

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В СОМНУТОМ
И КУРТИННОМ РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ В ДОЛИНЕ р. СУСУМАН
(ВЕРХНЯЯ КОЛЫМА)

И. С. ПРОСКУРИНА

Институт биологических проблем Севера ДВО АН СССР, Магадан

Введение

Изучение влияния ценоотических отношений между растениями на формирование неоднородности растительного покрова — одна из интереснейших задач фитоценологии. Однако количество работ, посвященных этому предмету, не так уж велико, особенно по сравнению с обилием их по выделению и классификации единиц растительного покрова на уровнях, выше фитоценозного.

В предлагаемой работе описывается "интраценозная неоднородность растительного покрова" (Миркин, 1985). Растительный покров мы понимаем как совокупность особей растений на любом участке реального пространства. Растительный покров неоднороден в пространстве. Неоднородность в двумерном пространстве — горизонтальная неоднородность или горизонтальная структура растительного покрова. Она может быть описана как изменение в пространстве таких параметров: а) видовой состав растений; б) количественные показатели встречаемости разных видов; в) характер распределения разных видов в пространстве. Эти изменения имеют вероятностный характер, могут быть оценены выборочными методами и характеризуют конкретный участок растительного покрова, имеющий конечные размеры и относительно однородный внутри себя. Относительно однородным можно считать такой участок, который удовлетворяет требованию: параметры любых частей внутри участка более близки между собой, чем к соответствующим параметрам другого участка (Корчагин, 1976). В реальном растительном покрове можно выделить относительно однородные участки разного пространственного масштаба (Корчагин, 1976). Разномасштабные неоднородности формируются под действием различных групп факторов. Так, в определении различий между конкретными соседствующими фитоценозами ведущую роль играют эдафические

факторы (Сукачев, 1956; Ниценко, 1971; Василевич, 1989). Внутренняя неоднородность фитоценоза при значительной однородности эдафического фона (при однородных условиях обитания) может быть результатом либо случайности в заселении растениями данного участка, либо взаимовлияний растений друг на друга (Сукачев, 1956; Миркин, 1985), т.е. результатом действия фитогенных факторов, определяющих ценоотические отношения между растениями (Корчагин, 1976). Под ценоотическими отношениями мы понимаем совокупность тех влияний, которые связаны с присутствием других растений рядом с данным растением. Формирование ценоотических отношений связано с существованием вокруг любого растения фитогенного поля (Уранов, 1965), действие которого проявляется в изменении вероятности поселения и выживания в его пределах других растений.

Задачи данного исследования могут быть сформулированы в виде нескольких конкретных вопросов: 1) как проявляется внутренняя неоднородность растительного покрова на участке, выбранном для описания; 2) какова роль взаимодействий между растениями в формировании этой неоднородности; 3) изменяются ли отношения между растениями одних и тех же видов на разных участках растительного покрова; 4) имеют ли экотонные участки сходство с фитоценозами, на стыке которых они образуются, по своей ценоотической структуре?

Методика работ

Как отмечал А.А.Уранов (1968), серьезное изучение ценоотических отношений между растениями через описание сопряженности их в пространстве возможно только на базе использования мелких площадок. А.Я.Гордягин предложил оценивать наличие сопряженностей в пространственном распределении растений "путем вычисления вероятности встречи двух видов на одной и той же площадке" (Гордягин, 1933, с. 128). Однако если использование мелких площадок — обычный метод фитоценологии, то рабочий метод оценки сопряженностей по вероятностям встречи А.Я.Гордягина разработан не был.

Для описания неоднородности растительного покрова был выбран склон долины р. Сусуман (Верхняя Колыма, окрестности г. Сусумана). По визуальным признакам — видовому составу доминантов, ярусному сложению, физиономии (Ниценко, 1971), положению в рельефе (Катенин, 1972) — на этом участке было выделено три контур-

Фитоценоза: I - открытый "степоподобный" (по определению А.П. Хохрякова и А.В. Шаткаускаса (1973) участок; II - лиственничник разнотравно-мертвопокровный; III - осинник. Осинник и лиственничник пространственно граничили с открытым участком, образуя экотон; IV - экотон осинника и открытого участка и V - экотон лиственничника и открытого участка. В каждом из пяти выделов списываемого растительного покрова было заложено два ленточных трансекта (рис. 1). Каждый трансект состоял из 100 прилегающих друг к другу площадок размером 25x25 см.

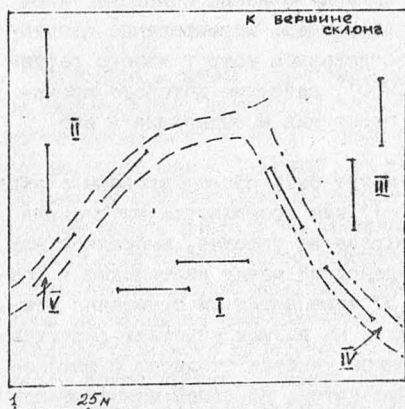


Рис. 1
Схема размещения ценологических трансектов на участке растительного покрова в долине р. Сусуман: I - открытый степоподобный участок; II - лиственничник разнотравно-мертвопокровный; III - осинник; IV - экотон осинника и открытого участка; V - экотон открытого участка и лиственничника. ———— - трансект; пунктирные линии - границы выделов

На каждой площадке регистрировался видовой состав растений, укорененных в пределах площадки. В тех случаях, когда особь или особи одного вида (реже - двух, очень редко - трех) покрывали более 30% поверхности площадки, этот вид (виды) считались доминантами площадки.

При обработке первичного материала в первую очередь проводилась проверка случайности распределения видов растений по площадкам внутри трансектов. Для этого выборка площадок из каждого выдела случайным образом разбивалась на две подвыборки. Различия между величинами встречаемостей видов в разных подвыборках во всех случаях, кроме трех, допустимых в силу случайных ошибок, имели случайный характер (различия были недостоверны по критерию Стьюдента). Это подтверждало пригодность выборки для статистических расчетов.

Встречаемость вида в выборке рассчитывалась как соотношение числа площадок, на которых вид присутствовал, к общему числу

площадок, заложенных в выделе:

$$P_i = \frac{n_i}{N}$$

Полученные величины встречаемости экстраполировались на всю площадь относительно однородного выдела, характеризуемого данной выборкой площадок. Величины встречаемости всех видов, отмеченных в каждом контуре, приведены в таблице 1.

Таблица 1

Состав и встречаемость видов растений на ценологических трансектах в разных выделах растительного покрова в долине р. Сусуман

Вид	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>
1. <i>Larix sibirica</i> Mayr		0,9			0,44
2. <i>Pinus pumila</i> (Pall.) Rgl.					0,01
3. <i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.					0,15
4. <i>Populus tremula</i> L.			0,27	0,16	
5. <i>Rosa acicularis</i> Lindl.	0,28	0,24	0,38	0,28	0,28
6. <i>Carex pediformis</i> C.A.Mey	0,22	0,03	0,17	0,17	0,03
7. <i>Poa ochotensis</i> Trin.	0,20	0,36	0,38	0,18	0,45
8. <i>Festuca lenensis</i> Drebov		0,01			0,01
9. <i>Alyssum obtusatum</i> (C.A.Mey) Turcz.	0,44		0,31	0,19	0,01
10. <i>Erysimum pallasii</i> (Pursh.) Fern	0,25				
11. <i>Draba cinerea</i> Adams			0,16	0,12	
12. <i>Orostachys spinosa</i> (L.) C.A.Mey	0,46	0,01	0,06	0,06	0,15
13. <i>Sedum purpureum</i> (L.) Schult.			0,04		
14. <i>S. middendorffianum</i> Maxim.			0,04		
15. <i>Saxifraga funstonii</i> (Small) Fedde	0,17	0,27	0,19	0,31	0,44
16. <i>Vicia multicaulis</i> Ledeb.	0,06	0,10	0,32	0,03	0,54
17. <i>Aquilegia parviflora</i> Ledeb.		0,25	0,02		0,15
18. <i>Pulsatilla multifida</i> (Pritz) Jur.	0,06	0,40	0,22	0,22	0,42
19. <i>Thalictrum foetidum</i> L.	0,07	0,01	0,01	0,21	
20. <i>Chamaerodos erecta</i> (L.) Bunge	0,34		0,03		

