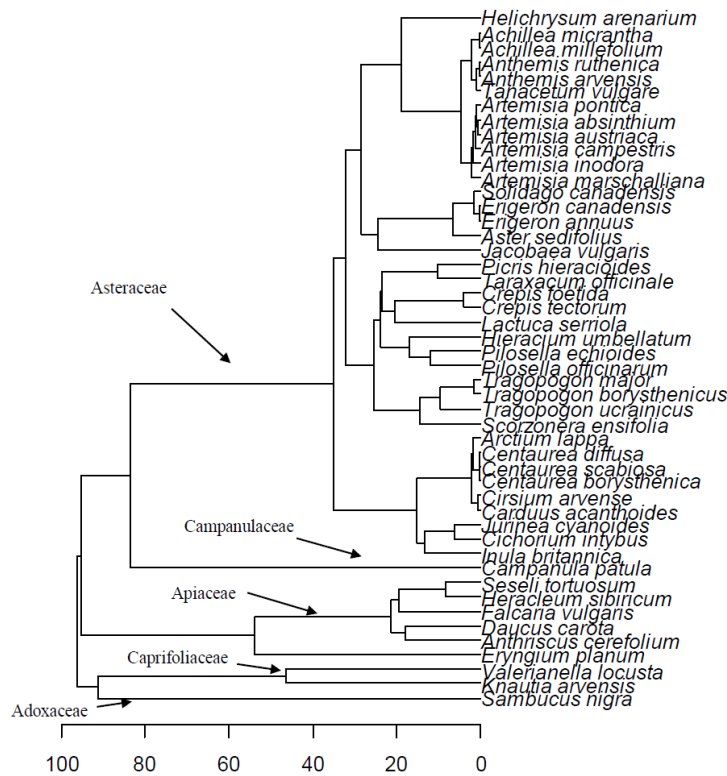


Рис. 9. Філогенія порядків та родин Dipsacales (Adoxaceae, Caprifoliaceae), Apiales (Apiaceae), Asterales (Campanulaceae, Asteraceae)

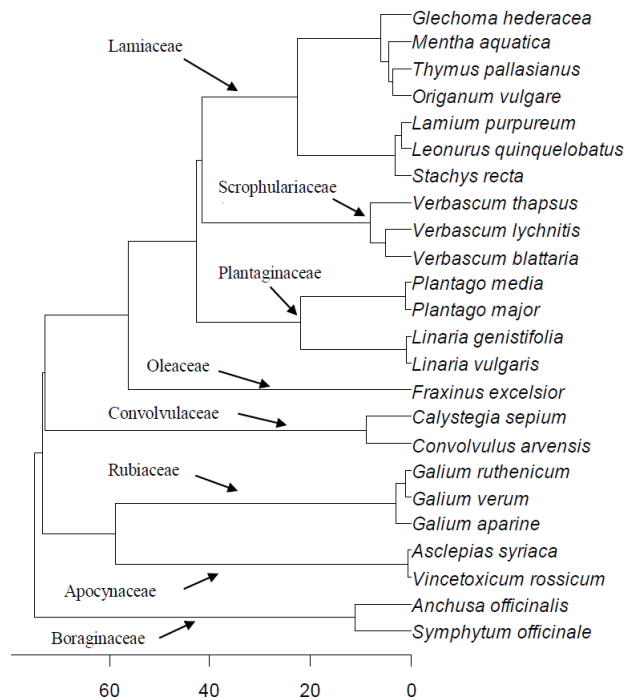


Рис. 10. Філогенія порядків та родин Boraginales (Boraginaceae), Gentianales (Apocynaceae, Rubiaceae), Solanales (Convolvulaceae), Lamiales (Oleaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Plantaginaceae)

Індекс філогенетичної девіації з урахуванням чисельності (APD) для досліджуваного метагрупування приймає значення $-0,53$, що статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи ($p = 0,001$). Від'ємне значення APD свідчить про понаддисперсію у філогенетичній організації досліджуваного метагрупування.

Ординація угруповання за допомогою процедури DPCOA дозволила встановити те, що перші 4 осі характеризуються власними значеннями, які переважають одиницю (табл. 1). Нами була проведена пермутаційна процедура, яка полягала у тому, що нами було згенеровано випадкові філогенетичні структури за допомогою випадкового розміщення видів на кінцях філогенетичних гілок. Встановлено, що власні числа осей, отриманих у результаті застосування реального філогенетичного дерева статистично вірогідно перевищують власні числа для випадкових філогенетичних дерев для перших сімох осей. Це свідчить про те, що перші сім осей несуть корисну додаткову ординаційну інформацію про структуру метагрупування.

Ось 1 відзеркалює варіювання в метагрупуванні представників ряду Poales (Тонконогоцвітні). Загалом, позитивні значення цієї осі маркують трав'яністі угруповання (степові, лугові, болотні), де переважають Тонконогоцвітні (рис. 11). Відповідно, від'ємні значення осі відповідають лісовим угрупованням, де значення цієї таксономічної групи суттєво менше. Ця ось статистично вірогідно корелює з індексами, які позначають густину рослинного покриву. Так, коефіцієнт кореляції з індексом NDVI становить: $r = -0,57$, $p = 0,00$. З геоморфологічними предикторами значення цієї осі статистично вірогідно не корелюють. Множина регресія з вегетаційними індексами у якості предикторів здатна пояснити 38 % варіабельності цієї осі, а з вегетаційними індексами як предиктори – тільки 16 %. Найбільш інформаційно цінними предикторами є вегетаційні індекси Chlorophyll та Xanthophyll. Геоморфологічні предиктори вказують на те, що ось 1 набуває найбільших значень у підвищених ділянках рельєфу з відносно меншим рівнем гідрологічної мережі та меншим ризиком дефляції.

