

## ПЕРВИЧНЫЕ СУКЦЕССИИ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ ДОЛИНЫ РЕКИ АМГУЭМА

(Центральная Чукотка)

Т. А. Комарова  
Б. И. Сёмкин

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток,  
Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР, Владивосток

В. Л. Комаров рассматривал растительность как явление историческое, находящееся в развитии и сохраняющее признаки прошлых этапов. Динамика растительности речных долин зоны тундры подробно изучалась в долине р. Колвилл на Северной Аляске (Bliss and Cantlon, 1957), на полуостровах Гыдан, Ямал и Тазовском в Западной Сибири (Тыртиков, 1974) и др.

В задачу настоящей работы входило изучение характера перестройки растительных сообществ в ходе первичных сукцессий в долине р. Амгуэма с помощью количественных методов.

Полевые исследования проводились в августе 1973 г. на участке правобережья р. Амгуэма, находящегося на широте 67°35' и долготе 178°22'.

### Природные условия

Рассматриваемая территория, согласно ботанико-географическому подразделению Чукотки (Юрцев, 1967, 1973), относится к подзоне северных гипоарктических тундр зоны гипоарктических тундр.

В долине р. Амгуэма на исследуемом участке выражены низкая и высокая поймы и первая надпойменная терраса. Для поймы характерны галечные и песчаные пляжи, береговые валы, старичные озера с заиленными берегами. На хорошо дренированных песчаных и песчано-галечных почвогрунтах поймы преобладают куртинные кустарничковые тундры с господством гипоарктических и аркто-альпийских видов (*Arctous alpina*, *Empetrum nigrum* и др.). Песчаный состав субстрата и деятельность ветра способствуют образованию песчаных грив, на которых развиваются сомкнутые заросли ив из *Salix pulchra*, *S. glauca* и других, достигающих 2—2,5 м высоты.

В растительном покрове надпойменной террасы преобладают заболоченные тундры и болота, среди которых разбросана сеть многочисленных озер преимущественно термокарстового происхождения. Для увалистой равнины характерны кочкарные и мелкобугристые кустарничково-осоково-пушицевые и кустарничково-осоково-моховые тундры.

### Методика

На поперечном профиле (рис. 1) правобережья р. Амгуэма от низкой поймы до водораздельной равнины в различных растительных группировках, находящихся на разных стадиях первичных сукцессий, было заложено восемь пробных площадей (10×30 м<sup>2</sup>). Это вполне соответствует тому размеру пробной площади, на которой проявляются основные черты строения сообщества: характер доминантов, видовая насыщенность, мозаичная структура и т. д. Внутри пробных площадей были отмечены и закартированы границы микроценозов, что позволило определить соотношение их площадей. Для каждого микроценоза давалась характеристика приуроченности к элементам микро- и нанорельефа, составлялись подробные флористические списки всех ярусов с показателями проективного покрытия.

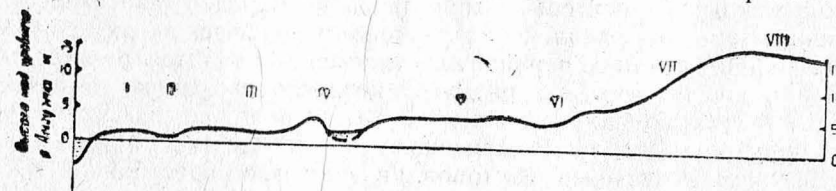


Рис. 1. Схема поперечного профиля растительного покрова правобережья долины р. Амгуэма: I — куртинные ивняково-кустарничковые открытые группировки на сухом песчано-галечном аллювии низкой поймы; II — заросли *Arctophila fulva* в плоских понижениях низкой поймы с илистыми почвогрунтами; III — куртинные кустарничковые открытые группировки на сухом песчано-галечном аллювии высокой поймы; IV — ивняковые заросли (*Salix pulchra*, *S. glauca*) на песчаных гривах вдоль старого русла реки; V — кочкарные осоково-пушицево-гилновые тундры (*Carex stans*, *Eriophorum vaginatum*, *Aulacomnium palustre*) на суглинистых почвогрунтах первой надпойменной террасы; VI — пушицево-осоковое низинное болото (*Eriophorum angustifolium*, *Carex saxatilis*) на заиленных суглинках переувлажненных западин первой надпойменной террасы; VII — разнотравно-кустарничковые тундры на мареноподобных отложениях северо-западного склона правого борта долины; VIII — кочкарные ерничково-осоково-пушицевые тундры (*Betula exilis*, *Carex stans*, *Eriophorum vaginatum*) на суглинисто-песчаных почвогрунтах холмисто-увалистой равнины

### Обсуждение материалов и результаты

Динамика растительного покрова в условиях речных долин наглядно отражена в пространственном распределении расти-

тельных сообществ. Как отмечает Б. Н. Городков, «закономерное распределение растительных ассоциаций узкими полосами на нарастающем аллювии представляет как бы конспект онтогенетических смен, ведущих растительность поймы к ее субклимаксу» (1946, с. 90).

Основные сукцессионные ряды, или присеры (Clements, 1949), начинаются с заселения обнаженных участков и, проходя через ряд стадий прогрессивного развития от примитивных несформировавшихся группировок к более сложившимся, заканчиваются в виде климаксовых сообществ. Последние наиболее полно отражают черты почвенно-климатических условий данной зоны и достигают, по мнению В. Д. Александровой (1964), максимальной степени выработанности. Непрерывные изменения в растительном покрове определяют относительность климаксовых сообществ. В. Н. Беклемишев (1956) считает, что на смену им приходят регрессивные (метаклиматические) стадии сукцессий, которые характеризуются упрощением структуры, уменьшением продуктивности и т. д.

Растительный покров долины р. Амгуэма от прирусловых участков до водораздельной равнины образован набором сообществ, отражающих последовательные стадии сукцессий и расположенных относительно друг друга по определенному плану, зависящему от расчленения долины и сукцессионных связей. На ранних стадиях первичных сукцессий находится растительный покров поймы, на развитие которого оказывают влияние размыв и аллювиальный нанос во время половодья. Сукцессии прирусловых сообществ протекают преимущественно под воздействием экзогенных факторов, связанных с перестройкой русла реки (экзодинамические сукцессии, по В. Н. Сукачеву, 1928). Заращение поймы происходит замедленно и зависит, главным образом, от количества и состава наносов, ежегодно отлагаемых половодьем. В наиболее удаленных от русла участках, где с меньшей степенью сказывается влияние реки, смена сообществ происходит в некоторой степени под влиянием эндогенных факторов, обусловленных воздействием самой растительности на занятый ею субстрат.