Окончание табл. I

Вид	I	II	III	IV	V
21. <i>Potentilla arenosa</i> (Turcz.) Jur.	0,06		0,01	0,18	0,05
22. <i>P. tanacetifolia</i> Willd. ex Schlecht.	0,07		0,01		
23. <i>P. nivea</i> L.				0,15	
24. <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	0,03	0,02	0,06	0,10	0,18
25. <i>Allium strictum</i> Schrad.	0,04		0,02	0,12	
26. <i>Campanula turczaninovii</i> Fedor.		0,02	0,06	0,01	0,02
27. <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.		0,64			0,64
28. <i>Dracocephalum palmatum</i> Steph. ex Willd.	0,45		0,25	0,32	0,31
29. <i>Thymus extremus</i> Klak.			0,29	0,45	0,03
30. <i>Arenaria tschuktschorum</i> (L.) Rgl.	0,09	0,02	0,01	0,02	0,09
31. <i>Silene repens</i> Patr.		0,06	0,08	0,09	0,02
32. <i>Galium verum</i> L.		0,04	0,29	0,20	0,14
33. <i>Galium boreale</i> L.		0,04			0,02
34. Кустистые лишайники	0,04	0,09		0,02	0,02
35. Зеленые мхи		0,02	0,21		0,04

Примечания. Пробел в строке обозначает, что вид в данном выделе не встречен. Цифры обозначают величины встречаемости. Все названия видов растений приведены по монографии А.П. Хохрякова (1985). Номера выделов соответствуют приведенным в тексте (римские цифры).

Для выявления сопряженностей между особями растений разных видов в их пространственном размещении была рассчитана "условная встречаемость" каждого вида относительно каждого другого вида. Для этих расчетов использовались только те виды, которые отмечены более чем на 15 площадках. Условная встречаемость вида i относительно вида j равна отношению числа площадок, на которых встретились оба вида к числу площадок,

на которых встретился вид j :

$$P_{ij} = \frac{n_{ij}}{n_j}$$

Соответственно, условная встречаемость вида j относительно вида i равна отношению числа площадок, на которых встретились оба, к числу площадок, на которых встретился вид i :

$$P_{ji} = \frac{n_{ij}}{n_i}$$

Как для встречаемости видов, так и для их условных встречаемостей может быть рассчитана стандартная ошибка. В нашем случае может быть использована формула стандартной ошибки для вероятности (Тейлор, 1985). Для наших величин i в нашей системе обозначений ошибка встречаемости вида i будет равна:

$$m_{Ri} = \sqrt{\frac{P_i(1-P_i)}{n_i - 1}},$$

а ошибка условной встречаемости вида i относительно j :

$$m_{Rj} = \sqrt{\frac{P_{ji}(1-P_{ji})}{n_j - 1}}.$$

Очевидно, что при наличии сопряженности между видами i и j их встречаемости будут достоверно отличаться от их условных встречаемостей относительно друг друга. Ведь сопряженность в пространственном размещении выражается, по мысли А.Я. Гордягина, цитированной выше, в изменении вероятности поселения и выживания особи вида i в зоне действия особи вида j и (или) в изменении вероятности поселения и выживания особи вида j в зоне действия особи вида i . Зная ошибки встречаемости и условной встречаемости вида i относительно вида j , можно оценить достоверность различия этих величин и, следовательно, сделать вывод о наличии сопряженности в пространственном размещении особей этих видов, используя критерий Стьюдента. Критерий Стьюдента рассчитывался как отношение разности между встречаемостью и условной встречаемостью к ошибке этой разности (Плохинский, 1970). Используя стандартную формулу для определения ошибки разности по известным ошибкам исходных величин (Тейлор, 1985) и нашу систему обозначений, можно записать следующую формулу критерия Стьюдента:

$$t = \frac{|AP|}{m_{\Delta P}} = \frac{|P_i - P_{ji}|}{\sqrt{m_{Ri}^2 + m_{Rj}^2}}.$$

Теоретически возможна ситуация, когда отношения в паре видов носят асимметричный характер - вид i избегает присутствия вида j , а вид j относится к присутствию вида i нейтрально. Предложенный выше метод расчета, разработанный

при помощи старшего научного сотрудника Вычислительного центра СВКНИИ ДВО АН СССР Г.И.Колбнева, дает возможность выявлять подобные асимметричные отношения. В таблице 2 перечислены все возможные варианты ценотических отношений в паре видов растений.

Таблица 2

Возможные варианты отношений в парах видов, которые могут быть выявлены по достоверному различию встречаемости вида и его условной встречаемости

j-й вид	i-й вид		
	Безразличен (0)	Предпочитает (+)	Избегает (-)
Безразличен (0)	00 $R_i = R_{ij}$ $R_j = R_{ji}$	+0 $R_i < R_{ij}$ $R_j = R_{ji}$	-0 $R_i > R_{ij}$ $R_j = R_{ji}$
Предпочитает (+)	0+ $R_i = R_{ij}$ $R_j < R_{ji}$	++ $R_i < R_{ij}$ $R_j < R_{ji}$	-+ ? $R_i > R_{ij}$ $R_j < R_{ji}$
Избегает	0- $R_i = R_{ij}$ $R_j > R_{ji}$	+ ? $R_i < R_{ij}$ $R_j > R_{ji}$	-- $R_i > R_{ij}$ $R_j > R_{ji}$

Примечания: R_i и R_j - встречаемости видов i и j соответственно, R_{ij} и R_{ji} - условные встречаемости видов i и j относительно друг друга. Знаком вопроса помечены такие варианты отношений, которые в принципе могут быть выявлены только в ходе динамического эксперимента.

Необходимо отметить, что возможность делать вывод о наличии сопряженности (подтверждение гипотезы H_1) еще не дает оснований делать вывод об отсутствии в прочих парах видов такой сопряженности, если подтвердилась гипотеза H_0 .

Результаты исследований

Фитоценозный уровень неоднородности растительного покрова

Как говорилось выше, фитоценозный уровень неоднородности растительного покрова на склоне долины р.Сусуман описан путем выделения по визуальным признакам трех фитоценозов и двух экотонных между этими фитоценозами. Тот факт, что визуально выделенные неоднородности более сходны внутри себя, чем с другими неоднородностями, подтверждается распределением отношений сходства, представленным на графиках на рис. 2. Уровень сходства между трансектами, заложеными в одном визуальном очерченном выделе, выше, чем между трансектами из разных выделов. Исключение составляют трансекты осинника, для которых максимальные значения коэффициентов сходства отмечены не друг с другом, а с трансектами экотона между осинником и открытым участком. Это можно рассматривать как свидетельство недостаточности визуальных признаков для выделения относительно однородных участков ранга фитоценоза. Результаты визуального выделения неоднородностей нужно подтверждать детальными количественными описаниями и расчетами отношений сходства между выборками площадок, заложённых внутри и вне визуальными выделёнными контурами. С другой стороны, высокое сходство между трансектами, заложёнными в экотонных участках, можно считать подтверждением своеобразия и относительной устойчивости видового состава и встречаемости видов растений на этих участках.