Таблиця 1 Власні числа DPCoA-осей для спостережуваних даних та філогенетичної матриці, а також власні числа для рандомізованих філогенетичних матриць (99 пермутацій) та оцінка p -рівня значущості відмінності від нуль-альтернативи

Ось	Власне число	Власне число для рандомізованої філогенетичної матриці			p -рівень
		Середнє±ст. помилка	Мінімум	Максимум	
1	12,90	4,07±0,150	2,44	11,32	0,01
2	2,90	1,86±0,050	1,09	3,17	0,05
3	1,90	1,18±0,023	0,80	2,09	0,02
4	1,43	0,87±0,015	0,54	1,30	0,01
5	0,99	0,63±0,011	0,41	0,94	0,01
6	0,69	0,49±0,010	0,23	0,78	0,02
7	0,62	0,36±0,008	0,18	0,58	0,01
8	0,17	0,28±0,006	0,16	0,46	0,98
9	0,12	0,21±0,005	0,11	0,37	0,97
10	0,08	0,16±0,004	0,08	0,28	1,00

Ось 2 відзеркалює протилежну динаміку ролі в угрупованні представників рядів з одного боку Asterales та Poales – з іншого. Ділянки з відносним переважанням Айстроцвітних над Тонконогоцвітними формують дифузні фрагменти рослинного покриву зі складною просторовою конфігурацією (рис. 11). Найбільшою мірою позитивні значення осі 2 характерні для лугових та болотних угруповань, але для центральної частини полігону в межах псамофітного степу також спостерігається відносне переважання Asterales над Poales. Ця ось статистично вірогідно корелює з індексами, які позначають густину рослинного покриву. Так, коефіцієнт кореляції з індексом NDVI становить: $r = -0,26$, $p = 0,02$. З геоморфологічними предикторами значення цієї осі статистично вірогідно не корелюють. Вегетаційні індекси здатні пояснити 22 % варіювання значень осі 2, а геоморфологічні предиктори – тільки 9 %. Найбільш інформаційно цінними предикторами цієї осі є індекси Chlorophyll, GreenNDVI та NDVI, а серед геоморфологічних показників – висота над гідрологічною сіткою та фактор ерозії.

Ось 3 показує тенденцію синхронної зміни ролі рядів Asterales та Poales з одного боку, та протилежної ним динаміки рослин ряду Malpighiales. Ряд Malpighiales у межах полігону представлений переважно деревинними породами (*Populus*, *Salix*) або лісовими травами (*Viola*, *Hypericum*), що пояснює той факт, що ця ось найбільшою мірою диференціює ділянки з широколистяними лісами від інших типів рослинного покриву. Ця ось характеризується найбільшим рівнем кореляції з індексом, який чутливий до вмісту хлорофілу в рослинних тканинах Chlorophyll ($r = -0,19$, $p = 0,05$) та зеленістю рослинного покриву GreenNDVI ($r = -0,19$, $p = 0,05$), що підкреслює більший вміст хлорофілу в рослинному покриві, представленому широколистяними породами. Вегетаційні індекси здатні пояснити 21 % варіювання значень осі 3, а геоморфологічні предиктори – тільки 5 %. Найбільш інформаційно цінними предикторами цієї осі є індекси Chlorophyll, GreenNDVI, Hydrothermal, NDMI та Xanthophyll, а серед геоморфологічних показників – висота рельєфу, пряма інсоляція та топографічний індекс вологості.

Ось 4 відзеркалює синхрону зміну значення в угрупованні Poales, Malpighiales та Sapindales на противагу ролі в угрупованні мохів, Fabales, *Pinus sylvestris*, *Chelidonium majus*, *Berberis vulgaris*. Просторове варіювання цієї осі вказує на обмежені ділянки з позитивними значеннями, які позначають зони збільшення в угрупованні Бобоцвітних та світи інших видів. Ця ось найбільшою мірою чутлива до геоморфологічних предикторів, а саме до висоти над русловою мережею Alt ($r = 0,29$, $p = 0,005$), кривізні поверхні Curv ($r = 0,25$, $p = 0,014$), дифузної інсоляції Diff ($r = -0,29$, $p = 0,006$) та деяких інших показників. Таким чином, ось 4 чутлива до варіювання філогенетичної структури рослинного покриву залежно від геоморфологічних особливостей. Вегетаційні індекси здатні пояснити 27 % варіювання значень осі 4, а геоморфологічні предиктори – 20 %. Найбільш інформаційно цінними предикторами цієї осі є індекси AC-Index, Clay, CRedEdge, GreenNDVI, MNDW та Xanthophyll, а серед геоморфологічних показників – висота над гідрологічною сіткою, LS, MBI, TPI, TWI, VRM.

Таблиця 2 Матриця регресійних коефіцієнтів залежності осей, встановлених у результаті DPCoA-процедури та від предикторів, одержаних на основі даних дистанційного зондування Землі (наведені результати прямого відбору коефіцієнтів, R^2 – коефіцієнти детермінації для множинних регресійних моделей з прямим відбором змінних)

Предиктори та коефіцієнти детермінації	Ось 1	Ось 2	Ось 3	Ось 4	Ось 5	Ось 6	Ось 7
Вегетаційні індекси							
Коефіцієнти детермінації	$R^2= 0,38$	$R^2= 0,22$	$R^2= 0,21$	$R^2= 0,27$	$R^2= 0,10$	$R^2= 0,14$	$R^2= 0,12$
AC-Index	-	-	-	-0,52±0,21	-	-	-
Chlorophyll	-0,45±0,19	1,13±0,51	-1,39±0,59	-	-0,35±0,22	-1,32±0,52	-
Clay	-	-	-	-0,91±0,42	-	-	-
ClRedEdge	-	-	-	1,27±0,65	-	-	-
GreenNDVI	-	-0,86±0,62	-1,80±0,83	-0,96±0,46	-	1,14±0,52	1,69±0,84
Hydrothermal	-	-	-1,08±0,79	-	-	-	1,44±0,79
LSWI	-	-	-	-	-	-	-
MNDW	-	-	-	0,13±0,21	-	-	-
NBR	-	-	-	-	-	-	-
NDMI	-	-	2,34±0,86	-	-	-	-
NDVI	-	-0,50±0,41	-	-	-	-	-1,27±0,80
Xanthophyll	-0,60±0,28	-	-0,15±0,79	0,85±0,40	0,26±0,22	-	0,95±0,81
Геоморфологічні показники							
Коефіцієнти детермінації	$R^2= 0,16$	$R^2= 0,09$	$R^2= 0,05$	$R^2= 0,20$	$R^2= 0,11$	$R^2= 0,15$	$R^2= 0,18$
DEM	0,43±0,13	-	0,11±0,10	-	-	-	-0,36±0,17
Alt	-0,24±0,16	0,30±0,14	-	0,20±0,12	-	-	0,07±0,14
Curv	-	-	-	-	-	0,77±0,54	-1,02±0,44
Diff	-	-	-	-	-	-	0,16±0,13
Dir	0,04±0,02	-	0,17±0,10	-	0,24±0,10	-0,20±0,11	-
LS	-	-0,24±0,11	-	0,40±0,18	-	-0,27±0,17	-
MBI	-	-	-	0,23±0,14	-	-0,91±0,45	0,94±0,38
TPI	1,19±0,84	-	-	0,24±0,16	-	0,08±0,20	-
TWI	-0,60±0,28	-	0,15±0,10	0,30±0,15	-	-	-
VRM	-	-	-	-0,20±0,17	-	0,19±0,17	-
Wind	-2,51±1,04	-	-	-	-	-	0,59±0,23

