

УДК 581.55.004.13 + 519.24/27

**Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических ма-
териалов: Учеб. пособие. - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987.
192 с.**

В учебном пособии наряду с традиционными методами обра-
ботки геоботанических описаний, основанных на эколого-фло-
ристических и эколого-фитоценологических принципах, рассмотре-
ны простейшие приемы количественного анализа фитоценозов. Ав-
тором проанализированы условия применения наиболее распростра-
ненных в геоботанике коэффициентов сопряженности и коэффициен-
тов сходства. Описан также оригинальный консеквентный анализ
фитоценозов, производимый для целей ординации, классификации и
картографирования растительных сообществ.

Предназначено пособие для студентов и начинающих специа-
листов-геоботаников.

Рецензенты: д-р биол. наук В.С.Ипатов (Ленингр.
ун-т им. А.А.Жданова), д-р биол. наук С.А.Дыренков (Ленингр.
педагогич. ин-т им. А.И.Герцена).

Н 2004000000 - 153
076(02) - 87

75-87



Издательство
Ленинградского
университета, 1987 г.

ВВЕДЕНИЕ

Развитие теории фитоценологии по мере углубления познания растительного покрова как особого объекта ботанического изучения шло довольно медленно. Основным объектом геоботаники (фитоценологии) были и остаются сообщества растений, или фитоценозы. В советской геоботанике активное философское осмысление особенностей фитоценологических структур началось в 30-х годах. Оно связано с именами В.Н.Сукачева, А.П.Шенникова и В.В.Алехина.

Большинство советских геоботаников всегда понимало фитоценоз как сложную систему видов растений, находящихся не только под влиянием факторов среды, но и во взаимодействии друг с другом, в сложных конкурентных отношениях. Именно такой, дарвиновский, подход к пониманию структуры растительности существенно отличает русскую и советскую геоботанику в целом от различных флористических и топологических направлений, получивших признание на Западе.

Геоботаника развивалась не только как описательная наука, но и как наука о сложных формах движения биологической материи. Сложность ценологических и экологических связей растений в сообществах — а растения в природе чаще всего обитают в сообществах с другими организмами из мира растений, животных и микробов — приводила и приводит к существованию разных взглядов на сущность фитоценоза, вплоть до сомнения в существовании вообще каких-либо структурных единиц растительного покрова Земли. Диалектическое понимание проблемы дискретности раститель-

бы углубить знания студентов, полученные ими в результате знакомства с данным лекционным курсом.

При оформлении ботанического материала, в частности оводных таблиц, названия всех видов растений даны в соответствии с последним систематическим изданием, а именно: Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л. Наука, 1981. 501 с.

Автор хочет высказать благодарность за большую помощь в подготовке рукописи учебного пособия редактору Издательства ЛГУ, геоботанику О.А.Петровичевой, чья активная работа немало опосредствовала улучшению качества пособия. Также хочется выказать признательность инженерам кафедры биофизики биолого-почвенного факультета ЛГУ В.И.Бадуржиной и Р.Г.Зайнуллину за помощь в подготовке и редактировании программ для ЭВМ типа ДБК-1.

Г л а в а I

ТРАДИЦИОННЫЕ ЭМПИРИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ

§ I. Табличный эколого-фитоценотический анализ фитоценозов

Особенности обработки полевых геоботанических материалов

Развитие геоботаники связано с формированием научных взглядов на растительность, как на особую форму растительного мира, и с совершенствованием самих геоботанических понятий. То и другое обычно достаточно хорошо освещается в учебниках (А.П.Шенников, "Введение в геоботанику", 1964 г.; А.Г.Воронцов, "Геоботаника", 1973 г.; Т.А.Работнов, "Фитоценология", 1983 г.). В то же время развитие любой науки связано и с совершенствованием методов исследования ее объектов, в том числе и за счет заимствования из других дисциплин.

Геоботаника за столетний период своего существования прошла ряд этапов в освоении различных методов изучения растительного покрова: от простого маршрутного описания участков растительности до стационарного и экспериментального изучения взаимодействия видов и динамики сообществ. Последние десятилетия в развитии геоботаники связаны с активным внедрением количественных методов изучения растительного покрова Земли и с освоением математического моделирования сложнейших фитоценологических процессов. ✓

Уже в ранних работах основоположники отечественной геоботаники — В.Н.Сукачев в 1928 г. (а также в 1957г.) и В.В.Алехин в 1938 г. уделяли много внимания методам описания природных растительных сообществ. Часте обсуждались вопросы, связанные с использованием различных шкал обилия видов, определением ма-

немальных размеров пробных площадей и с распределением на них видов разных классов константности. В 1938 г. появилась специальная методика, посвященная маршрутным исследованиям растительности - "Методика полевых геоботанических исследований". Позднее, в связи с выходом в свет пятитомного справочника "Полевая геоботаника" (1959-1976 гг.), а также монографии Д. Браун (1957) и некоторых других работ многие методические приемы учета и описания сообществ стали общепринятыми. Методика полевых геоботанических исследований и методы картографирования растительного покрова получили всестороннее освещение в работах А.А. Кнатова (1964), С.А. Грибовой и Т.И. Исаченко (1972).

Наряду с этим сама технология обработки огромных массивов описаний пробных площадей в геоботанической литературе недостаточно описана. Это препятствует унификации обработки фактического материала и затрудняет обучение этим процедурам начинающих геоботаников.

К настоящему времени в нашей стране накоплено уже большое количество описаний растительности. Эти описания могли бы служить прекрасным исходным материалом для всесторонней геоботанической характеристики как целых регионов, так и отдельных формаций и типов растительности. Однако только некоторые из геоботанических работ сопровождаются публикацией полных списков видов растений с указанием основных фитоценотических показателей - покрытия, обилия наземной, а иногда и подземной массы и т.п. Такие списки называют сводными списками, описками видового состава или сводными таблицами описаний пробных площадей фитоценозов. Последнее название наиболее точно.

В случае количественного анализа фитоценозов сводные списки вполне можно рассматривать как матричную форму записи информации о растительности, ибо в строках таблицы-матрицы дана фитоценотическая оценка вида во всем наборе описаний фитоценозов, а столбцы ее, т.е. графы, отражают набор видов в каждом его описании, т.е. на той или иной пробной площади растительного сообщества. Отсутствие таких списков в геоботанической работе без сомнения является ее недостатком.

Однако несмотря на чрезвычайную важность соблюдения пра-

вил сбора фактического материала, учебные пособия и даже методические руководства по геоботанике часто не дают указаний на саму технику полевого описания растительности, а также и на технику его обработки. В то же время известно, что в результате именно этой подготовительной и черновой работы исследователь получает возможность выявить общность описанных им растительных сообществ, т.е. определить их принадлежность к тем или иным классификационным единицам. Этот процесс обработки описаний не так прост, каким может казаться.

Процесс составления сводного списка описаний пробных площадей требует от исследователя на протяжении всей работы строго придерживаться, во-первых, разработанных теоретических установок, принятых им для себя в качестве руководящих, и, во-вторых, строгой последовательности технических операций.

Не вдаваясь в историю и не уточняя, где и кем была составлена первая сводная таблица описаний пробных площадей, следует лишь указать, что уже в 20-х годах в работах советских геоботаников встречаются полные и очень детально разработанные списки. В качестве примера можно привести списки описаний лесов Вологодской области, составленные А.А.Корчагиным в 1929 г., в которых автор весьма полно отразил флористический состав сообществ, включая многочисленные мхи, дал также оценки обилия видов, таксационные показатели древостоев, а также характеристики условий рельефа и почв каждого участка. Позднее, в 50-х гг., детальные списки описаний пробных площадей высокогорных лугов и пастбищ были опубликованы И.Х.Блументалем с сотрудниками. Так же хорошо документирована большая работа А.В.Куминовой в 1960 г. о растительном покрове Алтая. Особенности Казахстанских степей очень скрупулезно отражены в сводных таблицах, составленных Т.И.Исаченко и Е.И.Рачковской в 1961 г. Достаточно полное представление о видовом составе и структуре сообществ луговых степей можно получить из сводных таблиц Д.Рэдулеску-Иван (1965 г.). Все эти примеры публикаций полных и детальных сводных таблиц говорят о стремлении геоботаников к широкому использованию при анализе растительности табличного метода. К тому же нельзя не добавить, что сами эти списки обычно становятся достоянием последующих исследователей.

дователей. Причем ценность их как фактического материала со временем все более возрастает. Это справедливо даже в случаях пересмотра первоначальных выводов их авторов.

Что касается теоретической стороны этого на первый взгляд сугубо технического дела, то она тесно связана с общим эколого-фитоценологическим направлением русской, а затем и советской геоботаники. Ею основоположниками и наиболее яркими выразителями были В.Н.Сукачев и В.В.Алекин. Обращая большое внимание на структуру сообществ, выражающуюся как в определенном наборе видов, так и в фитоценотической роли последних, а также в их ярусном и синузальном строении, советские геоботаники всегда учитывали как экологию отдельных видов и естественных ценологических групп, так и факторы среды их произрастания. При классификации описаний пробных площадей в первую очередь принято учитывать самые важные в фитоценотическом отношении виды, т.е. виды-строители ярусов каждого данного сообщества, а также приуроченность конкретных сообществ к основным экологическим факторам. Анализ факторов среды помогает, в частности, выявлять конвергенцию сообществ, обусловленную влиянием различных динамических причин, и находить им объяснение. Говоря о широком развитии конвергенции среди растительных сообществ, А.П.Шенников в 1929 г. обращал особое внимание на экологический анализ видового состава сообществ.

С фитоценологической точки зрения наиболее важными видами являются прежде всего доминанты, которые во многих случаях выступают в качестве эдификаторов. Доминанты становятся "победителями" в сложных взаимоотношениях растений друг с другом и со средой обитания. Поэтому—то именно они отражают сущность фитоценоза наиболее полно. На доминантах лежит основная функция сообщества как целого образования, — накопление органической массы, в которой концентрируется и сохраняется солнечная энергия, далее потребляемая другими организмами. Главнейшие ценозообразователи являются, таким образом, и важнейшими компонентами более сложных образований — биогеноценозов и ландшафтов. Поэтому выделение из всей массы сделанных исследователями описаний, таких, которые были бы близки по составу доминантов и эдификаторов и тем самым по структуре ярусов и

экологическому набору видов, создает основную предпосылку для группировки описаний.

Напомним, что доминанты являются также и важнейшими индикаторами местообитания сообщества, или детерминантами в смысле А.Я.Гордягина затем и Л.Г.Раменского (Раменский и др., 1956). Геоботаникам хорошо известны исследования Раменского и его учеников. Их работы позволили выяснить экологические амплитуды многих видов в зависимости от фитоценотической роли, определяемой по проективному покрытию растениями почвы. При этом было ясно показано, что чем обильнее тот или иной вид в фитоценозе, тем к более узкому диапазону условий среды он приурочен. Таким образом, наиболее обильный вид выступает в качестве более точного индикатора, чем любой редкий, и, тем более, малообильный вид.

В тех случаях, когда в фитоценозе не наблюдается резкого преобладания одного или немногих видов над другими и нельзя говорить о доминантах в качестве основного, определяющего фитоценоз признака, может быть принята группа экологически сходных видов, составляющих основу растительной массы сообщества. Такую группу рассматривают как коллективный доминант. Экологические же группы малообильных видов часто используют для уточнения принадлежности данного сообщества к какому-либо из типов сообществ, особенно в случае обедненного видового состава сообщества и отсутствия в нем обильных видов. Последнее имеет место в сильнонарушенных фитоценозах или при быстрых сменах растительного покрова.

При обработке геоботанических описаний пользуются обычно наиболее распространенным в биологии сравнительно-морфологическим методом. Он позволяет определять степень сходства сообществ по структуре. Но при этом всегда нужно учитывать характер собранного в полевых условиях материала, методику сбора.

Приступая к геоботаническому описанию территории, исследователь должен сначала произвести рекогносцировочный осмотр ее и выделить на ней типичные участки, отражающие основные закономерности распределения растительности в данной местности в зависимости от физико-географических условий. Затем на каждом из типичных участков исследователь закладывает так называемую пробную площадь.

Размер пробной площади должен быть не меньше площади, на которой выявляются все основные морфологические и флористические признаки сообщества. Так, для лесных сообществ обычные размеры 20х20 м при простом и 50х50 м при сложном древостое. Для травяных, а также для кустарниковых сообществ пробные площади чаще всего должны иметь размер 10х10 м. В условиях гомплеконого растительного покрова полупустынь и тундр сообщества могут быть описаны и на меньших пробных площадях — 5х5 м и даже 1х1 м.

Для описания растительности и условий ее обитания пользуются специальными бланками. Особой сложностью отличаются бланки описаний лесных фитоценозов в связи с необходимостью детальной характеристики важнейших таксационных показателей древостоя. В случае описания очень пестрой растительности болотных систем наряду с бланком описания фитоценоза применяется и бланк описания болотных комплексов. В связи с этим в разных геоботанических учреждениях разработаны разные бланковые формы. Однако, несмотря на различия, во всех бланках предусмотрена необходимость оценки особенностей строения и экологии сообществ. Для оценки тех или иных признаков обычно используют разные шкалы. Например, оценку обилия каждого из видов производят по шкале О. Друде, одновременно указывая в процентах проективное покрытие почвы растениями данного вида.

Таким образом, отбор участков для закладки пробных площадей и последующего описания растительности на них с точки зрения статистики представляет собой обычную типическую выборку, которая при соблюдении определенных условий может достаточно полно отражать генеральную совокупность изучаемых объектов.

В практике работы кафедры геоботаники Ленинградского университета выработались приемы полевого описания растительности на пробных площадях и регистрации материала с использованием стандартных бланков. Эти бланки различны: одни предназначены для описания лесов, другие — для описания лугов, степей или болот и иных типов растительности.

При описании и при дальнейшем табличном анализе лесов большое внимание уделяют таксационным показателям древостоя.

В качестве примера описаний лесной растительности, сведенных всединс, т.е. в так называемую сводную таблицу, приведем табл. I. В этой таблице, как и в других ей подобных, использованы сокращения и условные обозначения, которые обычно поясняют в примечаниях. Это касается главным образом географических названий мест списания и фамилий авторов описаний. В бланках описаний используют общепринятые в геоботанике условные обозначения. Так, формулу древостоя, отражающую участие в нем каждой породы, записывают в десятых долях от общего запаса древесины. Для каждой древесной породы указывают также среднюю высоту деревьев (H) в метрах, средний диаметр ствола (D) в сантиметрах, а также запас древесины (V) в кубических метрах и число стволов (N) — то и другое в пересчете на гектар. Для подроста и подлеска также указывают число экземпляров в пересчете на гектар или оценивают их обилие в баллах.¹

Для травянистых растений приводят данные о проективном покрытии ими почвы. Шкала оценок этого показателя, принятая в Ленинградском университете, близка к известной шкале О. Друде и сходна со шкалой проективного покрытия Й. Браун-Бланке.

¹ По техническим причинам в данной книге приведен лишь фрагмент сводной таблицы описаний пробных площадей. В заголовочной части сводной таблицы помимо указания на нумерацию описаний и на их авторов содержатся основные сведения о местонахождении пробных площадей, а также с таксономии списанных фитосцензоров. Для места описания используют обычно сокращения: Шипов л. — дубрава, "Шипов лес", Воронежская обл. В этой таблице также сокращают фамилии авторов, например: Нешат. — Ю.Н. Нешатаев.

В таблице приводят обобщенный для всех списаний список видов с количественными характеристиками каждого из них. При этом возобновление древесных пород и встречаемость видов подлеска оценивают в баллах с учетом количества штук в пересчете на гектар: так, "плюс" (+) — менее 10, 1 — от 10 до 100, 2 — от 100 до 500, 3 — от 500 до 1000, 4 — от 1000 до 2000, 5 — от 2000 до 5000, 6 — более 5000 шт. на 1 га. Обилие видов древостоя указывают в баллах проективного покрытия почвы (см. с. 20). Види в описке распределяют по эколого-флористическим группам. Полный видовой состав этих сообществ опубликован (Нешатаев, 1971 б).

Таблица 1. Сводная таблица описаний пробных площадей
фитоценозов среднерусских лесостепных дубрав (фрагмент)

Формация		ДУБНЯКИ		
Субформация		Дубняки чистые		
Класс ассоциаций		Дубняки чистые травяные		
Группа ассоциаций		Дубняки опытные		
Ассоциация		Дубняк проле- нниково- опытный	Дубняк опытный	Дубняк осоково- опытный
№ описания пробн. площади		773	779	776
Дата описания		1 УП 64	23 УП 64	20 УП 64
Место описания		Шипов л.	Шипов л.	Шипов л.
Автор описания		Нешат.	Нешат.	Нешат.
Размер пробной площади, м		50x50	50x50	50x50
Положение в рельефе	Тип рельефа	Приба- лочный склон	Приба- лочный склон	Приводо- раздель- ный склон
	Экспозиция и крутизна, град.	С; 3°	СВ; 3°	КВ; 6°
Почвенно-грун- товые условия	Название почвы	Темно- серая лесная слабо- оподзо- ленная	Серая лесная слабо- оподзо- ленная	Серая ле- сная слабо- оподзо- ленная
	Грунты	Карбо- натный суглинок	Карбо- натный суглинок	Карбо- натный суглинок
	Уровень грунтовых вод, м	5	10	10
ДРЕВОСТОЙ				
<u>Формула древо-</u> <u>стоя 1-го яруса</u>		Дуб	10	10
		Ясень	Ед.	Ед.
		Липа	-	Ед.
		Клен острог.	Ед.	Ед.
		Ильм шершав.	-	Ед.

№ описания пробной площади	773	779	776	%
<u>Породы</u>				
Груша	+	-	+	
<u>2-го яруса</u>				
Клен полев. .	-	+	+	
Возраст (лет) осн. породы ...	105	70	70	
Сомкнутость крон	0,7	0,8	0,8	
Бонитет насаждения	I	I-II	II	
Общий запас древесины, куб. м на га	556	340	278	
Сумма площадей оечений, кв. м на га	41	29	30	
<u>Породы I-го яруса</u>				100
<i>H</i> ...	31	28	22	
1. <i>Quercus robur</i> L.: <i>D</i> ...	42	31	26	
<i>V</i> ...	545	320	258	
<i>N</i> ...	260	328	432	
И т.д.				
<u>Породы 2-го яруса</u>				44
<i>H</i> ...	-	-	7	
1. <i>Fagus sspmunicis</i> L.: <i>D</i> ...	-	-	8	
<i>V</i> ...	-	-	1	
<i>N</i> ...	-	-	24	
И т.д.				
<u>Возобновление, баллы</u>				100
1. <i>Quercus robur</i> L.	6	4	2	
И т.д.				
<u>Подлесок, баллы</u>				84
1. <i>Acer campestre</i> L.	5	4	4	
И т.д.				
<u>ТРАВСТОЯ</u>				
Общее проективное покрытие почвы, %	25	10	10	
Высота основной массы травостоя, см	25	20	25	
<u>Злаки</u>				36
1. <i>Brachypodium sylvaticum</i> Huds. (Beav.)	-	-	-	
И т.д.				

№ описаний пробной площади		773	779	776	...	%
<u>Осоковые</u>						
1.	<i>Carex pilosa</i> Scop.	-	-	2	...	88
<u>Бобовые</u>						
1.	<i>Astragalus glycyphyllos</i> L....	1	1	1	...	76
<u>Разнотравье</u>						
1.	<i>Aegopodium podagraria</i> L....	4	4	3	...	80
Число видов в полном описке:	деревьев	3	6	6		
	кустарников ...	4	6	8		
	трав	34	33	30		
	Всего:	41	45	44		

Обозначения обилия вида в бланках следующие:

знак "плюс" (+) или *up* - очень редко, проективное покрытие (пр.п.) менее 1%;

1 или *ед.*, или *sol.* - единично, пр.п. 1-5%;

2 или *рас.*, или *зр.* - рассеянно, пр.п. 6-15%;

3 или *об₁*, или *сор.₁* - довольно обильно, пр.п. 16-25%;

4 или *об₂*, или *сор.₂* - обильно, пр.п. 26-50%;

5 или *об₃*, или *сор.₃* - очень обильно, пр.п. 51-75%;

6 или *госп.*, или *зос.* - господствует, пр.п. 76-100%.

По нашему мнению, все случаи описания пробной площади сообщества, видимо, следовало бы понимать как взятие анализа и поэтому правильнее было бы говорить об описании как об анализе (или описании-анализе) сообщества, особенно когда речь идет о конкретных бланках с регистрацией признаков сообщества (Мазинг, 1971).

Следует также отметить, что обычно каждое описание пробной площади исследователь уже в поле предварительно относит к какому-либо фитоценологическому таксону - ассоциации, формации, типу растительности и присваивает своему описанию рабочее, полевое наименование (например: ельник кислично-черничный, разнотравно-типчаково-кewильная степь и т.п.). Конечно, после камеральной сработки это название может не сохраниться и описать

ная пробная площадь окажется отнесенной к другому типу фитоценозов.

Анализ собранных материалов

Прежде чем будут использованы бланки-анализы полевых описаний пробных площадей для характеристики растительности исследуемого региона, они должны быть обработаны, определенным образом сгруппированы и предварительно названы. Процедура самой обработки включает несколько последовательных этапов:

- 1) эколого-флористический анализ;
- 2) фитоценотический анализ видового состава;
- 3) первичная сортировка бланков описаний в соответствии с рабочими наименованиями сообществ;
- 4) ранжирование пробных площадей по ведущим факторам среды;
- 5) первичное оформление сводной таблицы; т.е. сводного списка описаний пробных площадей;
- 6) сравнительный анализ табличных данных и соответствующая ему перегруппировка как в порядке перечня видов, так и в порядке расположения самих описаний;
- 7) окончательное определение таксономического положения фитоценозов и их наименований; составление чистового варианта сводного списка;
- 8) текстовая характеристика ассоциаций и их объединений;
- 9) графическое изображение экологических и сукцессионных связей выделенных ассоциаций и других единиц растительности;
- 10) научные и практические выводы.

1. Эколого-флористический анализ. При описании пробной площади того или иного фитоценоза даже опытный геоботаник не всегда может сразу установить видовую принадлежность всех произрастающих на ней растений. Объясняется это, во-первых, тем, что одни растения вообще очень трудно определить до вида в ювенильном состоянии (воходы, проростки), другие же существенно изменяют свой облик в экстремальных для них экологических условиях. Эти трудности возрастают при описании сообществ малоопытным геоботаником и тем более при работе в новом для него районе. Поэтому всем рекомендуется, работая в поле,

собирает специальный, справочный гербарий. В этом случае в один гербарный лист можно закладывать все малоизвестные или неизвестные растения. В бланках описания такие растения временно числят под условными названиями. Этот гербарный лист, называемый сборным листом, очень помогает в дальнейшем не только начинающему, но и опытному геоботанику. Собранные в такой гербарий образцы в дальнейшем могут помочь исследователю определять даже внутривидовую характеристику растения (разновидность, расу, экстип и т.п.). Последнее иногда значительно влияет на окончательные фитоценологические выводы. В камеральный период, пользуясь определителями, ботаническими гербариями, списками видов, опубликованными для того или иного региона, а также консультациями систематиков, геоботаник уточняет систематическую принадлежность собранных им гербарных образцов и тем самым видовой состав списанных сообществ.

Следующая задача на этом этапе обработки описания заключается в том, чтобы установить принадлежность каждого из зарегистрированных видов к известным в геоботанике экологическим типам (мезофит, ксерофит, психро-мезофит и т.п.), к группам по типу корневых систем (корневищные, дерновинные, кисте-корневые и т.п.), по типам жизненных форм по Раункиеру, а также к другим экологическим и биологическим группам.

Если произведенный таким образом экологический анализ видов дает возможность судить главным образом о современном экологическом режиме в сообществе, то географический анализ видов, заключающийся в выявлении их принадлежности к типам ареалов, объясняет исторические связи данного сообщества, т.е. из каких флорогенетических элементов оно сложено и насколько это соответствует современным экологическим режимам.

Существует немало сводок, где можно получить сведения об экологии видов (А.П.Шенников, "Луговоеведение", 1941 г.; И.В.Ларин и др., "Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР", 1950-1956 гг.; Л.Г.Раменский и др., "Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову", 1956 г.; "Флора Ленинградской области", 1955-1965 гг.; С.Я.Соколов и О.А.Связева, "География древесных растений СССР", 1965 г.; Meusel et al. "Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora", 1965 г.

и др.). Но, к сожалению, региональных справочников, т.е. та-ких, где содержались бы сведения об экологии и географии видов применительно к конкретному региону, в нашей стране еще мало. Поэтому приходится довольствоваться часто не совсем точными сведениями об экологии видов, которые приведены в определителях. Так же обстоит дело и со сведениями об ареалах.

В заключение этого этапа анализа списаний геоботаник должен составить объединенный список всех видов растений, зарегистрированных на пробных площадях. Названия растений в этом списке целесообразно располагать не в алфавитном и даже не в систематическом порядке, а с учетом теперь уже выявленных основных морфологических и эколого-ценологических групп по отдельным ярусам, а в пределах некоторых ярусов по хозяйственно-биологическим группам. Например, в травостое часто выделяют группы злаков, осоковых, бобовых и разнотравья. Наиболее многочисленную и часто экологически разнородную группу разнотравья подразделяют на экологические группы видов (например, лугово-степное разнотравье или петрофильное разнотравье). В пределах же этих, самых мелких подразделений названия растений перечисляют чаще всего в алфавитном порядке. Правильность латинских наименований для растений нашей страны может быть выверена по вышеуказанной монографии С.К.Черепанова.

С окончанием этого этапа обработки список видов становится главной составной частью будущей сводной таблицы списаний пробных площадей: сводную таблицу вполне правомочно рассматривать как систему координат, в которой ординату представляет список видов (об абсциссе этой координатной системы речь впереди). Образцом подобного рода обработки списков видов могут служить сводные таблицы описаний пробных площадей, опубликованные И.Х.Билменталем и Л.А.Кириковой в 1960 г., И.В.Сирокомской и В.М.Понятовской в 1960 г., а также В.М.Понятовской в 1962 г. и Д.Радулеску-Иван в 1965 г. В них учтены самые разные характеристики всех видов, слагающих исследуемые фитоценозы.

2. Фитоценологический анализ. Фитоценологическую роль вида в сообществе определяют, используя целый ряд показателей, каждый из которых в отдельности не может быть исключительным. Только

сравнительная оценка совокупности показателей позволяет судить о роли вида в сообществе. Такими оценками являются в частности: проективное покрытие почвы (выражаемое в процентах), обилие (чаще всего оцениваемое по шкале Друде, реже — по количеству особей или побегов на единицу площади), высота растений и их жизненность, фенологическое состояние и, наконец, надземная масса растений на той или иной единице площади, а иногда и объем надземных и подземных органов. Последнее осуществляется чаще всего в случае детальных стационарных исследований.

Учитывая, что в полевых условиях трудно фиксировать все эти показатели, в описании обычно ограничиваются оценками обилия по Друде и определенном проективном покрытии для основных видов или для групп их. Эти показатели сообщества настолько значимы, что часто одни они дают возможность исследователю разнести все его растения по основным категориям фитоцено-пов (эдификатор, доминант, содоминант, ассектатор) и тем самым оценить с фитоценологической точки зрения их роль в сложении сообщества. Очень часто для такого рода оценки приходится пользоваться не столько абсолютными величинами (обилия, покрытия и им подобных показателей), сколько относительными (например, вычисляя в каждом описании относительное обилие или относительное покрытие). Одним из примеров относительных показателей, показывающих роль вида в данном обществе, являются известные в лесной таксации формулы древостоя, отражающие 1) доли от единицы либо число стволов, либо чаще запас древесины, т.е. ее объем в кубических метрах на гектар. Вообще нужно отметить, что для древесного яруса приемы и техника учета основных показателей разработаны вплоть до довольно точного определения объема древесины каждого дерева. Поэтому существует полная возможность достаточно объективно оценивать фитоценологическую роль древесных пород в сложении древостоя.

Таким образом, фитоценологический анализ сводится в основном к обработке бланков описаний на предмет уточнения указанных выше показателей для всех видов каждого яруса. При более обстоятельных и детальных исследованиях этим не ограничиваются и производят анализ синузального и популяционного строе-

ния сообщества, что открывает возможность глубже изучить его структурные части. Именно такой структурно-фитоценологический подход к анализу видов растений, составляющих сообщества, отличает методику обработки описаний пробных площадей советскими геоботаниками от таковой западноевропейскими, которые чаще всего ограничиваются эколого-флористическим анализом.

3. Первичная сортировка бланков описаний в соответствии с рабочими наименованиями сообществ. После проведения эколого-флористического и особенно фитоценологического анализа видового состава каждой пробной площади переходят к первичной классификации описаний пробных площадей и предварительному, пока еще условному, отнесению их к сообществам той или иной ассоциации.

Руководствуясь избранными для своей работы принципами классификации, исследователь производит анализ каждого описанного фитоценоза по составу доминирующих видов в каждом ярусе, относя при этом фитоценоз к соответствующим фитоценологическим единицам: типам растительности, классам формаций, группам формаций, формациям, классам ассоциаций, группам ассоциаций, ассоциациям. При этом каждый раз обращается особое внимание на условия среды, в которых описан данный фитоценоз (особенности рельефа, грунтовых вод, почвы). Учитывают и сведения, касающиеся истории сообщества и степени влияния на него человека и животных. Немаловажным показателем является и местоположение как пробной площади, так и изучаемого фитоценоза в целом в конкретном экологическом ряду на изучаемой территории. Все эти сведения предусмотрены бланком описания, хотя во всех деталях их не вносят потом в сводную таблицу.