Неоднородность выделённых фитоценозов и экотонных относительно. Об этом свидетельствуют величины коэффициентов сходства, далекие по величине от 1 (табл. 3). Различия между трансектами по встречаемости видов больше, чем различия по видовому составу - значения коэффициентов Наумова (Наумов, 1964), рассчитанные с учетом встречаемости, ниже, чем значения коэффициентов Жаккара.

Микрогрупповой уровень неоднородности

Внутренняя неоднородность перечисленных выше выделов растительного покрова заключается прежде всего в том, что на разных трансектах внутри одного выдела одни и те же виды имеют разную встречаемость. Открытый участок довольно однороден по этому показателю, о чем говорит высокое значение коэффициента Нау-

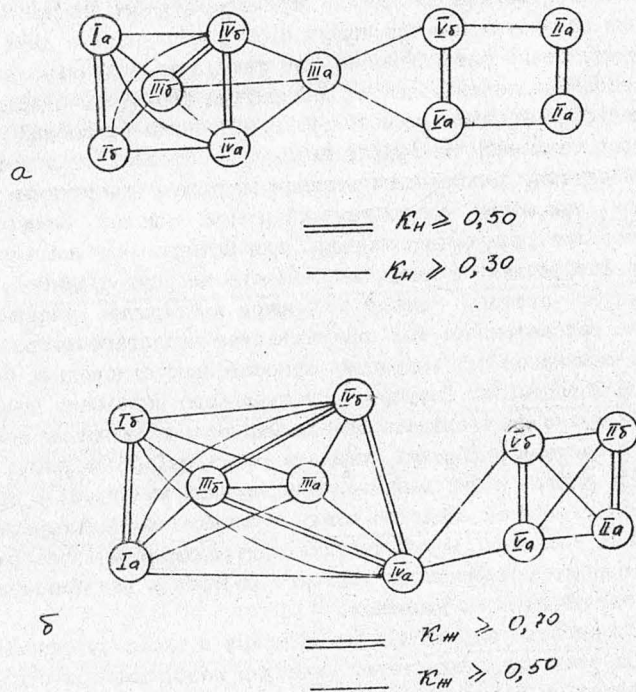


Рис. 2

Распределение отношений сходства на множестве трансектов, заложённых на участке растительного покрова в долине р. Сусуман: а - расчет сходства по коэффициенту Наумова; б - расчет сходства по коэффициенту Жаккара. Вершины графов - трансекты ценологических площадок. Римские цифры - номера выделов растительного покрова, строчная буква рядом с цифрой - трансект внутри выдела. Между вершинами, которые связаны ребрами, уровень сходства превышает принятый пороговый уровень: двойная линия - коэффициент Жаккара $\geq 0,7$, коэффициент Наумова $\geq 0,5$; одичарная линия - коэффициент Жаккара $\geq 0,5$, коэффициент Наумова $\geq 0,30$.

Таблица 3

Значения коэффициента Жаккара (цифры в скобках) и коэффициента Наумова для пар трансектов, заложённых в одном и в разных контурах растительного покрова в долине р. Сусуман

	Ia	Iб	IIa	IIб	IIIa	IIIб	IVa	IVб	Va	Vб
Ia		(.94)	(.46)	(.32)	(.50)	(.52)	(.62)	(.54)	(.46)	(.35)
Iб	.64		.14	.13	.18	.36	.32	.32	.14	.15
IIa		(.44)	(.33)	(.52)	(.54)	(.65)	(.56)	(.48)	(.37)	
IIб		.14	.16	.19	.41	.33	.31	.14	.18	
IIIa			(.70)	(.43)	(.44)	(.54)	(.41)	(.70)	(.65)	
IIIб			.70	.22	.18	.20	.19	.27	.33	
IVa				(.34)	(.30)	(.40)	(.26)	(.59)	(.62)	
IVб				.24	.17	.21	.23	.28	.33	
Va					(.69)	(.67)	(.59)	(.52)	(.45)	
Vб					.36	.41	.41	.30	.31	
VIa						(.78)	(.70)	(.48)	(.42)	
VIб						.44	.50	.17	.24	
VIIa							(.74)	(.58)	(.50)	
VIIб							.55	.20	.26	
VIIIa								(.44)	(.39)	
VIIIб								.27	.29	
IXa									(.79)	
IXб									.50	

Примечание:

Коэффициент Жаккара рассчитан по классической формуле (Песенко, 1982), коэффициент Наумова рассчитан по той же формуле, но число видов заменено на суммы встречаемостей этих видов. Для сокращения объема матрицы записаны только значащие цифры коэффициентов, поэтому, например, значение .46 следует читать как 0,46 и т.д.

мова (0,64) и тот факт, что только 4 вида имеют встречаемости, существенно различающиеся по трансектам ($\chi^2 = 1,96$): на первом трансекте концентрируются *Chamaerodas erecta* и *Dracopetalum palmatum*, а на втором - *Carex pediformis* и *Poa eschotensis*. Показатели встречаемости этих видов на разных трансектах различаются не более чем в 2 раза.

Еще большей внутренней однородностью отличается лиственныйник: коэффициент Наумова для трансектов лиственныйника равен 0,7 и только 1 вид распределен по трансектам неравномерно:

Pulsatilla multifida имеет более высокую встречаемость на первом трансекте. Однако различия встречаемостей меньше двукратных.

Осинник отличается наибольшей внутренней неоднородностью - коэффициент Наумова для его трансектов составляет всего 0,36, а число видов, имеющих существенные различия встречаемостей по трансектам, составляет 12. Различия встречаемостей очень велики и могут достигать 30 раз. Наименьшее из достоверных различий встречаемости составляет 1,6. На первом трансекте концентрируются *Rosa ochotensis*, *Draba cinerea*, *Saxifraga funstonii*, *Vicia multicaulis*, *Pulsatilla multifida*, *Galium verum*. На втором трансекте концентрируются *Carex pediformis*, *Alyseum obovatum*, *Rosa acicularis*, *Dracoscephalum palmatum* и зеленые мхи.

В экотоне осинника и открытого участка неравномерно распределено 6 видов, а различия встречаемостей на превышают двукратных. Коэффициент Наумова весьма высок - 0,55. На первом трансекте концентрируются осина и *Saxifraga funstonii*, а на втором - *Carex pediformis*, *Draba cinerea*, *Thalictrum foetidum* и *Galium verum*. Показатели встречаемости различаются не более, чем в 2 раза.

Для экотона лиственничника и открытого участка коэффициент сходства трансектов по Наумову составляет 0,50. 6 видов распределены неравномерно. На первом трансекте концентрируется лиственница и *Chamaenerion angustifolium*, а на втором - *Rosa acicularis*, *Vicia multicaulis*, брусника и зеленые мхи. Различия встречаемостей достигают восьмикратного размаха.

Если обозначить виды вершинами графа с соответствующими номерами, а также соединить ребрами те виды, которые концентрируются на одном трансекте, как и сделано на рис. 3, то получится модель неоднородности растительного покрова на уровне микрогруппировок (Уланова, Маслов, 1989). Микрогруппировки различаются не столько по видовому составу растений, сколько по встречаемости видов. Последнее подтверждает интраэкозную (Миркин, 1985) природу этих неоднородностей.