Ось 5 чутлива до протилежної динаміки варіювання значень в угрупованні представників рядів Sapindales з одного боку та Malpighiales і Fabales – з іншого. Ця ось статистично вірогідно корелює з маркером прямої інсоляції Dir ($r = 0,24$, $p = 0,034$), що свідчить про аспект рослинності, який обумовлений експозицією схилів. Природу цієї осі можна краще пояснити на основі аналізу особливостей її просторового варювання. Вегетаційні індекси здатні пояснити 10 % варіювання значень осі 5, а геоморфологічні предиктори – 11 %. Найбільш інформаційно цінними предикторами цієї осі є індекси Chlorophyll та Xanthophyll, а серед геоморфологічних показників – показник прямої інсоляції.

Ось 5 приймає позитивні значення у зоні значної антропогенної трансформації внаслідок пожеж та ерозії піщаного ґрунту. Негативні значення осі відповідають стабільним ділянкам рослинного покриву, в якому представлені або *Acer tataricum*, що відповідає угрупованням чорнокленових кущів на арені, або представлені інші представники роду *Acer* в лісових угрупованнях.

Ось 6 відбиває синхрону динаміку варіювання значень в угрупованні представників рядів Sapindales та Malpighiales. Ця ось корелює з індексами, які чутливі до вмісту в ґрунті глинистих мінералів Clay ($r = -0,19$, $p = 0,05$) та вмісту хлорофілу в листях рослин Chlorophyll ($r = -0,20$, $p = 0,02$). Припущення про те, що ця ось чутлива до механічного складу ґрунту, може бути підтверджено результатами аналізу просторового варіювання значень цієї осі. Вона набуває найбільших значень у межах території, яка занята пісковими кучугурами, які характеризуються найменшим вмістом глинистої фракції. Найменші значення ось приймає по мірі пониження рельєфу там, где ґрунти утворені більш важкими за механічним складом компонентами. Важливо відзначити, що ця ось вказує на те, що піщані кучугури на арені не однорідні за механічним складом так, що певні ділянки представлені більш важкими за механічним складом ґрунтами. Але це припущення потребує додаткової перевірки інструментальними методами. Вегетаційні індекси здатні пояснити 14 %

варіювання значень осі 6, а геоморфологічні предиктори – 15 %. Найбільш інформаційно цінними предикторами цієї осі є індекси Chlorophyll та GreenNDVI, а серед геоморфологічних показників – Curv, Dir, LS, MBI, TPI та VRM.

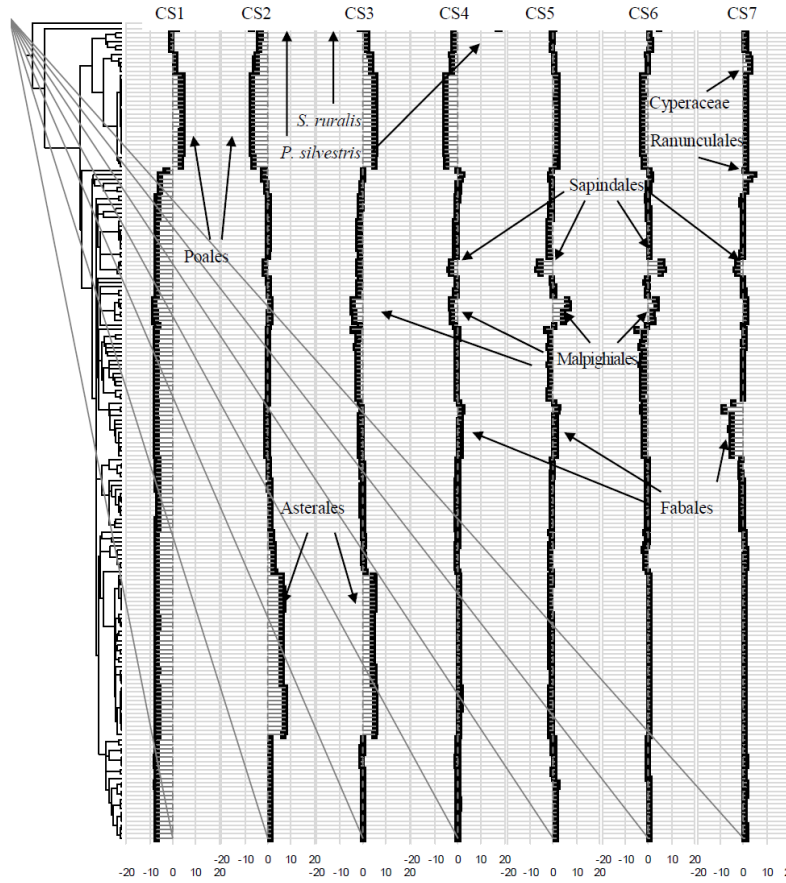


Рис. 11. Результати DPCoA. Зліва – філогенетична структура метагрупування. CS1 – CS7 – ваги видів на відповідні осі.