Так как в бланковой форме очень трудно сопоставить описания как по эколого-флористическим, так и по фитоценологическим показателям всех видов, то бланки группируют согласно ранее принятым рабочим названиям. При этом придерживаются системы иерархических единиц, начиная с самых высших (тип растительности, формация) и кончая ассоциацией. Подчеркнем, что это лишь первичная сортировка описаний по классификационным ячейкам, т.е. это лишь заготовка сводного списка.

4. Ранжирование пробных площадей по ведущим факторам среды. Произведенная описанным выше способом первичная сорти-

ровка бланков описаний не указывает, однако, в какой последовательности следует размещать полученные группы описаний.

Для того чтобы в окончательном сводном описке нагляднее проявились закономерные изменения видового состава и зависимость этих изменений от экологических факторов, а также чтобы удобнее было потом обрабатывать список, целесообразно распределить группы описаний в соответствии с основным ведущим фактором ореды (например, по нарастанию увлажнения, богатства или засоления почвы). Но предварительно следует выявить ведущий фактор, т.е. тот, который является определяющим в условиях данной географической зоны и конкретного региона. Затем все описания как в пределах каждой классификационной группы, так и сами эти группы располагают в порядке нарастания (или уменьшения) этого фактора в окружающей среде.

Например, в южных степных и лесостепных районах таким определяющим фактором является увлажнение почвы, в то время как минеральное богатство и засоление ее в значительной степени зависят от запасов почвенной влаги и ее динамики. Поэтому описания широколиственных лесов лесостепи распределяют последовательно слева направо по ряду уменьшения увлажнения почвы, т.е. от Ясеников и Ясене-дубняков на ровных водораздельных плато, наиболее обеспеченных влагой, до растительности крутых сухих склонов и мест с резко контрастным водным режимом на перегибах склонов при наличии соленосных подстилающих пород. Для лесостепи такой ряд одновременно является и рядом убывающего плодородия почв, а именно от темно-серых лесных к серым, светло-серым леоным и осолодело-солонцеватым почвам.

Конечно, такой принцип размещения описаний фитоценозов, т.е. размещение по так называемому экологическому ряду, не всегда удается выдержать. Дело в том, что в природе фитоценозы разных субформаций и формаций далеко не последовательно сменяют друг друга. Например, часто наблюдается наложение краевых частей экологических ареалов сообществ различных формаций. Но если же рассматривать размещение фитоценозов, при надлежащих к одной субформации (например, чистые дубняки - см. табл. I), то в этом случае легко выявить весьма строгую зависимость изменения видового состава сообществ от изменения ведущего фактора среды.

Такое ранжирование описаний по ведущему фактору среды, предварительно рассортированных соответственно классификационным единицам растительности, дает нам вторую координату сводной таблицы, а именно ее ось абсцисс. В итоге создается список классификационных подразделений, по которым распределяются все описания пробных площадей. Например, фитоценозы среднерусских дубрав южной лесостепи могут быть расположены по следующей классификационной схеме:

Формация: Ясенники - Fraxineta

Субформация: Дубо-ясенники - Querceto-Fraxineta

Класс ассоциаций: Дубо-ясенники травяные - Querceto-Fraxineta herbosa

Группа ассоциаций: Дубо-ясенники волосистососковые - Querceto-Fraxineta pilosi-caricosa

Ассоциация: Дубо-ясенник волосистососковый - Querceto-Fraxinetum pilosi-caricosum

Формация: Дубняки - Querceta

Субформация: Ясене-дубняки - Fraxineto-Querceta

Класс ассоциаций: Ясене-дубняки травяные - Fraxineto-Querceta herbosa

Группа ассоциаций: Ясене-дубняки волосистососковые - Fraxineto-Querceta pilosi-caricosa

Ассоциация: Ясене-дубняк сосковый - Fraxineto-Quercetum caricosum,

Ясене-дубняк лещинско-сосновый - Fraxineto-Quercetum coryloso-caricosum

Группа ассоциаций: Ясене-дубняки злаковые - Fraxineto-Querceta graminosa

Ассоциация: Ясене-дубняк ежовый - Fraxineto-Quercetum dactylosum

Субформация: Дубняки чистые - Querceta pura

Класс ассоциаций: Дубняки чистые травяные - Querceta herbosa

Группа ассоциаций: Дубняки пролесниковые - Querceta mercurialosa

Ассоциация: Дубняк снытево-пролесниковый - Quercetum aegopodioso-mercurialosum

Группа ассоциаций: Дубняки снытевные - *Querceta aegopodiola*

Ассоциации: Дубняк пролесниково-снытевный - *Quercetum mercurialoso-aegopodiosum*,

Дубняк снытевный - *Quercetum aegopodiosum*,

Дубняк осокво-снытевный - *Quercetum caricoso-aegopodiosum*

Группа ассоциаций: Дубняки волосистоосоковые - *Querceta pilosi-caricosa*

Ассоциации: Дубняк снытево-осоковый - *Quercetum aegopodioso-caricosum*,

Дубняк осоковый - *Quercetum caricosum*,

Дубняк звездчатково-осоковый - *Quercetum stellarioso-caricosum*,

Дубняк бересклетово-осоковый - *Quercetum verticosi-euonymoso-caricosum*

Группа ассоциаций: Дубняки звездчатковые - *Querceta stellariosa*

Ассоциация: Дубняк звездчатковый - *Quercetum stellariosum*

Группа ассоциаций: Дубняки мятликовые - *Querceta poosa*

Ассоциация: Дубняк мятликовый - *Quercetum poosum*

Класс ассоциаций: Дубняки чистые кустарниковые - *Querceta fruticosa*

Группа ассоциаций: Дубняки солонцовые - *Querceta salina*

Ассоциации: Дубняк полевскленовый - *Quercetum campestri-aerosum*,

Дубняк татарскокленово-корневищно-осоковый - *Quercetum tatarici-aceroso-caricosum rhizinae*

Субформация: Клено-дубняки - *Acereto-Querceta*

Класс ассоциаций: Клено-дубняки травяные - *Acereto-Querceta herbosa*

Группа ассоциаций: Клено-дубняки снытевные - *Acereto-Querceta aegopodiola*

Ассоциация: Клено-дубняк снытевный - *Acereto-Quercetum aegopodiosum*

Субформация: Липо-дубняки - *Tilieto-Querceta*

Класс ассоциаций: Липо-дубняки травяные - *Tilieto-Querceta herbosa*

Группа ассоциаций: Липо-дубняки снытевные - *Tilieto-Querceta aegopodiola*

Ассоциация: Липо-дубняк снытевый - *Tilieto-Quercetum aegopodiosum*

Группа ассоциаций: Липо-дубняки волосистоосоковые - *Tilieto-Querceta pilosi-saricosa*

Ассоциация: Липо-дубняк разнотравно-осоковый - *Tilieto-Quercetum varioherboso-saricosum*,

Липо-дубняк осоковый - *Tilieto-Quercetum saricosum*.

5. Первичное оформление сводной таблицы списаний пробных площадей. Все предшествующие этапы являются лишь подготовительными, так как оперирование производится лишь с бланками описаний и с флористическими списками.

В сводной таблице все зарегистрированные в списаниях виды исследователь должен расположить в том порядке, в который они были приведены в результате эколого-флористической и фитоценологической обработки, а сами описания - в направлении изменения ведущего фактора среды, т.е. в порядке, определенном операцией ранжирования.

Затем в столбцы-графы сводной таблицы против каждого вида следует вписать его оценки обилия (или проективного покрытия почвы) во всех пробных площадях. Таким образом, по абсциссе сводной таблицы расположатся данные всех описаний. В то же время, как говорилось ранее, по ординате таблицы перечислены все виды в составе структурных и экологических групп. Сводная таблица списаний в таком виде позволяет легко сравнивать последние.

В конце каждой строки сводной таблицы для каждого вида проставляют новый фитоценологический показатель - степень постоянства (или константность) вида, - вычисленный в процентах. Этот показатель может быть определен как для всей совокупности описаний, так и для отдельных ее частей (ассоциаций, формаций и т.п.).

В некоторых случаях производят и более детальную обработку списка видов с отношением каждого из них к соответствующему рангу фитоценофона в зависимости от частоты встречаемости с разными степенями обилия (Блюменталь, Попова, 1950). Здесь же, в конце строк таблицы, часто указывают и принадлеж-

ность вида к тем или иным экотипу, экобиоморфе, жизненной форме, типу ареала и т.п., о чем говорилось ранее.

Построение сводной таблицы в отношении показателей среды может варьировать: одни авторы помещают эти оведения вверху списка, сразу же под названиями классификационных единиц, другие - в нижней части списка, после видового состава.

Итак, полученная сводная таблица отражает в сжатом виде характеристику изучаемых единиц растительности, поэтому и составление ее можно рассматривать как способ уплотнения той разнообразной информации, которая фиксируется в поле в геоботанических бланках описаний.

6. Сравнительный анализ табличных данных и соответствующая перегруппировка как видов в списке, так и описаний. На этом этапе сводная таблица чаще всего претерпевает относительно небольшие изменения, так как основные различия сообществ обычно заметны и без такого табличного сопоставления. Однако смысл табличного анализа заключается именно в том, чтобы уловить более тонкие различия и таким образом убедиться в правильности ранее произведенной группировки сообществ или произвести ее вновь. В ряде случаев сравнительный анализ табличных данных дает возможность наряду с проверкой правильности отнесения сообществ к основным классификационным единицам выделить варианты последних, связанные обычно с относительно незначительными различиями условий среды или особенностями динамики растительного покрова.

7. Окончательное выделение и наименование таксономических единиц, составление чистового варианта сводного списка. После окончательной перегруппировки видов и описаний пробных площадей завершают перестановку системы таксономических единиц. При этом ассоциации в таблице весьма четко выделяются не только по доминирующим, но и по индикаторным видам, а иногда и по их группам.

Наименование таксономических единиц производят одним из двух способов. Наиболее простым является перечень доминирующих в каждом ярусе видов (через знак "плюс"), а знаком "тире" отделяют виды разных ярусов. Например: *Quercus robur* + *Fraxinus excelsior* - *Aegopodium podagraria* + *Carex pilosa*. Второй

способ наименования фитоценозов связан с присоединением к корням латинских названий видов разных суффиксов и окончаний: *-etum* и *-osum* для ассоциаций, *-eta* и *-osa* для групп ассоциаций, *-eta* для формаций. Например: *Fraxineto-Quercetum caricoso-aegopodiosum*, *Quaceta herbosa*, *Querceta*.

В таком виде сводная таблица является законченным произведением. Это результат творческого анализа важнейших сторон сообществ, а не механической работы. Таким список обычно и хранится или публикуется как документальное приложение к геоботанической работе. Напомним, что в какой-то мере сводная таблица есть и отдельная, самостоятельная работа, которая в последующем может быть использована любым другим исследователем как для целей сравнения с его фактическими данными, так и для творческого пересмотра результатов ранее проведенной работы ее автором.

8. Текстовая характеристика ассоциаций и их объединений.

Подробно останавливаться на текстовой характеристике выделенных единиц растительности в данном пособии не имеет смысла, так как в литературе уже имеются хорошие образцы такого рода анализа. Укажем в качестве примера на описание лесов Сихотэ-Алиня Н.В.Дылисом и П.Б.Вишпером в 1953 г., а также степей Северного Казахстана Т.И.Исаченко и Е.И.Рачковской в 1961 г. Отметим лишь основные моменты, которые должны найти отражение при характеристике единиц растительности любого региона, так как в сводную таблицу включают далеко не все сведения, отраженные в бланках полевых описаний. При текстовом описании обычно пользуются и сведениями, взятыми из полевых дневников, а также геоботанических и прочих карт на данную территорию.

С целью анализа и сравнения используют опубликованные материалы и по другим регионам. Если в распоряжение исследователя попадают сводные списки или достаточно полные описания фитоценозов, сходных с его описаниями, но сделанные в других регионах, то целесообразно присоединить их к создаваемой сводной таблице с соответствующими ссылками на авторов и на специфику методики их сбора. Если учесть при этом, что сами бланки описаний пробных площадей могут храниться в специальном фитоценоарии, как это давно предложено А.П.Шенниковым, то создаются благоприятные предпосылки для анализа каждого вновь

поступающего геоботанического материала. Создание фитоценоария значительно расширяет возможности познания того или иного объекта растительности и обеспечивает действительную, а не мнимую преемственность научных исследований.

Обычный план характеристики ассоциации на основании геоботанических описаний и литературных источников следующий:

- название ассоциации;
- номер (или номера) списаний пробных площадей, на основании которых дается характеристика;
- дата и автор списания;
- указание на характер распространения фитоценозов ассоциации в исследованном регионе, по данным дневниковых записей и личным впечатлениям автора (а еще лучше на основе картографических материалов), а также сведения о распространении ассоциации в других районах по литературным источникам;
- характеристика экологических условий, свойственных фитоценозам данной ассоциации: рельефа, почв, грунтов, других фитоценозов, окружающих изучаемый;
- детальное описание растительности по ярусам, начиная с главного, доминирующего, яруса. Для древостоев при этом приводят подробные таксационные показатели пород, а для травостоев - основные доминанты и важнейшие детерминанты из малообильных видов. В качестве показателей, характеризующих отдельные ярусы, рекомендуется указывать степень оомкнутости крон, величину общего проективного покрытия почвы, выводы относительно устойчивости данного видового состава и структуры сообщества в современных условиях среды, а также относительно степени влияния на него деятельности человека;
- указание на связь сообществ данной ассоциации с сообществами других сходных или близких ассоциаций, а также на степень устойчивости сообществ в целом и их принадлежность к ксерофильным, условно-коренным, длительно-производным или кратко-временно-производным естественным или искусственным сообществам;
- классификация изучаемых сообществ. Ряд сходных ассоциаций объединяют в группы ассоциаций, а их в свою очередь - в классы ассоциаций, формации и т.д. Каждая из таксономиче-

ских единиц может быть охарактеризована в соответствии с приведенным только что планом, но с охватом более общих экологических, географических и динамических показателей.

Заметим, что многие числовые показатели строения сообществ могут быть выражены не только в табличной, но и в графической форме. Общий облик растительного покрова и отдельных ярусов рекомендуется иллюстрировать фотографиями и рисунками, показывающими, в частности, вертикальные проекции древостоя и травостоя, горизонтальные проекции крон и дернин и т.д.

9. Графическое изображение экологических и сукцессионных связей сообществ. Самое наглядное представление о характере распределения сообществ на изучаемой территории дают комплексные профили, пересекающие основные элементы ее физико-географической среды. Эти профили графически отражают связи сообществ с основными физико-географическими факторами. Геоботанические карты крупного масштаба, составленные при более детальных маршрутных исследованиях, дают картину распределения сообществ на территории и показывают границы и особенности переходов между ними, что является важной характеристикой сообществ (Сочава, 1979).

Большой, причем часто самостоятельный интерес представляет графический показ связей сообществ между собой на фоне основных факторов среды с помощью эколого-фитоценологических рядов В.Н.Сукачева. Они создают также и ясную картину сукцессионных связей. На рис.1 нами представлено размещение ассоциаций и групп ассоциаций чистых дубняков среднерусских дубрав южной лесостепи в зависимости от интенсивности основных для этого региона трех экологических факторов - влажности, богатства и засоленности почв.

10. Научные и практические выводы. В заключение обработки геоботанических материалов обычно делают научные и практические выводы. Теоретические выводы касаются вопросов классификации сообществ, их связей между собой и с условиями среды в обследованном регионе, а также степени возможной экстраполяции полученных выводов. В практических выводах уделяют внимание хозяйственным вопросам, в частности рациональному использованию и эксплуатации растительности. Ценность практиче-

СКИХ ВЫВОДОВ ЗНАЧИТЕЛЬНО ВОЗРАСТАЕТ, ЕСЛИ ИХ ПОДКРЕПИТЬ ЭКОНОМИЧЕСКИМИ РАСЧЕТАМИ И ТЕХНИЧЕСКИМИ РЕКОМЕНДАЦИЯМИ.

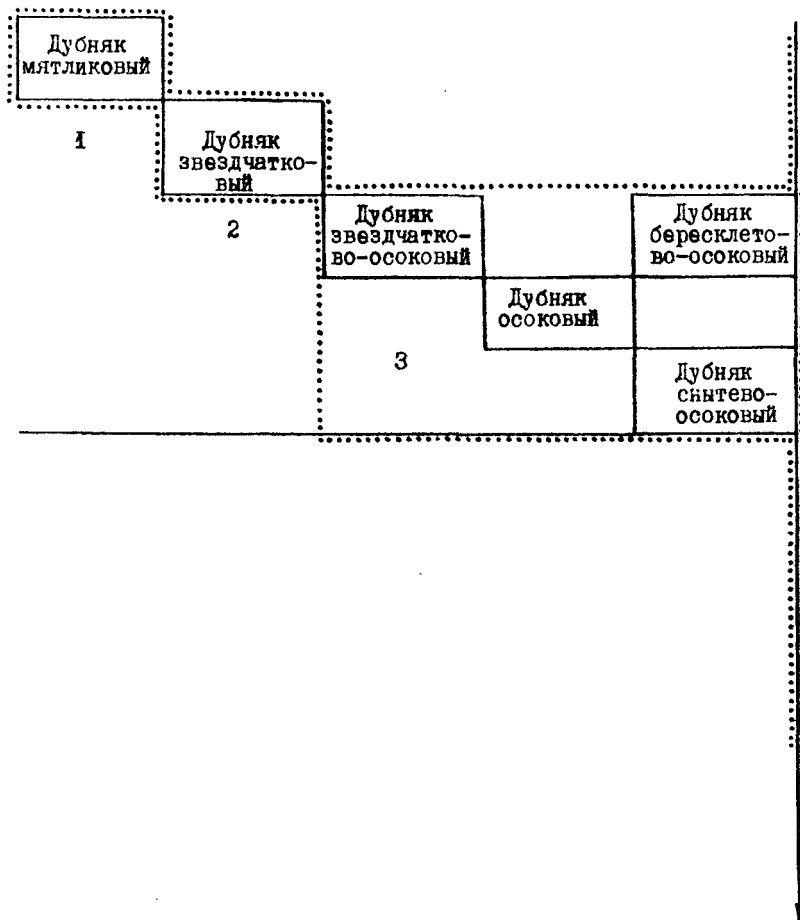
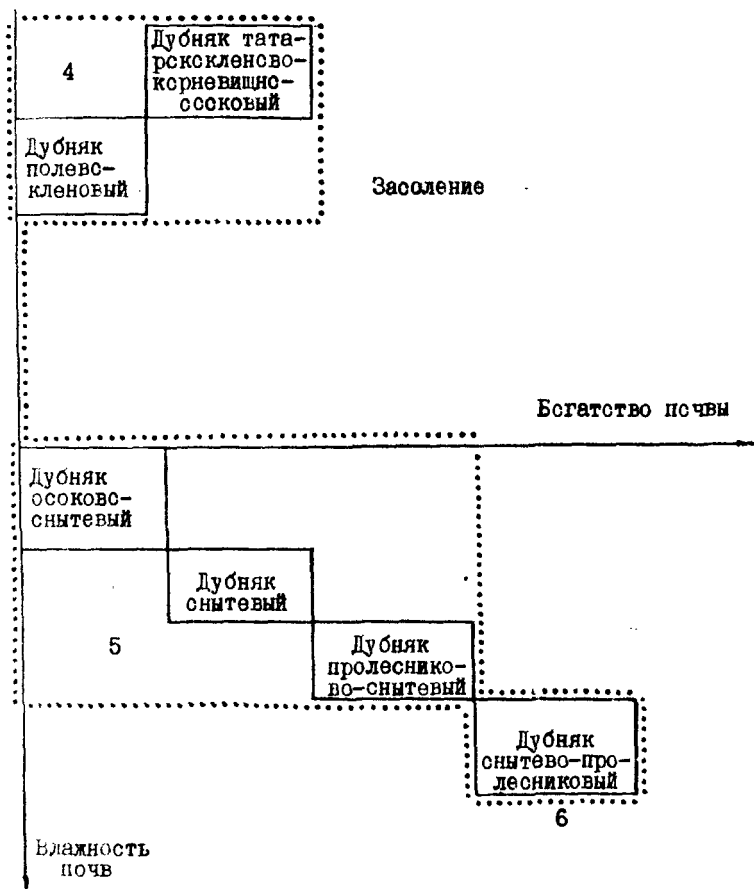


Рис. 1. Схема эколого-фитоценологических рядов ассоциаций
 Группы ассоциаций: 1 - дубняки мятликовые, 2 - дубняки кустарниково-кленово-солонцовые, 5 -

Конечно, в ряде случаев не все рассмотренные выше этапы освещаются одинаково тщательно, так как сводные таблицы описаний пробных площадей бывают разной детальности. Однако обра-



чистых дубняков среднерусских дубрав южной лесостепи. звенчатковые, 3 - дубняки волосистоосоковые, 4 - дубняки дубняки снытевые, 6 - дубняки пролесниковые.

ботка геоботанических материалов по этой методике обеспечивает достаточную детализацию и сравнимость материала.

Итак, последовательная обработка бланков геоботанических описаний позволяет дать детальную характеристику исследуемого региона или отдельного фитоценотического таксона — типа растительности, формации или даже ассоциации, как с теоретических позиций, так и с точки зрения практики народного хозяйства.

§ 2. Табличный эколого-флористический анализ фитоценозов по методике И.Браун-Бланке

Из трех важнейших свойств растительных сообществ (видовой состав, физиономия и структура — ярусная или синузидальная, а также связь сообществ с условиями среды), по которым они могут объединяться в типы (ассоциации), И.Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964) и его последователи используют для классификации только одно — флористический состав. Конечно, этот показатель может считаться важным для таксономии фитоценозов, так как отражает не просто сам по себе набор видов, свойственных какому-либо фитоценозу и связывающих его с другими, но и характерные для него экологические условия. И все же нельзя не признать, что флористический состав не в полной мере и тем более не столь точно, как думается с первого взгляда, отражает сложные ценоцические отношения, в которые вступают виды в реальных условиях сообщества.

Классификационный анализ сообществ школой И.Браун-Бланке традиционно производился с использованием одного лишь табличного метода. В настоящее же время появились программы для ЭВМ, позволяющие анализировать совокупности сообщества машинным способом (Holzner, Weger, Ellenbrök, 1978; Maarel, Janssen, Louppen, 1978; Huntley B., Huntley J., Birks H., 1981; Orlóci, 1978; Westfall et al., 1982; Wildi, Orlóci, 1983).

При анализе описаний пробных площадей и составлении сводных таблиц рекомендуется, как мы говорили выше, соблюдать определенную последовательность операций, обеспечивающую возможность от первого (синтетического) этапа анализа перейти к синтаксономическому. Последний и завершает обработку данных, позволяя отнести те или иные группы сообществ к синтаксонам, принятым в школе Браун-Бланке.

Работая по методике Браун-Бланке, первую, называемую валовой, таблицу описаний пробных площадей составляют без какого-либо предварительного упорядочивания видов и сообществ. Заметим, что все же целесообразнее перед составлением такой таблицы производить группировку описаний, руководствуясь хотя бы внешними, хорошо заметными признаками. Лучше всего начинать работу с составления списка видов (табл.2), встречаемых по всей совокупности описаний, и предварительного (рабочего) списка оамех описаний с указанием, и каким таксонам предположительно их можно отнести.

Таблица 2. Постоянство видов на пробных площадях среднерусских лесостепных дубрав (при $N = 36$)

№	Виды	Посто- янт- во, %	№	Виды	Посто- янт- во, %
1	2	3	1	2	3
1	<i>Quercus robur</i> L.	100	25	<i>Rhamnus cathartica</i> L.	30
2	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	80	26	<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.	30
3	<i>Geum urbanum</i> L.	80	27	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	30
4	<i>Corylus avellana</i> L. .	70	28	<i>Viola suavis</i> Bieb...	30
5	<i>Glechoma hirsuta</i> Waldst. et Kit.	70	29	<i>Acer tataricum</i> L....	20
6	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	70	30	<i>Astragalus glycyphyl- los</i> L.	20
7	<i>Acer campestre</i> L. ...	60	31	<i>Brachypodium sylvati- cum</i> (Huds.) Beau. ..	20
8	<i>Euonymus europaea</i> L.	60	32	<i>Campanula trachelium</i> L.	20
9	<i>Stellaria holostea</i> L.	60	33	<i>Carex rhisina</i> Blytt.	20
10	<i>Viola mirabilis</i> L. ..	60	34	<i>Coronilla varia</i> L. .	20
11	<i>Acer platanoides</i> L. .	50	35	<i>Dauctylis glomerata</i> L.	20
12	<i>Asarum europaeum</i> L. .	50	36	<i>Mercurialis perennis</i> L.	20
13	<i>Carex pilosa</i> Scop. ..	50	37	<i>Poa nemoralis</i> L. ...	20
14	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	50	38	<i>Polygonatum multiflo- rum</i> (L.) All.	20
15	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	50	39	<i>Pyrethrum corymbosum</i> Scop.	20
16	<i>Pulmonaria obscura</i> Du- mort.	50	40	<i>Vicia sepium</i> L.	20
17	<i>Carex contigua</i> Hoppe	40	41	<i>Campanula rapunculoi- des</i> L.	10
18	<i>Convallaria majalis</i> L.	40	42	<i>Crataegus curvisepa- la</i> Lindm.	10
19	<i>Galium aparine</i> L.	40			
20	<i>Tilia cordata</i> Mill. ..	40			
21	<i>Urtica dioica</i> L.	40			
22	<i>Asperula odorata</i> L. .	30			
23	<i>Fragaria vesca</i> L. ...	30			
24	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	30			

1	2	3	1	2	3
43	<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Léve.....	10	64	<i>Lapsana communis</i> L. ...	+
44	<i>Galium verum</i> L.	10	65	<i>Lathyrus sylvestris</i> L.	+
45	<i>Hypericum perforatum</i> L. .	10	66	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	+
46	<i>Melica nutans</i> L.	10	67	<i>Lotus corniculatus</i> L.	+
47	<i>Poa angustifolia</i> L.	10	68	<i>Milium effusum</i> L. ...	+
48	<i>Plantago major</i> L.	10	69	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	+
49	<i>Rubus caesius</i> L.	10	70	<i>Origanum vulgare</i> L. .	+
50	<i>Silaum silaus</i> (L.) Schinz et Thell.	10	71	<i>Plantago media</i> L. ...	+
51	<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	10	72	<i>Prunella vulgaris</i> L. .	+
52	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	10	73	<i>Prunus spinosa</i> L. ...	+
53	<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Medik.	10	74	<i>Rosa canina</i> L.	+
54	<i>Achillea millefolium</i> L. .	+	75	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	+
55	<i>Agrimonia eupatoria</i> L. .	+	76	<i>Stachys sylvatica</i> L. .	+
56	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth. .	+	77	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	+
57	<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara et Grande	+	78	<i>Trifolium hybridum</i> L.	+
58	<i>Arctium tomentosum</i> Mill..	+	79	<i>Tr. lupinaster</i> L. ...	+
59	<i>Aristolochia clematitis</i> L.	+	80	<i>Tr. montanum</i> L.	+
60	<i>Carex michellii</i> Host	+	81	<i>Tr. pratense</i> L.	+
61	<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich.	+	82	<i>Tr. repens</i> L.	+
62	<i>Fallopia dumetorum</i> (L.) Holub	+	83	<i>Veronica spicata</i> L. .	+
63	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	+	84	<i>Vicia cracca</i> L.	+
			85	<i>Viscaria vulgaris</i> Bernh.	+

На этом этапе можно произвести и оценку константности видов во всей совокупности описаний. Последнее позволит сразу перейти к следующему этапу - составлению упорядочивающей таблицы, т.е. таблицы постоянства видов, в которой виды располагались бы в порядке уменьшения константности (табл.3). Необходимо обратить внимание на закономерность, которая была отмечена фитоценологами еще в 20-30-х гг. и широко использовалась ими при сравнении постоянства видов в разных сообществах. Эта закономерность проявляется в том, что численность высококонстантных видов обычно невелика, а малокопстантных - достигает больших величин. Эти редкие виды чаще всего являются случайными для сообщества и поэтому их не используют при классификации последних, хотя в ряде случаев их присутствие может говорить о спе-

Таблица 3. Фрагмент сводной таблицы постоянства видов списания пробных площадей ореднерусских лесостепных дубрав (N = 10)

Вид	Номера описаний									Посто- янт- во, %	
	929	910	1421	925	1033	1776	1393	1035	901		1407
1 Quercus robur	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	100
2 Acer campestre	3	2	4	3	2	2	4	4	3	4	100
3 Aegopodium podagraria	3	4	2	2	2	-	2	2	2	2	90
4 Corylus avellana	3	2	2	2	2	-	2	2	2	2	90
5 Glechoma hirsuta	1	2	1	2	1	-	1	1	1	1	90
6 Lathyrus vernus	1	2	1	2	1	-	1	1	1	1	90
7 Stellaria holostea...	1	2	1	2	1	-	1	1	1	1	90
8 Carex pilosa.....	1	2	1	2	1	-	1	1	1	1	90
9 Asarum europaeum.....	2	2	2	2	2	-	2	2	2	2	90
10 Viola mirabilis	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	80
11 Fraxinus excoelsior...	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	80
12 Carex contigua	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	80
13 Geum urbanum	1	2	-	2	1	-	-	1	2	1	70
14 Pulmonaria obscura...	1	1	1	1	1	-	-	1	2	1	70
15 Asperula odorata.....	1	2	-	1	-	-	-	1	2	1	70
16 Euonimus europaea....	1	-	1	1	-	-	-	1	-	1	60
17 Acer platanoides	1	-	1	1	-	-	-	1	-	1	60
18 Lysimachia nummularia	1	1	-	1	1	-	-	1	1	1	60
19 Euonimus verrucosa...	-	-	1	1	-	-	-	1	1	1	50
20 Tilia cordata	-	-	1	1	-	-	-	1	-	1	50
21 Viola suavis	-	1	-	1	-	-	1	-	1	-	50
22 Astragalus glycyphyl- los	-	2	-	2	1	-	-	1	1	-	50
23 Torilis japonica.....	-	1	-	1	-	1	-	-	1	-	40
24 Brachypodium sylvati- cum	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	40
25 Urtica dioica	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	30
26 Rhamnus cathartica...	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1	30
27 Veronica chamaedrys..	-	-	-	1	2	+	-	-	-	-	30
28 Mercurialis perennis	-	2	-	1	-	-	-	-	3	-	30
29 Carex rhizina	-	-	-	-	1	1	-	2	-	-	30
30 Dactylis glomerata...	-	-	-	-	1	2	-	1	-	-	30
31 Acer tataricum	-	-	-	-	1	2	-	1	-	-	30
32 Fragaria vesoa.....	-	-	-	-	1	+	-	-	-	-	20
33 Crataegus curvisepala	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-	20
34 Convallaria majalis..	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	10
35 Galium aparine	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	10
36 Pyrethrum corymbosum	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	10

Примечания. 1. Оценка проективного покрытия поч-
вы видами приведена в баллах (см. с.20). 2. Между горизонталь-
ными линиями размещены виды средних классов постоянства; эту
часть таблицы сигматисты вычлениют в самостоятельную таблицу,
которую называют "активной таблицей".