Ценотический уровень неоднородности

Для более детального описания неоднородности растительного покрова - на уровне размещения отдельных растений, было про-

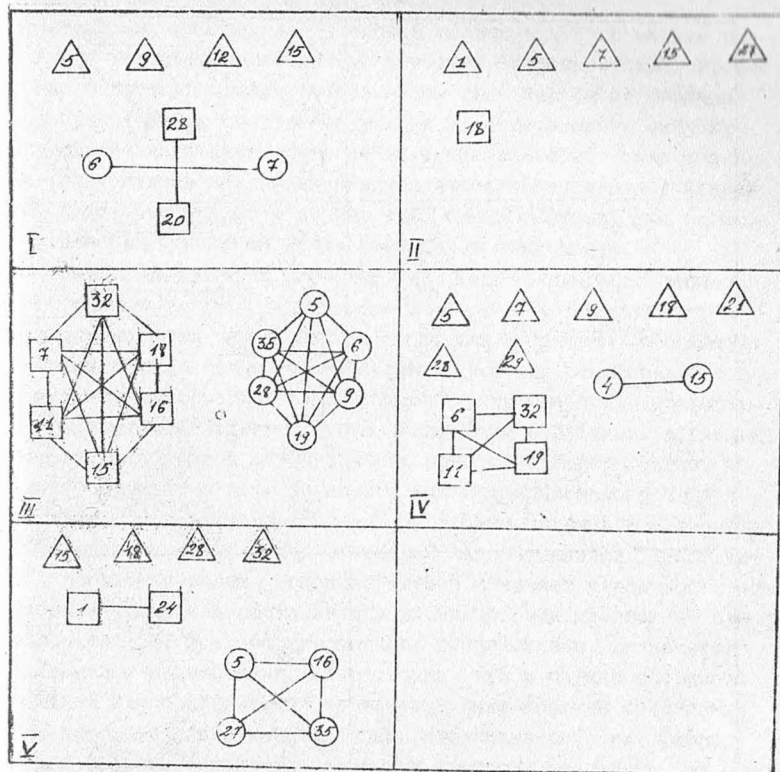


Рис. 3

Графическая модель микрогрупповой структуры растительного покрова в долине р. Сусуман. Римскими цифрами обозначены номера выделов (см. рис. 1), арабскими - номера видов растений (см. табл. 1). Вершинами графов обозначены виды растений: треугольники - виды, не участвующие в образовании микрогруппировок, распределенные по трансектам равномерно; квадраты - виды, сконцентрированные на первом трансекте; окружности - виды, сконцентрированные на втором трансекте. Виды, сконцентрированные на одном трансекте, относились к одной микрогруппировке и на графе были соединены ребрами.

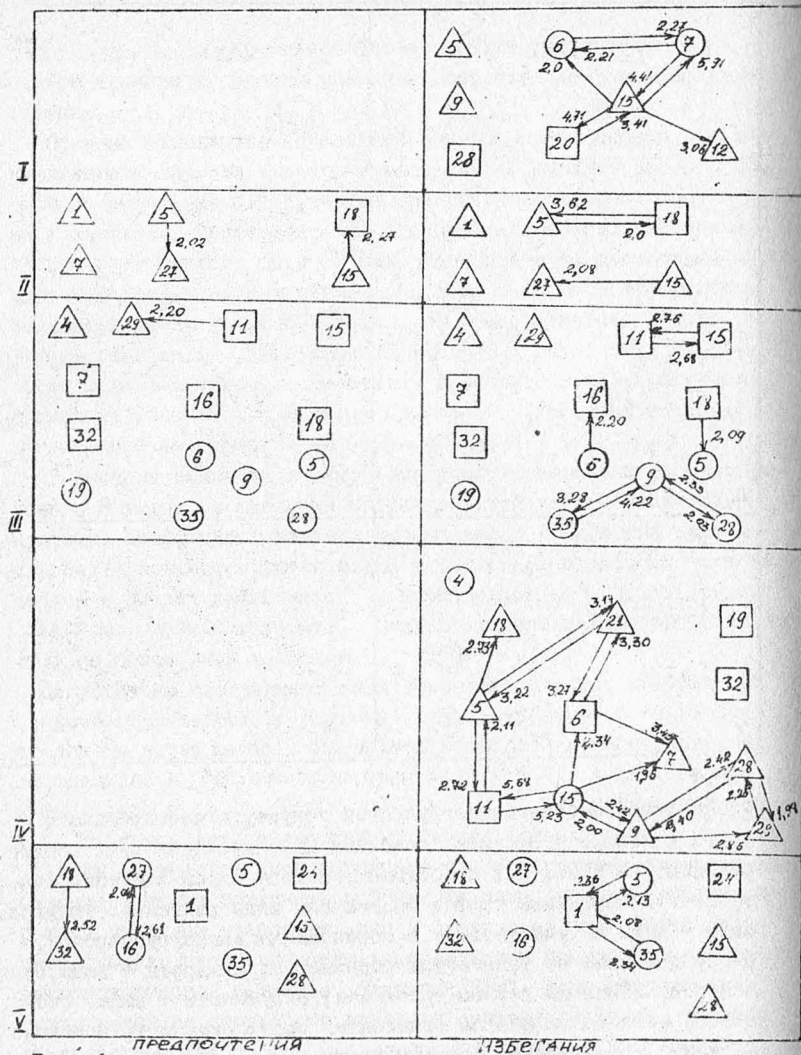


Рис. 4

Графические модели ценотических отношений между растениями разных видов в растительном покрове в долине р. Сусуман.

Для выделов, в которых отношения предпочтения не отмечены графы не приводятся. Пояснения см. в тексте

анализировано распределение особей разных видов по мелким площадкам с использованием метода условных встречаемостей. Проведенные расчеты показали, что в целом ряде пар видов наблюдается существенное отклонение условной встречаемости этих видов относительно друг друга от их встречаемости. Такие различия трактовались как изменения вероятности поселения растений этих видов рядом друг с другом или, другими словами, как наличие ценотических отношений между растениями этих видов.

Графовые модели ценотических отношений в описанных выделах растительного покрова представлены на рис. 4. Вершины графов помечены номерами видов. Ребра, соединяющие вершины, обозначают, что в данной паре видов отмечены ценотические отношения - различие между встречаемостью и условной встречаемостью достоверно по критерию Стьюдента. Ребра обозначены стрелками, поскольку возможно выявление и асимметричных отношений в паре видов. Стрелка направлена от избегаемого или предпочитаемого вида к избегаемому или предпочитаемому. По терминологии А.А. Уранова (1968) избегаемый или предпочитаемый вид называется "действующим", поскольку именно его присутствие изменяет вероятность поселения и выживания растений других видов. Вид, избегающий или предпочитающий, т.е. подвергающийся воздействию, называется А.А. Урановым подчиненным. Естественно, что в случае обоюдного избегания или предпочтения соответствующие вершины соединены двумя противоположно направленными стрелками-ребрами. Цифры рядом с ребрами обозначают величину критерия Стьюдента, на основании которой данная связь признана значимой. Как упоминалось выше, стандартное значение критерия для всех наших случаев при 5% вероятности ошибки равно 1,96. Число степеней свободы во всех случаях превышало 120, поскольку во всех случаях число площадок в обеих сравниваемых выборках было больше 120.