Начальные стадии зарастания песчано-галечного аллювия в пойме изучаемого участка образуют куртинные ивняково-кустарничковые (I) и кустарничковые (III) группировки, представленные в виде отдельных «пятен», чередующихся с незадернованным субстратом. По степени сформированности растительного покрова такие категории объединения растений соответствуют понятиям «открытой группировки» В. Д. Александровой (1956). Начальные стадии первичных сукцессий в большинстве случаев характеризуются поселением случайных видов (Сукачев, 1928; Алехин, 1935; Шахов, 1946; и др.). Однако понятие случайности в данном случае относительно, так как

с самого начала зарастания субстратов имеет место элиминация зачатков.

На последующих стадиях первичных сукцессий находятся серийные сообщества (или *serge*, по Clements, 1949), представляющие промежуточные стадии между открытыми группировками и климаксовыми сообществами. Для них характерна сравнительно слабая устойчивость структуры, поскольку сохраняется постоянная возможность внедрения новых видов растений. По продолжительности существования серийные сообщества можно подразделить на кратковременные и длительно-серийные (Карамышева, 1963). На изученном профиле р. Амгуэма кратковременные серийные сообщества находятся в небольших депрессиях (II) и песчаных гривах (IV), характеризующихся неустойчивым характером экологических режимов местообитания. Несмотря на сравнительно высокую сомкнутость и выраженную ярусность, в этих сообществах взаимовлияние между растениями еще очень слабо и смена остается сингенетической, по В. Н. Сукачеву (1942).

Влияние вечной мерзлоты на развитие растительности поймы усиливается при ухудшении дренажности участков. Глубина сезонного талого слоя на песчано-галечном аллювии высокой поймы достигала в период наших исследований 130—150 см. В то же время под зарослями *Arctophila fulva* мощность оттаявшего слоя не превышала 80—90 см. Более глубокому промерзанию почвогрунтов здесь способствует наличие на поверхности воды.

К длительно-серийным сообществам на данном профиле относятся разнотравно-кустарничковые тундры северо-западного склона правого борта долины (VII), на развитие которых в значительной степени влияют условия микроклимата склона и эрозийные процессы.

К климаксовым сообществам принадлежат кочкарные осоково-пушицево-гипновые тундры (V), пушицево-осоковое болото (VI) надпойменной террасы и кочкарные ерничково-осоково-пушицевые тундры (VIII) увалистой равнины. В развитии климаксовых сообществ главную роль играют внутренние особенности фитоценозов, и основным процессом, определяющим ход смен, становится эндогенез в понимании В. Н. Сукачева (1942). По мере приближения сукцессий к климаксу или относительному гомеостазису происходит усиление фитоценотической роли доминирующих видов и стабильности видового состава. Согласно исследованиям Ю. А. Злобина (1968), климаксовые фитоценозы обладают высоким «фитоценотическим барьером», препятствующим массовому внедрению видов, что отражается на повышении участия постоянных видов.

Динамика растительного покрова надпойменной террасы и увалистой равнины тесно связана с динамикой многолетней

Соотношение показателей разнообразия и сумм проективных покрытий видов в различных растительных группировках

Пробные площади	Флористическое разнообразие (R)	Фитоценотическое разнообразие (H)	Сумма проективных покрытий видов
I	4,1	3,0	83
II	2,6	1,7	93
III	4,8	3,9	90
IV	4,4	3,6	249
V	5,0	4,1	190
VI	4,2	3,7	185
VII	5,0	4,2	276
VIII	4,8	3,9	155

мерзлоты. Развитие мохового покрова и накопление торфянистого слоя, задерживающих прогревание и протаивание почвогрунтов, сопровождается уменьшением мощности сезонноталого слоя. В гилоарктических тундрах надпойменной террасы и увалистой равнины развитые моховой покров и торфянистый слой вызывают замедление протаивания грунтов и вечная мерзлота формируется на глубине 40—60 см. На заиленных суглинках переувлажненного низинного пушицево-осокового болота мощность оттаявшего слоя не превышала 30—40 см.

### Оценка разнообразия

Растительные сообщества, находящиеся на различных этапах перестройки, характеризуются различными количественными параметрами, определяющими общее состояние фитоценозов. В нашу задачу входило выяснение характера изменений показателей разнообразия и накопления растительной массы в ходе первичных сукцессий.

Количественной оценкой флористического разнообразия может служить логарифмическая мера Хартли — Эшби (Эшби, 1959):

$$R = \log_2 S,$$

где S — количество видов в данном описании.

Эта мера разнообразия нередко употребляется как синоним термина богатство (Curtis, 1959; Whittaker, 1960, 1964; и др.). Степень богатства обратно пропорциональна степени доминирования отдельных видов (Whittaker, 1964; Richards, 1952; и др.). Чем большее участие в строении фитоценозов принимают особи одного вида, тем меньшее — особи остальных видов.

Сравнение количественных показателей флористического разнообразия в различных растительных группировках изучаемого профиля (табл. 1) показало, что наиболее высокое богатство характерно для длительно-серийных разнотравно-кустарничковых тундр склона правого борта долины, в составе которых отсутствуют резко преобладающие виды. Наименьшее флористическое разнообразие отмечается в переувлажненных понижениях пойменной террасы с господством одного вида (*Arctophila fulva*).

Сообщества с одинаковым богатством могут значительно отличаться по разнообразию вследствие различных численных соотношений видов. Термин «разнообразие», объединяющий в себе как богатство, так и численность особей в видах, широко употребляется в исследовании и фитоценозов, и зооценозов (Margaleff, 1958; Lloyd and Ghelardi, 1964; McIntosh, 1967; и др.). Мера разнообразия, учитывающая как богатство, так и участие видов в сложении растительного покрова, может быть

названа фитоценотическим разнообразием. Для определения фитоценотического разнообразия был использован индекс, заимствованный из теории информации, который подробно разбирается Маргалефом (Margaleff, 1958):

$$H = - \sum_{i=1}^s \frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N},$$

где S — число видов в описании;

$N_i$  — проективное покрытие i-го вида;

N — сумма проективных покрытий всех видов.