цифре тех или иных условий среды или о динамике растительности. Если распределение видов по классам константности отразить на графике, где ось ординат показывает количество видов в каждом классе константности, а на оси абсцисс отмечены сами классы константности, то получим характерную кривую с высоким

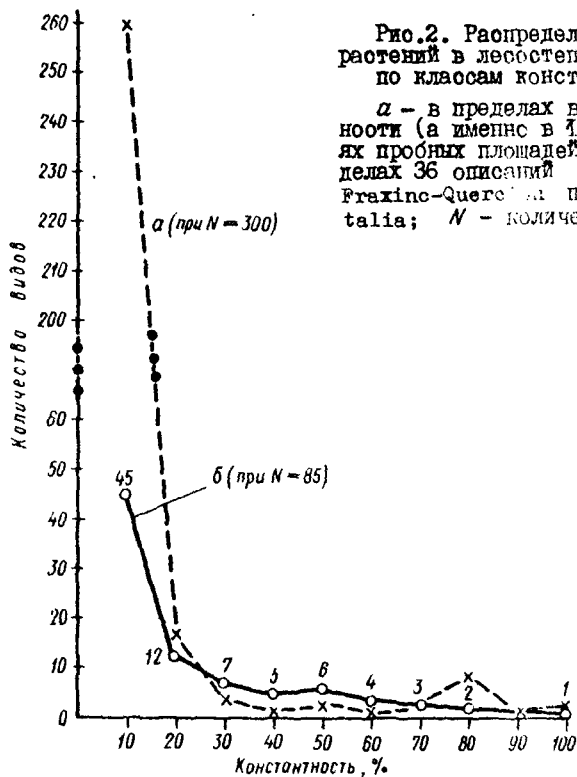


Рис. 2. Распределение видов растений в лесостепных дубравах по классам константности.

a - в пределах всей ооокупности (а именно в 1300 описаниях пробных площадей), *б* - в пределах 36 описаний дубрав оооюза *Fraxino-Quercetalia* порядка *Fraxinetalia*; *N* - количество видов.

подъемом в левой части и пологим приближением ее к оси абсцисс в правой (рис. 2). Именно сравнительно небольшое число константных видов и видов средних классов константности даже при большом видовом разнообразии оооществ дубрав включает в себя наиболее значимые для классификации и ординации оооществ виды. Теперь уже можно составлять таблицу, в которой виды будут

располагаться в порядке уменьшения константности, а сообщество - в порядке предварительного ранжирования по какому-нибудь из важнейших факторов среды (например, увлажнению или богатству почвы). В такой первично упорядоченной таблице легче заметить хотя бы некоторые закономерности в изменении видов и размещении сообществ. Это позволит отобрать для дальнейшего анализа виды лишь со средней константностью (от 10 до 70%), которые с позиции сигматистов (сторонников школы Браун-Бланке) являются наиболее информативными, т.е. позволяющими разделить весь массив описаний на так называемые оцентаксонимические блоки. Известно, что виды, константность которых более 70%, т.е. виды, являющиеся общими почти для всех сообществ, мало что дают для выделения флористических таксонов. Но также известно, что виды редкие, константность которых менее 10%, будучи характерными лишь для очень небольшого числа списаний, чаще всего не могут способствовать объективному выделению таксономических групп фитоценозов. Последнее тем более справедливо для случаев, когда исследователь располагает относительно небольшим материалом - менее 100 описаний. Обычно невелико бывает таксономическое разнообразие списаний в силу ограниченности эколого-фитоценотического и географического диапазона выборки.

Говоря об условиях, снижающих достоверность фитоценологических таксонов, следует также отметить, что сигматисты закладывают пробные площади, как правило, в самых типичных местах территории и затем еще производят выбраковку среди уже сделанных описаний, например, из-за малого видового состава или из-за нетипичности видового состава, а также условий местообитания. Это сильно снижает репрезентативность выборок, что в свою очередь, как будет показано ниже, приводит чаще всего к выделению лишь небольшого числа достаточно однородных синтаксонов (три-четыре ассоциации и несколько субассоциаций и вариантов).

Таким образом, несмотря на тщательность учета видового состава при полевых описаниях пробных площадей и известную остроту его дальнейшей обработки (в частности, детальный учет видов при определении диагностических групп видов), вы-

деляемые сигматистами синтаксоны могут нести на себе следы "такта и вкуса" исследователя. Вот почему, используя методику школы Браун-Бланке, которая позволяет производить хороший анализ значительной части видового состава сообществ (но, напомним, не всего списка видов!), мы должны не забывать о ее недостатках. Главные из них кроются, во-первых, в подходе к выделению эколого-флористических единиц лишь широкого объема и, во-вторых, — в недостатках сбора и трудностях самого синтаксономического анализа, доступного лишь квалифицированному специалисту.

Как мы сказали, основную работу сигматисты ведут не с полным списком описаний, а лишь с относительно небольшой так называемой активной таблицей. В "активную" таблицу входят лишь "подозреваемые" в информативности виды средних классов константности. Чтобы получить такую, активную, таблицу для предложенного выше списка видов пробных площадей, достаточно перекопировать ее среднюю часть (в табл. 3 ее ограничивают верхняя и нижняя горизонтальные линии). Активная таблица сигматистов обычно бывает составлена всего из 30-40 видов. Остальные же встречающиеся в описаниях виды входят в так называемую пассивную часть таблицы. В процессе эколого-флористического анализа сигматисты их вообще не принимают во внимание и только при окончательном оформлении синтаксономической обзорной таблицы их формально приписывают к ней. Причем все же самые редкие виды так и не включают, а ограничиваются упоминанием о них в примечании с указанием оценок обилия. Поэтому сводные таблицы сигматистов компактны и удобны для обзора.

Следует напомнить, что сверху в активной таблице должны стоять номера описаний пробных площадей, так как после перестановки списаний в ней придется производить перемещение описаний (т.е. граф таблицы) и в пассивной части.

Первый этап работы с активной таблицей сигматистов заключается в группировке видов в блоки, объединяющие сходные по встречаемости и по экологии виды. Опыт проведения синтаксономического анализа сотрудниками кафедры геоботаники Ленинградского университета показал, что группировку видов в блоки лучше всего начинать с выделения двух наиболее удален-

них в экологическом смысле видов (один, скажем, вид явно гигро-мезофильного типа, другой — ксеромезофильного). Выстраивая остальные виды активной таблицы между этими двумя реперами, т.е. в данном случае спорными видами, можно составить предварительный набросок их расположения. Разрезая таблицу горизонтально на ленточки (т.е. по строкам таблицы) и переставляя их согласно сходству видов в блоки, ее склеивают в новом порядке. Таким образом достигается первый итог кластеризации, т.е. выделения однородных групп. Этот этап обработки можно делать и на дисплее, что удобнее и быстрее. В итоге получается так называемая разделительная, или дифференцирующая, таблица.

Следующий этап работы с активной таблицей, где уже упорядочено расположение видов в блоки, заключается в перестановке описаний (т.е. граф таблицы). Для этого таблицу разрезают на вертикальные ленточки (т.е. по графам). Затем их перекладывают с таким расчетом, чтобы каждой группе описаний преимущественно соответствовал какой-либо блок видов, которые в других группах описаний либо совсем не встречаются (идеальный случай), либо присутствуют редко (табл.4).

Затем таким образом упорядоченную разделительную таблицу дополняют сверху списком наиболее константных видов, взятых из пассивной части валовой таблицы, а внизу — списком редких видов, взятых тоже из валовой таблицы. После того, как для видов каждой выделенной группы описаний будут проставлены индексы их постоянства (что указывает на степень "верности" вида той или иной синтаксономической единице), такая таблица становится объектом синтаксономического анализа. В качестве примера синтаксономического анализа в пределах флористической ассоциации *Fraxinetum-Quercetum asperulosum* приводим табл.5. Дифференциальные виды разделяют ее на две субассоциации. Древостой первой из них присущее высокое постоянство *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* и *Acer platanoides*. В древостое второй субассоциации все эти виды встречаются значительно реже, особенно *Tilia cordata*. Однако для второй субассоциации характерно постоянное участие группы видов южнолесостепных дубрав: *Torilis japonica*, *Viola canina*, *Lysimachia nummularia* и др.

В итоге синтаксономического анализа всей совокупности

Таблица 4. Упорядоченная разделительная таблица описаний пробных площадей фитоценозов среднерусских лесостепных дубрав, составленная на основе активной части общей таблицы

Виды	Номера описаний										Посто- янт- во, %
	929	1421	1393	1407	910	925	901	1033	1776	1035	
<i>Euonymus europaea</i>	1	1	1	1	-	1	-	-	-	1	60
<i>E. verrucosa</i>	-	1	1	1	-	-	1	-	-	1	50
<i>Tilia cordata</i>	1	1	1	1	-	1	-	-	-	-	50
<i>Rhamnus cathartica</i>	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	30
<i>Acer platanoides</i>	1	1	1	1	-	1	1	-	-	-	60
<i>Viola suavis</i>	-	-	1	-	1	1	1	-	1	-	50
<i>Astragalus glycyphyllos</i> ..	-	-	-	-	2	2	1	1	-	1	50
<i>Torilis japonica</i>	-	-	-	-	1	1	1	-	1	-	40
<i>Mercurialis perennis</i>	-	-	-	-	2	2	3	-	-	-	30
<i>Urtica dioica</i>	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	30
<i>Brechypodium sylvaticum</i> ..	-	-	1	-	-	-	-	1	1	1	40
<i>Carex rhizina</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	30
<i>Dactylis glomerata</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	30
<i>Acer tataricum</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	2	1	30
<i>Veronica chamaedrys</i>	-	-	-	-	-	1	-	2	+	-	30
<i>Fragaria vesca</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	+	-	20
<i>Asperula odorata</i>	1	1	1	1	2	1	2	-	-	-	70
<i>Pulmonaria obscura</i>	1	1	1	1	1	-	2	1	-	-	70
<i>Ceum urbanum</i>	1	1	-	1	2	2	2	1	-	-	70
<i>Lysimachia nummularia</i>	1	1	-	-	1	1	1	1	1	-	60
<i>Crataegus curvisepala</i>	1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	20

Примечание. Приуроченность группы видов к тем или иным группам описаний показана рамками.

описаний создается обзорная, или синоптическая, таблица, где к группам исходных описаний приурочены определенные дифференциальные виды, а среди видов высокой константности, или постоянства, намечаются группы характерных видов, общие для высоких таксономических единиц (классов и порядков) (табл.6). Для отнесения каждой совокупности описаний к синтаксономической единице того или иного ранга (ассоциации, субассоциации, фацции) в качестве диагностического средства сигматисты используют блоки видов. Последние выступают, таким образом, в качестве дифференциальных, или разделяющих, видов и, наравне с характерными видами единиц более высокого ранга позволяют сопоставлять полученные синтаксоны с ранее описанными в литературе эталонами.

Таблица 5. Дифференцирующая таблица описаний пробных площадей среднерусских лесостепных дубрав ассоциации *Fraxino-Quercetum asperulosum*

Субассоциация	с <i>Tilia cordata</i>						с <i>Torilis japonica</i>					Посто- янство в лесо- степ- ных дубра- вах, %	
	№ описания пробной площади:	929	1397	1407	1412	1421	Посто- янство, класс и %	901	907	910	925		938
Урочище, район:	Шип.л.	Гор.	Гор.	Гор.	Гор.		Шип.л.	Шип.л.	Шип.л.	Шип.л.	Шип.л.		
Количество видов:	23	21	21	18	18		23	20	23	24	19		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
А. ДревоСТОЙ (возраст, лет)	100	150	150	150	150		100	100	100	100	100		
1. <i>Quercus robur</i> ...	5	5	5	5	5	У 100	5	5	5	5	5	У 100	100
2. <i>Acer platanoides</i>	1	1	1	1	1	У 100	1	-	-	1	1	Ш 80	50
3. <i>Fraxinus excelsior</i>	1	1	2	2	1	У 100	-	-	1	1	1	Ш 40	50
4. <i>Tilia cordata</i> ...	1	1	1	1	1	У 100	-	-	-	1	1	П 40	40
Б. Кустарники													
Виды неморальных дубрав													
5. <i>Corylus avellana</i>	3	1	2	1	1	У 100	2	2	2	2	1	У 80	70
6. <i>Acer campestre</i> ...	3	1	1	1	1	У 100	3	2	2	1	1	У 90	60
7. <i>Buonimus europaea</i>	1	1	1	1	1	У 60	-	-	-	1	-	И 30	50
8. <i>B. verrucosa</i>	-	1	1	1	1	У 70	1	-	-	-	-	И 30	50
9. <i>Crataegus curvisepala</i>	1	-	-	-	-	И 10	-	-	-	-	-	- 20	10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----

Виды пристенных дубрав

10. <i>Rhamnus cathartica.</i>	-	I	I	I	I	IV	50	-	-	-	-	-	30
11. <i>Rosa canina.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	I	10

В. Травостой

Виды неморальных среднерусских дубрав

12. <i>Aegropodium podagraria</i>	3	2	2	I	2	У	100	4	4	4	3	3	У	90	80
13. <i>Asperula odorata.</i>	I	I	I	I	I	У	100	2	2	2	I	-	IV	60	30
14. <i>Geum urbanum.</i>	I	-	I	-	-	II	40	2	I	2	2	-	IV	100	80
15. <i>Glechoma hirsuta.</i>	I	I	I	-	-	III	80	I	I	2	2	-	У	100	70
16. <i>Lathyrus vernus.</i>	I	I	I	I	I	У	90	I	I	I	I	I	У	60	70
17. <i>Viola mirabilis.</i>	I	I	I	I	I	У	80	-	-	I	I	I	III	40	60
18. <i>Stellaria holostea.</i>	I	2	2	2	2	У	100	2	2	2	I	2	У	100	60
19. <i>Carex pilosa.</i>	I	2	2	2	2	У	100	-	2	2	I	I	IV	50	50
20. <i>Asarum europaeum.</i>	I	I	I	I	I	У	100	2	2	2	I	I	У	70	50
21. <i>Carex contigua.</i>	I	I	-	I	I	IV	60	-	I	I	I	I	IV	70	40
22. <i>Fulmonaria obscura.</i>	I	I	I	I	I	У	100	2	I	I	-	-	III	50	50

Виды неморальных кшно-лесостепных дубрав

23. <i>Torilis japonica.</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	I	I	I	I	У	100	30
24. <i>Viola suavis.</i>	-	I	I	-	-	II	40	I	I	I	I	I	У	100	30
25. <i>Lysimachia nummularis</i>	I	-	-	-	-	I	10	I	I	I	I	2	У	100	30
26. <i>Mercurialis perennis.</i>	-	-	-	-	-	-	10	3	2	2	I	-	IV	60	20
27. <i>Astragalus glycyphyllos.</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	I	2	-	-	III	70	20
28. <i>Campanula trachelium.</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	I	-	-	-	II	40	20
29. <i>Polygonatum multiflorum.</i>	-	-	-	-	-	-	10	I	-	-	-	-	I	20	20
30. <i>Hypericum perforatum.</i>	-	-	I	-	-	I	10	I	-	-	-	-	I	40	10

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
31. <i>Lapsana communis</i>	I	-	-	-	-	I 10	-	-	-	-	-	- 20	+
32. <i>Moehringia trinervia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	I 30	+
33. <i>Fallopia convolvulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	I 30	+
34. <i>Scrophularia nodosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	I 20	+
35. <i>Stachys sylvatica</i>	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	I 10	+
36. <i>Cephalanthera rubra</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	I 10	+

Виды березняково-неморальных сарматских дубрав

37. <i>Brachypodium sylvaticum</i>	-	I	-	-	-	I 10	-	-	-	-	-	-	20
--	---	---	---	---	---	------	---	---	---	---	---	---	----

Виды рудеральных нитрофильных дубрав

38. <i>Galium aparine</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	I 30	40
39. <i>Urtica dioica</i>	I	-	-	-	-	I 10	-	I	I	I	-	III 50	40
40. <i>Rubus caesius</i>	I	-	-	-	-	I 10	-	-	+	-	-	I 10	10

Виды березняковых пристенных дубрав

41. <i>Fragaria vesca</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	- 20	30
42. <i>Veronica chamaedrys</i> ..	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	I 20	30

Примечания. 1. Названия урочищ даны в сокращенном виде: Шп.л. - дубрава "Шпоров лес", Воронежская обл.; Гор. - Городнищенское лесничество Алексеевского лесхоза, Белгородская обл. 2. Высокое постоянство дифференциальных видов в сообществах субассоциаций обведено рамкой.

Таблица 6. Обзорная (синоптическая) таблица ассоциаций среднерусских лесостепных дубрав класса Quercus-Fagetea

Порядок:	Fagetalia			Pyretalia	
Содя:	Fraxino-Quercion			Pyro-Quercion	
№ ассоциации:	1	1	2	3	4
Количество описаний:	5	5	5	5	5
	2	3	4	5	6
Характерные виды класса					
Quercus robur	У 5	У 5	У 5	У 5	У 5
Corylus avellana	У 1-2	У 2	У 2	П -2	У 1
Aegopodium podagraria.....	У 1-3	У 3-4	У 1	У 2-3	У 2
Geum urbanum.....	П -1	У 2	Ш 1	У 1	У 1
Lathyrus vernus.....	У 1	У 1	У 1-2	Ш 1-2	П -2
Viola mirabilis.....	У 1	Ш 1	У -1	Ш -1	У -2
Stellaria holostea.....	У 2	У 2	У -1	У 1-3	-
Glechoma hirsuta.....	Ш -1	У 1-2	У 1	Ш -2	У -2
Порядок Fagetalia					
Acer campestre.....	У 1	У 1-2	У 2	Ш -1	-
Carex pilosa.....	У 2	У 1	У 1-2	-	У -1
Asarum europaea.....	У 1	У 2	У 1	П -2	-
Carex contigua.....	У 1	У 1	У -2	У -1	-
Pulmonaria obscura.....	У 1	Ш -1	Ш -1	П -1	-
Fraxinus excelsior.....	У 1-2	Ш -1	Ш -1	П -1	-
Ассоциация I.					
Acer platanoides.....	У 1	Ш -1	У -1	П -1	-
Asperula odorata.....	У 1	У 2	-	У -2	-
Hypericum perforatum.....	У -1	У -1	-	-	У -1
Субассоциация I					
Tilia cordata.....	У 1	П -1	П -1	У -1	-
Euonymus europaea.....	У 1	У -1	У -1	П -1	П -1
Euonymus verrucosa.....	У -1	У -1	Ш -1	У -1	П -2
Rhamnus cathartica.....	У -1	-	-	-	У -1
Lapsana communis.....	У -1	-	-	-	-
Субассоциация 2					
Torilis japonica.....	-	У 1	П -1	У -1	-
Viola suavis.....	П -1	У 1	П -1	-	-
Lysimachia nummularia.....	У -1	У 1	П -1	-	У -2
Mercurialis perennis.....	-	У 1-3	-	П -1	-
Astragalus glycyphyllos.....	-	Ш 1-2	У -1	У -1	-
Campanula trachelium.....	-	П -1	П -1	-	-
Moehringia trinervia.....	-	У +	-	-	-
Scrophularia nodosa.....	-	У -1	У -1	-	-
Stachys sylvatica.....	-	У -1	-	-	-

1	2	3	4	5	6
Ассоциация 2.					
<i>Acer tataricum</i>	-	-	У I	-	-
<i>Carex rhizina</i>	-	-	У I	-	I -2
<i>Dactylis glomerata</i>	-	-	У I	-	-
<i>Brachypodium sylvaticum</i> ..	I -I	-	У I	-	-
<i>Poa nemoralis</i>	-	-	I -I	I -I	II -I
<i>Melica nutans</i>	-	-	II -I	-	-
<i>Poa angustifolia</i>	-	-	II -I	-	-
<i>Silvaum silaus</i>	-	-	II +	-	-
Порядок Pyretalia					
<i>Pyrus communis</i>	-	-	-	I +	У I
<i>Rubus idaeus</i>	-	-	-	II -I	II -2
<i>Convallaria majalis</i>	-	-	I -I	III -2	У 2
Ассоциация 3.					
<i>Galium aparine</i>	-	I -I	II -I	У I-2	-
<i>Urtica dioica</i>	I -I	III -I	-	У I	I -I
<i>Rubus caesius</i>	I -I	I -I	-	II -I	-
<i>Sonchus arvensis</i>	-	-	-	I -2	-
<i>Cucubalis baccifer</i>	-	-	-	II -I	-
<i>Leonurus cardiaca</i>	-	-	-	II -I	-
<i>Lamium maculatum</i>	-	-	-	I -I	-
<i>Cardamine impatiens</i>	-	-	-	I +	-
Ассоциация 4.					
<i>Fragaria vesca</i>	-	-	II -I	-	У I-2
<i>Veronica chamaedrys</i>	-	I -I	II -2	-	У I-2
<i>Carex montana</i>	-	-	-	II -I	III I
<i>Melampyrum nemorosum</i>	-	-	-	I -I	III -2
<i>Phlomis tuberosa</i>	-	-	-	-	III -I
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	-	-	-	-	III -I
<i>Pyrethrum corumbosum</i>	-	-	II -I	-	III -I
<i>Clematis recta</i>	-	-	-	II -I	III -I
<i>Brachypodium pinnatum</i>	-	-	-	-	III -I
<i>Nepeta pannonica</i>	-	-	-	-	III -I
<i>Galium boreale</i>	-	-	-	+ -I	II -I
<i>Serratula tinctoria</i>	-	-	-	-	II -I
<i>Betonica officinalis</i>	-	-	-	-	II -I
<i>Primula veris</i>	-	-	-	-	II -I
<i>Thalictrum minus</i>	-	-	-	-	II -I
<i>Galium verum</i>	-	-	I +	-	II -I
<i>Geum rivale</i>	-	-	-	-	II +
<i>Filipendula vulgaris</i>	-	-	-	-	II +
<i>Vincetoxicum laxum</i>	-	-	-	-	II +
Количество видов:	27	33	38	37	38

Примечания. 1. В графах римскими цифрами обозначены классы постоянства, арабскими - баллы проективного покрытия, причем "-1" означает от 0 до 1 балла, "-2" - от 0 до 2 баллов. 2. Высокое постоянство дифференциальных видов в сообществах разных синтаксономических единиц отмечено рамками.

Попутно напомним, что эталоны всегда должны быть снабжены указанием на автора и год выделения.

Умение дать правильную оценку видам и синтаксонам зависит от научного опыта и такта исследователя. Работу начинающих геоботаников в этом направлении значительно затрудняет также глубоко зарегламентированная система выделения и наименования синтаксонов. Школой Браун-Бланке разработан свод правил описания новых синтаксонов и присвоения им номенклатурных наименований (Barkman, Moravec, Rauschert, 1976). Правила для наименования единиц разного ранга в иерархической системе синтаксонов предусматривают использование разных латинских суффиксов и окончаний. Их прибавляют к коренной части слова — латинского названия синтаксономически важного вида: *-etea* — для класса, *-etalia* — для порядка, *-ion* — для союза, *-etum* — для ассоциации, *-etosum* — для субассоциации, *-osum* — для фации. Возможно составление наименований синтаксонов и путем перечисления основных видов, слагающих фитоценозы, о чем мы уже писали выше.

Следует особо отметить, что, выделяя единицы среднего ранга (от ассоциации до союза), сигматисты учитывают характерные и дифференциальные виды, а единицы высшего ранга (группы классов) определяют лишь по физиономическим признакам, т.е. без должного флористического анализа. Такая трактовка вышних таксономических единиц не согласуется с флористическим принципом самих сигматистов. Дополним также, что синтаксономические единицы самых высоких рангов выделяются сторонниками школы Браун-Бланке и без должного фитоценологического анализа структуры сообществ. Например, к классу *Vaccinio — Piceetea* (Br.-Bl. 1939) школа Браун-Бланке относит все сообщества бореальных хвойных лесов и кустарников на кислых почвах, а к классу *Quercus — Fagetum* (Br.-Bl. et Vlieger 1937) — все листопадные леса на умереннокислых, нейтральных и карбонатных почвах. Точно также сигматисты ступают от своего флористического критерия при выделении единиц ниже ассоциации. В частности, для выделения субассоциаций и вариантов они часто используют принцип доминирования.

К настоящему времени созданы большие сводки с перечнем важнейших синтаксонов для многих европейских стран (Passarge, Hofmann, 1968). Поэтому теперь считается обязательным сопоставление вновь выделяемых единиц с ранее описанными. Однако вовлечение все новых и новых материалов из других регионов заставляет сигматистов иногда в корне пересматривать прежние таксоны и создавать новые. Это снижает достоинства принятой школой Браун-Бланке системы описаний сообществ и затрудняет совместную работу исследователей разных стран и тем более континентов.

Несмотря на перечисленные недостатки синтаксономического метода нельзя не признать, что он позволяет достаточно полно обрабатывать флористическую часть сводных таблиц. Эколого-фитоценотический подход к выделению классификационных единиц растительности, характерный для русской, советской геоботанической школы Сукачева-Алехина-Шенникова допускает использование ряда приемов школы Браун-Бланке. В частности, широкие эколого-флористические единицы, названные конгестами (Нешатаев, 1981), весьма близки по объему к соответствующим единицам, а именно к ассоциациям, школы Браун-Бланке. Использование этих единиц позволяет детальнее анализировать сообщества, полнее учитывать их экологию, географию и флорогенез.

Принципиальные положения и техника обработки фитоценологических таблиц сторонниками школы Браун-Бланке достаточно хорошо освещена Х.Элленбергом (Ellenberg, 1956) и весьма полно описана В.Д.Александровой (1969). Используя особые варианты сигматизма, излагаемые словацким геоботаником А.Юрко (Jurko, 1973), Б.М.Миркин (1978а) предложил свой подход к анализу фитоценологических таблиц и выделению ассоциаций и других синтаксонов на территории СССР. Миркин весьма наглядно продемонстрировал технику работы с геоботаническими таблицами по системе Браун-Бланке (Миркин, Розенберг, 1978).

Заканчивая разговор о сигматистах, нельзя не отметить, что выделяемые ими синтаксоны даже невысокого ранга часто оказываются очень разными не только в физиономическом и структурном отношении, но также с экологической точки зрения. Например, в одну ассоциацию *Querceto-Carpinetum medioeuropaeum* Tx. 1930

(Seamon, 1963) попадают не только дубовые леса, но и леса с господством ясеня, бука и других пород. В качестве примера экологической неоднородности единиц сигматистов можно привести данные К.А.Малиновского (1981) о основных отланиках Карпат - в частности, об ассоциации *Mughetum saepaticum* союза *Pinion mughii*, описанном ранее сигматистами Румынии и Чехословакии.² Если придерживаться сигматической трактовки объема этой ассоциации, то с учетом материалов Малиновского в нее попадают сообщества, с очень разной организацией нижнего, наземного яруса, а именно: в одних из них доминируют зеленые мхи и обычные кустарнички и травы, а в других - сфагновые мхи с обычно сопутствующими им видами травяного покрова. Заметим также, что выделение флористических синтаксонов для луговой растительности приводит и к тому, что в одну ассоциацию попадают порой фитоценологически и экологически очень разные сообщества. Так, Г.Д.Дымина (1985) для лугов Амурской области выделила ассоциацию *Caricetum meyeranae* на основе 10 описаний, в двух из которых отсутствует *Carex meyerana* и доминирует *Artemisia integrifolia*, сравнительно редко и в малом обилии встречаемая в остальных описаниях этой флористической ассоциации.

Итак, все сказанное выше заставляет нас критически оценивать не столько технику табличного анализа, разработанную сигматистами, сколько их методологические принципы.

² Автор и год описания этой ассоциации К.А.Малиновским указаны.

Г л а в а П

ПРОСТЕЙШИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА ФИТОЦЕНОЗОВ

§ 1. Анализ видового состава фитоценозов методом парной межвидовой сопряженности

Важнейшим свойством фитоценоза как ботанического объекта является его более или менее определенный флористический состав. Большое сходство видового состава двух или нескольких фитоценозов заставляет предполагать также и экологическую близость занимаемых ими участков территории. Совкупность этих качеств рассматривается фитоценологами школы Браун-Бланке как важнейший критерий классификации сообществ. Однако состояние полного сходства участков растительности в природных условиях практически не наблюдается. Каждый конкретный фитоценоз хотя бы незначительно, но отличается по набору видов от любого другого, даже сходного с ним. Это объясняется прежде всего тем, что в видовом составе каждого фитоценоза отражаются не только экологические возможности обитания здесь определенных видов, но и ценностические отношения растений между собой, историко-биологическое прошлое занимаемой ими территории. Большую роль играет также явление так называемой видовой неполноценности фитоценозов (Василевич, 1963), которое, в свою очередь, также является следствием ряда историко-биологических, экологических и биоденотических причин.