При описании ценотической неоднородности растительного покрова и при расчетах встречаемостей и условных встречаемостей мы учитывали то обстоятельство, что один и тот же вид может иметь существенно разную встречаемость на разных трансектах из одного и того же выдела. Если хотя бы один из видов рассматриваемой пары имел такие различия встречаемости, расчеты ценотических отношений велись раздельно по трансектам. Имеется довольно много случаев, когда ценотические отношения в данной паре видов были обнаружены на одном трансекте и не обнаружены

на другом. Практически все эти случаи объяснимы очень малым числом площадок, на которых встретился один из пары видов на одном из трансектов. Эти случаи не опровергают гипотезу о существовании ценотических отношений между растениями данных видов в данном выделе, подтвержденную выборкой площадок другого трансекта того же выдела, поскольку подтверждение при статистических расчетах нулевой гипотезы не опровергает H_1 , а означает лишь, что мы не можем судить о её правоте.

Обсуждение

Наши эмпирические данные позволяют утверждать, что описанные выше микрогрупповой и ценотический уровни неоднородности растительного покрова реально существуют. Существование микрогруппового уровня подтверждается достоверными различиями встречаемостей видов на разных трансектах одного и того же выдела.

Описание ценотического уровня неоднородности, при котором выявляется не очень большое число связей, часто вызывает сомнения, не являются ли выявленные отношения результатом статистической ошибки (Миркин, 1985). Мы провели специальный расчет для определения числа связей, которые могут быть выявлены в силу случайных ошибок при 5% вероятности ошибки, и установили, что во всех случаях, во всех выделах выявлено больше ценотических связей, чем это можно ожидать при установленной статистической ошибке. Это означает, что ценотическая неоднородность растительного покрова, выражающаяся в неслучайном распределении особей разных видов относительно друг друга, реально существует, а не является артефактом описания или неправильности отбора проб.

Проявление фитоценозной неоднородности растительного покрова связывается с действием различий эдафического фона. Проявление же интраценозной неоднородности обычно связывается с действием фитогенных факторов (Корчагин, 1976), т.е. с отношениями между растениями — непосредственными или опосредованными через среду.

Совокупность воздействий растения на среду А.А.Уранов называл фитогенным полем растения (Уранов, 1965). Взаимодействие фитогенных полей он объяснял формирование ценотических отношений между растениями и ценотической структуры растительного покрова. Фитогенное поле — явление очень сложное по своей при-

роде. Прямые измерения его напряженности и даже подтверждение его существования прямыми измерениями параметров абиогической среды — дело сложное и исключительно трудоемкое. Однако возможна косвенная регистрация существования фитогенного поля и косвенное измерение его напряженности, дальности действия и других характеристик. Фитогенное поле проявляется прежде всего в своем воздействии на растения, причем эти проявления суммируют как прямые, так и опосредованные средой воздействия. Изменение вероятности поселения других растений на определенной дистанции от растения данного вида — непроверяемое, хотя и косвенное подтверждение существования фитогенного поля вокруг растения данного вида.

Можно предположить также, что действие фитогенных полей лежит в основе формирования не только ценотической, но и микрогрупповой неоднородности растительного покрова. Проверить это предположение можно анализом распределения ценотических и гипотетических "микрогрупповых" отношений в одних и тех же парах видов в одних и тех же выделах растительного покрова. Нулевая гипотеза при таком анализе будет заключаться в том, что микрогрупповые и ценотические отношения формируются независимо друг от друга, разными механизмами и, соответственно, сочетания разных видов ценотических и микрогрупповых отношений будут случайны, если анализировать их на всем множестве сочетаний ценотических и микрогрупповых отношений в паре видов.

В табл. 4 приведены все случаи возможных сочетаний ценотических и микрогрупповых отношений, возможные при их независимом сочетании.

Очевидно, что только в тех случаях, когда сочетаются микрогрупповые и ценотические отношения одного знака, можно предположить, что оба уровня неоднородности имеют один и тот же механизм формирования — взаимодействие индивидуальных фитогенных полей отдельных особей растений. Как видно из табл. 4, из 45 случаев сочетания небезразличных отношений в 19 случаях сочетаются микрогрупповые и ценотические отношения противоположных знаков. Эти случаи опровергают гипотезу о едином механизме формирования ценотической и микрогрупповой неоднородности. Соотношения между числами разных вариантов сочетаний также не подтверждают этой гипотезы — распределение сочетаний соответствует случаю с высокой степенью достоверности ($\chi^2 = 286$)

Таблица 4

Возможные сочетания разных типов ценоотических и микрогрупповых отношений в парах видов

Микрогрупповые отношения	Ценоотические отношения		
	Безразличие (0)	Избегание (-)	Предпочтение (+)
Безразличие (0)	00	0-	0+
Избегание (-)	-0	-- 9	-+ 9
Предпочтение (+)	+0	+ 10	++ 17

Примечание. Цифры обозначают число случаев разных сочетаний ценоотических и микрогрупповых отношений. Микрогрупповое избегание (-) - виды концентрируются на разных трансектах, микрогрупповое предпочтение (+) - виды концентрируются на одном трансекте. Микрогрупповое безразличие (0) - виды не участвуют в формировании микрогруппировок, т.е. распределены по трансектам равномерно.

при $\chi^2_{0,05} = 2,81$ и $\nu = 3$; расчет по четырехпольной таблице пересечения событий (Василевич, 1969).

Участие в формировании микрогрупповой или ценоотической неоднородности не является видоспецифическим признаком. Так, из 15 видов, встретившихся более чем в одном выделе, 9 изменили характер распределения: в одних выделах они участвовали в формировании микрогруппировок, а в других - не участвовали (табл. 5). Также 9 из 15 видов, встреченных более чем в одном выделе, изменили свое участие в формировании ценоотической неоднородности растительного покрова (табл. 5). Этот результат позволяет сделать вывод о непосредственности ценоотической и микрогрупповой активности одного и того же вида в разных выделах. К тому же из 6 видов, сохранивших характер участия в формировании неоднородностей, большинство встречено всего в двух выделах и ни один не встречен более чем в трех выделах. Этот результат не позволяет уверенно утверждать постоянство активности при формировании неоднородностей даже для этих видов - слишком мало выделов, в которых они встречены.

Таблица 5

Участие разных видов в формировании ценоотической и микрогрупповой неоднородности растительного покрова в долине р. Сусуман

№	Вид					
		I	II	III	IV	V
4.	<i>Populus tremula</i>	0	0	-/-	+/-	0
5.	<i>Rosa acicularis</i>	-/-	-/+	+/-	-/+	+/+
6.	<i>Carex pediformis</i>	+/+	0	+/+	+/+	0
7.	<i>Poa ochotensis</i>	+/+	-/-	+/-	-/+	0
9.	<i>Alyssum obovatum</i>	-/-	0	+/+	-/+	0
11.	<i>Draba cinerea</i>	0	0	+/+	+/+	0
15.	<i>Saxifraga funstonii</i>	-/+	-/+	+/+	+/+	-/-
16.	<i>Vicia multicaulis</i>	0	0	+/-	0	+/+
18.	<i>Pulsatilla multifida</i>	0	+/+	+/+	-/-	-/+
19.	<i>Thalictrum foetidum</i>	0	0	+/-	+/-	0
27.	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0	-/-	0	0	+/+
28.	<i>Dracosephalum palmatum</i>	+/-	0	+/+	-/+	-/-
29.	<i>Thymus extremus</i>	0	0	-/+	-/+	0
32.	<i>Galium verum</i>	0	0	+/-	+/-	-/-
35.	Зеленые мхи	0	0	+/+	0	-/+

Примечание. Указаны только те виды, которые отмечены более чем в одном выделе. (+) - вид участвует в формировании неоднородности; (-) - вид не участвует в формировании неоднородности; (0) - вид в выделе не отмечен. Знак в числителе относится к микрогрупповой неоднородности, в знаменателе - к ценоотической. Римскими цифрами обозначены номера выделов растительного покрова (см. табл. 1).