Максимальное фитоценотическое разнообразие достигается в том случае, когда все виды представлены одинаковым числом особей. Количественное преобладание популяции одного или нескольких видов вызывает уменьшение разнообразия. Минимальное разнообразие, равное нулю, соответствует тому случаю, когда все особи растений принадлежат одному виду. В данной выборке описаний наименьшее фитоценотическое разнообразие, как и флористическое, отмечается в краткосерийных сообществах переувлажненных депрессий с преобладанием арктофиллы рыжей (II). В растительном покрове дренированных участков показатели фитоценотического разнообразия последовательно возрастают от прирусловых открытых группировок низкой поймы (I) к открытым группировкам высокой поймы (III), затем — к коротко-серийным ивняковым зарослям (IV) и достигают максимума в длительно-серийных разнотравно-кустарничковых тундрах (VII). Для климаксовых тундровых сообществ надпойменной террасы (V) и увалистой равнины (VIII) отмечается уменьшение фитоценотического разнообразия. В качестве относительного показателя накопления растительной массы в различных сообществах может служить сумма

проективных покрытий видов всех ярусов на пробных площадях (10×30 м<sup>2</sup>). Как следует из данных табл. 1, на ранних стадиях сукцессий происходит постепенное возрастание сумм покрытий видов в той же последовательности, что и показателей фитоценотического разнообразия. Для климаксовых сообществ отмечается также уменьшение сумм покрытий видов от тундровых сообществ надпойменной террасы (V) к сообществам увалистой равнины (VIII).

Меняющийся характер накопления растительной массы и показателей разнообразия соответствует двум периодам развития сообществ: прогрессивному и регрессивному (Быков, 1967, 1970; Воронов 1973; и др.). Прогрессивные смены характеризуются увеличением общей растительной массы и усложнением строения сообществ, а регрессивные — уменьшением растительной массы и упрощением строения. Эти смены соответствуют периодам накопления и реконструкции, выделенным В. С. Ивлевым (Ivlev, 1933, по Гилярову, 1969) для сукцессий водных биоценозов. В период накопления происходит увеличение численности всех основных видов, а в последующем периоде реконструкции — усиление роли доминирующих видов и уменьшение численности остальных видов.

Однако перестройка сообществ, в процессе которой происходит уменьшение накопления растительной массы и упрощение строения, не означает понижения общего уровня организации. Как отмечает Е. Ф. Молевич (1963, 1972), один из основных критериев регрессивной эволюции — приспособление к узкой среде обитания, или определенная степень специализации. И. И. Шмальгаузен (1969) и Э. С. Терехин (1972) одной из основных сторон регресса также считают специализацию, возникшую в результате острой конкурентной борьбы. В ходе сукцессий за счет экотопического и фитоценотического отбора формируются сообщества с доминированием наиболее конкурентоспособных видов, занявших основные экологические ниши. По мере приближения сукцессий к относительному гомеостазису, или наиболее устойчивому состоянию, соответствующему энергетическим возможностям условий среды, происходит уменьшение роли случайных видов и образование упорядоченных сочетаний растений, наиболее «подогнанных» к совместному обитанию в определенных экологических нишах. Такие сообщества оказывают глубокие преобразующие воздействия на среду обитания.

#### Анализ количественных соотношений с помощью мер включения

В процессе перестройки растительного покрова общая схема организации сообществ не испытывает резкой и коренной ломки. Как отмечают М. Ф. Веденов, В. И. Кремьянский и А. Т. Ша-

талов (1972), развитие живой природы представляет направленный ряд последовательно и преемственно связанных ступеней качественных изменений. В ходе первичных сукцессий развитие растительности носит постепенный поступательный характер: последующие этапы перестройки всегда содержат общие черты с предыдущими этапами развития.

Определенные сведения о поступательном развитии растительного покрова может дать анализ степени включения и сходства между описаниями растительных сообществ с помощью мер включения.

В биологии меры включения не получили такой широкой известности, как, например, меры сходства и различия, и отсутствуют в известных сводках по количественным методам, применяемым в биологии. Различные индексы для определения степени включения были предложены Б. А. Юрцевым (1968) и Ольцом (Oltz, 1969) при сравнении списков флоры и Симпсоном (Simpson, 1943, 1947) при сравнении фаун.

Б. А. Юрцевым (1968) были предложены индексы, которые он называет как «коэффициенты неспецифичности одной флоры относительно другой»:

$$q_1 = \frac{d}{a}; \quad q_2 = \frac{d}{b},$$

где  $a$  — число видов первой флоры,

$b$  — » второй » ,

$d$  — число видов общих для обеих флор.

Однако Б. А. Юрцев использовал эти меры как частный случай для сравнения двух флор и не придал им обобщающего характера.

Коэффициенты неспецифичности Б. А. Юрцева можно записать как две меры включения:

$$K(A; B) = \frac{d}{b}; \quad (1)$$

$$K(B; A) = \frac{d}{a}, \quad (2)$$

где  $K(A; B)$  — мера включения списка  $B$  в  $A$ ;

$K(B; A)$  — мера включения списка  $A$  в  $B$ .

Правильнее говорить «неспецифичность одной флоры относительно другой измеряли мерой включения».

Значения показателей включения изменяются от 0, если общие виды отсутствуют, до 1, если сравниваемые списки включают одни и те же виды. Меры включения (1) и (2) могут быть использованы при сравнении любых списков флоры или фау-

ны. Если виды флоры (фауны) имеют весовые показатели, то меры включения можно рассчитать по формулам:

$$K(A; B) = \frac{\sum_{i=1}^r \min[\mu_A(x_i), \mu_B(x_i)]}{\sum_{i=1}^r \mu_B(x_i)}; \quad (3)$$

$$K(B; A) = \frac{\sum_{i=1}^r \min[\mu_A(x_i), \mu_B(x_i)]}{\sum_{i=1}^r \mu_A(x_i)} \quad (4)$$

где  $\mu_A(x_i)$  — численное значение  $i$ -го вида в описании А;  
 $\mu_B(x_i)$  — » » » » В;  
 $\min[\mu_A(x_i), \mu_B(x_i)]$  — меньшее значение  $i$ -го вида из двух описаний (А и В).

Значения включения изменяются также от 0 до 1. Весовым показателем в настоящей работе служит проективное покрытие отдельных видов.

Вследствие нетранзитивных\* и нечетких отношений между различными описаниями растительных сообществ оценка степени включения задается с помощью пороговой величины  $\delta$ . Так, если мера включения  $K(B; A)$  равна или больше  $\delta$ , то описание А будем считать включающимся в В. Если же одновременно выполняются два условия:  $K(A; B) \geq \delta$  и  $K(B; A) \geq \delta$ , то описания А и В находятся в отношении сходства, или толерантности.

Для определения отношения включения и сходства между флористическими и фитоценотическими описаниями сообществ данной выборки был задан порог  $\delta=0,5$ .

Цифровые данные парных мер включения и сходства, рассчитанные по флористическим и фитоценотическим описаниям (табл. 2), сводились в несимметричные матрицы (табл. 3 и 4), а затем строились ориентированные графы отношений нетранзитивного порядка (рис. 2 и 3).