Поэтому выделение для какой-то совокупности сообществ групп видов, наиболее часто встречающихся в одних и отсутствующих или редких в других сообществах, действительно представляет собой важнейший методический прием, способствующий выделению групп взаимосопреженных видов и классифицированию связанных с ними сообществ.

Выделение групп сообществ по наличию или отсутствию тех или иных видов в определенных совокупностях описаний пробных площадей сообществ (или, как принято говорить в школе Браун-Бланке, по их верности) и отнесение их к соответствующим таксонам растительности (ассоциациям, сюзам, порядкам и т.п.) является основой классификации, разрабатываемой фитоценологами-сигматистами, т.е. последователями Браун-Бланке. В случае наличия относительно небольшой совокупности описаний пробных площадей и не очень богатого видового состава фитоценозов выделение типов сообществ может быть произведено с помощью табличного метода. С ним мы познакомимся в предыдущей главе.

Однако известен и другой, более объективный, способ выявления групп взаимосопряженных видов, а именно количественный анализ списка видов. Используют много разных коэффициентов взаимной сопряженности видов. Коэффициенты сопряженности обозначают разными символами (Василевич, 1969; Розенберг, 1978). Их широкое применение привело к формированию особого варианта анализа, названного R-техникой, в ходе которого анализируются корреляционные связи, в отличие от не менее распространенной Q-техники, когда анализируются сходства объектов по их количественным показателям.

Все коэффициенты сопряженности представляют собой частичные случаи коэффициента корреляции (r), используемого при анализе качественных признаков. Применительно к совокупности фитоценозов одним из таких признаков является присутствие, или отсутствие в них того или иного вида растений. Коэффициенты сопряженности вычисляют на основе классической четырехпольной, или тетрагорической, корреляционной решетки. Для получения исходных данных для такой решетки используют сводную таблицу описаний пробных площадей.

Применительно к анализу сопряженности двух видов, обычная четырехпольная решетка (табл.7) будет отражать поведение одного вида (1-й вид) по отношению к другому (2-й вид). В клетке *a* этой решетки проставляют количество совместных встреч обоих видов. Количество случаев, когда встречен один вид, но отсутствует другой, отражено в клетках *b* и *c*. Количество случаев, когда оба вида не были зарегистрированы, отражено в клетке *d*.

Таблица 7. Четырехпольная корреляционная решетка для вычисления парной сопряженности

Вид 1-й

		Вид 1-й		
		+	-	Σ
Вид 2-ой	+	a	b	$a+b = M_2$
	-	c	d	$c+d = \bar{M}_2$
	Σ	$a+c = M_1$	$b+d = \bar{M}_1$	N

Общее количество анализируемых видов обозначено как N . Справа и внизу такой решетки суммируются количества всех случаев присутствия видов: $a+c = M_1$ и $a+b = M_2$. Аналогичным образом суммируются случаи, когда эти виды не были встречены. Как будет показано ниже, четырехпольную решетку применяют и для анализа флористического состава пары описаний пробных площадей на предмет их сходства. В этом случае в качестве M_1 , M_2 , \bar{M}_1 и \bar{M}_2 будут выступать оценки количества видов в 1-м и 2-м описаниях и количество видов, отсутствующих в них, из общего количества видов N , зарегистрированных во всем анализируемом массиве описаний.

Установлено, что коэффициенты межвидовой сопряженности могут быть симметричными, если принимают одинаковые значения независимо от того, сравнивается 1-й вид со 2-м видом или 2-й вид с 1-м видом, и несимметричными, когда полученные значения различаются. Из наиболее известных коэффициентов к первой группе относятся коэффициенты Д.Мла, О.Браве (или А.А.Чупрова), К.Пирсона, Ю.Брея и другие, во второй — С.Фортеса и Л.Хаккера-Л.Дайса. Широко используемый в недавнем прошлом, (в частности, В.И.Василевичем (1969), коэффициент Л.Коула также относится к несимметричным. Заметим, что использование этого коэффициента при анализе матриц несимметричных коэффициентов не является корректным, так как коэффициент Коула вычисляется по трем различным формулам в зависимости от соотношения величин клеток a и d корреляционной решетки. Поэтому дальнейшие

вычисления средних значений коэффициентов в каждой группе взаимосопреженных видов и определение дистанции между группами видов с этим коэффициентом неправомерно.

Установлено также, что в пределах двух групп коэффициентов — симметричных и несимметричных — в зависимости от диапазона изменения полученных значений коэффициентов можно также различать два типа: центрированные коэффициенты, при которых изменение связи фиксируется от $-1,0$ через 0 до $+1,0$ и нецентрированные, когда величина изменяется от 0 до 1 и более, не имея верхнего предела.

Кроме того, установлено еще одно классификационное различие коэффициентов сопряженности. Так, в зависимости от того, будут ли при расчете коэффициента учтены все клетки корреляционной решетки или при этом будет элиминировано значение клетки d , в которой, как видно в табл. 7, зарегистрировано отсутствие обоих признаков (т.е. обоих видов). В первом случае коэффициенты сопряженности называются абсолютными (таким является, в частности, коэффициент Брауэ), во втором — полными (например, коэффициенты Ила и Форбеса). Заметим, что все так называемые полные коэффициенты сопряженности не могут считаться корректными по отношению к общепринятому пониманию коэффициента корреляции, так как рассчитываются после произвольного отбрасывания значений какой-либо клетки корреляционной решетки. Но их можно применять при анализе видового состава в качестве грубой прикидки и то лишь в случае узкого эколого-фитоценотического диапазона изучаемой совокупности описаний.

Из всего набора перечисленных выше коэффициентов сопряженности наиболее строгим математически является коэффициент Брауэ. Он не только учитывает все элементы корреляционной решетки, но и находится в прямой связи с классическим коэффициентом сопряженности Пирсона — критерием χ^2 . Последнее обстоятельство облегчает определение достоверности получаемых коэффициентов через таблицы, имеющиеся в учебниках биометрии.³ В общем виде коэффициент Брауэ можно записать следующим образом:

³ См. Р о с к и ц к и й П.Ф. Биологическая статистика. Минск, 1973; Л а к и н Г.Ф. Биометрия. М. 1980.

$$\kappa_B = \sqrt{\chi^2 / N}, \text{ или } \kappa_B = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}.$$

Из этой формулы можно вывести другую, более удобную для вычисления межвидовых связей через известные в обычных фитоценологических таблицах показатели встречаемости, или константности вида. Рабочая формула коэффициента Браве выглядит следующим образом:

$$\kappa_B = \frac{aN - M_1 M_2}{\sqrt{M_1 \bar{M}_1} \cdot \sqrt{M_2 \bar{M}_2}},$$

где, согласно решетке, a — число совместных встречаемых видов, N — общее количество проб анализируемых пробных площадей фитоценозов, M_1 — количество списаний, где присутствует первый вид, \bar{M}_1 — количество списаний, где он отсутствует; затем соответственно количества описаний: M_2 — где присутствует второй вид и \bar{M}_2 — где его нет.

Если с помощью этих же обозначений выразить критерий χ^2 и многие другие важнейшие коэффициенты сопряженности, то весьма наглядно выявится "ушербоность" последних в сравнении с коэффициентом Браве и критерием χ^2 :

критерий χ^2 :
$$\chi^2 = \kappa_B^2 N = \frac{(aN - M_1 M_2)^2 N}{M_1 \bar{M}_1 M_2 \bar{M}_2};$$

коэффициент Форбеса:
$$F = \frac{aN}{(a+b)(a+c)} = \frac{aN}{M_1 M_2};$$

коэффициент Кула:
$$Q = \frac{ad - bc}{ad + bc} = \frac{aN - M_1 M_2}{aN + M_1 M_2};$$

коэффициент Хаккера-Дайса:

$$D_{1/2} = \frac{a}{a+c} = \frac{a}{M_1} \quad \text{и} \quad D_{2/1} = \frac{a}{a+b} = \frac{a}{M_2};$$

коэффициент Коула:

а) для положительной связи при $ad > bc$:

$$C_{1/2} = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)} = \frac{aN - M_1 M_2}{M_2 \bar{M}_1} \quad \text{и} \quad C_{2/1} = \frac{ad - bc}{(a+c)(c+d)} = \frac{aN - M_1 M_2}{M_1 \bar{M}_2};$$

б) для отрицательной связи:

$$\text{при } a \leq d \text{ (редкий вид): } C = \frac{ad - bc}{(a+d)(a+c)} = \frac{aN - M_1 M_2}{M_1 M_2};$$

$$\text{при } a > d: C = \frac{ad - bc}{(b+d)(c+d)} = \frac{aN - M_1 M_2}{M_1 M_2}.$$

В самом деле из приведенных выше формул очевидно, что по сравнению с коэффициентом Брауэ все остальные коэффициенты не имеют поправки на величины произведений всех итоговых показателей ($M_1, M_2, \bar{M}_1, \bar{M}_2$), либо произвольно учитывают в знаменателе формулы χ^2 лишь одни величины, игнорируя другие, а числитель при этом оставляют неизменным.

Примером крайней редукции является трансформированный коэффициент Дайса, или ТДК, предложенный Б.М.Миркиным (Миркин, Розенберг, 1979). Если использовать ранее принятое обозначения, то запись определения ТДК будет выглядеть следующим образом:

$$\text{ТДК} = \frac{a - \min(b, c)}{a + \min(b, c)}.$$

Будучи несимметричным, ТДК должен вычисляться отдельно как для учета взаимодействия вида 1-го с видом 2-м так и, наоборот, - 2-го с 1-м. Поэтому он не пригоден для дальнейшего анализа матриц коэффициентов сопряженности.

Можно заранее предположить, что получаемая величина сопряженности будет значительно меняться от того, какой использован для ее вычисления коэффициент и даже от того, какая из формул одного и того же коэффициента.

Для примера рассмотрим приведенные выше коэффициенты сопряженности на материале анализа видового состава после урожая Казацкий лес Центрально-Черноземного государственного заповедника (ЦЧЗ), Курская область. Во-первых, рассмотрим пример сильной положительной связи между парой видов: чистец прямой - *Stachys recta* L. (вид 1-й) и подмаренник настоящий - *Galium verum* L. (вид 2-й). Во-вторых, приведем пример сильной отрицательной связи: чистец прямой и крапива двудомная *Urtica dioica* L. (вид 3-й). Чистец прямой и подмаренник на-

стоящий являются обычными компонентами травостоя больших остепненных полей среди порослевого дубового леса и дубовых редколесий, а крапива двудомная на мезофильнолуговых прогалинах в лесах.

Всего на полянах Казацкого леса нами было заложено 98 пробных площадей ($N = 98$), каждая размером 10×10 м. Расположение их было систематическим, а именно по сетке ходов через каждые 100 м.

В итоге подсчетов число описаний о этих двумя видами распределилось в клетках четырехпольной решетки следующим образом (матрица 1):

Матрица 1

1-й \ 2-й	+	-	Σ
+	36	26	62
-	5	31	36
Σ	41	57	98

Матрица 2

1-й \ 3-й	+	-	Σ
+	3	31	34
-	38	26	64
Σ	41	57	98

Критерий χ^2 , показывающий тесноту связи между встречаемостью обоих видов, в этом случае будет:

$$\chi^2 = \frac{(36 \cdot 98 - 41 \cdot 62)^2}{41 \cdot 57 \cdot 62 \cdot 36} = 18,28.$$

Полученное значение χ^2 заметно выше его критического значения для 5%-ного уровня значимости, равного 3,84.⁴ Это указывает на сильную и достоверную связь изучаемых видов, но не говорит еще о ее направлении, т.е. является ли она положительной или отрицательной.

Коэффициент межвидовой сопряженности Брава, т.е. коэффициент контингенции, для этих видов будет следующим:

$$K_B = \sqrt{18,28 : 98} = 0,43 \text{ или } K_B = (36 \cdot 98 - 41 \cdot 62) : \sqrt{41 \cdot 57} \cdot \sqrt{62 \cdot 36} = 0,43.$$

Значение $K_B = 0,43$ также подтверждает абсолютную величину связи и ее высокую достоверность при 5%-ном уровне зна-

⁴ См. сноску 3.

чимости (при $N = 100$ значимой становится уже величина $K_B \geq 0,20$). Повторим анализ сопряженности чистеца прямого (1-й вид) и подмаренника настоящего (2-й вид), используя расчетные формулы других коэффициентов сопряженности:

коэффициент Форбеса: $F = 36 \cdot 98 : 41 \cdot 62 = 1,39$;

коэффициент Хаккера-Дайса: $D_{1/2} = 36 : 41 = 0,88$ и $D_{2/1} = 36 : 62 = 0,58$;

коэффициент Кля: $Q = (36 \cdot 31 - 26 \cdot 5) : (36 \cdot 31 + 26 \cdot 5) = 0,79$;

коэффициент Коула: $C_{1/2} = (36 \cdot 31 - 26 \cdot 5) : 62 \cdot 57 = 0,31$ и $C_{2/1} = (36 \times 31 - 26 \cdot 5) : 41 \cdot 36 = 0,67$.

Эти примеры еще раз показывают большие различия абсолютных величин некоторых из приведенных коэффициентов сопряженности. Особенно сильно отличается в этом отношении коэффициент Форбеса. Другие коэффициенты, в частности, Хаккера - Дайса, Кля и Коула, чаще всего завывают положительные связи, хотя и дают порой близкие величины к таковым коэффициента Брэва. В современной геоботанической практике коэффициенты Форбеса и Кля редко используются.

Точно также по-разному можно показать характер отношений видов лесных полян ЦЧЗ, имеющих сильную отрицательную связь, на примере чистеца прямого и крапивы двудомной. Оба эти вида, как мы уже знаем, встречаются на очень разных по условиям произрастания полянах. Как и в предыдущем исследовании сопряженности построим решетку на основе подсчета встречаемости этой пары видов на 98 пробных площадях (матрица 2). Расчеты показывают следующее:

$$\chi^2 = (3 \cdot 98 - 41 \cdot 34)^2 : 98 \cdot 41 \cdot 57 \cdot 34 \cdot 64 = 23,49.$$

$$K_B = (3 \cdot 98 - 41 \cdot 34) : \sqrt{41 \cdot 57 \cdot 34 \cdot 64} = -0,49$$

$$F = (3 \cdot 98) : (41 \cdot 34) = 0,21.$$

$$Q = (3 \cdot 26 - 31 \cdot 38) : (3 \cdot 26 + 31 \cdot 38) = -0,87.$$

$$D_{1/3} = 3 : 41 = 0,07 \text{ и } D_{3/1} = 3 : 34 = 0,09.$$

$$C_{1/3} = (3 \cdot 26 - 31 \cdot 38) : 34 \cdot 41 = -0,79.$$

Мы видим, что и в случае отрицательных величин коэффициентов сопряженности наблюдается большое их различие. Особенно завывают абсолютные величины отрицательных связей коэффициенты Кля и Коула.

Таким образом, мы еще раз убедились в наибольшей пригод-

ности классического коэффициента Брауэ для дальнейшего анализа матриц и для объективного выделения групп взаимосопряженных видов, т.е. плеяд.

Следует также отметить, что величины всех этих коэффициентов сопряженности необходимо сопоставлять в пределах выборок одного исследуемого региона. Связано это с тем, что на значение коэффициентов, помимо размера учетных площадей, заметно влияет эколого-фитоценотический диапазон их выборки. Об этом ограничении при анализе межвидовых отношений всегда надо помнить.

В то же время выявление межвидовых связей в пределах больших выборок и особенно при большом эколого-фитоценотическом диапазоне может служить хорошим методом для целей классификации видового состава сообществ и самих сообществ. В этой связи напомним, что использование критерия возможно лишь при условии, что ожидаемые, т.е. получаемые путем вычисления, а не фактические (как это иногда пишут) частоты в клетках корреляционной решетки не будут меньше 5, а общее число наблюдений не меньше 50.⁵

Чтобы гарантировать получение достаточно точной оценки генерального параметра коэффициента сопряженности видов, или их ассоциирования, в формулу его определения надо вносить поправку Ф.Йейтса на непрерывность, равную половине объема выборки; ее вычитают из числителя, т.е.

$$K_B = \frac{(ad - bc) - 0,5N}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}} = \frac{(aN - M_1 M_2) - 0,5N}{\sqrt{M_1 - M_1} \cdot \sqrt{M_2 - M_2}}$$

Однако если учесть, что в геоботанических исследованиях вычисление коэффициентов сопряженности необходимо не столько для точного определения сопряженности изучаемых видов, сколько для объединения видов в группы для целей классификации сообществ, то введение поправки Йейтса можно считать необязательным. Как мы уже видели из приведенных выше расчетов, коэффициенты различаются между собой несущественно, особенно в

⁵ См. Л а к и н Г.Ф. Биометрия. М. 1980; П л с х и н с к и й Н.А. Биометрия. М., 1970.

случае относительно малых выборок (при $N < 100 + 300$), с которыми мы и имеем чаще всего дело.

Для проверки сказанного произведем расчет двумя способами. Так, коэффициент Брауэ с учетом поправки Йейтса для упомянутой выше пары видов с сильной положительной связью будет следующим:

$$K_{B,1/2} = (986 - 49) : 2280 = 0,41,$$

а для пары видов с сильной отрицательной связью:

$$K_{B,1/3} = -1149 : 2251 = -0,51.$$

Таким образом, очевидно, что, несколько занижая положительные связи, внесение этой поправки обеспечивает более высокое значение отрицательной связи.

Следует также отметить, что большие различия в величинах приведенных выше коэффициентов сопряженности, особенно в случае их определения способами Хаккера - Дайса и Коула, заставляют искать более простые методы вычисления и одновременно более близкие по результатам к критерию χ^2 и коэффициенту контингенции Брауэ.

С этой целью А.В.Галанин (1981) предлагает вычислять индекс сопряженности r , который был бы построен на определении вероятностей встреч каждого вида в выборке описаний N и вероятностей величин совместных встреч изучаемой пары видов $P(A \cap B)$ в этой выборке:

$$r = 4 [P(A \cap B) - P(A) \cdot P(B)],$$

где $P(A \cap B) = a/N$ - вероятность числа совместных встреч видов A и B ; $P(A) = (a+b) : N = M_2/N$ и $P(B) = (a+c) : N = M_1/N$ - вероятности встреч видов A и B соответственно в выборке из A описаний. Величину вероятности можно выражать и в процентах что облегчает работу с вычислением индекса при использовании сводных таблиц списаний пробных площадей фитоценозов.

Расчеты значений индекса сопряженности приведенных выше двух пар видов по этой формуле дадут соответственно:

$$r_{1,2} = 4(0,367 - 0,418 \cdot 0,622) = 0,412 \text{ и}$$

$$r_{1,3} = 4(0,031 - 0,418 \cdot 0,347) = -0,45,$$

что весьма близко, но не тождественно величинам, полученным ранее по формуле Брауэ: $N_{B,1,2} = 0,43$ и $N_{B,1,3} = -0,49$.

Вообще необходимо отметить, что вычисление по формуле Галанина дает величины, близкие к таковым, полученным по формуле Брауэ, только в случае 50%-ной встречаемости каждого вида. Это ограничивает область применения индекса Галанина при анализе больших матриц.

Простота вычисления индекса сопряженности позволяет составить для работы с ним номограмму (рис.3), аналогичную широко известным номограммам⁶ для критерия χ^2 и для коэффициента сопряженности N_B (Нешатаев, 1976). Номограмма обеспечивает возможность предварительного анализа видовых сопряженностей, особенно желательного в условиях полевого изучения растительности. Таким образом, можно обойтись без использования дорогостоящих ЭМ и привлечения специального персонала для работы с машиной.

В печати уже опубликованы программы для вычисления коэффициента сопряженности на ЭМ (Розенберг, 1976). В Приложении II мы приводим программу для вычисления коэффициента Брауэ, составленную на языке БЭЙСИК для машины ЭМ типа ДВК-1. Здесь же приведем пример простейшего алгоритма.

Вычисление коэффициента Брауэ начинают с анализа полученных значений встречаемости видов растений (N) в выборке описаний пробных площадей фитоценозов (табл.8). На основе этой таблицы составляют список встречаемости видов. Такой список должен начинаться видами, характеризующимися высокой константностью, а замыкаться редкими видами, встреченными менее чем в 10% пробных площадей. В средней части списка разместятся виды средних классов константности (от 20 до 60%). Именно их и целесообразно в дальнейшем использовать для разбиения всей совокупности описаний пробных площадей на группы с учетом присутствия одних и отсутствия других видов.

Заметим, что высококонстантные виды, т.е. встречающиеся более, чем в 60-70% случаев, вообще не пригодны для этой цели,

⁶ S m i t h D.B. Chi-squared nomogram // Ecology, 1972. Vol.55, N 3.

0,10 P(A)

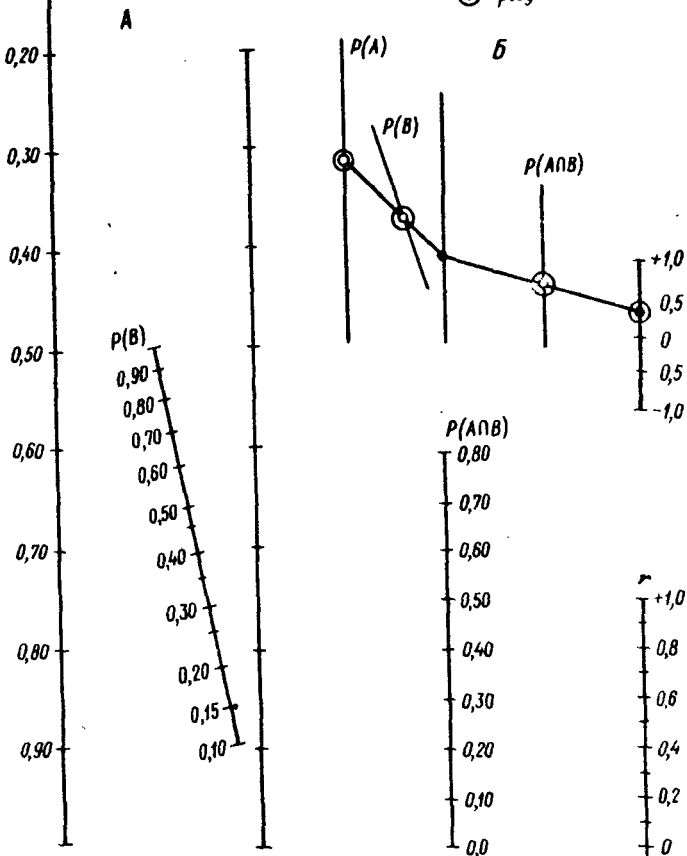
Точки: \odot - данные, \bullet - ответные. \odot - результат

Рис.3. Номограмма для вычисления индекса сопряженности А.В.Галанина.

А - оси номограммы для вычисления индекса, *Б* - ключ, показывающий порядок определения индекса, т.е. последовательность прикладывания линейки к соответствующим точкам.

Таблица 8. Сводная таблица описаний пробных площадей
(N = 98) полян Казахского леса ЦЧЗ (фрагмент)

Виды	№ описания										N
	1	2	3	4	5	6	7	96	97	98	
<i>Achillea millefolium</i>	+	2	1	2	+	+	...	2	1	-	81
<i>Dactylis glomerata</i>	1	1	1	1	-	-	...	1	+	1	75
<i>Anthriscus sylvestris</i>	-	2	2	2	1	-	...	3	2	1	69
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	+	-	1	+	-	...	-	-	-	68
<i>Galium verum</i>	+	1	1	1	1	1	...	-	-	-	62
<i>Filipendula vulgaris</i>	1	+	-	-	+	1	...	-	+	-	61
<i>Allium oleraceum</i>	-	+	+	+	+	+	...	-	+	-	60
<i>Calamagrostis epigeios</i> ...	-	1	-	1	4	3	...	-	1	-	60
<i>Agrimonia pilosa</i>	1	-	1	2	-	-	...	-	2	1	46
<i>Cirsium arvense</i>	-	-	-	-	-	-	...	3	2	1	45
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	-	-	-	-	-	...	3	3	-	43
<i>Stachys recta</i>	1	1	1	1	+	-	...	-	-	-	41
<i>Primula veris</i>	+	-	-	-	+	+	...	-	+	-	41
177. <i>Equisetum arvense</i>	-	-	-	-	-	-	...	-	-	-	1
178. <i>Polygonatum multiflo-</i> <i>rum</i>	-	-	-	-	-	-	...	-	-	-	1
179. <i>Polygonum bistorta</i>	-	-	-	-	-	-	...	-	-	-	1

Примечания. 1. В последней графе N - количество описаний, в которых зарегистрирован каждый из видов. 2. Обилие видов оценено в баллах по следующей шкале: + - менее 1%, 1 - от 1 до 5%; 2 - от 6 до 15%; 3 - от 16 до 25%; 4 - от 26 до 50%; 5 - от 50 до 75%; 6 - свыше 75% проективного покрытия почвы.

так как являются общими почти для всех сообществ, характеризуя, таким образом, всю изучаемую совокупность фитоценозов. Очень редкие виды, т.е. встречающиеся в 10% случаев и менее, также мало пригодны для дальнейшей работы. Дело в том, что вычисляемые коэффициенты сопряженности вообще мало достоверны. Кроме того, нельзя не учитывать того обстоятельства, что ограничение числа детально анализируемых видов необходимо и для уменьшения объема вычислительных работ. В самом деле, ведь количество получаемых значений величины коэффициента равно почти половине числа анализируемых видов, возведенного в квадрат, а точнее: $(n-1):2$, где n - число попарно анализируемых видов.

Практикой установлено, что для целей классификации фитоценозов часто вполне достаточно проанализировать на сопряжен-

Таблица 9. Виды полей Казанского леса, вошедшие в обработку на сопряженность (при $N = 98$)

Виды	Вероятность (P)	Константность, %
1. Galium verum L.	0,633	63
2. Calamagrostis epigeios (L.) Roth.....	0,612	61
3. Vicia tenuifolia Roth.....	0,551	55
4. Hypericum perforatum L.	0,510	51
5. Vincetoxicum hirundinaria Medik.	0,490	49
6. Arrhenatherum elatius (L.) J.et G.Presl	0,469	47
7. Agrimonia pilosa Ledeb.	0,469	47
8. Cirsium arvense (L.) Scop.	0,459	46
9. C.polonicum (Petrak) Iljin.....	0,439	44
10. Elytrigia intermedia (Host) Nevski....	0,439	44
11. Aegopodium podagraria L.	0,439	44
12. Delphinium cuneatum Stev. ex DC.	0,428	43
13. Linaria vulgaris Mill.	0,418	42
14. Primula veris L.	0,418	42
15. Stachys recta L.	0,418	42
16. Nepeta pannonica L.	0,408	41
17. Geum urbanum L.	0,408	41
18. Artemisia vulgaris L.	0,408	41
19. Geranium sanguineum L.	0,398	40
20. Betonica officinalis L.	0,388	39
21. Phlomis tuberosa L.	0,378	38
22. Salvia pratensis L.	0,378	38
23. Urtica dioica L.	0,347	35
24. Salvia verticillata L.	0,306	31
25. Picris hieracioides L.	0,296	30
26. Melampyrum nemorosum L.	0,296	30
27. Veratrum nigrum L.	0,286	29
28. Bromopsis inermis (Leys.) Holub	0,276	28
29. Clematis recta L.	0,255	26
30. Poa angustifolia L.	0,235	24
31. Dracocephalum ruyschiana L.	0,224	22
32. Galium boreale L.	0,224	22
33. Inula hirta L.	0,224	22
34. Adonis vernalis L.	0,204	20
35. Verbascum orientale (L.) All.	0,204	20
36. Rumex acetosa L.	0,204	20
37. Asparagus officinalis L.	0,204	20
38. Knautia arvensis L.	0,194	19
39. Polygonatum odoratum (Mill.) Druce ...	0,194	19
40. Heracleum sibiricum L.	0,184	18

ность 20-40 видов. Обычно при более или менее широком эколого-фитоценоотическом диапазоне это количество видов дает возможность выделять не менее 3-4 групп взаимосопряженных видов. Так, в нашем примере среди 98 описаний пробных площадей полей Казанского леса, где зарегистрировано всего 179 видов, достаточно

определить около 40 видов, имеющих константность от 18 до 63%. Сюда войдут как виды больших полян, так и виды лесных опушек и небольших прогалин в лесу (табл.9). Для вычисления некоторых коэффициентов сопряженности в такой таблице необходимо иметь сведения о величинах вероятности встречи стобранных для анализа видов в совокупности фитоценозов.

В дальнейшем, для описания всей процедуры вычисления коэффициентов сопряженности мы и будем использовать фрагмент этой таблицы (см. табл.9). Напомним, что для коэффициента сопряженности Брауэ осуществует следующая рабочая формула:

$$K_B = \frac{aN - M_1 M_2}{\sqrt{M_1 - M_1} \cdot \sqrt{M_2 - M_2}}$$

Для анализа парной сопряженности видов прежде всего надлежит определить исходные данные (табл.10), где M - количество встреч вида во всей совокупности описаний.