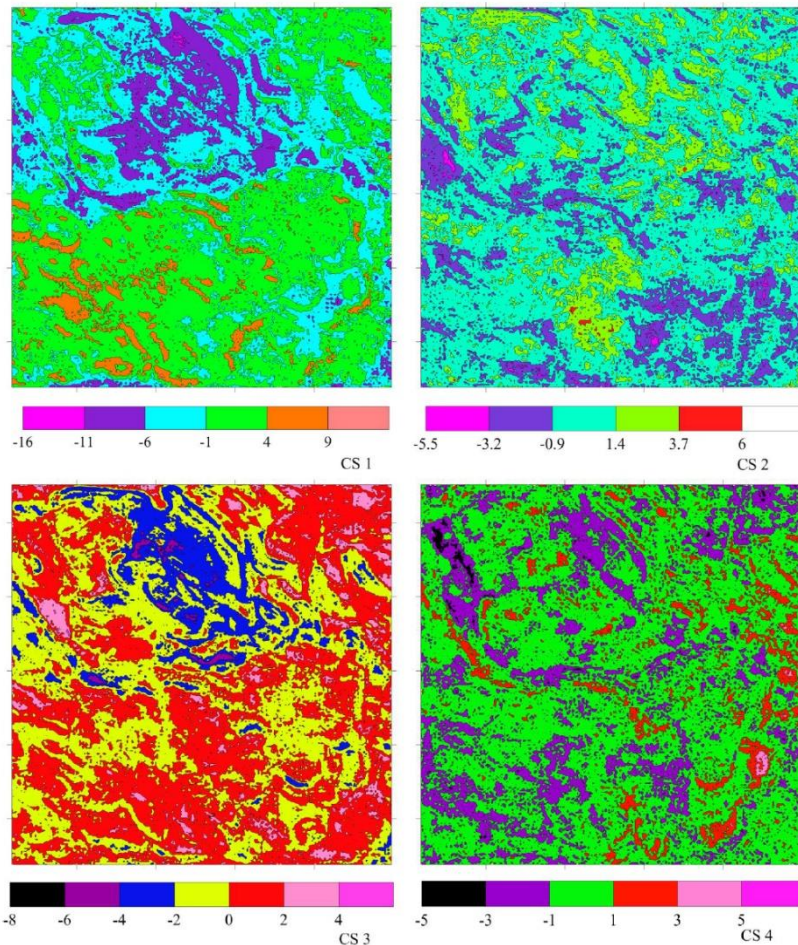


Рис. 12. Просторове варіювання осей, одержаних внаслідок DPCoA процедури

Ось 7 пов'язана з синхронним варіюванням значення в угрупованні рослин родини *Syringaceae* та ряду *Ranunculales* з одного боку та рядів *Sapindales* та *Fabales* – з іншого. Ця ось корелює з індексом вологості NDMI ($r = 0,18$, $p = 0,05$) та з індексом балансу геомаси ($r = 0,20$, $p = 0,04$). Індекс балансу геомаси (*Mass Balance Index*) розкриває топографічні передумови до руйнування та відкладення ґрунтів. Даний показник дозволяє виявити ділянки з високим ступенем імовірності розвитку обсіпних схилових процесів. Негативні значення індексу вказують на ділянки з нагромадженням геомаси, такі як депресії рельєфу або заплави рік. Позитивні значення вказують на ділянки з високим ступенем ризику ерозійних процесів. Значення індексу, близьке до нуля, указує на ділянки з рівновагою спаду та прибутку геомаси (Zhukov et al., 2016). Вегетаційні індекси здатні пояснити 12 % варіювання значень осі 7, а геоморфологічні предиктори – 18 %. Найбільш інформаційно цінними предикторами цієї осі є індекси GreenNDVI, Hydrothermal, NDVI та Xanthophyll, а серед геоморфологічних показників – висота рельєфу, Alt, Curv, Diff, MBI та Wind.

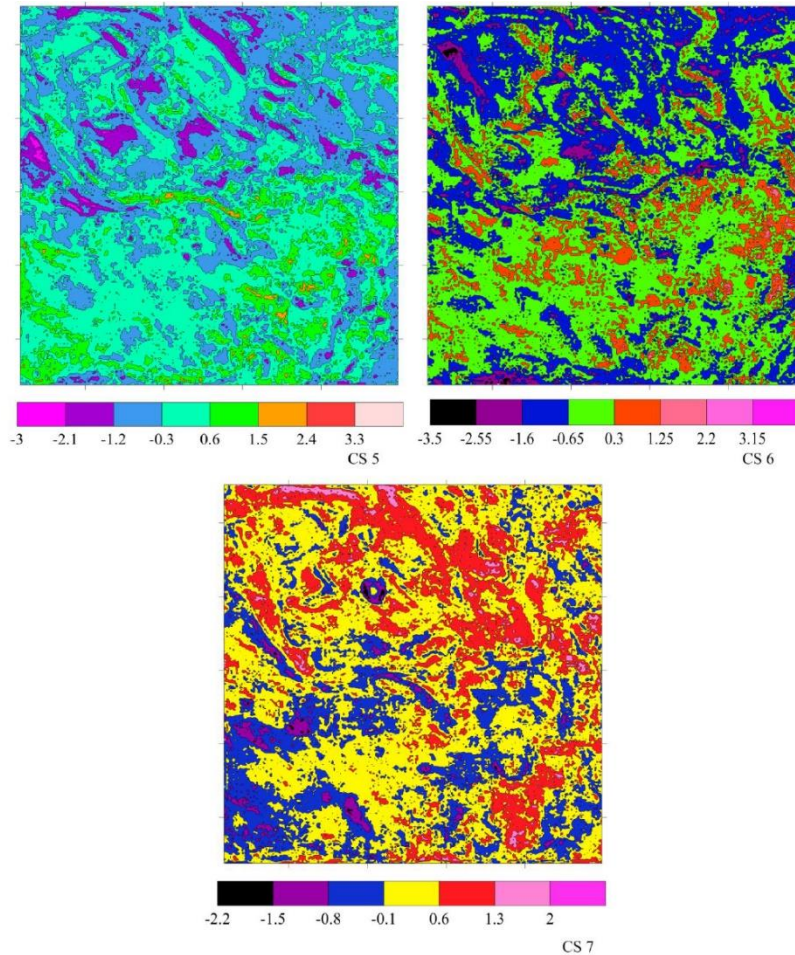


Рис. 12. (продовження)

Загальне філогенетичне різноманіття та його фракціонування представлене у таблиці 1. Фракціонування різноманіть I_0 , I_1 , I_2 у межах філогенетичних періодів представлене на рисунку 12. За визначенням, кількість філогенетичних ліній зменшується від листя філогенетичного дерева до його коріння. Відповідно, екологічний внесок періодів зменшується від листя до коріння у випадку застосування I_0 та меншою мірою у випадку I_1 , I_2 . Найбільший внесок