Для указанных в графах отношений введены следующие обозначения: ориентированная стрелка ( $\rightarrow$ ) означает включение одного описания в другое, т. е.  $A \rightarrow B$ , если  $K(B; A) \geq \delta$ . Стрелка, ориентированная в два конца ( $\leftrightarrow$ ), соответствует сходству двух описаний, т. е.  $A \leftrightarrow B$ , если  $K(A; B) \geq \delta$  и  $K(B; A) \geq \delta$ . Отношения  $\rightarrow$  и  $\leftrightarrow$  нетранзитивны, так как из условий  $A \rightarrow B$  и  $B \rightarrow C$  еще не следует, что  $A \rightarrow C$ .

Как видно из графа флористических включений (рис. 2), наибольшее число нетранзитивных отношений включения и

Соотношение проективного покрытия видов в изучаемых сообществах, %

Растения	Пробные площади							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1. Alnus fruticosa			5	5	20	2	5	
2. Betula exilis			5	5	20	2	20	20
3. Dasiphora fruticosa			1					
4. Salix glauca	2		2	10				
5. S. pulchra	30			70	10	3	5	15
6. S. sphenophylla							20	
7. Agrostis kudoii		5						
8. Anemone sibirica				10				
9. Arctagrostis latifolia	2		1	10	1		5	1
10. Arctous alpina	5		7				30	
11. Arctophila fulva		60						
12. Artemisia borealis			1					
13. A. tilesii				5				
14. Bromopsis pumPELLIANA	1			3				
15. Calamagrostis deschampsii				5	3	2	3	3
16. Caltha arctica						3		
17. Carex appendiculata		10				7		1
18. C. globularis					1			1
19. C. lugens					2			
20. C. rotundata					5			
21. C. saxatilis						15		
22. C. stans		5			30	10		20
23. Cassiope tetragona			5				15	1
24. Chamaenerium latifolium			1					
25. Diapensia obovata			1				15	
26. Dryas punctata			5				15	
27. Empetrum nigrum	10		20		1		5	
28. Equisetum arvense	2			40				
29. Eriophorum angustifolium					5	35		
30. Eriophorum vaginatum					30	15		20
31. Festuca altaica	2			3				
32. Hedysarum obscurum	2		1	3			3	
33. Hierochloë alpina			1		1		20	
34. Ledum decumbens	2		2		1		15	5
35. Luzula multiflora					1			
36. Minuartia arctica			1		1	3	3	3
37. Pedicularis labradorica	2		2		1	3	3	3
38. Petasites frigida				10				
39. Poa alpigena	3		2	3				
40. Polemonium acutiflorum				5				
41. Polygonum tripterocarpon					1		10	1
42. P. viviparum				3				
43. Potentilla nivea			1					
44. Pyrola incarnata	3		1					
45. Ranunculus lapponicus				20				

\* Для нетранзитивных отношений при  $a=b$  и  $b=c$  не всегда  $a=c$ .

Растения	Пробные площади							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
46. <i>R. pygmaeus</i>		10						
47. <i>Rhododendron parvifolium</i>			1					
48. <i>Rubus chamaemorus</i>					1			
49. <i>Saxifraga punctata</i>							2	
50. <i>Senecio</i> sp.		3						
51. <i>Stellaria humifusa</i>				3				
52. <i>Tofieldia coccinea</i>	1		1					
53. <i>Trisetum spicatum</i>	2		1				2	
54. <i>Vaccinium uliginosum</i>	10		10		2		10	5
55. <i>V. vitis-idaea</i>					2		7	5
56. <i>Valeriana capitata</i>				10				
57. <i>Aulacomnium palustre</i>	3		10	20	20	25	15	20
58. <i>Dicranum elongatum</i>					5		20	3
59. <i>Drepanocladus exanulatus</i>					5	20		1
60. <i>Dr. uncinatus</i>			1		10			1
61. <i>Hylocomium splendens</i>					10		3	5
62. <i>Mnium</i> sp.				3		5		
63. <i>Oncophorus wahlenbergii</i>					5			3
64. <i>Polytrichum piliferum</i>			1	3	2	3	3	1
65. <i>Ptilidium ciliare</i>					5			10
66. <i>Racomitrium lanuginosum</i>							4	
67. <i>Sphagnum girgensohnii</i>					5	15		3
68. <i>Sph. fuscum</i>					2	2		
69. <i>Sph. squarrosum</i>						10		
70. <i>Sph. warnstorffii</i>								2
71. <i>Tomenthypnum nitens</i>				5				
72. <i>Cetraria cucullata</i>		2					5	2
73. <i>C. islandica</i>							1	1
74. <i>Cladonia rangiferina</i>					1			1
75. <i>Dufourea arctica</i>		1			1			
76. <i>Peltigera</i> sp.							2	
77. <i>Stereocaulon</i> sp.							3	
78. <i>Thamnia vermicularis</i>		2					3	1

Примечание. Латинские названия высших сосудистых растений приведены по «Арктической флоре СССР» и «Флоре СССР»; мохообразные приведены по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (А. Л. Абрамова, Л. И. Савич-Любичкая и З. Н. Смирнова, 1961, М.—Л.); названия сообществ пробных площадей см. в подписи к рис. 1.

сходства имеет описание длительно-серийных разнотравно-кустарничковых тундр (VII). Видовой состав их при пороге  $\delta = 0,5$  сходен как с открытыми группировками высокой поймы (III), так и с климаксовыми сообществами надпойменной террасы (V) и увалистой равнины (VIII). Однако, как следует из данных табл. 3, при порогах 0,53; 0,61 и 0,66 описания (V), (VIII) и (III) соответственно включаются в описание (VII).