Таблица 10. Исходные данные для анализа парной сопряженности отобранных видов (при $N = 98$)

Вид	M	\bar{M}	$\sqrt{M - \bar{M}}$
1. Galium verum	62	36	47,2
2. Calamagrostis epigeios	60	38	47,7
3. Vicia tenuifolia	54	44	48,7
39. Polygonatum odoratum	19	79	38,7
40. Heracleum sibiricum	18	80	37,9

Далее составляют матрицу произведений чисел, соответствующих встречаемости каждого вида с каждым видом (т.е. $M_1 M_2$) - это верхняя половина матрицы, и произведений значений квадратных корней из произведений чисел, означающих количества описаний с наличием вида и без него (т.е. $\sqrt{M_1 - M_1} \cdot \sqrt{M_2 - M_2}$) - это нижняя половина матрицы (матрица 3).

По диагонали матрицы в кружке помещены номера видов, вошедших в обработку. Полученная матрица представляет, во-первых, исходные данные для вычисления числителя, и, во-вторых,

окончательное значение знаменателя формулы для определения коэффициента парной сопряженности видов.

Матрица 3

$\sqrt{M-M}$		M					
		1	2	3	...	39	40
		62	60	54	...	19	18
1	47,2	①	3720	3348	...	1178	1116
2	47,7	2251	②	3240	...	1140	1080
3	48,7	2299	2323	③	...	1026	972
...
39	38,7	1827	1846	1885	...	③9	342
40	37,9	1779	1798	1836	...	1459	④0

Затем, с целью вычисления значений числителя формулы сопряженности по сводной таблице описаний (см. табл.8) определяют количество совместных встреч каждого вида с каждым (α) и произведение полученных таким образом чисел на число описаний во всем массиве данных, т.е. N . Отразим полученные значения в матричной форме (матрица 4). Напомним, что в нашем случае $N = 98$.

Матрица 4

αN	1	2	3	...	39	40
1	①	42	44	...	12	9
2	4116	②	36	...	13	14
3	4312	3528	③	...	13	9
...
39	1176	1274	1274	...	③9	2
40	882	1372	882	...	196	④0

Матрица 5

N_3	1	2	3	...	39	40
1	①	0,15	0,42	...	0,01	0,14
2		②	0,12	...	0,07	0,16
3			③	...	0,13	0,05
...
39					③9	0,10
40						④0

Для вычисления числителя, например, относительно 1-го и 3-го видов надо определить разность $\alpha N - M_1 M_3$, используя рассчитанные величины этих показателей в матрицах 3 (верхняя ее часть) и 4 (нижняя часть). Эта разность будет: $4312 - 3348 = 964$.

Исходя из формулы коэффициента сопряженности Брава для его вычисления необходимо, наконец, произвести деление полученной разницы на ранее определенную величину произведения квадратных корней, т.е. $(aN - M_1 M_2) : \sqrt{M_1 - M_1} \cdot \sqrt{M_2 - M_2}$.

Запишем все эти данные, например, для первого вида - *Galium verum* и для третьего вида - *Vicia tenuifolia*, в наиболее удобном для дальнейших расчетов виде.

$$\begin{array}{l|l} \begin{array}{l} (aN) \quad 4312 \\ (M_1 M_3) \quad 3348 \\ \hline 964 \end{array} & \begin{array}{l} 1, 3 - \text{номера анализируемых видов} \\ \\ \hline 2299 \quad (\sqrt{M_1 - M_1} \cdot \sqrt{M_3 - M_3}) \\ 0,42 \quad (K_{B,1,3}) \end{array} \end{array}$$

Все вычисленные таким образом значения коэффициента парной сопряженности видов, произрастающих на полянах Казахского леса, теперь также можно представить в форме так называемой первичной матрицы (матрица 5).

Первичную матрицу можно превратить в организованную матрицу, где виды будут расположены в соответствии с их распределением по пleyдам,⁷ и все значения будут представлены в матричном виде. Последнее означает, что нули и запятые не указываются, так как все числа умножены на 100, и знак минус поставлен не впереди отрицательного числа, а под ним (матрица 6).

Даже при первом взгляде на эту полученную матрицу коэффициента сопряженности видов можно заметить большой разброс чисел. Максимальная положительная связь $K_B = 0,60$ оказывается у экологически близких видов *Aegorodium podagraria* и *Melampyrum nemorosum*, а максимальная отрицательная $K_B = -0,59$ между *Galium verum* и *Urtica dioica*, что хорошо отражает их контрастные экологические особенности. На матрице видно также, что многие числа, отражающие значение коэффициента, невелики. Это позволяет говорить о малой достоверности связи.

Используя готовые таблицы,⁸ можно определить критические

⁷ Это распределение видов по пleyдам будет подробно рассмотрено нами в гл. II, § 4, посвященной композиционному анализу матриц.

⁸ Д а к и н Г.Ф. Биометрия. М., 1980; Р о х и ц и й И.Ф. Биологическая статистика. Минск, 1973.

значения коэффициентов для разных уровней значимости в зависимости от величины выборки (N). В том случае, если $N=100$, то при 5%-ном уровне значимости статистически достоверными будут коэффициенты, значение которых $K_B = \pm 0,20$, а при 1%-ном уровне значимости $K_B = \pm 0,25$.

Таким образом, первичная матрица коэффициентов сопряженности может служить материалом для экологической оценки видов и их поведения в данной обочкуности фитоценозов.

Матрица 7

$\rho(a)$ \ a	1	2	3	...	39	40	
1	0,642	①	42	44	...	12	9
2	0,612	0,428	②	36	...	13	14
3	0,551	0,449	0,367	③	...	13	9
.....							
39	0,194	0,122	0,133	0,133	...	③9	2
40	0,184	0,092	0,143	0,092	...	0,020	④0

В заключение приведем еще две матрицы для вычисления коэффициентов сопряженности этих же видов полян Казацкого леса по формуле Галангина (см. о.62), предусматривающей использование величин вероятности $P(A)$ и $P(B)$

Матрица 8

1	2	3	...	39	40	
1	① 0,14	0,38	...	0,02	0,10	
2		② 0,12	...	0,06	0,12	
3			③	...	0,10	0,04
.....						
39				③9	0,06	
40					④0	

и $P(A \cap B)$, т.е. определим коэффициент r . Итак, распределение чисел совместных встреч каждого вида о каждом составит верхнюю половину матрицы, а их вероятностей - $P(a)$ - нижнюю (матрица 7). Поэтому матрица коэффициентов сопряженности видов, произрастающих на полянах Казацкого леса, примет вид матрицы 8.

Сравнивая полученные значения коэффициента r (см. матри-

пу 8) с ранее определенными значениями коэффициента K_B (см. матрицу 5) для соответствующих пар видов, можно убедиться в их близости. Таким образом, более простое вычисление корреляционных связей через величины вероятностей встреч видов во всей выборке и совместных встреч попарно сравниваемых видов вполне может быть использовано для анализа видового состава сообществ.

§ 2. Анализ флористического и фитоценотического сходства фитоценозов

Уже сам по себе анализ видового состава фитоценозов на предмет выявления групп взаимосопреженных видов дает возможность классифицировать сообщества на основе эколого-флористических принципов, выделяя фитоценоны в духе школы Браун-Бланке. Но как мы видели выше, при этом виды константные (свыше 60-70% константности) и редкие (константность которых менее 10-20%) используются мало, хотя их вклад в случае массового развития в одном или нескольких фитоценозах и слабого развития в других может свидетельствовать о существенном различии этих сообществ. Отсюда следует, что классифицируя сообщества, было бы правильнее опираться на коэффициенты сходства (или различия) самих фитоценозов. В таком случае в качестве сравниваемых на сопряженность объектов будут выступать не виды, как в рассмотренных выше приемах R -техники, а сами сообщества, точнее пробные площади фитоценозов. В количественной таксономии эту группу методов относят к так называемой A -технике.

В настоящее время в геоботанических исследованиях применяется большое количество индексов сходства самих фитоценозов, обзоры которых даны во многих сводках (например, Миркин, Розенберг, 1978). Индексы сходства фитоценозов могут быть рассчитаны как по качественным показателям (присутствие и отсутствие того или иного признака), так и по количественным данным (с учетом, например, величины живой массы, процента покрытия поверхности почвы, а также встречаемости видов) сравниваемых фитоценозов. Однако следует иметь в виду, что критерий сходства фитоценозов, считающийся самым точным показателем, а именно "показатель обобщенного расстояния Махаланоби-

са", может быть рассчитан лишь с помощью ЭМ, причем высокого класса. Точно также требуют хорошего обеспечения техникой и программами и другие признанные сейчас индексы сходства.

Вместе с тем уместно напомнить о существовании во флористике и геоботанике других, значительно более простых показателей. Хотя они давно вошли в научный обиход, они и сегодня вполне удовлетворяют требованиям надежности для целой классификации сообществ. Особое распространение у современных флористов получили индексы П.Жаккара и Т.Сьаренсена, с помощью которых сравнивают целые флористические области (Шмидт, 1984).

Следует отметить одно важнейшее свойство всех индексов сходства. Оно состоит в том, что все эти индексы оценивают степень флористической фитоценотической близости (или различия) двух сообществ по количеству общих видов (C) или численному значению других общих показателей видов - покрытию, величине живой массы и т.п. Чем больше общих видов по сравнению со всем количеством видов, зарегистрированных в обоих сравниваемых сообществах, тем более сходны и близки флористически эти сообщества. Точно также, чем меньше отличаются в сообществах показатели обилия одних и тех же видов, тем более идентичны эти сообщества с фитоценологической точки зрения.

Таким образом, в общей форме все коэффициенты сходства могут быть записаны в виде следующей формулы:

$$K = C/n,$$

где C - количество общих видов для сравниваемых пар описаний фитоценозов и n - общее количество видов в обоих списках (либо другая мера из перечисленных выше). Считается, что все коэффициенты сходства не подлежат оценке на достоверность.

Наиболее простым и распространенным показателем флористического сходства является коэффициент Жаккара:

$$K_J = C : (A + B - C) \cdot 100,$$

где A и B - число видов в первом и втором описаниях соответственно, C - число общих видов для этой пары сообществ. При полном отсутствии общих видов коэффициент равен нулю, а

при полной флористической общности, т.е. когда $A=B=C$ он равен 1, или 100%.

Таким же простым индексом сходства является коэффициент Сьеренсена, записываемый в приведенных выше буквенных обозначениях следующим образом:

$$K_s = 2C : (A + B) \cdot 100.$$

Он также изменяется от 0 до 1, или 100%. В сравнении с коэффициентом Жаккара значение индекса Сьеренсена несколько более высокое.

В качестве примера можно использовать данные табл. II, где сравниваются три описания дубрав. Число общих видов у двух описаний — № 4 и 18 было 17, а у двух других сравниваемых пар — № 4 и 2, № 2 и 18 — по 7 видов. Соответствующие значения коэффициента флористического сходства Жаккара для всех пар описаний будут следующие:

$$K_{J_{4,18}} = 63\%, \quad K_{J_{2,4}} = 17\% \text{ и } K_{J_{2,18}} = 18\%.$$

В то же время значения коэффициента Сьеренсена для них будут:

$$K_{S_{4,18}} = 77\%, \quad K_{S_{2,4}} = 29\% \text{ и } K_{S_{2,18}} = 30\%.$$

Среди всех индексов сходства наибольшей математической корректностью, исходя из теории множеств, обладает коэффициент Жаккара. Для коэффициента Сьеренсена, часто используемого для анализа флористических районов и видового состава растительных сообществ, составлены специальные таблицы и номограммы.

Если коэффициенты Жаккара и Сьеренсена дают возможность оценить флористическую близость двух пробных площадей фитоценозов, то индекс биотической дисперсии Л. Коха (IBD) позволяет оценить флористическое сходство целого ряда описаний, что необходимо для выяснения степени гомогенности сообществ, отнесенных к одной ассоциации. Формула Коха выглядит следующим образом:

$$IBD = [(T - S) : (n - 1)S] \cdot 100,$$

где S — общее число видов в описаниях; величина T определяется следующей формулой $T = \sum_{i=1}^n S_i = S_1 + S_2 + S_3 + \dots + S_n$, где S_i ,

Таблица 11. Данные для сравнительного расчета индексов Глисона и Евклида по проективному покрытию почвы (в %) и результаты его для трех описаний среднерусских дубрав

Виды и их группы	Проективное покрытие ($x_i, \%$) в описаниях №			Оценка общей величины сходства, $\min(a, b)$			Разность покрытий, $x_{i,1} - x_{i,2}$			Квадраты разности покрытий, $(x_{i,1} - x_{i,2})^2$			Квадраты покрытий (x_i) ² в описаниях №		
	Номера сравниваемых описаний														
	4	18	2	4,18	4,2	2,18	4,18	4,2	2,18	4,18	4,2	2,18	4	18	2
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Древостой															
Quercus robur	80	85	90	80	80	85	5	10	5	25	100	25	6400	7225	8100
Acer platanoides...	5	5	-	5	0	0	0	5	5	0	25	25	25	25	0
Fraxinus excelsior.	4	5	-	4	0	0	1	4	5	1	16	25	16	25	0
Tilia cordata.....	5	3	-	3	0	0	2	5	3	4	25	9	25	9	0
Pyrus communis.....	-	-	4	0	0	0	0	4	4	0	16	16	0	0	16
Σ:	94	98	94	92	80	85	Не вычисляют			30	182	100	6466	7284	8116
Подлесок															
Corylus avellana...	20	5	5	5	5	5	15	15	0	225	225	0	400	25	25
Acer campestre.....	15	5	-	5	0	0	10	15	5	100	225	25	225	25	0
Euonymus europaea..	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	4	1	1
E. verrucosa.....	-	3	10	0	0	3	3	10	7	9	100	49	0	9	100
Crataegus curvisepala	1	-	-	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0
Prunus spinosa.....	-	-	0,5	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0,2	0,2	0	0	0,2
Rhamnus cathartica	-	5	3	0	0	3	5	3	2	25	9	4	25	0	9
Rosa canina	-	-	0,5	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0,2	0,2	0	0	0,2
Rubus idaeus	-	-	0,5	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0,2	0,2	0	0	0,2
Σ:	38	19	20,5	11	6	12	Не вычисляют			361	562	79	630	85	136

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<u>Травостой</u>															
<u>Виды неморальных среднерусских дубрав</u>															
<i>Aegopodium podagraria</i>	20	10	15	10	15	10	10	5	5	100	25	25	400	100	225
<i>Geum urbanum</i>	15	1	3	0	3	0	5	2	3	25	4	9	25	0	9
<i>Glechoma hirsuta</i>	5	5	1	5	0	0	0	5	5	0	25	25	25	25	0
<i>Lathyrus vernus</i>	2	3	1	2	0	0	2	2	3	1	4	9	4	9	0
<i>Viola mirabilis</i>	2	5	12	3	3	5	1	2	7	4	81	49	9	25	144
<i>Stellaria holostea</i> ...	5	10	1	5	0	0	5	5	10	25	25	100	25	100	0
<i>Carex pilosa</i>	5	15	1	5	0	0	10	5	15	100	25	225	25	225	0
<i>Asarum europaeum</i>	8	3	1	3	0	0	5	8	3	25	64	9	64	9	0
<i>Carex contigua</i>	5	4	1	2	0	0	2	4	4	4	4	16	4	16	0
<i>Pulmonaria obscura</i> ...	5	4	1	4	0	0	1	5	4	1	25	16	25	16	0
<i>Asperula odorata</i>	3	4	1	3	0	0	1	3	4	1	9	16	9	16	0
Σ:	63	63	30	42	21	15	Не вычисляют			286	291	499	615	541	378
<u>Виды широко-лесостепных дубрав</u>															
<i>Viola suavis</i>	-	5	-	0	0	0	5	0	5	25	0	25	0	25	0
<i>Lysimachia nummularia</i>	-	-	-	0	0	0	4	4	0	16	16	0	16	0	0
<i>Lapsana communis</i>	4	-	-	0	0	0	3	3	0	9	9	0	9	0	0
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	-	5	-	0	0	0	5	0	5	25	0	25	0	25	0
Σ:	7	10	0	0	0	0	Не вычисляют			75	25	50	25	50	0
<u>Виды рудеральных дубрав</u>															
<i>Convallaria majalis</i> ..	-	-	15	0	0	0	0	15	15	0	225	225	0	0	225
<i>Urtica dioica</i>	5	-	5	0	5	0	5	0	5	25	0	25	25	0	25
<i>Rubus caesius</i>	3	-	-	0	0	0	3	3	0	9	9	0	9	0	0
Σ:	8	0	20	0	5	0	Не вычисляют			34	234	250	34	0	250

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<u>Виды прибрежных дубрав</u>															
<i>Fragaria vesca</i>	-	-	5	0	0	0	0	5	5	0	25	25	0	0	25
<i>Veronica chamaedrys</i> .	-	-	3	0	0	0	0	3	3	0	29	29	0	0	29
<i>Carex montana</i>	-	-	5	0	0	0	0	5	5	0	25	25	0	0	25
<i>Brachypodium pinnatum</i>	-	-	3	0	0	0	0	3	3	0	9	9	0	0	9
<i>Melampyrum nemorosum</i>	-	-	8	0	0	0	0	8	8	0	64	64	0	0	64
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	-	-	5	0	0	0	0	5	5	0	25	25	0	0	25
<i>Geum rivale</i>	-	-	5	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0,2	0,2	0	0	0,2
<i>Pilipendula vulgaris</i>	-	-	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nepeta pannonicus</i>	-	-	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia sepium</i>	-	-	5	0	0	0	0	5	5	0	25	25	0	0	25
<i>Coronilla varia</i>	-	-	5	0	0	0	0	5	5	0	25	25	0	0	25
Σ:	0	0	42	0	0	0	Не вычислят			0	207	207	0	0	207
Общая сумма покрытия растениями травяного яруса	78	73	92	42	26	15	"			395	757	1006	674	591	836
Общая сумма покрытия растительностью всех ярусов	210	190	207	145	112	112	"			786	1501	1185	7770	7960	9087
Число видов	23	21	25	Не вычислят			"			Не вычислят			Не вычислят		
Коэффициенты сходства Глисона ($K_G, \%$)	Не вычислят			73	54	56	"			"			"		
Нормированная дисперсия Евклида ($D_{norm}, \%$)	"			Не вычислят			"			22	30	26	"		

$\mathcal{S}_2, \mathcal{S}_3, \dots, \mathcal{S}_n$ - число видов в каждом описании (от 1 до n). Если во всей совокупности описаний нет общих видов, то $T = \mathcal{S}$ и $IBD = 0$, если все виды во всех описаниях одинаковы, то $IBD = 100\%$.

В качестве примера определения степени гомогенности по формуле Коха исследуем совокупность описаний пробных площадей среднерусских лесостепных дубрав, стнесенных к различным эколого-флористическим единицам, т.е. конгестам. В табл. 12 приведены расчетные данные, необходимые для вычисления индекса биотической дисперсии Коха (IBD).

Таблица 12. Индексы биотической дисперсии Коха (IBD) для конгест среднерусских лесостепных дубрав (25 описаний, включающих 118 видов)

Конгесты-дубрав	№ описания (над чертой) и количество видов (под чертой)					n	T	\mathcal{S}	IBD %
1. Д. неморальные...	<u>929</u>	<u>1393</u>	<u>1407</u>	<u>1412</u>	<u>1421</u>	5	111	28	74
	33	21	21	18	18				
2. Д. жнолесостепные	<u>901</u>	<u>907</u>	<u>910</u>	<u>925</u>	<u>938</u>	5	110	37	49
	23	20	23	25	19				
3. Д. сарматские...	<u>1033</u>	<u>1035</u>	<u>1039</u>	<u>1063</u>	<u>1776</u>	5	127	48	41
	32	27	30	26	12				
4. Д. рудеральные...	<u>591</u>	<u>913</u>	<u>1084</u>	<u>2001</u>	<u>2251</u>	5	96	48	25
	21	21	19	21	14				
5. Д. лугово-степные	<u>2168</u>	<u>2246</u>	<u>2304</u>	<u>2335</u>	<u>2419</u>	5	141	72	24
	23	28	28	37	25				

П р и м е ч а н и е. Объяснение символов см. в тексте.

Сравнивая между собой индексы Коха, приведенные для пяти эколого-флористических конгест среднерусских лесостепных дубрав, можно увидеть явную тенденцию к уменьшению гомогенности сообществ от неморальных ($IBD = 74\%$) до лугово-степных дубрав ($IBD = 24\%$). В этом же направлении идет увеличение общего видового разнообразия конгест, хотя описания разных конгест не столь существенно различаются между собой. Следует также отметить, что конгеста неморальных дубрав, отличаюсь небогатым видовым составом, обладает максимальной флористической гомоген-

ностью. Это хорошо оглашается со сложной структурой древостоя таких дубняков. Они флороценогенетически связаны со средневропейскими и южноевропейскими широколиственными лесами мезофильного типа. Конгесты южнолесостепных и сарматских (восточноевропейских) дубрав имеют более богатый видовой состав за счет внедрения многих луговых и лугово-степных видов в травяной ярус. Сообщества этих конгест произрастают на окраине фитоценологического ареала дубняков. Для них характерно более простое строение древостоя. Бедный видовой состав многих сообществ рудеральных дубрав в то же время сочетается с достаточно разнообразным набором видов (48 видов) в пределах конгесты. Максимальное количество очень разнообразных по экологии видов, а также видов остепненных лугов входит в сообщества лугово-степных (пристепных) дубрав (до 37 и более видов на пробной площади). Также велико видовое разнообразие всех сообществ этой конгесты (72 вида). Такое флористическое обогащение сообществ происходит в основном за счет видов травостоя, так как количество видов древостоя здесь минимально и строение последних упрощено.

Таким образом, очевидно, что хотя сходство сообществ в флористическом отношении можно вполне достоверно оценивать с помощью коэффициента IVD, при этом, однако, остается совершенно не выясненной степень их фитоценологической близости. Это связано с тем, что во флористически близких сообществах роль доминантных могут выполнять разные виды. Поэтому для целей классификации фитоценозов более важными являются индексы, которые позволяют оценивать фитоценологическую близость сообществ по таким важнейшим показателям, как надземная масса растений того или другого вида или проективное покрытие ими почвы.

Наиболее простыми и распространенными индексами фитоценологического сходства можно считать коэффициент Х.Глизова и показатель дистанции в многомерном пространстве, называемый также евклидовым расстоянием или индексом Евклида.

Коэффициент Глизова близок к коэффициенту Сьеренсена и выражается формулой:

$$K_G = \frac{2N}{A+B} \cdot 100 = \frac{2 \sum \min(a, b)}{A+B} \cdot 100,$$

где W представляет собой сумму минимальных величин покрытия почвы видом в описании a и в описании b , т.е. ту минимальную величину покрытия, которая является общей для одного и того же вида в этих двух описаниях; A и B - суммы проективных покрытий всеми видами в сравниваемых описаниях a и b .

Другой распространенной мерой фитоценологического сходства сообществ является индекс Евклида, позволяющий достаточно корректно с математической точки зрения определять близость сообществ даже при большом числе видов (n). В общем виде формула евклидова расстояния выражается следующим образом:

$$D_{1,2} = \sqrt{(x_{1,1} - x_{1,2})^2 + (x_{2,1} - x_{2,2})^2 + \dots + (x_{n,1} - x_{n,2})^2},$$

где $x_{1,1}$ и $x_{1,2}$ - значения проективного покрытия одного и того же вида, числящегося под № I в первом и втором описаниях соответственно. Первая цифра в индексе при x означает номер вида, а вторая - номер описания. В сжатом виде формула может быть представлена так:

$$D_{1,2} = \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_{j,1} - x_{j,2})^2},$$

где j - номер вида в сравниваемой паре описаний.

Максимальной величины индекс Евклида достигает тогда, когда на пробных площадях сообществ нет ни одного общего вида, т.е.:

$$D_{\max 1,2} = \sqrt{\sum_{i=1}^n x_{j,1}^2 + \sum_{i=1}^n x_{j,2}^2}.$$

В этом случае будет минимальное сходство сравниваемой пары пробных площадей.

Так как значение индекса Евклида меняется от 0 до ∞ и зависит часто от различий в проективном покрытии не столько малого числа обильных видов, сколько многих, но малообильных видов, то его целесообразно нормализовать вычислением величины $D_{\max 1,2}$ и тогда: $D_{\text{норм} 1,2} = D_{1,2} / D_{\max 1,2}$. Значение этой величины будет меняться от 0 (при полном сходстве) до 1, или 100% (при полном фитоценологическом различии сообществ). Приводимая выше табл. II должна дать конкретное представление о флористических и фитоценологических различиях попарно сравниваемых проб-

ных площадей среднерусской дубравы, определенных двумя способами — с помощью индекса Глисона и индекса Евклида. В итоге попарного сравнения списаний с целью вычисления индекса сходства Глисона и индекса различия Евклида получается большое количество величин коэффициентов, а именно $n(n-1):2$, т.е. имеет место большой объем вычислительных работ. (Уже при 100 списаниях приходится вычислять 4950 коэффициентов!)

Как выход из этого положения можно рекомендовать произвести некоторую предварительную операцию со сводной таблицей описаний пробных площадей. В частности, предлагается среди описаний эмпирически отыскать такое из них, которое было бы предположительно средним по набору важнейших видов. Затем уже приступают к попарному вычислению коэффициентов сходства всех остальных описаний с этим, средним, списанием. Среди последних находят наиболее удаленное описание от списания, принятого за среднее. Это описание будет первым крайним. Затем находят второе крайнее описание как наиболее удаленное от найденного первого крайнего. Все остальные списания располагают между этими реперными точками. Такой способ позволяет уменьшить количество вычисляемых коэффициентов, например, до 300 при 100 списаниях.

§ 3. Кластерный (исходный) анализ фитоценозов

Описанные выше две разновидности факторного анализа, а именно R -анализ и Q -анализ позволяют, каждый в отдельности, выделять либо однородные группы видов и по ним классифицировать сообщества, используя лишь флористические критерии, либо однородные группы сообществ (как по флористическим, так и по фитоценотическим критериям), таким образом, непосредственно классифицируя сообщества. Разработанные алгоритмы этих видов факторного анализа позволяют проводить автоматическую классификацию сообществ, используя уже существующие программы для ЭВМ.

Исходя из существа фитоценологических объектов как явление флористических — с одной стороны, и ценотических — с другой, для выделения максимально однородных групп сообществ с достаточно однородными физиономическими, морфологическими и флористическими показателями необходимо совмещение методов R -

и Q -анализов. Конечным итогом такой процедуры должно быть выделение "узлов" или "гнезд", во всем изучаемом массиве сообществ, которые могли бы служить центрами для выделения фитоценозов разного ранга, т.е. синтаксонов, образующих ту или иную классификационную систему.

Эвристическая методика Браун-Бланке по выявлению и использованию комбинаций характерных и дифференциальных видов для выделения синтаксонов в массиве описаний представляет простейший случай узлового, или нодального, таксономического анализа (nodal analysis). С его помощью в сводной таблице описаний могут быть выделены блоки описаний, или кластеры (cluster analysis).

Конечно, использование коэффициентов сопряженности между парами видов, а точнее, критерия χ^2 , позволяет разбивать таким образом и совокупности самих площадок. Д.Гудалом разработан алгоритм, с помощью которого и осуществляется этот, так называемый "нормальный анализ сопряженности" (Goodall, 1973). Предложенный же Б.М.Миркиным блок-метод построен на корреляционном анализе и логике процедур сигматистов с выделением в конечном счете синтаксонов, близких к таковым школы Браун-Бланке. Как мы уже говорили выделенные на основе использования коэффициента Коула группы взаимосопряженных видов затем подвергают статистической обработке с целью выявления степени их характерности (т.е. определение таксонов, как бы по "сумме голосов"). При этом производится также статистическая оценка самой матрицы коэффициентов Коула, что позволяет в принципе получить представление о широте эколого-фитоценотического диапазона анализируемых совокупностей описаний. Однако применение коэффициента Коула с использованием выборки описаний пробных площадей из большого массива без достаточной репрезентативности практически лишает этот метод математической корректности и ставит его на уровень эвристических способов обработки геоботанических таблиц.

В сводке Б.М.Миркина и Г.С.Резенберга (1978) приводится до двадцати различных алгоритмов автоматической классификации растительности, из которых наиболее формализованным является алгоритм "Скопление-4". В этом алгоритме в качестве индекса

сходства использован коэффициент Сьереноена, а в дальнейшем матрица сходства преобразуется в матрицу евклидовых расстояний. Однако, как указывают сами авторы, этот почти полностью автоматизированный способ классификации сообществ имеет ограничения, связанные с невозможностью обрабатывать на машинах более 120 списаний. К числу недостатков этого метода относится и то, что он не позволяет по ходу классификации видов на основе их сопряженности выделять и флористические единицы растительности.

Вот почему особого внимания заслуживают принципы и алгоритмы узлового, или нодального, анализа В.Вильямса и Д.Ламберта (Williams, Lambert, 1959; 1961), совмещающие в себе положительные стороны как "прямого нормального" анализа сопряженности видов, так и "обратного" анализа сопряженности пробных площадей, где в качестве признаков выступают виды, зарегистрированные на этих пробных площадях. Но, таким образом, очевидно, что и узловой анализ Вильямса и Ламберта также отдает предпочтение флористическому составу, а не фитоценотической роли видов (их обилию).

Таблица для вычисления сопряженности между площадками совершенно идентична четырехпольной таблице для межвидовых сопряженностей (см. табл. 7). Существенной особенностью ее является лишь то, что в клетке a указывают количество видов, общих для каждой анализируемой пары пробных площадей. При этом общее количество видов (N) равно всему набору видов, найденных во всей изучаемой совокупности сообществ. Вычисление коэффициента сопряженности можно вести по предложенной для определения сопряженности видов рабочей формуле (см. с. 67). Но можно также использовать формулу А.В.Галанина:

$$r = 4[\rho(A \cap B) - \rho(A)\rho(B)],$$

где вероятности количества видов, как общих пробным площадям A и B так и свойственных каждой из них, т.е. $\rho(A)$ и $\rho(B)$, необходимо вычислять по отношению к общему числу видов N во всем массиве пробных площадей.