Таблиця 3 Загальні значення I_a (суми за всі філогенетичні періоди, $a = 0, 1, 2$) та їх фракціонування у межах та між сайтами (% вказує на частку загального різноманіття що відноситься до компоненти різноманіття у межах або між сайтами)

Компоненти різноманіття	I_0		I_1		I_2	
Різноманіття у межах сайтів	2285,98	29,44 %	575,69	77,31 %	193,86	89,70 %
Різноманіття між сайтів	5478,66	70,56 %	168,92	22,69 %	22,26	10,30 %
Загальне різноманіття	7764,64	100,00 %	744,60	100,00	216,12	100,00 %

Найбільші відмінності між сайтами для різноманіть I_0 та I_1 характерні для рівня окремих видів. Для різноманіття I_2 відмінності між сайтами збільшуються разом зі збільшенням філогенетичного віку і тільки наприкінці відбувається різке зменшення відношення β/γ . Філогенетичне походження диференціації між сайтами, яке відображається високими значеннями β/γ для різноманіття за Сімпсоном може бути охарактеризоване як філогенетична кластеризація. Різке збільшення показника β/γ встановлене для періоду 440. Для цього періоду виділені монофілетичні групи, розподіл яких у просторі осей DPCoA аналізу показано на рис. 13.

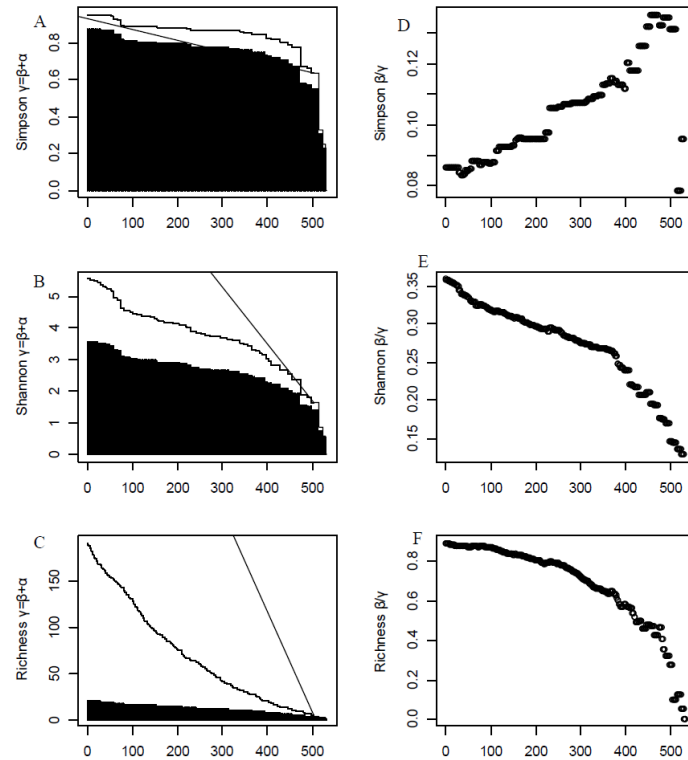


Рис. 13. Ієрархічна декомпозиція філогенетичного різноманіття уздовж філогенетичних періодів. Періоди ранжовані від пелюстків до коренів. А – декомпозиція індексу Сімпсона на α - (чорна область) та β -компоненти (біла область) уздовж еволюційного часу (висота чорної та білої областей відповідає γ -компоненті); В та С – аналогічні позначки для індексу Шеннона (В) та видового багатства (С); D – відмінності між сайтами (виміряне як відношення β/γ індексів Сімпсона) у аспекті еволюційних періодів; Е та F – еквівалентні позначки індексу Шеннона (Е) та видового багатства (F)

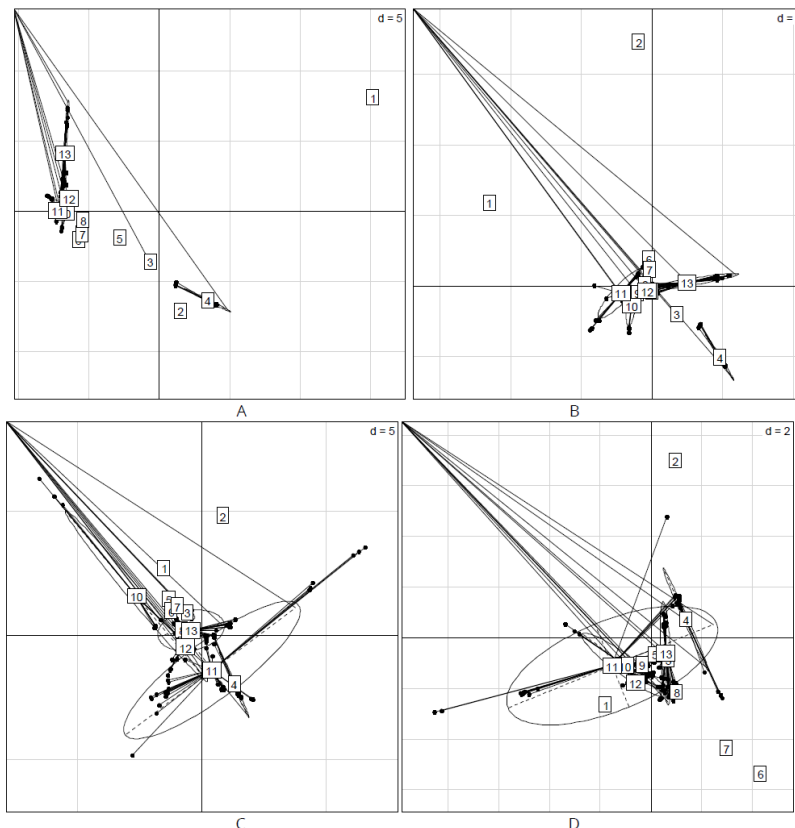


Рис. 14. Розташування монофілетичних груп у період, який відповідає початку інтенсивного зростання відношення β/γ індексу Сімпсона у просторі осей, одержаних у результаті DPCoA процедури (А – осі 1, 2; В – осі 3, 4; С – осі 5, 6; D – осі 7, 8)