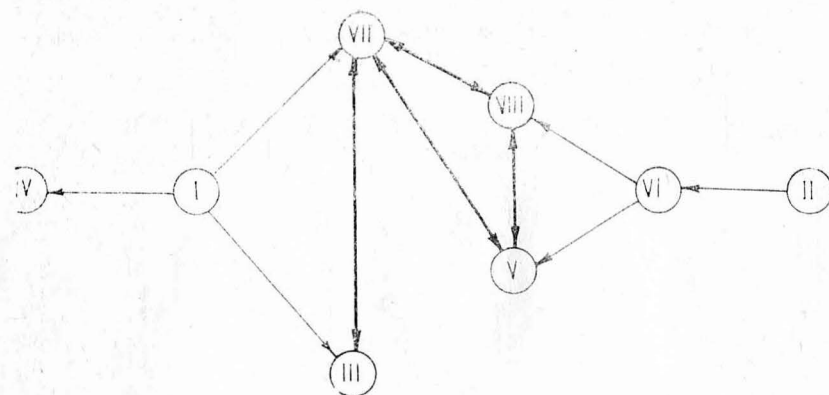


Рис. 2. Граф нетранзитивных отношений включения и сходства флористических описаний растительных сообществ

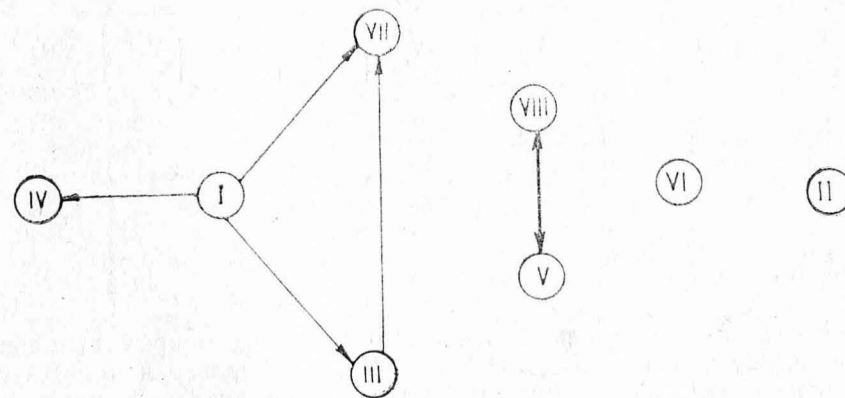


Рис. 3. Граф нетранзитивных отношений включения и сходства фитоценологических описаний растительных сообществ

Из приведенных данных следует, что длительно-серийные разнотравно-кустарничковые тундры склона борта долины представляют наиболее высокую степень прогрессивного флористического развития в пределах данной выборки.

Иной характер отношений между описаниями различных сообществ отмечается при сравнении показателей проективного покрытия видов. Как видно из рис. 3, между описаниями различных сообществ значительно меньше отношений включения и сходства, чем при сравнении видовой состава. Это связано с более глубокими различиями в количественных соотношениях популяций отдельных видов в разных сообществах.

Последовательный ряд включений при сравнении как видо-

Таблица 3

Матрица мер включения, рассчитанная по флористическому составу фитоценозов

Пробные площади	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
I	+	0	76	53	41	18	65	35
II	0	+	0	0	17	50	0	33
III	45	0	+	24	38	14	66	34
IV	41	0	32	+	32	32	41	27
V	22	3	34	22	+	41	53	69
VI	16	16	21	37	68	+	37	58
VII	33	0	58	27	52	21	+	52
VIII	21	7	36	21	79	39	61	+

Таблица 4

Матрица мер включения, рассчитанная по фитоценотическим описаниям растительных сообществ

Пробные площади	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
I	+	0	50	57	23	10	50	33
II	0	+	0	0	5	20	0	6
III	45	0	+	30	34	19	51	34
IV	19	0	10	+	17	14	18	18
V	10	3	17	22	+	38	34	66
VI	4	10	10	19	39	+	17	33
VII	14	0	20	16	23	11	+	27
VIII	78	4	20	29	81	39	49	+

вого состава, так и показателей проективного покрытия видов образуют описания (I), (III) и (VII). Для проверки промежуточного положения описания (III) между описаниями (I) и (VII) используем понятие нечеткого тернарного отношения «С находится между А и В». При этом должно удовлетворяться следующее условие (Льюс, Галантер, 1967):

$$A \cap B \text{ включается в } C \text{ включается в } A \cup B^*.$$

Нечеткое тернарное отношение «С находится между А и В» (обозначается как  $A|C|B$ ) справедливо в том случае, если одновременно выполняется два условия:  $K(C; A \cap B) \geq \delta$  и  $K(A \cup B; C) \geq \delta$ .

Символ  $\cap$  означает пересечение множеств. Под пересечением множеств А и В понимается множество  $A \cap B$ , состоящее из элементов принадлежащих как множеству А, так и множеству В. Под объединением множеств А и В понимается множество  $A \cup B$ , состоящее из элементов, принадлежащих А или В (Коршунов, 1972).

Для проведения численных расчетов использовались меры включения:

$$K(A \cup B; C) = \frac{\sum_{i=1}^r \min[\mu_C(x_i), \max[\mu_A(x_i), \mu_B(x_i)]]}{\sum_{i=1}^r \mu_C(x_i)};$$

$$K(C; A \cap B) = \frac{\sum_{i=1}^r \min[\mu_A(x_i), \mu_B(x_i), \mu_C(x_i)]}{\sum_{i=1}^r \min[\mu_A(x_i), \mu_B(x_i)]},$$

где  $\mu_A(x_i)$ ,  $\mu_B(x_i)$ ,  $\mu_C(x_i)$  — значения проективного покрытия  $i$ -го вида в описаниях А, В и С.

При сравнении флористических списков меры  $K(I \cup VII; III)$  и  $K(III; I \cap VII)$  после проведенных расчетов получились соответственно равными 0,76 и 0,91, а при сравнении фитоценологических описаний — 0,74 и 0,91. Следовательно, при пороге  $\delta \geq 0,76$  (для флористических описаний) и пороге  $\delta \geq 0,74$  (для фитоценологических описаний) можно считать, что описание III занимает промежуточное положение между описаниями I и VII.

Описания климаксовых сообществ надпойменной террасы (V) и увалистой равнины (VIII) при пороге  $\delta = 0,5$  сходны как по видовому составу (рис. 2), так и по фитоценологическим показателям (рис. 3). Однако, как следует из показателей табл. 3 и 4, описание (VIII) включается в описание (V) по флористическому составу при  $\delta \geq 0,69$  и с учетом проективного покрытия видов при  $\delta \geq 0,66$ . Описание краткосерийных ивняковых зарослей (IV) как по видовому составу, так и фитоценологическим показателям включает описание прирусловых ивняково-кустарничковых открытых группировок (I). В данной выборке сообществ наиболее фитоценологически отграничены описания краткосерийных зарослей *Arctophila fulva* (VII) и климаксового пушицево-осокового низинного болота (VI) (рис. 3), связанных с переувлажненными и наиболее замкнутыми экотопами. По флористическому составу описание (II) включается в описание (VI).

Более полные сведения об эволюционном развитии сообществ можно было бы получить с помощью анализа степени включения функциональных структур, энергетического баланса и других процессов, меняющихся в ходе перестройки сообществ. Тем не менее, анализ имеющихся в нашем распоряжении материалов по флористической и фитоценологической структуре сообществ позволяет выделить в данной выборке сообществ несколько рядов эволюционного развития.