После вычисления коэффициентов сопряженности между видами и между пробными площадями составляют обычную сводную таблицу

описаний, перестраивая ее таким образом, чтобы каждой группе описаний соответствовала (в идеале) своя группа сопряженных видов. Это позволяет в итоге выделять синтаксоны, достаточно гомогенные по набору видов и отражающие экологические различия сообществ. На практике, особенно при рендомизированном, т. е. строго случайном, сборе материала, эти группы описаний и видов (т. е. узлы, или ноды) не всегда бывают четко связаны с тем или иным синтаксоном. Это происходит из-за наличия в природе переходных сообществ, а также из-за того, что данный метод анализа не учитывает собственно фитоценологических показателей.

Идея таксономического узлового, или нодального (кластерного), анализа лежит в основе всех автоматических классификаций. Но как мы уже видели, реализуется она по-разному в зависимости от особенностей используемых алгоритмов.

Наиболее полно может быть осуществлена идея кластеризации фитоценологических объектов лишь при одновременном и последовательном использовании R -техники (для анализа видового состава сообществ) и Q -техники (для определения фитоценологического сходства сравниваемых пробных площадей). В списываемом ниже (см. гл. III) последовательном, т. е. консеквентном, анализе фитоценозов будет продемонстрировано использование этих принципов для классификации сообществ, их ординации и картографирования.

Узловой анализ по Вильямсу и Ламберту рассмотрим на примере десяти описаний полей Казацкого леса, отобранных случайным способом из общего массива - 98 описаний. Всего в этой выборке описаний было зарегистрировано 106 видов, из которых 30 помещены в табл. 13, а 76 видов с малыми оценками обилия и низкой константностью опущены. (Для полной характеристики многовидовых сообществ опущенные в таблице виды могут быть перечислены в примечании с указанием для каждого из них балла проективного покрытия и номеров описаний, в которых он был зарегистрирован.) Ранее на основе вычисления коэффициентов сопряженности (см. матрицу 6) нами уже были выделены группы взаимосопряженных видов для этих полей, а отношение видов этих групп к увлажнению и богатству почвы показано на рис. 5. Но для узлового анализа необходимо вычисление сопряженности также и между описаниями пробных площадей. Эта процедура сопровождается-

ся определением количества совместных встреч видов при сравнении каждого описания с каждым. Затем по приведенной выше формуле для вычисления коэффициента сопряженности (M_B) определяется коэффициент сопряженности описаний с учетом общего количества видов ($N = 106$).

Затем путем построения графа максимального корреляционного пути, подобно приведенному на рис.4 (см. ниже) можно наметить группы флористически наиболее близких сообществ. Это и позволяет разместить сообщества и их группы в порядке, приведенном в табл.13. Сопоставляя группы описаний с выделенными ранее группами взаимоопределенных видов (т.е. с плеядами), намечаем гнезда описаний, или их группы (кластеры), которые можно рассматривать как типы сообществ. Первая группа описаний хорошо характеризуется лугово-степными видами: *Salvia verticillata*, *Picris hieracioides*, *Agrimonia pilosa* и др. Вторая группа описаний относится к опушечным сообществам с заметным участием лугово-лесных видов: *Betonica officinalis*, *Geranium sanguineum*, *Draconcephalum ruyschiana*, *Calamagrostis epigeios* и др. В третью группу описаний попадают сообщества с типичными лесными и лугово-лесными видами: *Aegopodium podagraria*, *Melampyrum nemorosum*, *Clematis recta*, *Urtica dioica*, *Anthriscus sylvestris*, *Geum urbanum*, *Cirsium arvense* и др.

Неомотря на то, что произведенное таким образом расчленение видов и сообществ на группы безусловно не идеально, оно все же хорошо отражает основные флористические комплексы и соответствующие им сообщества, а именно три типа эфемеров полян Казанского леса: остепненные крупные поляны, поляны средних размеров с близлежащей опушкой леса или с отдельно стоящими деревьями и небольшие лесные поляны типа лесных прогалов, где очень сильно влияние леса.

Однако если в табл.13 обратить внимание на оценки проективного покрытия экологически интересных видов, то можно заметить, что в разных сообществах одного эколого-флористического типа, т.е. фитоценона, часто господствуют разные виды. Особенно это заметно в группе лугово-лесных сообществ, где при сравнительно небогатом общем видовом составе выделяются сильные доминанты *Aegopodium podagraria*, *Clematis recta*, *Urtica dioica*,

Таблица 13. Сводная таблица описаний полей Казанского леса ЦЧЗ
после проведения кластеризации по показателям проективного покрытия (%)
и константности (%) основных видов анализируемых сообществ

Вид	№ описаний										Константность, %
	20	34	40	50	57	70	75	92	84	87	
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. <i>Picris hieracifides</i> L.	7	10	-	-	-	-	-	-	1	-	30
2. <i>Salvia verticillata</i> L.	20	3	-	-	8	-	-	-	-	-	30
3. <i>Hypericum perforatum</i> L.	10	5	-	3	-	8	-	-	-	-	40
4. <i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	16	3	-	-	-	2	3	2	-	-	50
5. <i>Achillea millefolium</i> L.	18	4	3	-	-	2	-	2	-	1	60
6. <i>Fragaria viridis</i> Duch.	10	15	5	3	-	-	-	-	-	-	40
7. <i>Galium verum</i> L.	1	2	3	2	-	2	-	-	-	-	50
8. <i>Poa angustifolia</i> L.	5	1	1	4	-	-	-	-	-	1	50
9. <i>Polygonatum edratum</i> (Mill.) Druce ...	-	2	3	4	-	-	-	-	-	-	30
10. <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	-	5	30	28	3	-	10	4	-	8	70
11. <i>Vicia tenuifolia</i> Roth	2	8	-	-	4	-	12	-	-	-	40
12. <i>Thalictrum minus</i> L.	-	-	3	4	2	3	2	-	-	-	40
13. <i>Adonis vernalis</i> L.	-	-	3	1	4	3	-	-	-	-	40
14. <i>Betonica officinalis</i> L.	-	-	2	3	2	4	-	-	-	-	40
15. <i>Geranium sanguineum</i> L.	-	-	2	-	6	-	3	-	-	1	40
16. <i>Delphinium cuneatum</i> Stev. ex DC	-	3	-	2	4	3	10	-	-	-	50
17. <i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	-	-	-	5	8	-	4	-	-	-	30
18. <i>Verbascum orientale</i> (L.) All.	-	-	-	4	20	-	-	-	-	-	20

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
19. <i>Inula hirta</i> L.	-	-	-	16	-	-	-	-	-	-	10
20. <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. ...	4	2	-	-	8	25	2	4	6	-	70
21. <i>Veronica chamaedrys</i> L.	2	-	-	-	5	1	-	1	1	1	60
22. <i>Dactylis glomerata</i> L.	-	1	-	-	3	18	-	1	1	5	60
23. <i>Melampyrum nemorosum</i> L.	-	-	-	-	-	16	16	12	4	7	50
24. <i>Aegopodium podagraria</i> L.	-	-	-	-	-	16	20	30	50	12	50
25. <i>Clematis recta</i> L.	-	-	-	-	-	-	10	26	3	25	40
26. <i>Urtica dioica</i> L.	3	-	-	-	5	2	-	3	55	4	60
27. <i>Geum urbanum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	17	3	2	30
28. <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	-	-	-	-	6	-	4	-	16	60	40
29. <i>Rubus idaeus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	8	6	8	30
30. <i>Torilis anthriscus</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	4	-	10	30
Сумма проективных покрытий, %	98	64	65	79	88	102	98	114	146	145	

П р и м е ч а н и я. 1. Значения, обведенные сплошными линиями, относятся к доминантным и содоминантным видам; 2. Все, не включенные в таблицу виды, имеют малую постоянность и низкое обилие.

Мелашругим петогошум. Это и заставляет выделять различные ассоциации, используя эколого-фитоценологические критерии. Назовем эти ассоциации: луговоразнотравно-земляничная (описания № 20 и 34), луговоразнотравно-вейниковая (№ 40 и 50), луговоразнотравно-коровяковая (описание № 57), ежевоснытево-купыревая (№ 70), разнотравно-марьянниково-снытевая (№ 75 и 92), снытево-крапивная (№ 84) и ломоносово-бодяковая (№ 87). Ясно, что в пределах эколого-флористических групп (конгест) они имеют много общего по набору сопутствующих видов, но морфологически, физиономически и, особенно, фитоценологически представляют самостоятельные типы сообществ.

Как уже указывалось, узловой анализ лежит в основе всех автоматических классификаций. Полностью он может быть реализован при использовании ЭВМ. В качестве примера более экономного использования ЭВМ для проведения R - и Q -анализов на основе сходства величин проективного покрытия почвы попарно сравниваемыми видами можно рекомендовать вычисление нормированной евклидовой дистанции. Для этой цели еще лучше использовать формулу квадрата нормированной евклидовой дистанции, так как это дает больший разброс вычисляемых коэффициентов как между описаниями, так и между видами. Программа такого расчета на алгоритмическом языке БЭЙСИК оставлена нами и дается в Приложении. В зависимости от того, как ведется расчет — по строкам первичной матрицы или по ее столбцам, — мы получим две разные вторичные матрицы: одна дает возможность оценить сходство сообществ, а другая — сходство поведения в них видов, учитываемого по сходству их показателей проективного покрытия.

Такой перекрестный анализ с использованием индекса сходства (евклидовой дистанции) для оценки сообществ и фитоценологической роли видов в них может быть назван узловым фитоценологическим анализом. Он отличается от узлового флористического анализа Вильямса и Ламберта, с помощью которого выделяются группы сообществ, сходные лишь по набору групп видов, без учета фитоценологических показателей этих видов.

§ 4. Простейшие приемы композиционного анализа

В предыдущем параграфе было показано, что R -техника и Q -техника факторного анализа необходимы для выделения однородных групп видов и сообществ для дальнейшего вычленения таксономических единиц растительности разного ранга. Однако надлежит решить еще один важный технический вопрос, каким образом на основе массы вычисленных по тем или иным формулам коэффициентов сопряженности или коэффициентов сходства оставить матрицы, чтобы были бы видны группы коэффициентов и степень близости этих групп друг к другу. Вопрос организации матриц коэффициентов решается разными исследователями по-разному и с разной степенью автоматизации. Мы видели, что при nodальном анализе У. Вильямса и Д. Ламберта вычлененные группы видов и описаний располагаются в конечной сводной таблице описаний пробных площадей почти эвристически, без применения статистических оценок близости или сходства самих nod, или кластеров.

Учитывая, что при вычислении коэффициентов парной сопряженности мы получаем большое количество этих величин (например, при 30 видах или 30 описаниях необходимо вычислить 435 коэффициентов), то очевидно, что процедура их группирования отнимает много времени, если не применять ЭЕМ.

Но выделение однородных групп коэффициентов можно производить и простейшими методами, вычерчивая графические связи в виде дендритов (см. рис. 4). Выделять группы коэффициентов можно также, используя более автоматизированные и формализованные приемы, в частности путем определения критериев завершенности скоплений по Т.Э.-А. Френ (1971) или выделения естественных групп с проверкой их близости через евклидово расстояние по В.И. Василевичу (1969). В наиболее формализованном виде формирование групп коэффициентов возможно на основе теории распознавания образов (Миркин, Розенберг, 1978). Но, к сожалению, при описании своего блок-метода Б.М. Миркин не приводит описания самой техники первичной группировки коэффициентов в блоки, а дает лишь анализ матрицы в целом, указывая значения ее дискретности и крепости и оценку верности каждого из видов в выделенных плеядах.

В основе почти всех приемов объединения видов или сообщ-

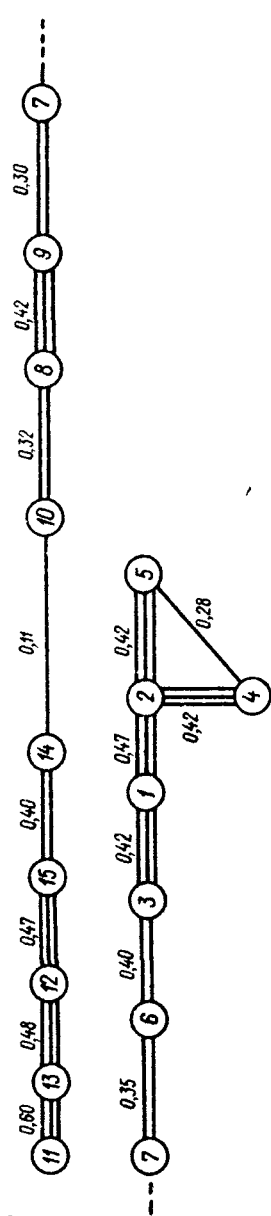


Рис. 4. Дендрит, построенный способом максимального корреляционного пути в масштабе расстояний $(1 - K)^2$ по данным матрицы B , и корреляционные плечи основных ветвей поляра Казанского леса Центрально-Черноземного заповедника.

Цифры в кругах - номера ветлов по матрице B ; линии связи: одинарная - значения коэффициента корреляции $K < 0,30$; двойная - $K = 0,31 + 0,40$; тройная - $K > 0,40$; цифри над линиями - конкретные значения K .

ществ в группы по коэффициентам сопряженности лежит метод линейной корреляции или максимального корреляционного пути, предложенный К. Выханду для быстрого анализа матриц. При этом корреляционные меры преобразуются в меры расстояния через формулу $(1 - r)$, где r - коэффициент корреляции, изменяющийся от $+1,0$ до $-1,0$. Это позволяет измерять расстояния между видами в величинах от 0 до 2 единиц в случае полной положительной или полной отрицательной связи. Таким образом, корреляционные меры становятся сопоставимыми с мерами охотства-различия и могут быть далее использованы для построения дендрита (или линейной упорядоченности большого числа коэффициентов) по максимальным связям, а также для составления пространственных графов (диаграмм). Последние показывают в определенном

масштабе на плоскости связи видов или же сообществ в пространстве (см. ниже рис.5).

Графы дают наглядное представление о плеядах видов или сообществ и степени их удаленности или близости. Учитывая, что размещение точек, отражающих каждый вид или сообщество на площади рисунка, изменяется не однозначно, а пропорционально квадрату расстояния, то рациональнее использовать для создания графов меру расстояния $(1 - K_B)^2$, которая аналогична мере расстояния Выханду $(1 - r)$, применяемой для обычных коэффициентов корреляции (см. табл.1. Приложения I). Показания этой величины будут изменяться от 0 до 4. Используя тот или иной масштаб, можно наносить эти графы на плоскость. Например, в масштабе 1:10 величина приведенной выше меры расстояния для $K_B = 0,5$ будет равна 2,5. При вычерчивании графа эти величины расстояний желательно выразить в сантиметрах.

Прежде чем вычерчивать граф, необходимо отобрать наиболее значимые связи (расстояния) и наметить центры групп видов или сообществ через составление цепной линии с учетом расстояний между признаками. В качестве иллюстрации этой процедуры используем способ линейного ранжирования коэффициентов сопряженности наиболее информативных видов поля Казачьего леса ЦЧЗ, приведенный на рис.4.

Лучше всего начать ранжировку коэффициентов с максимальных величин. В нашем случае таким значением будет $K_B = 0,60$ между *Melampyrum nemorosum* (11)⁹ и *Aegorhiza podagraria* (13). Следующим к *A. podagraria* присоединяем *Clematis recta* (12), так как коэффициент сопряженности между ними $K_B = 0,48$. Следующая самая высокая положительная связь, а именно $K_B = 0,47$, для *C. recta* и *Geum urbanum* (15).

Так последовательно присоединяя друг и другу, в цепочку, все виды этой матрицы, руководствуясь максимальными значениями коэффициента связи (или минимальными расстояниями в случае коэффициентов сходства), можно образовать "максимальный корреляционный путь". При этом виды с высокими связями сгруппируются поблизости друг от друга, а группы будут перемежаться более

⁹ Цифры в скобках - номер вида по матрице 6.

низкими корреляционными связями, указывая на возможные границы между группами полсжительно связанных видов.

Например, 15 видов полян Казачьего леса образуют цепь максимальных связей, показанную на рис.4. На рисунке видно, что наименьшая величина максимальной связи наблюдается между *Veratrum nigrum* (10) и *Urtica dioica* (14), а *Aegopodium podagraria* (13) и *Melampyrum nemorosum* (11) - с одной стороны, и *Galium verum* (1) и *Stachys recta* (2) - с другой, являются центрами соответствующих пляд лугово-лесных и лугово-степных комплексов. Намечается и небольшая пляда из опушечно-посланных видов, а именно из *Geranium sanguineum* (8) и *Betonica officinalis* (9) с высоким уровнем связи $K_B = 0,42$. Намеченные таким образом пляды видов и их центры служат основанием для составления графа распределения всех видов с отражением в масштабе расстояний $(1-K_B)^2$ всех значимых связей в пределах каждой пляды.

При большом количестве коэффициентов целесообразно составить цепочку видов, связанных наибольшими отрицательными связями, что позволит максимальные расстояния между видами пляд и особенно между их центральными видами представить, используя выражение $(1-K_B)^2$. В нашем случае максимальные отрицательные коэффициенты имеют следующие пары видов: *Galium verum* (1)-*Urtica dioica* (14), *Galium verum* (1)-*Aegopodium podagraria* (13), *Stachys recta* (2)-*Urtica dioica* (14).

Если выписать все пары видов, имеющие отрицательные коэффициенты по значению выше $K_B = -0,25$, то представится ясная картина распределения центров пляд и видов, находящихся в промежутках между ними. Максимальная величина отрицательного коэффициента $K_B = -0,60$ соответствует в масштабе расстояний, выраженных через $(1-K_B)^2$, примерно 25 см, в то время как расстояние между самыми близкими видами - *A. podagraria* и *M. nemorosum* в этом масштабе равно 1,6 см, что ясно указывает на их большую экологическую близость.

Если учесть, что на современных ЭМ обычно рассчитывают коэффициенты сопряженности не более, чем для 30-40 (редко до 80) видов, то очевидно, что составление цепной связи для 30 видов вручную не составляет большого труда. В то же время этот

способ весьма нагляден, так как создает картину взаимосвязи видов внутри плеяд и расположения самих плеяд относительно друг друга. В итоге составляется граф распределения видов по плеядам на основе величины максимального корреляционного пути $(1 - K_B)^2$, наглядно иллюстрирующий все важнейшие связи (рис.5). К сожалению, однако, на плоскости невозможно строго выдержать длину всех линий связи в масштабе. Поэтому слабые и второстепенные связи принято изображать с искажением расстояний. Более близкую к истине наглядную картину могла бы дать пространственная трехмерная объемная модель, построенная наподобие объемных моделей кристаллов. В ней узлы графа могли бы быть представлены, например, шариками (видами), а значимые связи в виде переплетения стальных проволок разной длины; последние показывали бы величину связей между шариками-узлами.

Таким образом составленная (объемная или плоскостная) модель может стать объектом дальнейшего исследования. Она позволяет оценивать как расстояния между узлами плеяд видов, так и степень сконденсированности самих плеяд через количественные показатели. Подобного рода задача может быть решена путем статистического выделения центров групп видов, а также расстояний между ними с помощью евклидовых расстояний, что было предложено В.И.Василевичем (1969).

Однако, имея в виду невысокую точность вычисления самих коэффициентов сопряженности и достаточно большое число мало-значимых связей между видами любых сообществ, при этом нельзя использовать точные приемы анализа расстояний. В таком случае целесообразно пользоваться критериями, предложенными М.Виртом с соавторами (Wirth e.a., 1966). Эти критерии позволяют оценивать степень связности видов внутри плеяды через величину, обозначаемую как $I.C.$ (internal continuity) и меру внешней прерывистости группы (или меру пустого пространства вокруг группы видов), обозначаемую как M (moat).

Индекс внутренней связности группы (конденсированности видов) определяется по следующей формуле:

$$I.C. = (G - N) : (P - N),$$

где G - общее количество связей в группе не ниже принятого исследователем уровня; N - необходимое количество таких вели-

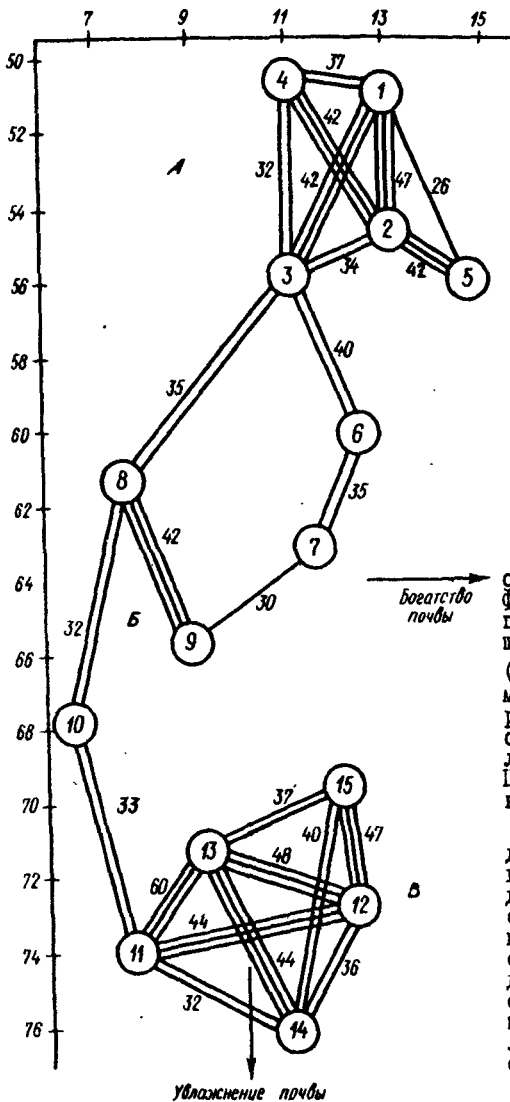


Рис.5. Граф осей координат факторам сред построенный в масштабе расстояний $(I - K)^2$ по данным матрицы B и корреляционные плеяды основных видов для Центрально-Чернозёмного заповедника

Абсцисса - градиент ступеней богатства почвы, ордината - градиент ступеней влажности почвы по Л.Г.Рамескому; плеяды видов: *A* - лугов степных, *B* - опшечных, *B* - лугов лесных; остальные обозначения, как рис.4.

чин, чтобы группа могла существовать как целое ($N = n - 1$, где n - число членов, у нас - видов в группе); P - максимально возможное число таких связей, которое определяется как $P = n(n - 1) : 2$.

Мера внешней прерывистости группы определяется из уравнения $M = C - A$, где C - наивысшая величина связи (сходства) или минимальное расстояние, которым все члены группы связываются воедино непосредственно или через других членов группы; A - наивысшая величина связи (сходства) для пары видов, из которых один относится к этой группе, а другой - нет.

Так, в случае с видами полян Казацкого леса ЦЧЗ, которые образуют три пляды (лугово-степную, опушечно-полянную и лугово-лесную) можно видеть (см. рис.5), что максимальной связностью обладают виды лугово-лесной пляды.

Если принять за нижний предел связи $A_B = 0,32$, которым отчленяются лугово-лесные виды и виды лугово-степные от опушечно-полянских, то общее число связей соответствующих коэффициенту выше этого значения внутри лугово-лесных видов будет $G = 10$. Так как необходимое число связей $N = n - 1$, т.е. $N = 6 - 1 = 5$, то максимально возможное число связей из 10 элементов составит $P = n(n - 1) : 2$, т.е. $6 \cdot 5 : 2 = 15$. Отсюда $I.C. = (10 - 5) : (15 - 5) = 0,50$, так как $I.C. = (G - N) : (P - N)$. Для лугово-степных видов ($n = 7$) соответственно $I.C. = (10 - 6) : (21 - 6) = 0,27$. Полученное значение $I.C.$ показывает более низкую степень экологической близости видов луговых степей и остепненных лугов, заходящих на большие лесные поляны Казацкого леса, чем лугово-лесных мезофильных видов, свойственных небольшому лесному полянам и прогалинам. Опушечно-полянские виды ($n = 2$), занимая буферную, так называемую экотонную, зону между лесом, редколесьем и открытыми полянами, имеют наиболее низкую конденсированность: $I.C. = (1 - 1) : (1 - 1) = 0$. Точнее можно сказать, что ее виды не имеют почти никакой связности как элементы группы.

Степень удаленности групп друг от друга, оцениваемая мерой пустого пространства, для групп лугово-степных (1) и лугово-лесных (2) $M_{1,2} = 0,47 - 0,35 = 0,12$ и $M_{2,1} = 0,60 - 0,32 = 0,28$, что показывает на большую связность лугово-степных ($A_B = 0,35$), чем лугово-лесных ($A_B = 0,32$) видов с опушечно-полянскими на дан-

ном участке Центрально-Черноземного заповедника. В связи с определенной степенью сконденсированности плеед различного типа приведем классификацию плеед по П.В.Терентьеву. Первоначально П.В.Терентьев (1959) выделил три структурных типа корреляционных плеед: "сеть", "звезда" и "цепь". В дальнейшем В.М.Шмидт (1984) добавил еще один тип, назвав его "треугольником". Если учитывать не только величину связи, но и степень реализации максимально возможного количества взаимных связей с высокими их величинами внутри плееды, то можно наметить следующие структурные типы корреляционных плеед, встречающихся в реальных геоботанических объектах: "замкнутый многоугольник", или "кристалл" "сеть", "звезда", "треугольник" и "цепь" (рис.6).

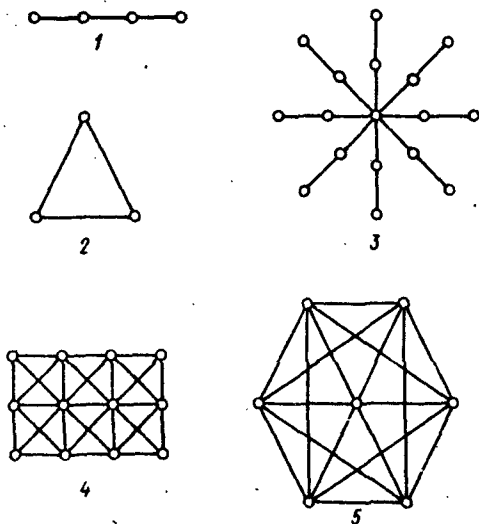


Рис.6. Структурные типы корреляционных плеед.

1 - цепь, 2 - треугольник, 3 - звезда, 4 - сеть (рис.1-4 по: Шмидт, 1984), 5 - кристалл.

оскандированностью ($IC = \max$). Например, для фигуры из шести членов возможны пятнадцать связей. Плееды типа "сеть", хотя и дают компактную группу взаимосвязанных членов, но число связей в этой группе заметно меньше максимально возможного количества, так как не каждый член связан со всеми компонентами плееды. "Звезда" имеет центральный член, с которым связаны прямо или

величинами внутри плееды, то можно наметить следующие структурные типы корреляционных плеед, встречающихся в реальных геоботанических объектах: "замкнутый многоугольник", или "кристалл" "сеть", "звезда", "треугольник" и "цепь" (рис.6).

Плееды типа "кристалл", где многие члены связаны друг с другом (в идеале каждый с каждым членом плееды), представляют собой самую прочную плееду с наибольшим числом возможных связей $P = n(n-1):2 = \max$ и наибольшей конден-

опосредованно (через другие) все члены плеяды. Эта плеяда легко распадается при выпадении средних членов связей-лучей. "Треугольник" можно рассматривать как частный (крайний) случай "многогранника", или "кристалла". При выпадении одного члена "треугольник" переходит в "цепь", где каждый член связан только двумя связями с соседями. Разрыв цепи возможен в любом месте; она распадается либо на более мелкие цепи, либо полностью разрушается. Если для "сети" и "звезды" $\rho_{\max} > \rho > N$, где $N = n - 1$, то в плеядах типа "цепь" $\rho = N$. Так, при шести членах плеяды типа "сеть" или "звезда" и при десяти связях внутри них целостность плеяд еще сохраняется, хотя часть связей остается нереализованной. Цепные плеяды не имеют оценки конденсированности ($I.C. = 0$), так как обладают минимальным количеством связей. Строго говоря, они не являются плеядами; они часто соединяют фрагменты других плеяд - мелкие плеяды в более крупные.

Уже внешний вид графа распределения видов по плеядам позволяет по форме связей внутри плеяды судить о степени конденсированности видов и их экологической близости. Вытянутость поля распределения видов на плоскости или в трехмерном пространстве дает возможность предполагать основные факторы и градиенты их, вызывающие ту или иную композицию графа. В итоге возникает возможность судить об основных градиентах варьирования растительности. Поэтому такой анализ получил название композиционного по Р. Макинтошу (Mc Intosh, 1973). Он применяется для ординации сообществ по флористическим и фитоценотическим признакам, позволяя намечать градиенты на основе изменения признаков растительности - так называемые ценоклины по Р. Уиттекеру (1980), в отличие от эконивов - градиентов, построенных на анализах факторов среды.

Г л а в а III

ОРДИНАЦИОННЫЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА ФИТОЦЕНОЗОВ

§ I. Экологический анализ фитоценозов по Л.Г.Раменскому

Развитие ординации как особого раздела классификации растительности тесно связано с работами советского геоботаника Л.Г.Раменского. На основе анализа большого материала по описанию растительности методом экологических рядов им были разработаны приемы точного учета проективного покрытия растениями почвы, иначе говоря, проективного обилия растений, как важнейшего показателя условий среды их произрастания. В итоге изучения экологических ареалов многих видов растений и диапазонов распространения последних по важнейшим факторам среды (увлажнение и богатство почвы, а также и другие) Раменским была выявлена зависимость проективного покрытия каждого из видов, т.е. проективного их обилия, от степени градации факторов. Эти шкалы нашли применение в геоботанических исследованиях для целей ординации сообществ.