1 – *Syntrichia ruralis*; 2 – *Pinus sylvestris*; 3 – Asparagales; 4 – Poales; 5 – *Aristolochia clematitis*; 6 – *Chelidonium majus*; 7 – *Berberis vulgaris*; 8 – Ranunculaceae; 9 – Crassulaceae; 10 – Brassicaceae+Geraniaceae+Malvaceae+Myrtales+Sapindaceae; 11 – Celastraceae+Zygophyllaceae+Malpighiales +Fagaceae+Rosales+Fabales; 12 – Caryophyllales; 13 – Dipsacales+Apiaceae+Asterales +Gentianales+Boraginaceae+Lamiales

Одержані результати свідчать про те, що суттєві відмінності між сайтами обумовлені переважно окремими видами (*Syntrichia ruralis*, *Pinus sylvestris*, *Aristolochia clematitis*, *Chelidonium majus*, *Berberis vulgaris*) та такими таксонами, як Asparagales, Poales та Ranunculaceae. Інші таксони формують гомогенні групи рівня сукупності рядів. Проявом гомогенності є компактність відповідних еліпсоїдів у просторі осей 1–4. Вже у просторі осей 5–8 відповідні угруповання таксонів проявляють свою гетерогенність, що відбивається у значній частці простору, яку покривають відповідні еліпсоїди.

Обговорення

Два головних процеси визначають закономірності формування угруповання: фільтрація видів, які здатні демонструвати свою стійкість в угрупованні на основі їх толерантності до умов навколишнього середовища (Weiber, Keddy, 1995; Weiber et al., 1998) та конкурентні взаємовідносини серед видів, що лімітує довготривале спільне існування екологічно подібних видів (Gause, 1934; Elton, 1946; MacArthur, Levins, 1967; Chesson, 1991; Leibold, 1998). На основі розгляду цих процесів можна зробити протилежні прогнози щодо фенотипічної подібності та філогенетичної близькості видів, які спільно існують (Tofts, Silvertown, 2000; Webb, 2002). У випадку коли близькі види мають подібні фізіологічні обмеження та демонструють еволюційний консерватизм екологічних ніш, фільтрація середовища буде приводить до спільного існування філогенетично близьких видів. Такий патерн має назву «філогенетична кластеризація» (Tofts, Silvertown, 2000; Webb, 2005; Cavender-Bares et al., 2004). Конкурентне виключення повинне обмежувати спільне існування близьких видів, якщо види мають спільні лімітуючі ресурси, що приводить до протилежного патерну – філогенетична понаддисперсія (Cavender-Bares et al., 2004). Індекс філогенетичної девіації з урахуванням чисельності (APD) для дослідженого метаугруповання свідчить про наявність філогенетичної понаддисперсії. Така особливість організації метаугруповання є наслідком напружених конкурентних відношень в досить екстремальних умовах арили р. Дніпро.

Подвійний аналіз головних координат (*Double Principal Coordinate Analysis* – DPCoA) дозволяє урахувати при проведенні ординації угруповання дві матриці: традиційну матрицю розподілу видів по біотопах та матрицю, яка характеризує видові відстані (Pavoine et al., 2004). У аналізі може застосовуватися матриця філогенетичних відстаней між видами, що дозволяє оцінити значення філогенетичного сліду в організації угруповання. Власні значення осей 1–7, які визначені під час виконання процедури DPCoA з застосуванням філогенетичної матриці, статистично вірогідно відрізняються від випадкової альтернативи у бік збільшення, що свідчить про додаткову інформацію для пояснення β -різноманіття, яку ми одержуємо при урахуванні філогенетичної історії видів, які складають досліджене метаугруповання.

Зв'язок таксонів з осями дозволяє інтерпретувати ці осі. Слід відзначити, що попарно наближені осі послідовно змінюють зв'язок з окремими таксонами. Так, осі 1 та 2 (та меншою мірою 3 та 4) пов'язані з рядом Poales, осі 2 та 3 – з рядом Asterales, осі 3–6 – з порядком Malpighiales, осі 4–7 – з порядком Sapindales, осі 4, 5, 7 – з порядком Fabales. Слід відзначити, що переважна більшість ординаційних технік, у тому числі DPCoA, виділяє лінійні компоненти реальних екологічних трендів, які обумовлені впливом екологічних чинників. У свою чергу, реакція екологічних систем на вплив факторів як правило є нелінійною та підкоряється відомій дзвіноподібній залежності. Лінійний характер мають залежності, коли експериментально охоплюється тільки частина функціонального діапазону між фактором та відгуком. Нелінійний характер взаємозв'язку при застосуванні ординаційних технік має наслідком так званий ефект підкови у наслідок якого один екологічний чинник при ординаційному відображенні позначається двома або більшим числом осей. Ця обставина пояснює, чому один таксон має значний зв'язок з двома або декількома послідовними осями. Така ситуація виникає як результат того, що у межах дослідженого полігону знаходяться екологічні оптимуми відповідних таксономічних груп. Безумовно, уявлення про оптимум таксономічної групи можливе за умови екологічної гомогенності цих груп. Якісно-кількісною мірою цієї гомогенності може виступати конфігурація еліпсоїду, який окреслює границі відповідної таксономічної групи у просторі DPCoA-осей. Наприклад, еліпсоїд ряду Poales у просторі осей 1–2 та 3–4 (рис. 13) є досить компактним та чітко визначеним, хоч цей ряд поєднує 27 видів рослин, або 14,3 % від усього видового багатства метаугруповання. Теж саме стосується ряду Asparagales (38 видів, або 20,1 % від видового багатства) та деяких інших.

Слід відзначити, що при збільшенні порядкового номеру осей кількість таксонів, які пов'язані з цими осями, збільшується як збільшується і гетерогенність проєкцій їх екологічних ніш на осі на фоні зменшення видового багатства таксонів та тенденції до зменшення рівня цих таксонів. Так, ось 1 пов'язана з одним великим таксоном та видами *P. sylvestris* та *S. ruralis*. Ось 2 – з двома великими таксонами, ось 3 – з трьома, ось 4–6 – з трьома-чотирма, 7 – з чотирма-п'ятьма, при чому ці таксони вже мають ранг менший, ніж порядок.

Геоботанічні описання рослинних угруповань у масштабах дослідженої території представляють собою точкові об'єкти. Вони є основою для створення навчальної вибірки для проведення регресійного аналізу, який дозволяє створити моделі варіювання у просторі багатовимірних осей на основі предикторів, якими виступають інформаційні шари, одержані за допомогою даних дистанційного зондування Землі. Аналогічна технологія була застосована для оцінки просторового варіювання електричної провідності ґрунту в межах аналогічного полігону заповіднику (Zhukov et al., 2016b). Цілісна картина просторового варіювання осей, які є відображеннями філогенетичної структури рослинного покриву, дозволяють створити уявлення про особливості просторового розміщення тих або інших таксонів та сгенерувати припущення про причини, які пояснюють спостережувані патерни.