Один из прогрессивных рядов развития, сопровождающийся





Растения	Пробные площади																									
	I				II				III				IV		V				VI		VII			VIII		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
72							5	5		5	3				20				10	3	10					
73							5	5		5									3	3	5					
74																										
75														5									5			
76						3	5	5					5						3							
77																		5								
78																			5	5						
79					5		5	5		5									10	3	5					

Таблица 6

Матрица мер включения, рассчитанная по видимому составу микрогруппировок

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	+	92	58	0	42	42	58	58	50	25	50	33	33	25	17	8	25	75	75	50	17	42	42	33
2	85	+	69	0	46	38	54	46	46	23	54	31	31	23	15	8	23	69	69	46	15	38	38	31
3	58	75	+	0	50	25	50	25	33	17	58	33	25	33	17	8	25	58	67	42	25	42	33	33
4	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	17	17	0	0	33	33	0	0	0	0	17	17	33
5	45	55	55	0	+	36	73	64	36	45	18	18	27	18	9	9	9	64	91	82	45	27	18	18
6	45	45	27	0	36	+	55	45	27	18	45	36	64	36	27	18	18	64	73	55	36	55	45	27
7	47	47	40	0	53	40	+	60	27	33	13	20	33	20	7	7	13	67	87	73	40	27	20	20
8	54	46	23	0	54	38	69	+	31	46	23	15	23	8	8	8	8	38	69	54	38	15	15	15
9	75	75	50	0	50	38	50	50	+	63	50	13	25	13	13	13	13	50	63	38	13	13	13	13
10	30	30	20	0	50	20	50	60	50	+	20	10	20	10	10	10	10	20	60	50	30	10	10	10
11	27	32	32	0	9	23	9	14	18	9	+	18	27	23	18	18	18	32	36	18	9	27	23	18
12	33	33	33	8	17	33	25	17	8	8	33	+	58	50	33	42	50	42	42	42	25	58	67	75
13	21	21	16	5	16	37	26	16	11	11	32	37	+	53	32	37	32	58	58	47	32	63	47	47
14	18	18	24	0	12	24	18	6	6	6	29	35	59	+	29	18	41	59	53	35	41	59	53	59
15	22	22	22	0	11	33	11	11	11	11	44	44	67	56	+	44	56	44	44	22	22	56	44	67
16	10	10	10	20	10	20	10	10	10	10	40	50	70	30	40	+	40	20	20	20	10	40	30	60
17	23	23	23	15	8	15	15	8	8	8	31	46	46	54	38	31	+	38	38	23	15	38	38	54
18	36	36	28	0	28	28	40	20	16	8	28	20	44	40	16	8	20	+	84	64	32	44	36	28
19	33	33	30	0	37	30	48	33	19	22	30	19	41	33	15	7	19	78	+	74	33	37	30	22
20	27	27	23	0	41	27	50	32	14	23	18	23	41	27	9	9	14	73	91	+	45	41	36	27
21	15	15	23	0	38	31	46	38	8	23	15	23	46	54	15	8	15	62	69	77	+	62	46	46
22	33	33	33	7	20	40	27	13	7	7	40	47	80	67	33	27	33	73	67	60	53	+	80	73
23	36	36	29	7	14	36	21	14	7	7	36	57	64	64	29	21	36	64	57	57	43	86	+	79
24	24	24	24	12	12	18	18	12	6	6	24	53	53	59	35	35	41	41	35	35	35	65	65	+

Матрица мер включения, рассчитанная по фитоценотическим показателям микрогруппировок

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	+	40	22	0	80	30	39	44	37	15	19	12	13	7	5	2	7	30	31	27	4	15	18	10
2	34	+	28	20	27	31	25	61	22	11	21	15	16	10	7	4	10	32	32	26	6	17	20	13
3	18	26	+	0	19	10	17	8	11	4	71	31	14	15	4	2	7	25	25	15	7	19	15	22
4	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0	16	16	0	0	0	0	5	5	13
5	63	25	18	0	+	24	48	46	26	22	6	8	12	8	4	4	4	32	42	38	17	12	12	6
6	18	22	7	0	18	+	35	41	21	24	22	21	61	32	7	13	20	47	35	32	12	55	21	17
7	22	16	12	0	34	32	+	56	26	31	13	16	32	21	3	11	18	41	49	26	15	24	10	15
8	28	45	6	0	36	43	63	+	30	36	18	16	31	19	3	13	19	35	32	23	14	22	13	14
9	31	21	12	0	28	30	40	41	+	33	25	17	21	17	4	17	17	40	44	42	4	17	8	17
10	14	12	5	0	26	38	52	55	37	+	22	19	33	28	5	19	28	33	31	53	14	28	9	19
11	8	10	35	0	3	15	9	11	12	9	+	24	19	16	6	12	13	22	14	7	3	18	12	19
12	6	9	20	3	5	18	15	13	10	10	31	+	31	27	8	34	27	23	15	12	5	29	27	51
13	5	7	7	2	6	41	24	20	10	14	20	25	+	43	9	27	27	43	27	24	9	54	26	27
14	2	4	7	0	3	18	13	10	7	10	14	17	36	+	9	11	23	41	27	14	14	40	30	27
15	3	5	3	0	3	7	3	3	3	3	9	9	13	15	+	41	14	9	9	6	4	15	13	19
16	1	2	1	7	2	10	10	10	10	10	15	31	31	16	34	+	31	12	7	5	2	18	12	30
17	4	7	5	8	3	19	19	17	11	17	19	29	37	38	13	37	+	26	13	6	4	34	17	37
18	10	13	11	0	14	27	26	19	16	12	20	15	37	42	6	9	16	+	69	43	12	38	22	16
19	10	12	10	0	17	18	27	16	16	10	11	9	21	26	5	5	8	62	+	58	14	25	15	9
20	10	12	7	0	19	21	18	14	19	22	7	9	23	17	4	4	4	48	72	+	15	26	19	8
21	6	10	13	0	31	27	39	31	7	21	10	13	33	60	10	7	10	50	64	56	+	57	41	27
22	8	11	13	3	8	49	24	19	11	16	24	31	73	65	14	21	34	60	43	37	22	+	48	46
23	15	20	16	4	13	29	15	17	9	9	26	44	55	75	20	21	26	55	42	42	25	74	+	54
24	7	10	18	8	5	18	17	15	13	13	31	64	42	53	22	42	43	30	18	13	12	54	41	+