Поведение вида в зависимости от интенсивности воздействия того или иного экологического фактора Раменский описывал с помощью кривых распределения обилия вида, что представляет собой с точки зрения статистики анализ элементарных линий регрессии. Учитывая большой диапазон условий, в которых могут произрастать растения того или иного вида (за исключением, конечно, сильно стенобионтных видов), Раменский предпринял разделение всего диапазона каждого фактора в пределах встречаемости вида на так называемые тертили — три качественные ступени поведения вида.

Особенностью метода проективного учета, созданного этим автором, является чрезвычайно дробная шкала проективного обилия. Низшие ее ступени, именуемые как обилие "единичное" и "ма-

лое", соответственно определяются как менее 0,1 и 0,1-0,2% покрытия, а самая высшая ступень - распространение растения "массовое" - начинается уже с 8%. Поэтому в большинстве случаев необходим перевод категорий проективного обилия на другие геоботанические шкалы, также учитывающие проективное покрытие, в частности сопоставление шкалы Раменского со шкалой Друде, особенно широко используемой геоботаниками нашей страны (табл.14).

Таблица 14. Примерный перевод значений обилия на категории проективного обилия (по: Цаценкин, 1967)

Категории проективного обилия по Д.Г.Раменскому (в скобках - проективное покрытие, %)	Примерное соответствие обилию по другим шкалам		
	6-балловой	5-балловой	Друде
Массовое (более 8)	6	5	ссс.
	5	4	сop. ₃
	4	3	сop. ₂
Обильное (2,5-8)	4	2	сop. ₁ sp. ₃
Умеренное (0,3-2,5)	3	1	sp. ₂ sp. ₁
Малое (0,1-0,2)	2	+	sol.
Единичное (менее 0,1) ..	1		un.

Другой важнейшей чертой шкал Раменского является некоторая искусственность при разбиении диапазона факторов на градации. Так, если режим увлажнения у Раменского отражается в 120 единицах шкалы, что, естественно, требует их обобщения при сопоставлении с применяемыми в геоботанике более грубыми градациями (гигрофиты, мезофиты и т.п.), то его же шкалы богатства почвы и ее засоления состоят лишь из 30 ступеней, причем включают не только почвенное плодородие, но и ряд градаций химического засоления. В то же время другие шкалы, например шкалы переменности увлажнения, аллювиальности, настоящей депрессии, имеют соответственно 20, 10 и 10 ступеней.

Методологические предпосылки составления этих шкал и сама методика достаточно полно изложены в ряде работ как самого Раменского, так и его учеников (Раменский и др., 1956; Соболев, 1982, и др.). Наибольший интерес для анализа растительности, предпринимаемого в практических исследованиях, представляют шкалы увлажнения и богатства почвы, составленные И.А.Цаценкиным, О.Н.Чижиковым и Н.А.Антипиным и опубликованные ими совместно с Л.Г.Раменским. Для лугово-степных сообществ Центрально-Черноземного заповедника В.П.Кашкаровой в 1972 г. создана фитоиндикационная шкала освещенности. В настоящее время составлены многофакторные экологические шкалы для большого числа видов растений Сибири и Дальнего Востока (Цаценкин и др., 1978) а также для горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая, Кавказа, Урала и Памира (Цаценкин, 1967, 1968, 1974; Цаценкин и Касач, 1970).

Следует отметить, что лесоводами используются экологические шкалы, разработанные для дубрав Украины Д.В.Воробьевым и П.С.Погребняком (Воробьев, 1953, 1967). Кроме различий по числу ступеней эти шкалы отличаются от шкал Раменского и по методике их составления. Анализируя шкалы Погребняка и Воробьева, сравнивая их со шкалами Раменского, Л.Н.Соболев, например, писал следующее: "Л.Г.Раменский исходит из деления однофакторных экологических рядов на звенья-ступени на основе поведения всех видов растительного покрова с учетом показателей обилия; при этом используется специальный метод разветвления однофакторных рядов до предела возможного деления с отысканием для каждой ступени типичного среднего; П.С.Погребняк и Д.В.Воробьев идут путем выявления типичных растений-индикаторов и дают более краткую и огрубленную систему экотопов применительно к лесным угосьям" (1982, с.68). Сокоставление шкал Л.Г.Раменского и украинских лесоводов нами представлено в табл.15 и 16.

Следует также отметить, что для отдельных регионов как нашей стране, так и за рубежом геоботаниками составлены местные шкалы для индикаторных растений лесных экотопов. Их с успехом используют как для оценки экотопов, так и для ординации сообществ по ведущим факторам (Цыганов, 1976, 1983; Seamon, 1963 и др.). Особо необходимо отметить составленные С.А.Дырен

Таблица 15. Сопоставление экологической оценки минерального богатства почвы экотопов Раменского и эда топсов Погребняка-Воробьева (по: Соболев, 1982)

Шкала Раменского			Шкала Погребняка-Воробьева		
Классы		Ступени	Группы		Соответствие ступеням шкалы Раменского
№	название		индекс	название	
I	Особо бедные (олиготрофные)	1-3	A	Боровые	1-2
II	Бедные (олиготрофные)	4-6	B	Суббровные	3-6
III	Небогатые (мезотрофные)	7-9	C	Сугрудковые	7-9
IV	Довольно богатые (мезотрофные)	10-13	D	Грудовые	10-14
V	Богатые (эутрофные)	14-16			
VI	Слабосолончаковые	17-19			
VII	Среднесолончаковые	20-21			
VIII	Сильнесолончаковые	22-23			
IX	Резкосолончаковые	24-28			
X	Злостосолончаковые	29-30			

Таблица 16. Сопоставление экологической оценки увлажнения экотопов Раменского и эда топсов Погребняка-Воробьева (по: Соболев, 1982)

Шкала Раменского			Шкала Погребняка-Воробьева		
Классы		Ступени	Группы		Соответствие ступеням шкалы Раменского
№	название		индекс	название	
I	Пустынное	1-17			
II	Полупустынное	18-30			
III	Сухостепное	31-39			
IV	Среднестепное	40-46			
V	Лугово-степное	47-52	0	Очень сухие	
VI	Сухолуговое	53-60	1	Сухие	54-56
VII	Свежелуговое	61-63	2	Свежие	57-63
VIII	Влажнолуговое	64-76	3	Влажные	64-72
IX	Сырлуговое	77-88	4	Сырые	73-76
X	Болотисто-луговое	89-93	5	Мокрые	76
XI	Болотное	94-103			
XII	Прибрежноводное	104-109			
XIII	Водоёмное	110-120			

ковым и В.Н.Федорчуком (Федорчук, Дырэнков, 1974; Дырэнков, Федорчук, 1978; "Методические рекомендации," 1979) лесо-типологические таблицы для определения типов леса и экотопов по признакам растительности и среды в Ленинградской, Поковой и Пермской областях. Эти шкалы составлены с учетом современных математических методов и пригодны для автоматического распознавания типов леса. Х.Элленберг разработал детальные шкалы для многих растений Европы (Ellenberg, 1974). Им учтена не только приуроченность каждого из видов к определенному уровню плодородия, увлажнения и кислотности почвы, а также к климатическим особенностям, но и принадлежность его к тем или иным фитоэкологическим единицам школы Браун-Бланке.

Однако для нашей страны остаются пока наиболее разработанными шкалы Раменского, которые очень важны для экологического анализа при ординации сообществ.

Техника работы со шкалами Раменского сводится к отысканию видов в специально составленных им и его сотрудниками таблицах (в них виды расположены по алфавиту). Ступени фактора соответствуют определенной величине проективного обилия растения в конкретном фитоценозе. При этом Раменским предложено два способа анализа видового состава сообщества: "метод засечек" и "метод ограничений".

Метод засечек предполагает выписку всех ступеней фактора для каждого вида и затем выборку из них наиболее критических. Ту ступень, на которую приходится наибольшее число случаев (засечек) и принимают как наиболее отражающую уровень действия фактора в фитоценозе. Однако метод засечек громоздок и поэтому требует много времени.

Метод ограничений предполагает выписку из таблиц Раменского крайних, т.е. ограничительных, значений ступеней фактора для всех анализируемых видов сообщества. Затем для каждого вида перечисляют крайние значения всех ступеней фактора, причем порознь все минимальные и все максимальные. Минимальные значения ранжируют от наибольшей величины к наименьшей, а максимальные значения — в обратном порядке, т.е. от наименьшей к наибольшей. Сравнение обоих столбцов цифр дает возможность достаточно быстро найти ступень фактора, характеризующую экотоп дан-

ного фитоценоза. В качестве примера приведем процедуру определения ступени увлажнения методом ограничения, произведенного Соболевым (1982) для некоторых видов сухой степи Иссык-Кульской котловины (табл.17). После того, как были выписаны для

Таблица 17. Первичная таблица определения ступени увлажнения методом ограничения для сообщества луговой степи (фрагмент) (по: Соболев, 1982)

Вид растения	Проективное обилие, %	Категория обилия	Крайние значения ступеней	
			min	max
<i>Festuca sulcata</i>	2,5	п	22	69
<i>Agropyron pectiniforme</i> ..	9,0	т	31	36
<i>Carex turkestanica</i>	5,0	с	36	64
<i>Koeleria gracilis</i>	0,2	р	25	65
<i>Stipa capillata</i>	10,0	т	24	53
<i>Artemisia tianschanica</i> ..	5,0	с	35	53
<i>Kochia prostrata</i>	0,5	п	9	50

Примечания. 1. Л.Г.Раменский и его соавторы категориям обилия дают буквенные обозначения (п, т, с и т.д.). 2. Кружком обведено наибольшее значение величины фактора в минимальном (min) ряду ранжирования и наименьшее значение в максимальном (max) ряду.

каждого вида границы ступеней и произведено ранжирование рядов наименьших и наибольших значений ступеней, на месте пересечения одинаковых цифр была найдена искомая ступень фактора. Так, цифры в табл.17, как мы видим, расположились следующим образом:

36 35 31 25 24 22 9

(в ряду уменьшения минимальных величин),

36 50 53 53 64 65 69

(в ряду увеличения максимальных значений).

Совпадение 36 и 36 в начале ранжированного ряда и означает ограничивающий уровень изучаемого фактора. В тех случаях, когда после ранжировки ни в одной паре значения не совпадут и даже окажутся далеко отстоящими друг от друга, рекомендуется взять несколько наиболее близких пар значений, вычислить для

них средние, а из последних вывести окончательное среднее значение ступени фактора.

Как показал наш опыт работы со шкалами, можно отыскивать требуемую ступень фактора быстрее, а именно лишь просмотрев первичную таблицу (см. табл. 17) на предмет выявления в левом столбце максимальной величины, а в правом — минимальной (на таблице они обведены кружком). Выше мы уже говорили, что основную информацию о среде несут доминанты, которые, создавая большое проективное покрытие, имеют относительно узкую экологическую амплитуду. Поэтому работу со шкалами можно значительно облегчить путем изъятия из анализа большого количества малопригодных видов. Таким образом, оказывается достаточным выписать ограничительные ступени для 5-7 наиболее обильных видов и среди них найти критические ступени. Однако добавим, что при этом надо помнить об эвритопных доминантных видах, диапазон которых очень велик (например, *Stipa tirsia* Stev., *Festuca valesiaca* Schleich. и некоторые другие).

Используя таким образом полученные данные о видах сообщества в отношении двух важнейших факторов, можно создать схему размещения видов (или сообществ) по этим факторам, и, кроме того, для каждого вида (или сообщества) дать его экологическую формулу по основным факторам среды. Например, путем указанного анализа видов лесных полей Казацкого леса ЦЧЗ на сопряженность и последующей ординации их по максимальному корреляционному пути, нами был получен в масштабе этих связей граф распределения (см. рис. 5). В правильности распределения связей на таком графе можно легко убедиться, если разместить основные виды сообществ по сетке важнейших факторов — увлажнению и богатству почвы, что и было сделано на рис. 5 в предыдущей главе.

Для решения многих классификационных задач также использование экологических шкал Раменского дает возможность обосновать выделяемые типы сообществ конкретными данными о среде их обитания. Это представляет собой один из вариантов ординации сообществ после проведения фитоценотического композиционного анализа с применением кластерной техники.

§ 2. Прямой градиентный анализ

Как уже было сказано, родоначальником ординационных методов является Л.Г.Раменский. Его метод экологических рядов, с помощью которых были получены массовые данные по экологии многих видов, представляет пример прямого градиентного анализа. Позднее американский эколог Р.Уиттекер (1980) разработал свои приемы градиентного анализа растительности горных псаюсов Америки на основе факторов среды. Однако оба эти метода не требовали обязательного использования математического аппарата. В то же время в науке уже разработаны вполне корректные с математических позиций методы градиентного анализа, в частности однофакторный дисперсионный анализ.¹⁰ Конечно, надо признать, что применение двухфакторного и тем более многофакторного анализов для геоботанических объектов очень осложнено. Дело в том, что растительность в целом и каждый из видов растений в частности находятся под влиянием многих, трудно учитываемых факторов. Поэтому применение даже самого простого градиентного анализа сопряжено со сбором большого ботанического материала и многих данных относительно разнообразных факторов среды. Получаемые при этом эмпирические ряды встречаемости вида по классам градиентов имеют сложную, многовершинную форму.

Для осуществления прямого градиентного анализа Б.М.Миркин и Г.С.Розенберг (1979) предлагают производить предварительное выравнивание первичных рядов частных средних для каждой градации фактора с помощью обычных приемов статистики (скользящей средней, четырьмя разностями и др.). Линию регрессии, полученную после выравнивания, принято рассматривать как некое приближенное выражение, отражающее влияние изучаемого фактора на растительность. Силу влияния фактора определяют с помощью корреляционного отношения по следующей формуле:

$$\eta_x^2 = k\bar{c}_x / \sigma_y,$$

где σ_y — общая дисперсия всего анализируемого комплекса и $k\bar{c}_x$ — дисперсия, связанная с влиянием изучаемого фактора после выравнивания ряда частных средних, причем k — коэффициент (в данном случае он численно равен количеству частных средних

¹⁰ Плехинский Н.А. Биометрия. М., 1970.

в выравниваемом первичном ряду) и \bar{C}_x — организованная дисперсия теоретического комплекса после выравнивания частных средних.

Далее определяют так называемую средневзвешенную напряженность фактора для каждого вида по формуле:

$$\bar{X}_j = \sum_{i=1}^k X_i \frac{m_{ij}}{n_i} : \sum_{i=1}^k \frac{m_{ij}}{n_i},$$

где X_i — средина i -го класса градиента (при числе классов равном k), n_i — количество списаний, выполненных в этом классе, m_{ij} — количество встреч вида j в классе i .

Б.М.Миркин и С.Г.Розенберг (1978) считают, что средневзвешенная напряженность исследуемого фактора лучше отражает экологию вида, чем обычная, средняя. Приводимая этими авторами блок-схема программы, а также и сама программа (Розенберг 1976) прямого градиентного анализа дают возможность произвести необходимые расчеты на ЭЕМ "НАИРИ-К" и БЭСМ-4.

Прямой градиентный анализ нашел широкое применение при индикационных исследованиях с целью выяснения экологических ситуаций видов. Такого рода анализ не в меньшей степени необходим и для изучения экологических диапазонов фитоценозов, точнее таксономических единиц растительности. Прямой градиентный анализ таксонов растительности какого-либо региона позволяет достаточно обоснованно производить интерполяцию при обследовании больших территорий методом профилей и организовывать сети ходов, а также делать экстраполяцию, составляя геоботанические карты при наличии лишь топографической или геоморфологической карт. Данные такого анализа могут успешно использоваться при изучении сукцессионных процессов в растительности, указывая на направление смен в связи с изменением режима факторов.

В качестве примера прямого градиентного анализа сообщество можно рассмотреть распределение основных групп ассоциаций каменноберезовых лесов (из *Betula ermanii* Cham.) в Кронцком заповеднике на Камчатке. Там по профилям и реперным точкам, расположенным на последних через каждые 100 м, был собран массовый материал — 219 описаний пробных площадей размером 20x20 м. В соответствии с структурой ярусов растительного покрова и проективной

покрытия основных видов и их групп в этом массиве описаний было выделено одиннадцать типов — в данном случае групп ассоциаций. Для каждой пробной площади были собраны также сведения о высоте над уровнем моря, экспозиции и крутизне склонов. Эти данные позволили анализировать факторы горного рельефа, как и растительный покров с помощью статистических приемов.

Таблица 18. Исходные данные для вычисления статистических показателей (\bar{X} , σ , m и CV)

№ пробной площади	Высота над ур. моря (X , м)	Квадрат значения высоты (X^2)	№ пробной площади	Высота над ур. моря (X , м)	Квадрат значения высоты (X^2)
1	192	36864	8	307	94249
2	203	41209	9	680	462400
3	175	30625	10	700	490000
4	135	18225	11	610	372100
5	178	31684	12	450	202500
6	232	53824			
7	25	625	Σ :	3957	1834305

Сначала для описаний каждой из одиннадцати групп ассоциаций было определено среднее значение высоты над уровнем моря в метрах. Для этого были использованы основные статистические параметры, показывающие размер выборки (n) и размах варьирования (σ). Вычисления средней (\bar{X}) и среднего квадратического отклонения (σ), ошибки средней величины (m) и коэффициента варьирования (CV) производят по следующим рабочим формулам:

$$\bar{X} = \sum X_i / n, \quad \sigma = \sqrt{[\sum X_i^2 - (\sum X_i / n)^2] / (n-1)}, \quad m = \sigma / \sqrt{n}, \quad CV = \sigma / \bar{X} \cdot 100.$$

Если в качестве примера произвести расчет для группы ассоциаций вежниковых каменноберезняков, количество пробных площадей для которых $n = 12$ (табл.18), то он будет следующим:

$$\bar{X} = 3957 : 12 = 329,75 \text{ м}; \quad \sigma = \frac{1834305 - 3957^2 : 12}{12-1} = \pm 219,4 \text{ м};$$

$$m = 219 : \sqrt{12} = 219 : 3,46 = \pm 63,4; \quad CV = 219 : 329 \cdot 100 = 66\%.$$

Подобные расчеты сделаны нами и для остальных групп ассо-

Таблица 19. Основные статистические показатели распределения групп ассоциаций (рис. 7, а) и классов (рис. 7, б) каменноберезняков Кроноцкого заповедника в зависимости от высоты над уровнем моря (\bar{X} , м)

Группы ассоциаций каменноберезняков	n	\bar{X} , м	σ , м	m, м	CV, %	$\bar{X} \pm m$ для класса, м
1. К.б. высокотравные ...	47	121	97,6	14,2	81	I 138 \pm 28
2. К.б. луговоразнотравные	30	154	103,9	18,9	67	
3. К.б. тундрово-разнотравные	14	160	54,7	14,6	34	
4. К.б. папоротниковые ..	25	194	167,1	33,4	86	II 206 \pm 68
5. К.б. высокотравно-разнотравные	14	204	139,1	38,5	68	
6. К.б. с кедровым стлаником	9	216	104,2	34,7	48	
7. К.б. злаковые	24	217	141,2	28,8	65	III 323 \pm 80
8. К.б. кустарниковые ...	19	319	218,2	50,0	68	
9. К.б. вейниковые	12	330	219,4	63,4	66	
10. К.б. кустарничково-разнотравные	16	412	123,5	30,9	30	IV 420 \pm 84
11. К.б. с ольховым стлаником	9	433	234,6	78,2	54	

ассоциаций, после чего все одиннадцать групп были ранжированы по возрастанию средней высоты над уровнем моря (табл. 19).

Если полученные данные по всем группам ассоциаций использовать для построения графика, то на последнем можно будет более или менее отчетливо увидеть ряд перегибов кривой (рис. 7, а). Это позволяет среди всех групп ассоциаций различить четыре класса, характеризующиеся разными высотными ступенями: I — каменноберезняки приморских равнин с господством высокотравных и луговоразнотравных березняков и небольшой примесью тундрово-разнотравных березняков по окраинам приморских тунд; Восточного побережья Камчатки — высоты до 150–160 м над ур. моря; II — каменноберезняки низогорного пояса, преимущественно папоротниковые и злаковые, с включением высокотравно-разнотравных березняков и березняков с подлеском из кедрового стлани-

ка - *Pinus pumila* (Pall.) Regel - до 220 м над ур. моря; III - каменноберезняки среднегорного пояса с кустарниками *Sorbus sambucifolia* (Cham et Schlecht.) M. Roem и *Spiraea stevenii* (Schneid) Rydb.; а также свейником *Calamagrostis landsdorffii* (Link) Trin. - до 350 м над ур. моря; IV - каменноберезняки кустарничково-разнотравные и с подлеском из ольховникового стланика - *Dusohekia kamtschatica* (Regel) Pouzar - до 450 м над ур. моря.

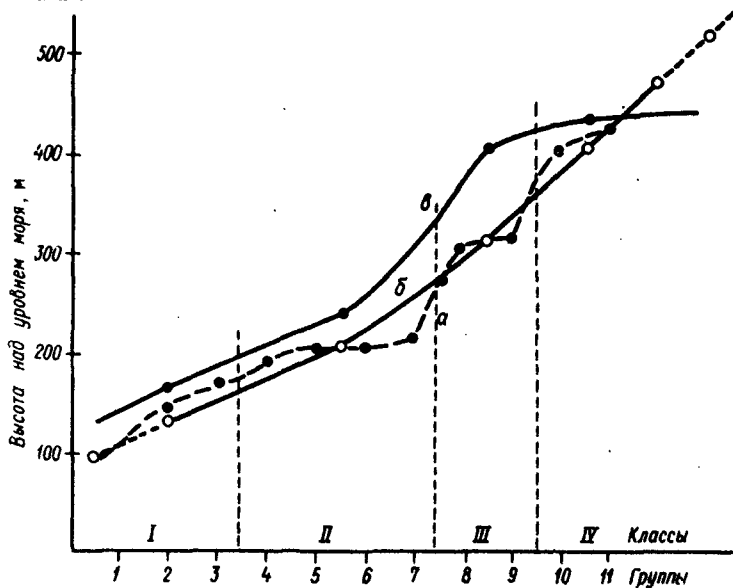


Рис.7. Распределение групп ассоциаций каменноберезняков Кроноцкого заповедника в зависимости от высоты над уровнем моря.

a - средние высоты по каждой группе ассоциаций, *б* - средние высоты по классам ассоциаций, *в* - средневзвешенные данные по классам ассоциаций.

Заметим, что хотя каменноберезняки могут подниматься в исследованном регионе до 700 м над ур. моря, основные их массивы сосредоточены до высоты 300 м. На всех склонах горных хребтов именно здесь они образуют поля каменноберезовых лесов.

Следующий этап обработки геоботанических описаний состоит в вычислении для каждого из выделенных на предыдущем этапе классов средних взвешенных значений высот и их ошибок согласно следующим формулам:

$$\bar{X}_{\text{взв.}} = \frac{\bar{X} \cdot n_1 + \bar{X} \cdot n_2}{n_1 + n_2} \quad \text{и} \quad m_{\text{взв.}} = \sqrt{m_1^2 + m_2^2},$$

где 1 и 2 - порядковые номера величин, исследуемых в пределах класса групп. Так, например, для III класса кустарничковых и ветвиновых березняков вычисления согласно данным табл.19 будут следующими:

$$\bar{X}_{\text{взв.}} = \frac{319 \cdot 19 + 330 \cdot 12}{19 + 12} = 323 \text{ м} \quad \text{и} \quad m_{\text{взв.}} = \sqrt{50^2 + 63^2} = 80,4 \text{ м}$$

т.е. $\bar{X}_{\text{взв.}} \pm m_{\text{взв.}} = 323 \pm 80$ м над ур. моря. Соответственно класс приморских березняков имеет показатели 138 ± 28 , папоротников-злаковых - 206 ± 68 и кустарничково-разнотравных с ольховником - 420 ± 84 м над ур. моря. На графике все эти значения выстраиваются в достаточно оглаженную восходящую линию регрессии (рис.7,б).

Если же осуществлять прямой градиентный анализ для каждой группы ассоциаций, не объединяя их в высотные классы, то необходимо производить выравнивание кривой эмпирического ряда регрессии. Эта операция может быть осуществлена либо графическим либо аналитическим способом (скользящей средней и наименьших квадратов). Простейшим является графический способ, за ним, как менее трудоемкий, следует способ скользящей средней (простой или взвешенной). В нашем случае с распределением одиннадцати групп каменисберезняков по высоте над уровнем моря целесообразнее применить способ взвешенной скользящей средней, чтобы в дальнейшем не потерять крайние значения кривой, т.е. получить для расчетов добавочные значения на концах эмпирического ряда, которые позволяют огладить его изгибы.¹¹ Если взять данные

¹¹ Алгоритм выравнивания кривой способом взвешенной скользящей средней здесь не приводится, так как он изложен в литературе: П л о х и н с к и й Н.А. Биометрия. М., 1970, с.222-226.

средних арифметических высот для групп ассоциаций каменноберезняков, то расчеты добавочных и выравнивающих значений будут выглядеть так, как это показано в табл.20.

Линия, проведенная на графике по вычисленным таким образом точкам, очень близко совпадает с кривой, построенной по взвешенным данным для каждого высотного класса каменноберезняков. Но совсем иной будет форма линии, если ее проводить по точкам, вычисленным по формуле средневзвешенной напряженности фактора по Б.М.Миркину и Г.С.Розенбергу (1978). Так, если применить для каждого класса ассоциаций приведенную в начале этого параграфа формулу для определения средневзвешенной напряженности фактора для каждого вида, то нетрудно заметить, что в этом случае в формуле

$$\bar{\chi}_j = \sum_{i=1}^k \chi_i \frac{m_{ij}}{n_i} / \sum_{i=1}^k \frac{m_{ij}}{n_i}$$

отношение m_{ij}/n_i представляет собой вероятность встречи ассоциаций каждого класса в одной высотной ступени о n_i количеством описаний в ней, т.е. $m_{ij}/n_i = \rho_{m_{ij}}$ а $\bar{\chi}_i$ - средина каждой высотной ступени (600, 450, 350 и т.д.). Тогда для I-IV классов средневзвешенные высоты будут определяться следующим образом:

$$\bar{\chi}_1 = (450 \cdot 0,100 + 350 \cdot 0,142 + 250 \cdot 0,488 + 150 \cdot 0,439 + 50 \cdot 0,612) / (0,100 + 0,142 + 0,488 + 0,439 + 0,612) = 164,55;$$

$$\bar{\chi}_2 = (600 \cdot 0,154 + 450 \cdot 0,300 + 350 \cdot 0,286 + 250 \cdot 0,390 + 150 \cdot 0,386 + 50 \cdot 0,298) / (0,154 + 0,300 + 0,286 + 0,390 + 0,386 + 0,298) = 274,42;$$

$$\bar{\chi}_3 = (600 \cdot 0,538 + 450 \cdot 0,100 + 350 \cdot 0,286 + 250 \cdot 1,22 + 150 \cdot 0,105 + 50 \cdot 0,075) / (0,538 + 0,100 + 0,286 + 0,122 + 0,105 + 0,075) = 422,51;$$

$$\bar{\chi}_4 = (600 \cdot 0,308 + 450 \cdot 0,500 + 350 \cdot 0,286 + 150 \cdot 0,070 + 50 \cdot 0,015) / (0,308 + 0,500 + 0,286 + 0,070 + 0,015) = 442,07.$$

Полученная по этим данным на графике кривая не представляет собой ровной линии регрессии (рис.7,0). В частности, для III класса каменноберезняков (кустарниковых ивейниковых) она будет сильно отличаться от кривой, построенной на основе обычных

Таблица 20. Выравнивание эмпирического ряда распределения группы ассоциаций каменноберезняков Кронштадтского заповедника по высоте над уровнем моря способом взвешенной скользящей средней и получение добавочных значений кривой (χ_{+1} ; χ_{+2} ; χ_{-1} ; χ_{-2})

№ группы ассоциаций (см. табл. 19)	Эмпирические значения средних арифметических высот	Расчет выравненных и добавочных значений
-	$\chi_{+2} = 81,5$ $\chi_{+1} = 101,0$	$\chi_{+2} = (2 \cdot 101 + 121 - 160) : 2 = 81,5$ $\chi_{+1} = (2 \cdot 121 + 154 - 194) : 2 = 101,0$
1	121	$\chi_1 = (81,5 + 2 \cdot 101 + 4 \cdot 121 + 2 \cdot 154 + 160) : 10 = 123,6$
2	154	$\chi_2 = (101 + 2 \cdot 121 + 4 \cdot 154 + 2 \cdot 160 + 194) : 10 = 147,3$
3	160	$\chi_3 = (121 + 2 \cdot 154 + 4 \cdot 160 + 2 \cdot 194 + 204) : 10 = 166,1$
4	194	$\chi_4 = (154 + 2 \cdot 160 + 4 \cdot 194 + 2 \cdot 204 + 216) : 10 = 187,4$
5	204	$\chi_5 = (160 + 2 \cdot 194 + 4 \cdot 204 + 2 \cdot 216 + 217) : 10 = 201,3$
6	216	$\chi_6 = (194 + 2 \cdot 204 + 4 \cdot 216 + 2 \cdot 217 + 319) : 10 = 221,9$
7	217	$\chi_7 = (204 + 2 \cdot 216 + 4 \cdot 217 + 2 \cdot 319 + 330) : 10 = 247,2$
8	319	$\chi_8 = (216 + 2 \cdot 217 + 4 \cdot 319 + 2 \cdot 330 + 412) : 10 = 299,8$
9	330	$\chi_9 = (217 + 2 \cdot 319 + 4 \cdot 330 + 2 \cdot 412 + 433) : 10 = 343,2$
10	412	$\chi_{10} = (319 + 2 \cdot 330 + 4 \cdot 412 + 2 \cdot 433 + 479,5) : 10 = 397,3$
11	433	$\chi_{11} = (330 + 2 \cdot 412 + 4 \cdot 433 + 2 \cdot 479,5 + 531) : 10 = 437,6$
-	$\chi_{-1} = 479,5$	$\chi_{-1} = (2 \cdot 433 + 412 - 319) : 2 = 479,5$
-	$\chi_{-2} = 531,0$	$\chi_{-2} = (2 \cdot 479,5 + 433 - 330) : 2 = 531,0$

средних значений (рис. 7, б). Ее вытянутость в сторону больших высот соответствует действительности. Для III класса березняков характерен довольно резкий скачок значений высот, в сравнении со II классом. Критерий Стьюдента (t) между средними значениями высот этих классов равен 1,12, т.е. немного не достигает критической величины (1,98) для 5%-ного уровня значимости. В то же время между значениями высот остальных осединений классов березняков он заметно ниже. Достаточно достоверны на этом же уровне значимости различия средних высот между I и III классами ($t = 2,22$) и между I и IV классами ($t = 3,18$); в последнем случае оно достигает максимальной величины.