Очевидно, что одной из причин, вызывающих изменение ценоотических и микрогрупповых отношений видов, является смена состава партнеров в разных выделах. Однако, как можно судить по графикам на рис. 5 и 6, даже в тех парах видов, которые сохранились в нескольких выделах, отношения между партнерами менялись. Так, виды, которые в одном выделе входили в одну микрогруппировку (+), в другом выделе могли входить в разные (-). В 6 парах видов имеет место сохранение знака микрогрупповых отноше-

	5	6	7	9	11	15	16	18	19	28	32	35	
5		+	-	+				+-	-	+	+	-	++
6													
7													
9													
11													
15													
16													
18													
19													
28													
32													
35													

Рис. 5

Матрица микрогрупповых отношений тех видов, которые встретились в двух и более выделах растительного покрова в долине р. Сусуман. (+) - виды входят в одну микрогруппировку; (-) - виды входят в разные микрогруппировки. Нейтральные микрогрупповые отношения в матрице не показаны. Число знаков в каждой ячейке матрицы соответствует числу выделов, в которых оба вида участвовали в формировании микрогруппировок

ний, а в 9 парах видов знак микрогрупповых отношений меняется на противоположный (рис. 5).

В матрице ценогических отношений (рис. 6) для 15 видов отмечено 152 случая встреч одной и той же пары видов в 2-5 выделах. В абсолютном большинстве случаев - в 127 из 152 отмечены только безразличные ценогические отношения (точнее, мы не имеем оснований утверждать, что отношения существуют). Две пары видов демонстрируют отношения избегания в обоих выделах, где они встретились: взаимное избегание *Dreba cinerea* и *Saxifraga funstonii*, а также избегание *Poa ochotensis* по отношению к *Saxifraga funstonii*. Сохранения отношений предпочтения не отмечено ни для одной пары.

	4	5	6	7	9	11	15	16	18	19	28	29	32	35		
4		00	00	00	00	00	00	0	00	00		00	00	00	0	
5				00	00	00	00	00	00	00	0	+	00	00	000	0
6					00	00	00	00	00	00	0		00	00	00	0
7						00	00	00	00	00	0		00	00	00	0
9							00	00	00	00	0		00	00	00	0
11								00	00	00	0		00	+	00	0
15									00	00	0		00	00	00	00
16										00	0		+	00	0	00
18											00	0		00	00	00
19												00	00	00	00	0
28													00	00	00	0
29														00	00	0
32															00	00
35																00

Рис. 6

Матрица ценогических отношений между растениями тех видов, которые встретились в двух и более выделах растительного покрова в долине р. Сусуман. (0) - нейтральные (безразличные) отношения; (+) - предпочтение; (-) - избегание. Число значков в каждой клетке матрицы соответствует числу выделов, в которых встретились оба вида

Смена характера ценоотических отношений наблюдалась в 15 парах видов. Смена предпочтения на безразличие отмечена для 4 пар видов: *Rosa acicularis* и *Vaccinium vitis-idaea*, *Draba cinerea* и *Thymus extremus*, *Saxifraga funstonii* и *Pulsatilla multifida*, *Vicia multicaulis* и *Vaccinium vitis-idaea*. Смена избегания на безразличие отмечена для 9 пар видов: *Rosa acicularis* и *Draba cinerea*, *Rosa acicularis* и *Pulsatilla multifida*, *Poa ochotensis* и *Carex pediformis*, *Carex pediformis* и *Saxifraga funstonii*, *Alyssum obovatum* и *Saxifraga funstonii*, *Alyssum obovatum* и *Dracoscephalum palmatum*, *Alyssum obovatum* и *Thymus extremus*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Saxifraga funstonii*, *Dracoscephalum palmatum* и *Thymus extremus*. Из этих данных видно, что изменение характера отношений между одними и теми же видами растений более обычно, чем сохранение их в разных выделах. Однако изменение знака отношений на противоположный — от избегания к предпочтению и наоборот, не отмечено ни разу, хотя количество проанализированных пар видов довольно велико. Вероятно, можно утверждать, что характер ценоотических отношений не является видовым признаком, т.е. знание только видовой принадлежности растений не позволяет однозначно предсказать характер ценоотических отношений между ними. Еще раз отметим, что под формулировкой "безразличные (нейтральные) ценоотические отношения" могут скрываться не только действительно безразличные отношения, но и отношения избегания или предпочтения, не выявленные в силу малой выборки и других случайных причин.

Разные виды растений, населяющие один выдел, и один и тот же вид, но в разных выделах растительного покрова могут различаться такими характеристиками, как встречаемость (способ расчета этого показателя приведен выше) и способность образовывать локальные скопления побегов. Количественной мерой способности образовывать такие скопления побегов (одной или разных особей) можно считать частоту доминирования данного вида в пределах отдельной площадки.

При описании каждой площадки глазомерно оценивалось покрытие того вида, который по этому показателю превосходил все прочие виды, встреченные на данной площадке. Если оно состав-

ляло более 30% площади площадки, вид считался доминантом площадки. Число площадок, на которых доминировал данный вид, можно считать показателем частоты доминирования вида в пределах отдельной площадки.

Чтобы нивелировать влияние на этот показатель встречаемости виде, для оценки способности вида образовывать скопления побегов лучше использовать отношение частоты доминирования вида на отдельной площадке к его встречаемости. По величине таких относительных показателей для каждого выдела можно составить ранжированный ряд, приписав каждому значению порядковый номер. Аналогичный ранжированный ряд можно составить и для величин встречаемости каждого вида. Такие ряды необходимы нам для анализа зависимости между встречаемостью вида и его ценоотической активностью, а также между частотой доминирования вида на отдельной площадке и ценоотической активностью вида в данном выделе. Относительной мерой ценоотической активности вида в выделе можно считать число его действующих связей или, иными словами, число видов, на распределение которых влияет данный вид. Этот показатель легко рассчитать по графам на рис. 4 — он равен числу ребер, исходящих из вершины, обозначающей данный вид.

На рис. 7 показана зависимость между местом вида в ранжированном ряду встречаемостей (отдельно для каждого вида) и числом действующих связей каждого вида (в тех же выделах). Как видно из рис. 7, для каждого вида существует своя форма зависимости между этими показателями. Для открытого участка, лиственничника и осирика зависимость выражается восходящими кривыми разной крутизны. Для экотона открытого участка и осинника зависимость выражается двувершинной кривой, а для экотона открытого участка и лиственничника зависимость не прослеживается — прямая, которая ближе всего аппроксимирует полученные точки, практически параллельна оси x .

Не отмечено единой формы зависимости и между ценоотической активностью вида и его способностью образовывать компактные скопления побегов. Это видно из рис. 8, на котором разброс точек на графиках еще больше, чем на рис. 7.

О независимости участия вида в формировании ценоотической и микрогрупповой неоднородностей говорилось выше.

Участие вида в формировании микрогрупповой неоднородности

также не связано с его встречаемостью.