56

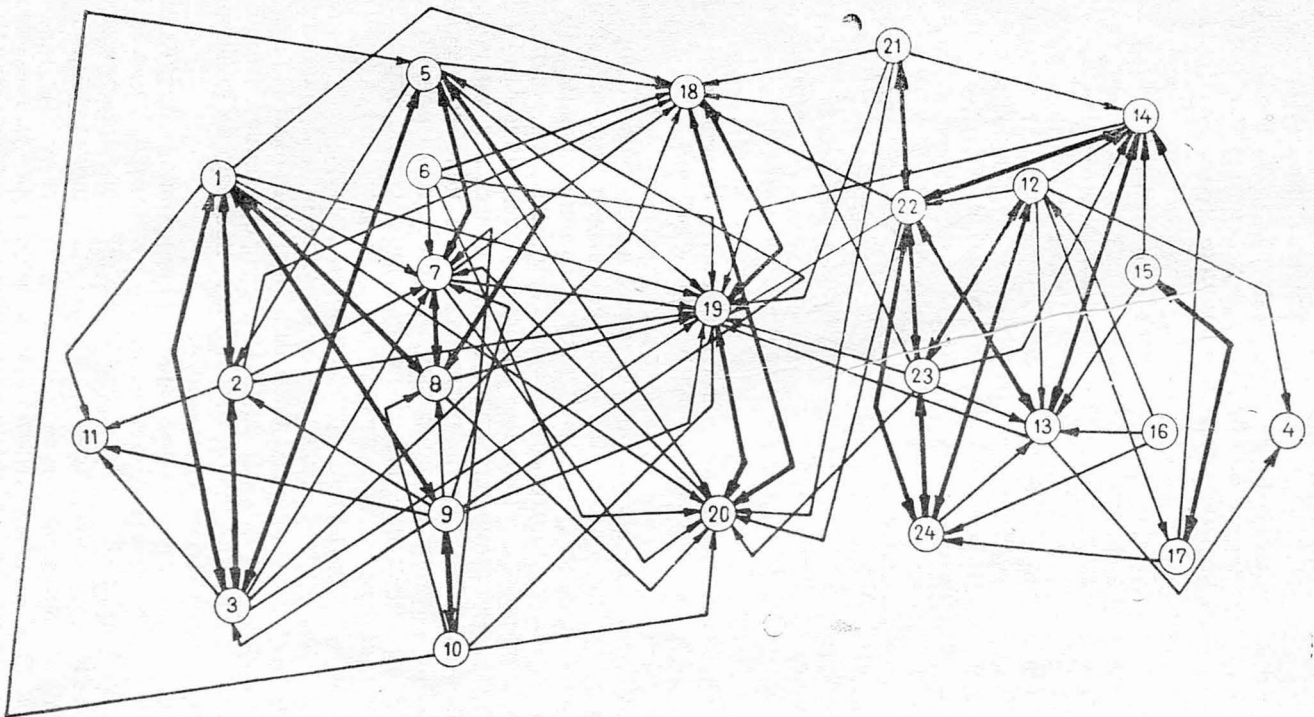


Рис. 4. Граф нетранзитивных отношений включения и сходства флористических описаний различных микрогруппировок

чения по формулам (1) и (2) — для флористических списков и (3), (4) — с использованием показателей проективного покрытия. Полученные числовые показатели сводились в несимметричные матрицы (табл. 6, 7), а затем строились ориентированные графы нетранзитивного порядка (рис. 4, 5).

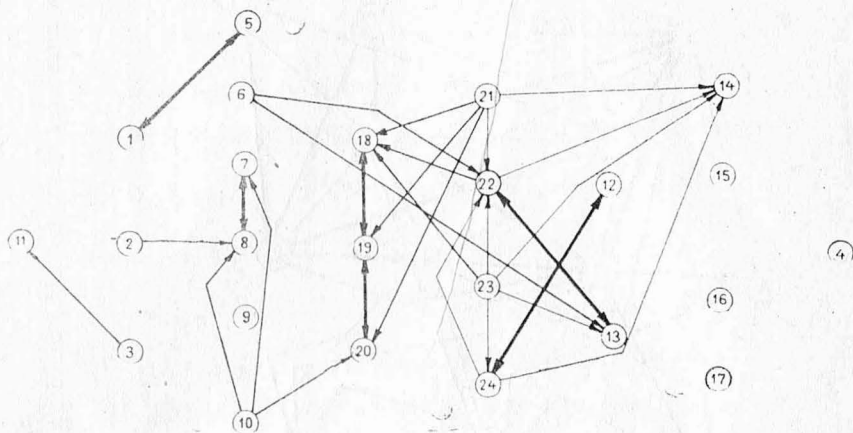


Рис. 5. Граф нетранзитивных отношений включения и сходства фитоценологических описаний различных микрогруппировок

Как следует из данных рис. 4, наибольшее число флористических включений при  $\delta=0,5$  отмечается для микрогруппировок нижней, средней и верхней частей склона долины (18, 19 и 20) в разнотравно-кустарничковых тундрах. Эти микрогруппировки отличаются наиболее разнообразным видовым составом и содержат общие виды как с эпизодическими микрогруппировками открытых группировок, так и с ценобиотическими микрогруппировками климаксовых сообществ. Сравнительно регулярное размещение видов по склону долины определяет флористическое сходство между отдельными структурными фрагментами разнотравно-кустарничковых тундр.

Значительное число отношений включения и сходства отмечается между эпизодическими микрогруппировками открытых группировок поймы (1, 2, ..., 10). Это объясняется случайным распределением видов и отсутствием постоянных сочетаний видов внутри открытых группировок.

Между ценобиотическими микрогруппировками отдельных климаксовых сообществ характерны также нетранзитивные отношения сходства, что связано с близким расположением их относительно друг друга, взаимовлиянием и взаимопроникновением отдельных видов.

Значительно меньше отношений включения и сходства между описаниями различных микрогруппировок наблюдается при

сравнении фитоценологических показателей (рис. 5). В отличие от сходства видового состава отмечаются значительные фитоценологические различия между эпизодическими микрогруппировками открытых группировок прирусловых участков (1, 2, 3) и высокой поймы (5, 6, ..., 10). Это обусловлено более глубокими различиями в количественных соотношениях популяций видов внутри микрогруппировок. Пятнистое, или куртинное распределение видов, характерное для ранних стадий сукцессий, определяет преобладание в отдельных куртинах одной или немногих популяций видов.

Фитоценологическое сходство при пороге  $\delta \geq 0,5$  отмечается между микрогруппировками куртинных пойменных открытых группировок с преобладанием *Empetrum nigrum* (1 и 5).