Природа екологічних факторів, які організують структуру рослинного покриву дослідженої території, може бути встановлена за допомогою процедури фітоіндикації. У результаті нашої більш ранньої роботи встановлено, що в межах

вивченої катени можуть бути виділені чотири диференціальних градієнта факторів середовища у порядку значимості: градієнт трофності, вологості, аерації і мікрокліматичних особливостей (Zhukov et al., 2016a). Залучення даних дистанційного зондування Землі дозволило висвітлити екологічну компоненту в варіюванні багатовимірних осей, які позначають особливості філогенетичної структури рослинного покриву.

Осі 1 та 2 найбільшою мірою корелюють зі значеннями вегетаційних індексів, отриманих на основі знімків поверхні Землі із супутника Sentinel. Саме ці осі маркують варіювання просторового розподілу фітомаси на поверхні досліджуваного полігону. Ділянки з найменшим рівнем фітомаси, тобто такі, що знаходяться у найбільш екстремальних умовах, заняті моховим покривом та представлені угрупованнями, основу яких складають Тонконогоцвіті та певною мірою Айстроцвіті. Важливо відзначити, що варіювання цих осей статистично вірогідно не визначається рельєфними особливостями, що свідчить про те, що ділянки зі значною або малою щільністю рослинного покриву займають просторові діапазони з великим різноманіттям форм рельєфу.

Ось 3 також маркується вмістом хлорофілу в фітомасі та статистично вірогідно не залежить від геоморфологічних особливостей. Ця ось відображає таксономічний аспект структури широколистяних лісів. У межах заповіднику широколистяні ліси значно антропогенно трансформовані, переважно вони мають штучне походження. Тому як результат антропогенного тиску зв'язок між просторовим розподілом широколистяних лісів та рельєфними особливостями ландшафту значно послабився.

Осі 1, 2, 3 та 6 значною мірою маркуються вегетаційними індексами. Це означає, що у результаті дешифровки космічних знімків можливо останні інтерпретувати у термінах філогенетичних особливостей рослинного покриву. Осі 4 та 7 маркуються геоморфологічними предикторами. Ось 5 певною мірою незалежна від розглянутих предикторів, так як є відображенням дигресії-демутації рослинного покриву внаслідок антропогенного впливу.

References

- Andrushenko, A. Yu., Zhukov, A.V. (2016). Scale-dependent effects in structure of the wintering ecological niche of the mute swan during wintering in the gulf of Sivash. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*, 6 (3), 234–247 (in Russian).
- Baljuk, J.A., Kunah, O.N., Zhukov, A. V., Zadorozhnaja, G. A., Ganzha, D.S. (2014). Sampling adaptive strategy and spatial organisation estimation of soil animal communities at various hierarchical levels of urbanised territories. *Biological Bulletin*. 4(3), 8–33 (in Russian).
- Belgard, A.L. (1950). *Forest vegetation of South-East part of the USSR*. Kiev: Kiev State University (in Russian).
- Belgard, A.L. (1971). *Steppe Forestry*. Moscow: Forest Industry (in Russian).
- Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293, 2413–2418.
- Blondel, J., Vuilleumier, F., Marcus, L.F., Terouanne, E. (1984). Is there ecomorphological convergence among mediterranean bird communities of Chile, California, and France. In: Hecht, M.K., Wallace, B., MacIntyre, R.J. (Eds.), *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, 141–213.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. Bazzaz, F.A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist*, 163, 823–843.
- Cavender-Bares, J., Keen, A., Miles, B. (2006). Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, 109–122.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., et al. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett.*, 12, 693–715.
- Chesson, P. (1991). A need for niches? *Trends in Ecology, Evolution*, 6, 26–28.
- Cody, M.L., Mooney, H.A., (1978). Convergence versus nonconvergence in mediterranean-climate ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 9, 265–321.
- Diamond, J.M. (1975). Assembly of species communities. In Cody ML, Diamond JM (eds). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, UK: Belknap Press of Harvard University Press, 342–444.
- Dobrochaeva, D.N., Kotov, M. I. (1987). The identification key of higher plants in Ukraine. Kiev, Naukova dumka (in Russian).
- Doledec, S., Chessel, D., Ter Braak, C.J.F., Champely, S., 1996 Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environ. Ecol. Stat.* 3, 143–166.
- Elton, C. (1946). Competition and the structure of ecological communities. *Journal of Animal Ecology*, 15, 54–68.
- Euro+Med (2006-2016): Euro+Med PlantBase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Available from <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> [Accessed on 01.01.2017].
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Gause, G. (1931). The influence of ecological factors on the size of population. *Am. Nat.*, 65, 70–76.
- Gause, G. F. (1934). *The struggle for existence*. MacMillan, New York.
- Gilbert, G.S., Webb, C.O. (2007). Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences, United States of America*, 104, 4979–4983.
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species cooccurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606–2621.
- Hardy, O. J. (2008). Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96, 914–926.
- Hardy, O.J., Senterre, B. (2007). Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, 95, 493–506.