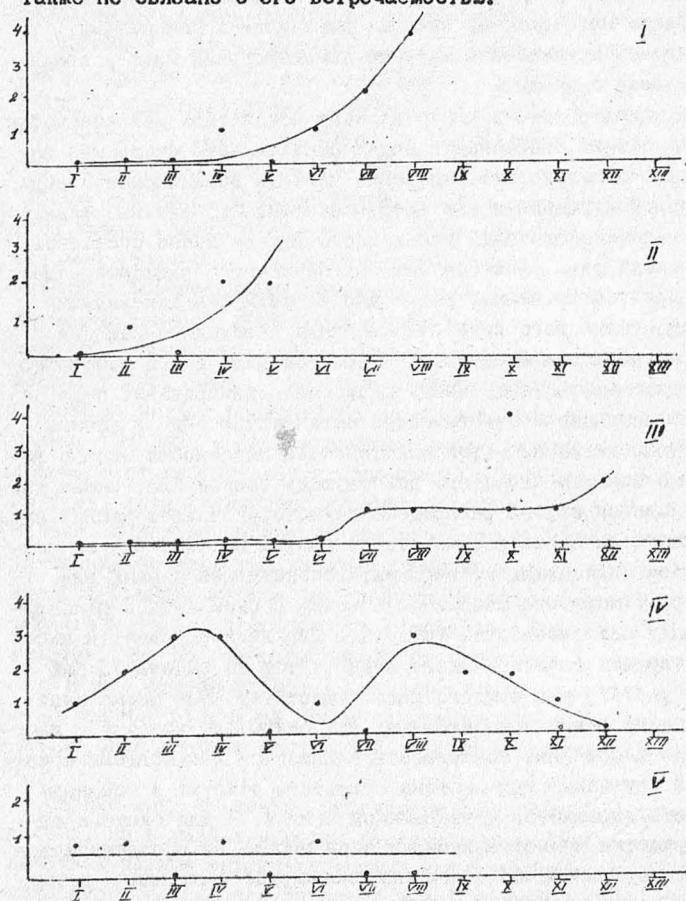


Рис. 7

Зависимость между ценотической активностью вида и его местом в ранжированном ряду встречаемостей. Здесь и на рис. 8 I-V обозначают номер выдела, характеризуемого данным графиком. По оси x во всех случаях обозначены порядковые номера видов в ранжированном ряду встречаемостей, а по оси y - число действующих связей каждого из видов ранжированного ряда

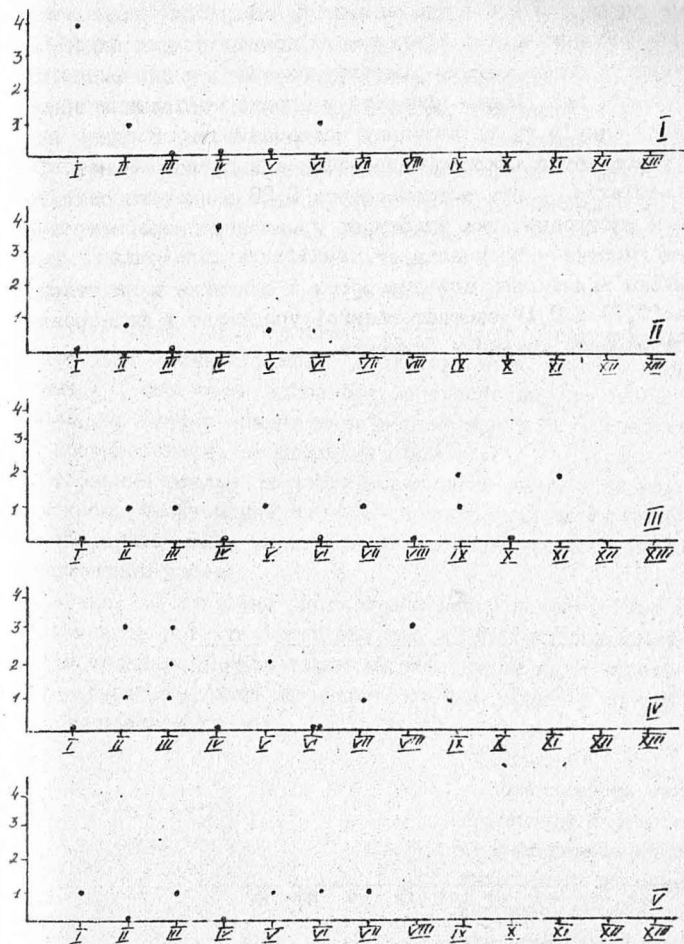


Рис. 8

Зависимость ценотической активности вида от его места в ранжированном ряду относительных частот доминирования на отдельной площадке. По оси x обозначены порядковые номера мест видов в ранжированном ряду относительных частот доминирования в пределах отдельных площадок, по оси y - число действующих связей тех же видов

также не связано с его встречаемостью. Из рис. 9 видно, что интервалы встречаемостей практически совпадают для видов, участвующих в формировании микрогруппировок, и для видов, не участвующих в них. Можно привести и вполне конкретные примеры, когда имел одну и ту же величину встречаемости, в одном выделе вид участвует в микрогруппировках, а в другом - нет. Так, *Rosa acicularis* при встречаемости 0,28 в экотоне открытого участка и листовничка участвует в микрогруппировках, а на открытом участке - не участвует. *Saxifraga funstonii* при практически одинаковой встречаемости в осиннике и на открытом участке (0,19 и 0,17 соответственно) участвует в формировании микрогруппировок только в осиннике.

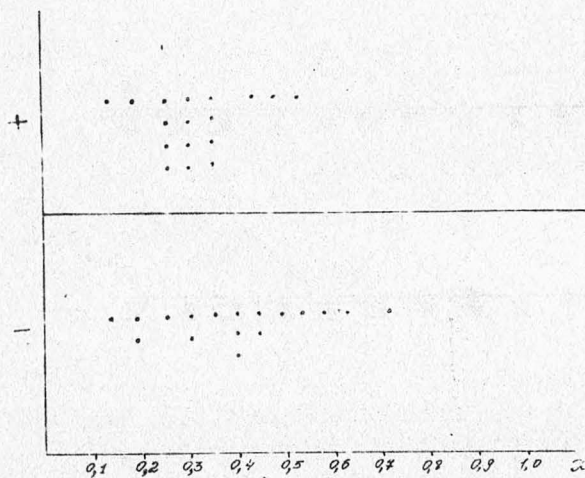


Рис. 9

Зависимость между встречаемостью вида и его участием или неучастием в микрогруппировках. (+) - случаи участия вида в микрогруппировках; (-) - случаи неучастия вида в микрогруппировках. По оси x отложены величины встречаемости видов. Вертикальная линия обозначает участие видов во всех выделах.

Как видно из графов на рис. 3 и 4, при формировании микрогрупповой и ценотической неоднородности во всех выделах реализуется лишь часть возможных связей. Очевидно, что чем выше число существующих связей между видами, тем выше структурированность растительного покрова на уровне размещения отдельных растений. Максимально возможное число связей соответствует максимально возможному числу ребер в графе, описывающем межвидовые отношения. Для неориентированного графа, как на рис. 3, это число равно:

$$M = \frac{n \cdot (n-1)}{2},$$

где n - число вершин в графе (число видов, сопряженности между которыми анализируются). А для ориентированного графа, как на рис. 4, это число вдвое больше (поскольку по свойству ориентированных графов каждая пара вершин может быть соединена парой противоположно направленных ребер).

Отношение реального числа выявленных ребер к их максимально возможному числу можно считать своеобразной мерой глубины структурированности растительного покрова данного выдела на ценотическом уровне.

На рис. 10 показано соотношение между показателями структурированности растительного покрова на микрогрупповом и ценотическом уровнях. Каждая точка характеризует один выдел. По оси x - структурированность на микрогрупповом уровне, по оси y - на ценотическом уровне.