В климаксовых сообществах по количественному соотношению видов сходны микрогруппировки плоских повышений с преобладанием *Betula exilis* (13 и 22) и плоских понижений с господством *Carex stans* и *Eriophorum vaginatum* (12 и 24). Наиболее фитоценологически отграничены микрогруппировки переувлажненных депрессий (4, 16, 17), а также микрозападников (15) в осоково-пушицево-гипновых тундрах.

### Заключение

Перестройка сообществ в ходе первичных сукцессий растительности долины р. Амгуэма наглядно отражена в последовательной пространственной смене примитивных несформировавшихся прирусловых открытых группировок более сложившимися серийными сообществами высокой поймы и склона долины; завершается она климаксовыми сообществами надпойменной террасы и увалистой равнины. Изучение динамики растительных сообществ в связи с характером их пространственного размещения в долинах рек может раскрыть картину развития сообществ во времени. В этом случае временная динамика заменяется пространственными изменениями в растительном покрове, т. е. выполняются условия эргодичности.

Приведенные в данной работе меры разнообразия и включения позволяют полнее анализировать последовательные стадии сукцессионных смен и выявить черты прогрессивного и регрессивного развития на различных этапах перестройки сообществ в ходе первичных сукцессий.

### ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Растительность южного о-ва Новой Земли между  $70^{\circ}56'$  и  $72^{\circ}12'$  с. ш.— В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.—Л., «Наука», вып. 2, 1956, с. 3—46.  
Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова.— В кн.: Полевая геоботаника. М.—Л., 1964, вып. 3, с. 300—450.  
Алехин В. В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии.— «Сов. ботаника», 1935, № 5, с. 43—52.

- Беклемишев В. Н. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли.—«Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва», вып. 7, 1956, с. 77—98.
- Быков Б. А. Фитоценоз как саморегулирующая система.—«Вестник АН КазССР», вып. 1. Алма-Ата, 1967, с. 15—23.
- Быков Б. А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата, «Наука», 1970, 226 с.
- Веденов М. Ф., Кремянский В. И., Шаталов А. Т. Концепция структурных уровней в биологии.—В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., «Наука», 1972, с. 7—70.
- Воронов А. Г. Геоботаника. М., «Высшая школа», 1973, 383 с.
- Гилларов А. М. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия.—«Журн. общ. биологии», 1969, № 6, с. 652—657.
- Городков Б. Н. Движение растительности на севере лесной зоны Западно-Сибирской низменности.—В кн.: Проблемы физ. географии. М.—Л., вып. 12, 1946, с. 81—106.
- Городков Б. Н. Почвенно-растительный покров о-ва Врангеля.—В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.—Л., «Наука», вып. 3, 1958, с. 64—85.
- Злобин Ю. А. Доминанты в ходе сукцессионных смен растительного сообщества.—«Учен. зап. Перм. ун-та». Т. 64, 1968, с. 26—39.
- Карамышева З. В. Первичные сукцессии на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике.—В кн.: Геоботаника. М.—Л., Изд-во АН СССР. Сер. III, вып. 15, 1963, с. 146—158.
- Корищнов Ю. М. Математические основы кибернетики. М., «Энергия», 1972, с. 376.
- Льюис Р., Галантер Е. Психологические шкалы.—В кн.: Психологические измерения. М., «Наука», 1967, с. 111—195.
- Молевич Е. Ф. Прогрессивное развитие живой природы и его критерий. Свердловск, 1963, 365 с.
- Молевич Е. Ф. Регресс как одна из тенденций органической эволюции.—В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 259—269.
- Раменский Л. Г. Избранные работы. Л., «Наука», 1971, с. 61—62.
- Соцава В. Б., Городков Б. Н. Арктические пустыни и тундры.—В кн.: Растительный покров СССР. Т. 1. М.—Л., «Наука», 1956, с. 61—138.
- Сукачев В. Н. Растительное сообщество (введение в фитосоциологию). М.—Л., вып. 4, 1928, 233 с.
- Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии.—«Сов. ботаника», 1942, № 1—3, с. 5—17.
- Терехин Э. С. К проблеме регрессивных изменений в связи с изучением эволюции паразитных растений.—В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., «Наука», 1972, с. 344—357.
- Тыртиков А. П. Динамика растительного покрова и развитие вечной мерзлоты в Западной Сибири. М., Изд-во Моск. ун-та, 1974, 197 с.
- Шахов А. А. Формирование фитоценоза (ценозогенез).—«Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол.», Т. 51, вып. 4—5, 1946, с. 126—136.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», 1969, 493 с.
- Эшби У. Р. Введение в кибернетику. М., «ИЛ», 1959, 432 с.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географические исследования на Западной и Центральной Чукотке в 1964—1966 гг.—«Бот. журн.», 1967, т. 52, № 7, с. 1031—1042.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. М., «Наука», 1968, 234 с.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры.—«Бот. журн.», 1973, т. 58, № 7, с. 945—964.
- Bliss L. G. and J. E. Cantlon. Succession on river alluvium in northern Alaska.—«Am. Midl. Nat.», 1957, Vol. 58, p. 452—469.
- Clements F. E. The dynamics of vegetation. N.-Y., 1949, p. 246.
- Curtis J. T. The vegetation of Wisconsin. Univ. of Wisconsin Press, Madison, 1959, 657 p.
- Lloyd M. and R. J. Ghelardi. A table for calculating the equitability

- component of species diversity.—«J. Anim. Ecol.», 1964, Vol. 33, p. 217—225.
- McIntosh R. P. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity.—«Ecology», 1967, Vol. 48, No 3, p. 392—404.
- Margaleff D. K. Information theory in ecology.—«Yearbook of the Society for general Systems Research», 1958, Vol. 3, p. 36—71.
- Oltz D. F. Numerical analyses of palynological data from Cretaceous and Early Tertiary sediments in east central Montana.—«Palaeontographica», Bd. 1969, 128, B, No 3—6, p. 90—166.
- Simpson G. G. Mammals and the nature of continents.—«Amer. J. Sci.», 1943, Vol. 241, p. 1—31.
- Simpson G. G. Holarctic mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic.—«Geol. Soc. Amer. Bull.», 1947, Vol. 58, p. 613—688.
- Richards P. W. The tropical rain forest. Cambridge Univ. Press. Cambridge, Mass, 1952, 450 p.
- Whittaker R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains Oregon and California.—«Ecol. Monogr.», 1960, Vol. 30, p. 279—338.
- Whittaker R. H. Dominance and diversity in land plant communities.—«Science», 1964, Vol. 147, p. 250—260.