- Havrda, M., Charvat, F. (1967). Quantification method of classification processes: concept of structural entropy. *Kybernetik*, 3, 30–35.
- Hertweck, K. L., Kinney, M. S., Stuart, S. A., Maurin, O., Mathews, S., Chase, M. W., Gandolfo, M. A., Pires, J. Ch. (2015). Phylogenetics, divergence times and diversification from three genomic partitions in monocots. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178 (3), 375–393, doi:10.1111/boj.12260
- Hill, M.O. (1973). Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.*, 61, 237–249.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Izsak, J., Papp, L. (1995). Application of the quadratic entropy indices for diversity studies of drosophilid assemblages. *Environ. Ecol. Stat.*, 2, 213–224.
- Karatzoglou, A. Smola, A., Hornik, K., Zeileis, A. (2004). Kernlab – An S4 Package for Kernel Methods in R. *Journal of Statistical Software*, 11(9), 1–20.
- Kosets, M. I., Tkachanko, V. S. (1973). *The vegetation of the sand. The vegetation of the URSR*. Kyiv, Naukova dumka (in Ukrainian).
- Kunah, O.N., Kolada, V. V. (2010). The reflection of the technosems in geographical and ecological spaces. *Dnipropetrovsk State Agrarian University Visnik*, 1, 56–60 (in Russian).
- Lamouroux, N., LeRoy Poff, N., Angermeier, P.L., (2002). Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology*, 83, 1792–1807.
- Legendre, P., Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species. *Oecologia*, 271–280.
- Leibold, M. (1998). Similarity and local coexistence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology*, 12, 95–100.
- Lord, J., Westoby, M., Leishman, M. (1995). Seed size and phylogeny in 6 temperate floras – constraints, niche conservatism, and adaptation. *American Naturalist*, 146, 349–364.
- Losos, J.B., (1992). The evolution of convergent structure in Caribbean Anolis communities. *Syst. Biol.*, 41, 403–420.
- MacArthur, R., Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101, 377–385.
- Pavoine, S., Love, M.S., Bonsall, M.B. (2009). Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages: application to rockfish (genus: *Sebastes*) in the Southern California Bight. *Ecology Letters*, 12, 898–908.
- Pavoine, S., Dufour, A.-B., Chessel, D. (2004). From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 228, 523–537.
- Potapenko, O.V., Zhukov, O.V. (2016). Ecomorphic analysis of the plant cover of the electrical power substation. *Issues of steppe forestry and forest eclamation of soils*, 45, 138–147 (in Russian).
- Qian, H., Hao, Z., Zhang, J. (2014). Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *J Plant Ecol.*, 7, 154–65.
- Qian, H., Jin, Y. (2016). An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology*, 9(2), 233–239.
- R Core Team. (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.R-project.org/>.
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theor. Popul. Biol.*, 21, 24–43.
- Ricklefs, R.E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–71.
- Ricklefs, R.E., Schluter, D. (1993). Species diversity: regional and historical influences. In Ricklefs, R.E., Schluter, D. (eds). *Species Diversity in Ecological Communities*. Chicago: University of Chicago Press, 350–363.
- Shannon, C. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell System Technology Journal.*, 27, 379–423.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Sokolov, S. G., Zhukov, A. V. (2016). The Diversity of Parasites in the Chinese Sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Perciformes) under the Conditions of Large-Scale Range Expansion. *Biology Bulletin*, 43, 4, 374–383.
- The Plant List. (2013). Version 1.1. Available from <http://www.theplantlist.org/> (Accessed on 01.01.2017).
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Tofts, R., Silvertown, J. (2000). A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267, 363–369.
- Ulrich, W. (2004). Species co-occurrences and neutral models: reassessing J.M. Diamond's assembly rules. *Oikos*, 107, 603–609.
- Voronov, A. G. (1973). *Geobotany*. Moscow: Vischaya shola (in Russian).
- Warwick, R. M., Clarke, K. R. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 129, 301–305.
- Webb, C. O., Donoghue, M. J. (2005). Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes.*, 5, 1, 181–183, doi:10.1111/j.1471-8286.2004.00829.x
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 33, 475–505.
- Weiher, E., Clarke, G., Keddy, P. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.
- Weiher, E., Keddy, P. (1995). The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos*, 73, 323–335.

- Weiherr, E., Keddy, P. (1999). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Wikström, N., Savolainen, V., Chase, M. (2001). Evolution of the angiosperms: Calibrating the family tree. *PNAS*, 268, 2211–2220.
- Zanne, A.E., Tank, D.C., Cornwell, W.K. et al. (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- Zhukov, A. V. (2015a). Phytoindicator estimation of the multidimensional scaling of the plant community structure. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*, 1 (1), 69–93 (in Russian).
- Zhukov, A.V. (2015b). Phytoindicator estimation of the multidimensional scaling of the plant Communities structure. *Chornomors'k. bot. z.*, 11(1), 84–98 (in Ukrainian). doi:10.14255/2308-9628/15.111/8.
- Zhukov, O.V., Pisarenko, P.V., Kunah, O.M., Dichenko, O.J. (2015). Role of landscape diversity in dynamics of abundance of sugar beet pests population in Poltava region. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology*, 23, 1, 21–27 (in Ukrainian).
- Zhukov, A. V., Kunah, O. Y., Zadorozhnaja, G. A., Andrushevich E. V. (2013). Landscape ecology as a basis of the spatial analysis of agrocoenosis productivity. *Ecology and Noospherology*, 24, 1–2, 68–80 (in Russian).
- Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Novikova, V.A., Ganzha, D.S. (2016a). Phytoindicacion estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*, 6 (3), 91–117 (in Russian).
- Zhukov, O.V., Gofman, O.V. (2016). Analysis of time series ndvi for vegetation of Velykyi Chapelskyi pid for 2010–2015. *The Scientific Notes of NaUKMA*, 184, 40–46 (in Ukrainian).
- Zhukov, O.V., Kunah, O.M., Taran, V.O., Lebedinska, M. M. (2016b). Spatial variability of soils electrical conductivity within arena of the river dnepr valley (territory of the natural reserve "Dniprovsko-Orilsky"). *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*, 6 (2), 129–157 (in Ukrainian).
- Zhukov, O.V., Potapenko, O.V. (2016). Environmental impact assessment of distribution substations: the case of phytoindication. *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(1), 5–21 (in Ukrainian).
- Zhukov, O.V., Shatalin, D. B. (2016). Earthworms (Lumbricidae) ecological niche in the hygrotopes and trophotopes space of the steppe Pridniprovia biogeocoenosis. *Biological Resources and Nature Management*, 8, 3–4, 53–67 (in Ukrainian).
- Zimaroeva, A., Zhukov, A., Ponomarenko, A. (2015a). Determining spatial parameters of the ecological niche of *Parus major* (Passeriformes, Paridae) on the base of remote sensing data. *Vestnik zoologii*, 49(2), 451–456.
- Zimaroeva, A., Zhukov, A., Ponomarenko, A., Matsura, A. (2015b). Ecological niche modelling of *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 (common chaffinch) using GIS tools. *Rom. J. Biol.–Zool.*, 60, 2, 135–146.

Citation:

Zhukov, O.V., Ganzha, D.S., Dubinina, Y.Y. (2017). Remote sensing modeling of vegetation phylogenetic diversity spatial variation. *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(2), 37–54.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License