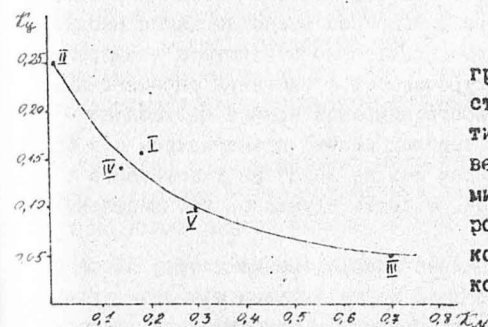


Рис. 10

Зависимость между микрогрупповой и ценотической структурированностью растительного покрова. \mathcal{K}_u - величины коэффициентов микрогрупповой структурированности, \mathcal{K}_c - величины коэффициентов ценотической структурированности.

Все пять точек хорошо аппроксимируются легкой вогнутой кривой. По характеру кривой можно заключить, что показатели микрогрупповой и ценотической структурированности связаны обрат-

ной зависимостью: чем ниже микрогрупповая неоднородность, тем выше ценотическая. Однако эту зависимость следует рассматривать лишь как интересную гипотезу.

Заключение

Сформулируем краткие ответы на вопросы, поставленные в начале.

1. Неоднородность растительного покрова на склоне долины р. Суусуман проявляется в изменении таких параметров разных частей этого участка, как видовой состав растений, встречаемость разных видов, характер размещения особей разных видов в пространстве. На основании различий в видовом составе, подкрепленных различиями физиономического облика, можно выделить неоднородности ранга фитоценозов и экотонов между ними. Выделенные по этим признакам фитоценозы относительно однородны внутри себя — выборки площадок, сделанные внутри фитоценозов, ближе друг к другу, чем к выборкам из других фитоценозов, по видовому составу и встречаемости отдельных видов. Исключение в наших описаниях составляет лишь осинник — выдел неоднородный внутри себя и более сходный с участком, который описан как экотон открытого участка и осинника. Возможно, осинник следует рассматривать вместе с открытым участком как единый фитоценоз. В этом случае осинник будет выступать в качестве одной из микрогруппировок этого фитоценоза.

Однородность фитоценозов относительна. По вариациям встречаемости разных видов внутри фитоценоза можно выделить неоднородности более мелкого пространственного масштаба — микрогруппировки, различающиеся встречаемостью растений определенных видов. Видовой состав микрогруппировок крайне нестабилен — одни и те же виды в разных выделах могут принадлежать и к одной, и к разным микрогруппировкам или же вовсе не участвовать в формировании микрогруппировок, а иметь случайное распределение в пределах всего выдела.

При более детальном анализе распределения особей растений разных видов относительно друг друга выявлен еще один уровень неоднородности растительного покрова — ценотический, который выражается в изменении встречаемостей растений одних видов в непосредственной близости (в радиусе 12–13 см) от растений других видов. Моделью ценотической неоднородности раститель-

ного покрова конкретного выдела может быть граф, подобный представленному на рис. 4, в котором отношения предпочтения или избегания показаны ребрами, соединяющими вершины, обозначающие виды растений, между которыми отмечены эти отношения.

Микрогрупповая и ценотическая неоднородность в разных выделах растительного покрова может быть выражена в разной степени. Оценить эту степень можно по отношению числа выявленных ценотических или микрогрупповых связей к числу максимально возможных связей на данном множестве видов. Для пяти описанных выделов растительного покрова вероятно наличие обратной зависимости между выраженностью ценотической и микрогрупповой неоднородности. Однако по участию разных видов в формировании этих неоднородностей в разных выделах можно сделать вывод о независимом формировании этих неоднородностей, поскольку сочетания микрогрупповых и ценотических отношений разных знаков имеют соотношения, вполне соответствующие случайной модели сочетания отношений разных знаков.

2. Судить о роли взаимодействий между растениями в формировании неоднородности на уровне фитоценозов по нашему материалу невозможно. Лишь чисто теоретически можно высказать предположение, что вселение в фитоценоз нового вида менее вероятно, если он вступает в ценотические отношения избегания с видами, уже обитающими на данном участке.

Ценотические отношения между растениями разных видов формируются через взаимодействие индивидуальных фитогенных полей. Те неоднородности, которые мы выявили на выборках мелких площадок, могут относиться только к такому типу взаимодействий, поскольку на таких дистанциях — 12–13 см все прочие факторы нивелируются или опосредуются присутствием особи растения-соседа.

Гипотеза о формировании микрогруппировок за счет аналогичного механизма — взаимодействия индивидуальных фитогенных полей не нашла подтверждения, о чем сказано выше.

3. На фактическом материале было показано, что смена характера ценотических отношений в одной и той же паре видов в разных выделах (отношения меняются от предпочтения к безразличию или от избегания к безразличию) более обычна, чем его сохранение. Следует особо отметить, однако, что не выявлено ни од-

ного случая смены знака отношений на противоположный. Видимо, такая смена невозможна по самой природе взаимодействующих видов. Большой объем проанализированного материала не позволяет считать отсутствие смен знака отношений простой случайностью. Те случаи, когда ценотическая связь была выявлена только на одном из трансектов выдела, объясняются недостаточной величиной выборки для одного или обоих видов пары на другом трансекте. Это дает возможность предположить, что внутри фитоценоза цено- тические отношения в парах видов довольно устойчивы, но это предположение требует дополнительной экспериментальной проверки.

4. Наши данные позволяют утверждать, что в экотонах формируется своеобразная ценотическая структура — характер распределения цено- тических отношений в парах видов отличается от тако- вого в обих фитоценозах. Иными словами, цено- тическая структура экотона не может быть представлена (по крайней мере, в описан- ных нами случаях) как мозаика устойчивых цено- тических ячеек или хотя бы пар видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Василевич В.И. Современные представления о растительном покрове // Бот. журн. 1989. Т.74, № 8. С. 1100-1107.
- Гордягин А.Я. Общий ход и методика использования фитоце- нозов Чувашской республики // Уч. зап. Казан. уч-та, 1933. Т.93, кн. 6. Ботаника, вып. I. С. 3-32.
- Катенин А.Е. Принципы классификации растительных сооб- ществ лесотундрового стационара // Почвы и растительность во- сточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1972. С. 105-117.
- Корчагин А.А. Структура растительных сообществ // Поле- вая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т.5. 319 с.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоцено- логии. М.: наука, 1985. 136 с.
- Наумов Р.Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
- Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное со- общество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 182 с.

- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 285 с.
- Плюхинский Н.И. Биометрия. М.: Высшая школа, 1970. 367 с.
- Сукачев В.Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова // Ботан. журн. 1956. Т.41, № 4. С. 476-484.
- Тейлор Дж. Введение в теорию ошибок. М.: Мир, 1985. 272 с.
- Уланова Н.Г., Маслов А.А. Многомерный анализ горизонталь- ной структуры растительности вырубки // Ботан. журн. 1989. Т.74, № 9. С. 1316-1323.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной бота- ники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. I. С. 251-254.
- Уранов А.А. К вопросу о сопряженности растений в фитоце- нозе // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 183-208.
- Хохряков А.П. Флора Магаданской области. М.: Наука, 1965. 396 с.
- Хохряков А.П., Шаткаускас А.В. О степной флоре в бассейне Верхней Колымы // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР: Мат. V всесоюз. симпоз. "Биологические проблемы Севера". Магадан, 1973. С. 136-140.