Выше указывалось, что сила влияния фактора при прямом градиентном анализе определяется через корреляционное отношение (η). Но такая оценка возможна лишь при условии, если измеряют связь между количественными признаками, частоту встреч которых располагают по столбцам и строкам корреляционной решетки. Чаще всего градации проективного покрытия почвы тем или иным растением сопоставляют с количественными параметрами ступеней изучаемого фактора. В случае же прямого градиентного анализа типов сообществ необходимо применять непараметрические критерии связи, т.е. показатели сопряженности, основанные на использовании критерия χ^2 Пирсона. Однако этот критерий не имеет верхнего предела и, следовательно, не может быть использован в качестве непосредственного показателя силы связи для прямого градиентного анализа. В этом отношении, как справедливо отмечает В.М.Шмидт (1984), наиболее близкие значения к упомянутым выше традиционным мерам связи — коэффициенту корреляции (r) и корреляционному отношению (η) — дает показатель сопряженности А.А.Чупрова (τ):

$$\tau = \sqrt{\frac{\chi^2}{N \nu}},$$

где ν — число степеней свободы, определяемое произведением числа строк (с вычетом "1") и числом столбцов также с вычетом "1"; этот коэффициент имеет пределы от 0 до 1.

В нашем случае все 219 списаний каменноберезняков Камчатки могут быть распределены по 100-метровым высотным ступеням таким образом, как это показано в табл. 21.

Таблица 21. Распределение основных классов каменноберезняков Кронцкого заповедника по высотным ступеням и вычисление их связи с помощью критерия согласия χ^2

B - ступени высот над ур. моря, м	A - классы каменноберезняков				Σ	$\Sigma \chi^2 B_i$
	I	II	III	IV		
	a_1	a_2	a_3	a_4		
До 100 b_1	41 * (27,8) 6,22	20 (22,0) 0,16	5 (9,5) 2,12	1 (7,6) 5,78	67	14,28
100-200 b_2	25 * (23,7) 0,07	22 * (18,7) 0,57	6 (8,1) 0,53	4 (8,5) 2,39	57	3,56
200-300 b_3	20 * (17,0) 0,51	16 * (13,5) 0,47	5 (5,8) 0,11	0 (4,7) 4,68	41	5,77
300-400 b_4	3 (8,7) 3,75	6 (8,9) 0,94	6 * (3,0) 3,09	6 * (2,4) 5,40	21	13,18
400-500 b_5	2 (8,3) 4,79	6 (8,6) 0,78	2 (2,8) 0,24	10 * (2,3) 26,14	20	31,95
Выше 500 b_6	0 (5,4) 5,40	2 (4,3) 1,21	7 * (1,8) 14,47	4 * (1,5) 4,29	13	25,37
Сумма:	91	72	31	25	219	94,11

Примечание. В верхнем левом углу каждой клетки решетки - число встреч березняков, в скобках - число теоретически ожидаемых встреч, в нижнем левом ряду - величина критерия χ^2 ; звездочкой (*) отмечены случаи, когда число наблюдаемых встреч больше теоретически ожидаемых.

Для определения критерия χ^2 необходимо произвести вычисление для каждой (даже пустой!) клетки многопольной корреляционной решетки теоретических частот, а затем сравнить полученные величины с эмпирическими частотами, записанными в соответствующей клетке решетки по данным наблюдений. На основе тео-

ремы умножения вероятностей можно вычислить теоретические частоты (f'). А именно: вероятность одновременной встречи двух независимых событий ($f'a_i b_k$) равна произведению вероятностей появления каждого из них в отдельности ($f a_i$ и $f b_k$), деленному на объем выборки (N):

$$f'a_i b_k = (f a_i \cdot f b_k) : N.$$

Так, для первой клетки решетки теоретическая вероятность ($f'a_i b_i$) в нашем примере будет равна: $91 \cdot 67 : 219 = 27,24$, что заметно ниже фактически наблюдаемой частоты: $f a_i b_i = 41$. Все подобные случаи и в других клетках решетки в таблице отмечены звездочкой. Для определения критерия χ^2 необходимо произвести вычисление квадратов разницы наблюдаемых и теоретических частот и величине теоретических частот:

$$\chi^2 = (f a_i b_k - f'a_i b_k)^2 : f'a_i b_k.$$

В нижней части каждой клетки решетки (табл.21) приведены значения критерия χ^2 , сумма которых по строкам дает возможность оценить ступени фактора по их влиянию на явление в целом. Самые высокие значения критерия χ^2 характерны для двух последних высотных ступеней, в то время как для промежуточных ступеней (от 100 до 300 м) определена слабая связь. Общая для всех классов сумма значений критерия χ^2 следующая: $\chi^2 = 94,11$, что при числе степеней свободы $\nu = (6-1)(4-1) = 15$ показывает достоверную связь распределения выделенных классов каменноберезняков с рельефом.¹² Даже при 1%-ном уровне значимости полученное нами значение критерия заметно выше его критического значения, а именно $\chi^2 = 94,11$ много больше $\chi^2_{\text{крит.}} = 37,70$. Вычисленный на основании критерия χ^2 коэффициент Чупрова (см. выше) показывает заметную и достоверную связь: $\Gamma = \sqrt{94,11 : 219 \sqrt{15}} = 0,33$.

Сходную картину связей показывает и анализ распределения каменноберезняков по ступеням высоты над уровнем моря с использованием вероятностных показателей и коэффициента коллигации, о котором будет подробно сказано в § 4 данной главы. Име-

¹² См. Д а к и н Г.Ф. Биометрия. М., 1980. 293 с.; П л о х и н с к и й Н.А. Биометрия. М., 1970. 367 с.

но простота и наглядность анализа коллигаций и позволяет в ряде случаев не прибегать к громоздкой вычислительной работе по традиционным программам дисперсионного анализа.

В заключение укажем, что хотя идея анализа связи растительности с факторами среды ведет свое начало от дисперсионного анализа, ее математическая реализация для больших массивов данных возможна только на современных ЭЕМ, т.е. сам подход не может быть отнесен к простейшим. Кроме того, в результате заметного вмешательства в первичные данные при выравнивании линии регрессии может быть получено лишь приближенное представление о степени влияния фактора на явление.

§ 3. Приемы анализа главных компонент

Как уже указывалось выше, на растительность оказывают влияние многие факторы. Преломляясь, они в конечном итоге действуют на основные, называемые прямодействующими, факторы, в частности на такие, как режим увлажнения и минеральное богатство почвы, освещенность, место произрастания, температура воздушной среды. Поэтому, например, в горных районах на небольшом пространстве в пределах одного общего климата по мере изменения высоты над уровнем моря, экспозиции и крутизны склона, а также в связи с выходами различных горных пород возникает большое количество экотопов.

В практической геоботанике часто возникает задача выделить ведущие факторы из большого числа действующих в той или иной местности факторов (т.е. те, чей вклад в варьирование растительности максимален) и определить порядок значимости факторов. Для достижения этой цели необходимо иметь возможность вычленять тот или иной фактор из их совокупности. Заметим, что при применении уже известного нам прямого градиентного анализа трудно избавиться от влияния других факторов, которые могут быть скоррелированы с исследуемым фактором. Поэтому прямой градиентный анализ используют для изучения чаще всего прямодействующих факторов. Выделять из серии факторов главные и оценивать силу их влияния на объект можно, используя приемы анализа главных компонент.

Анализ главных компонент позволяет рассматривать диспер-

сид всего массива данных в новых осях таким образом, что первая компонента будет выражать наибольшую часть дисперсии, а каждая последующая — все меньшую и меньшую части дисперсии. Общая дисперсия при этом представляет собой сумму дисперсий всех компонент, она равна 100%.¹³

В основе анализа главных компонент лежит определение коэффициентов корреляции (обычно используют коэффициент Браве). Основным условием такого анализа является равенство количества анализируемых признаков (или видов растений, или их сообществ) количеству компонент, или факторов. Таким образом, этот метод сразу же отбрасывает все остальные компоненты, т.е. неучтенные факторы. Главная задача метода заключается в определении доли влияния каждой компоненты, т.е. фактора, среди заранее ограниченного набора их. Это есть ранжирование N -мерного пространства при n факторах по величине вклада каждого из них. Процесс факторизации прекращают тогда, когда раскрыта большая часть варьирования изучаемых признаков (60–70%). Математически решение задачи сводится к определению собственных значений и собственных векторов первичной матрицы коэффициентов. Определяется ход решения правилами линейной алгебры, оперирующей матрицами, которые достаточно популярно изложены Г. Самнером (1981), но более полно они освещены в специальной математической литературе.¹⁴ Здесь только укажем, что решение такой задачи возможно лишь при использовании ЭМ.

Геоботанику же важнее иметь ясное представление, что именно дает метод главных компонент для факторного анализа растительности, так как смысл последнего состоит в том, чтобы выразить зависимость N параметров через меньшее число простых факторов. Схематически это можно представить в системе координат, где будет отражена связь двух факторов (рис. 8) при отсутствии корреляции ($r=0$), при неполной корреляции ($r=0,5$) и при полной зависимости X от Y ($r=1,0$). Случай при $r=0,5$ показывает, что могут быть получены две прямые линии регрессии и

¹³ Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. Л., 1977.

¹⁴ Харман Г. Современный факторный анализ. М., 1972.

линии равной вероятности преобразуются в эллипсы. При этом длинная ось каждого из эллипсов лежит между двумя линиями регрессии, а короткая перпендикулярна ей. Именно эти две оси определяют 1-ю и 2-ю главные компоненты. В случае полной связи между переменными X и Y обе прямые регрессии совпадают, таким образом обе определяют главную компоненту. В реальных

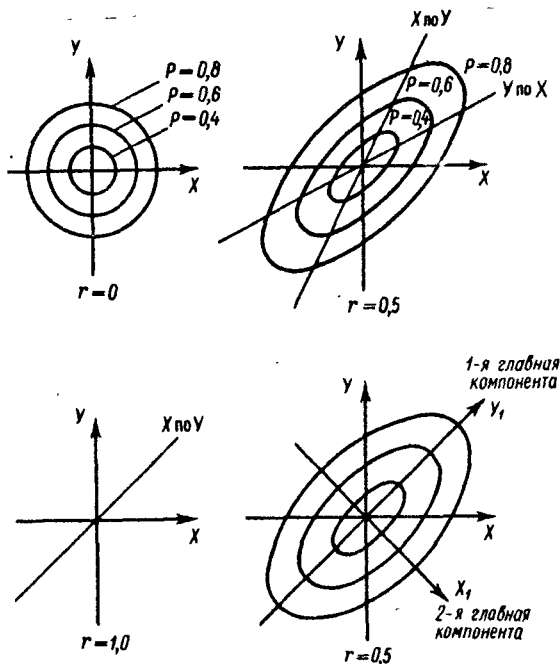


Рис.8. Схема регрессионных прямых, линий равной вероятности и главных компонент при разных значениях коэффициента корреляции (r) и в случае поворота системы координат (из: Самнер, 1981).

ситуациях обычно существует несколько переменных и соответственное им количество осей, что невозможно показать на плоскости. Важно, что для каждой главной компоненты имеются собственный вектор, который определяет ее направление, и собственное значение (обозначаемое обычно λ), которое соответствует величине дисперсии, определяемой этой компонентой.

После определения доли каждой компоненты и ее направления координатную систему поворачивают так, чтобы главные компоненты заняли положение координатных осей. Обратим внимание, что независимо от угла поворота характеристики поля частот остаются инвариантными по отношению друг к другу (рис.9). При математическом решении этих операций оперируют матрицами. Новые оси главных компонент находят, ограничиваясь обычно двумя-тремя компонентами.

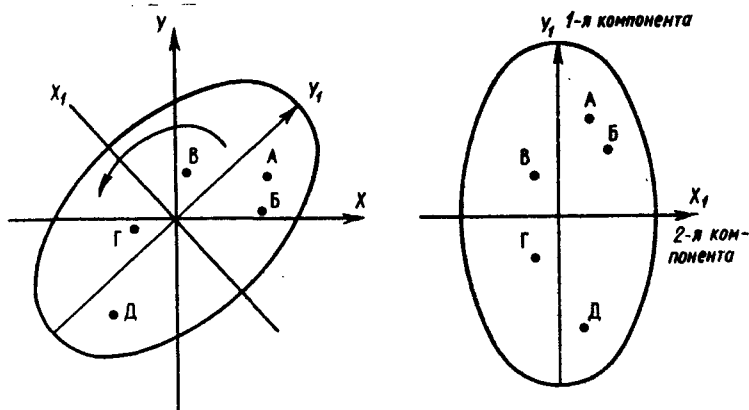


Рис.9. Поворот осей главных компонент и образование новой системы координат (по: Самнер, 1981).

A-D - положение признаков в двух системах координатных осей.

Так как исходные данные, т.е. коэффициенты корреляции, для анализа главных компонент представлены в матричной форме (корреляционная матрица), то можно считать, что количество коэффициентов равно количеству парных сравнений $n(n-1):2$, где n - количество переменных (анализируемых видов или сообществ), в свою очередь, равное числу главных компонент. Доля или вклад в общее варьирование каждой компоненты определяется долей ее собственного значения (λ) по отношению к сумме собственных значений всех переменных.

Сказанное можно иллюстрировать примером взаимной сопряженности видов травяного яруса дубравы "Шипов лес". В табл.22

Таблица 22. Анализ доли влияния видов травяного покрова дубрава Шипов лес на основе матрицы коэффициентов сопряженности

В и д н	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Σ
1. Viola suavis	①										
2. Asperula odorata	30	②									
3. Urtica dioica	29	47	③								
4. Torilis japonica	21	08	29	④							
5. Lysimachia nummularia	16	24	23	29	⑤						
6. Galium aparine	05	08	12	24	01	⑥					
7. Carex contigua	17	02	03	08	09	06	⑦				
8. Astragalus glycyphyllos	13	04	08	01	01	01	10	⑧			
9. Dactylis glomerata	30	30	36	18	07	18	16	07	⑨		
10. Carex rhizina	38	50	55	38	20	07	23	02	55	⑩	
Сумма отрицательных связей:	68	80	97	57	28	32	48	12	155	223	
Сумма положительных связей:	134	120	93	109	92	47	29	34	62	55	
Общая сумма:	202	200	190	166	120	79	77	46	217	278	1576
Порядковый номер по общей сумме связей:	3	4	5	6	7	8	9	10	2	1	
Доля от общей суммы, %:	12,8	12,7	12,1	10,5	7,6	5,1	4,9	2,9	13,8	17,6	100

ниже корреляционной матрицы показано, что, получив суммы положительных и отрицательных коэффициентов, можно определить общую сумму абсолютных величин коэффициентов для каждого анализируемого вида. Эту величину можно считать вкладом этого вида в общее варьирование, т.е. в пределах общей суммы коэффициентов всех видов. Общая сумма абсолютных величин аналогична собственному значению (λ) при анализе главных компонент по правилам матричной алгебры. Таким образом, доля (или процент) величины вклада того или иного вида в общую сумму аналогична главной компоненте для этого вида.

Таблица 23. Вклады разных видов в общее варьирование видовой обстава травяного покрова дубравы Шипов лес

В и д ы	Доля, %	
	варьирования	накопления
1. <i>Carex rhizina</i>	17,6	17,6
2. <i>Dactylis glomerata</i>	13,8	31,4
3. <i>Viola suavis</i>	12,8	44,2
4. <i>Asperula odorata</i>	12,7	56,9
5. <i>Urtica dioica</i>	12,1	69,0
6. <i>Torilis japonica</i>	10,5	79,5
7. <i>Lysimachia nummularia</i>	7,6	87,1
8. <i>Galium aparine</i>	5,1	92,2
9. <i>Carex contigua</i>	4,9	97,1
10. <i>Astragalus glycyphyllos</i>	2,9	100
Σ :	100	100

Если расположить все виды в порядке убывания их доли в общей сумме коэффициентов, то мы получим упорядоченный ряд, характеризующий вклад каждого вида в общее варьирование (табл.23). В этом отношении на первое место выходит *Carex rhizina*, а затем идут *Dactylis glomerata* и *Viola suavis* - эти три вида дают около 44% варьирования. Следующие три вида - *Asperula odorata*, *Urtica dioica* и *Torilis japonica* доводят вклад первых в ряду шести видов до 80%. Очевидно, что остальные четыре вида вносят каждый (да, и все вместе) лишь небольшую лепту, и поэтому при необходимости редукции матрицы их можно отбросить. Особенно это касается *Astragalus glycyphyllos* и *Carex contigua*, напомним, что последний занимает промежуточное положение

между двумя основными плеядами видов — неморальной и бетулярной.

Решение вопроса о собственном векторе каждой из переменных можно представить графическим способом, найдя среди видов, вносящих заметный вклад в общее варьирование, наиболее удаленные друг от друга. О степени удаленности видов можно судить по величине сумм отрицательных связей и особенно по максимальной величине отрицательного коэффициента сопряженности. В нашем случае она наибольшая ($r = -0,55$) между *Carex rhizina* и *Urtica dioica*. Расстояние между этими видами, выраженное через максимальный корреляционный путь, т.е. как $(1-r)^2$, покажет предельный размер графа, а линия, соединяющая эти два вида, может рассматриваться как первая ось варьирования (вектор X). Вторая, перпендикулярная ей ось (т.е. вектор Y) может быть найдена по эллипсу корреляционного поля плеяд, отраженных на графе.

Достоинством приведенного выше анализа матриц коэффициентов сопряженности, или мер сходства, является возможность производить редукцию числа этих коэффициентов. (Обычно в таких матрицах с 30–40 признаками бывает много малоинформативных, которые мешают дальнейшему анализу этих матриц.) Выявление этим простым способом наиболее информативных признаков и отбрасывание слабых индикаторов в таких матрицах помогает выделять самые сильные связи для целей их классификации и ординации. Метод редукции матриц можно рассматривать как способ понижения размерности пространства описания при анализе числовых таблиц. В этом можно видеть его аналогию с методом главных компонент.

Описанная процедура только внешне напоминает сложные вычисления, к которым прибегает при анализе главных компонент на ЭВМ. Тем не менее она может успешно применяться с целью наглядно выразить связь большого количества параметров через меньшее число простых факторов. Наряду с этим заметим, что хотя метод главных компонент и является математически корректным, получаемые им оси варьирования, будучи абстрактными, трудно поддаются интерпретации в отношении реальных экологических факторов. В этом смысле данные прямого градиентного анализа экологически более понятны исследователю.

§ 4. Информационный анализ в экологических и фитоценологических исследованиях

Экология и фитоценология чаще всего изучают большие совокупности явлений (видов, сообществ) в их связи с очень многочисленным набором факторов абиотической и биотической среды. Особые задачи возникают при географическом анализе распределения объектов геоботаники с целью познания их структуры и динамики.

Имеющиеся руководства по биологической статистике и биометрии построены с учетом анализа биологического (генетического, антропометрического или сельскохозяйственного) материала. Большое внимание уделяется применению традиционных статистических показателей (коэффициентов корреляции, критерия χ^2 и т.п.) и в руководствах по применению количественных методов в географии и геологии (Самнер, 1981).

При выявлении пространственных, в том числе и экологических, закономерностей чаще всего основываются на допущении тесной и достаточно прямолинейной зависимости того или иного признака (явления) от какого-либо фактора в целом, без расчленения влияния последнего на количественные или качественные ступени. Получаемые при этом коэффициенты связи бывают слишком обобщенными, они скрывают в себе иногда сложные отношения различных состояний, или классов, явления с рядом градаций, или ступеней, факторов.

Обычно при изучении зависимости явления (совокупности признаков его) от большого числа факторов широко применяют корреляционный и дисперсионный методы анализа, описанные в общих руководствах по статистике и биометрии. Однако в силу некоторых ограничений (необходимость использования линейной зависимости, метричности и рандомизации) область применения этих методов представляется ограниченной. В частности, большие трудности встречаются тогда, когда состояния изучаемого явления не могут быть выражены строго количественными характеристиками и поэтому не могут быть выстроены в последовательный ряд по увеличению или уменьшению каких-либо качеств явления или фактора. Поэтому возникает потребность в таких методах, которые позволяли бы анализировать не только связи явления и какого-либо

фактора, не и вскрывать наиболее значимые и веские ступени этого фактора и степень их влияния на определенные классы явления, а не только на явление в целом.

В этом отношении может быть перспективным анализ связей с помощью информационных мер, которые представляют собой вариант многомерного анализа. При этом величины вероятностей, с которыми обычно имеют дело традиционная статистика и биометрия, преобразуются в меры информации как особого свойства взаимосвязанных объектов. Этот метод назван Г.Кастлером (1960) методом анализа неопределенности, или информационным анализом. Математические основы этого метода были хорошо освещены С.Кульбаком. У.Р.Эшби следующими словами характеризует этот метод: "метод анализа "неопределенности" дает нам способ последовать "зависимость" не только совершенно строго, но и в самом общем виде. Большая общность этого метода и возможность применения к сложному поведению связана с тем, что он приложим к любому, произвольно определенному множеству состояний. Его применение не требует ни линейности, ни непрерывности, ни метричности, ни даже упорядоченности".¹⁵

В отечественную географическую литературу информационный метод был внедрен Ю.Г.Пузаченко, успешно применившим его для изучения зависимости природно-очаговых заболеваний клещевым энцефалитом от большого набора физико-географических факторов (Пузаченко, Мохкин, 1969). Пузаченко с соавтором считают, что возможности этого метода гораздо шире и что его вполне можно применять также в других географических науках, в том числе и при изучении организации географических систем в целом. Дальнейшие публикации Ю.Г.Пузаченко и его соавторов, а также данные других авторов по использованию информационного анализа в почвоведении, геоботанике, географии доказали перспективность этого метода. В дальнейшем некоторыми исследователями метод уточнялся, в результате чего отдельные формулы и способы вычислений претерпели изменение, хотя сущность метода осталась прежней (Семкин, Усольцева, 1982).

¹⁵ Кульбак С. Теория информации и статистики. М., 1977; Эшби У.Р. Принципы самоорганизации // Принципы самоорганизации. М., 1966. С.314-343.

В последнее десятилетие интерес экологов и геоботаников к информационным мерам заметно вырос, так что сейчас мы располагаем целым рядом программ для ЭЕМ, которые позволяют на диалоговом языке БЭЙСИК производить вычисления различных информационных индексов — метрики Райского, коэффициента исчерпности, т.е. связи, и т.п. (Orlóci, 1978; Wildi, Orlóci, 1983).

Основой для вычисления зависимостей явления и факторов согласно классической бисметрии, является представление с вероятности события. При этом под вероятностью понимают величину, измеряемую наблюдаемыми частотами случайного события a_i , которая обозначается $\rho(a_i)$:

$$\rho(a_i) = n_{a_i} / N,$$

где n_{a_i} — количество встреч a в i -том классе, а N — общее число встреч во всей совокупности.

Это же оперирование с вероятностными величинами имеет место в классическом анализе на сопряженность с помощью критерия χ^2 , когда необходимо сопоставление теоретически ожидаемой и фактической величин для оценки тесноты связи явления с фактором.

Однако если в обычных статистических анализах оперируют чаще всего непосредственными величинами вероятностей, то в информационном анализе все величины вероятностей переводят в единицы информации через формулу К.Шеннона.¹⁶ Причем информация о событии a рассматривается как отрицательная энтропия (негэнтропия) и выражается через энергетические индексы со знаком "минус":

$$H(a) = -\rho(a) \log_2 \rho(a).$$

Поэтому в дальнейшем оперируют уже с понятием "неопределенность", которое также отражает меру зависимости изучаемых явлений и факторов в двоичной системе единиц информации — битах.

Для оценки информации в практических расчетах часто используют натуральные логарифмы (Кульбак, 1977;¹⁷ Orlóci, 1978),

¹⁶ Ш е н н о н К.Э. Работы по теории информации и кибернетике. М., 1963.

¹⁷ См. прим. 15-е.

получая в конечном счете одинаковые по величине коэффициенты связи, как и при использовании логарифмов с основанием "2". Информация о какой-нибудь группе событий, обозначаемая $H(A)$ каждое из которых имеет определенную вероятность $-p(a_i)$, будет выражаться суммой неопределенностей всех событий:

$$H(A) = -\sum p(a_i) \log_2 p(a_i).$$

Здесь A - вся группа событий, рассматриваемая как явление в целом, a_i - определенный класс или состояние изучаемого явления. Максимального значения неопределенность явления достигает в тех случаях, когда все состояния равновероятны:

$$p(a_1) = p(a_2) = \dots = p(a_z) = \frac{1}{z} \quad \text{и} \quad H(A) = -\sum \frac{1}{z} \log_2 \frac{1}{z} = \log_2 z.$$

Соответственно, чем больше вероятности состояний отличаются от значения $\frac{1}{z}$, тем меньше величина $H(A)$, тем больше выступает зависимость изучаемых явлений от анализируемых факторов.

В тех случаях, когда одно состояние явления полностью (жестко) связано только с одной градацией фактора ($z = 1$), наблюдается отсутствие неопределенности, так как вся информация о данном явлении будет связана только с данным фактором и неопределенность будет однозначна и равна нулю. Так как природные системы как явления обычно находятся под влиянием большого числа факторов и, самое главное, неоднозначно (стохастически) реагируют различными своими частями на различные градации факторов, то возникает множество состояний неопределенности, или множество состояний, различных по тесноте связей, описать которые бывает необходимо для познания закономерностей и структуры, экологии и географии.

Прежде чем перейти к анализу связей явлений с факторами через информационные индексы, предлагаемые Ю.Г. Пузаченко (1976) следует остановиться на особом виде анализа вероятностей. Он на наш взгляд, должен предшествовать основному информационному анализу связи явления с факторами в целом. Этот анализ применялся задолго до возникновения собственно информационного анализа и носит название анализа коллигаций, или соответ-

вий.¹⁸ Он дает возможность определить меру связи каждого состояния явления с каждой градацией какого-либо фактора (а не в целом оценивать связь данного явления с изучаемым фактором) через критерий χ^2 или информационный коэффициент связи, с которым речь впереди. Такой раздельный, ступенчатый, анализ особенно важен для экологии и географии.

В основе ступенчатого анализа лежат понятия априорной, т.е. общей вероятности $P(a_i)$ и апостериорной, т.е. частной или условной вероятности, обозначаемой как $P(a_i/b_j)$.

Априорная вероятность распределения отражает поведение какого-либо класса явления (a_i) в общем ряду размещения всех классов явления $A(a_1 \dots a_n)$ без учета размещения этих классов по ступеням какого-либо фактора B . Именно поэтому она еще называется общей или безусловной вероятностью.

Апостериорная вероятность является частной, так как отражает поведение только определенных классов явления $A(a_1 \dots a_n)$ при определенных состояниях фактора $B(b_1 \dots b_m)$. Поэтому она называется еще условной вероятностью, так как при этом выявляется совместная встречаемость события a_i при конкретной ступени фактора b_j . Именно поэтому принято писать ее как $P(a_i/b_j)$. В общем виде $P(A/B)$ будет отражать условную вероятность события A при реализации события B . Соотношение апостериорной и априорной вероятностей может служить точным математическим определением понятия независимости событий A и B . Это отношение получило название коэффициента коллигации или коэффициента наибольшего правдоподобия (C):

$$C = P(a_i/b_j) : P(a_i).$$

Когда отношение частных и общей вероятностей близко к единице, то можно сделать вывод об отсутствии зависимости изучаемого явления от рассматриваемого фактора. И действительно, дальнейший информационный анализ таких данных показывает почти полную неопределенность системы и отсутствие значимых зависимостей. В тех случаях, когда в составленной таблице будут

¹⁸ Г е н е с В.С. Некоторые простые методы кибернетической обработки данных диагностических и физиологических исследований. М., 1967.

заметны критические ступени фактора (при $\sigma > 1$), причем разн в каждом классе явления, можно предполагать наличие заметн зависимости явления от анализируемых факторов. Чем более узк диапазон будет занимать каждое состояние явления (а разные сстояния явления будут соответствовать разным, но всегда толь лишь определенным ступеням фактора), тем, очевидно, теснее целом связь и тем рациональнее проведение в дальнейшем инфо мационного анализа.

Таблица 24. Зависимость распределения растительности Кроноцкого заповедника на Камчатке от высоты над уровнем мор

Ступени высоты над уровнем моря, м	Каменно-березняки	Ольховни-ковые стла-ники	Кедровые отланики	Тундры	Σ	$\rho(a_i)$
До 300	80 0,645 2,7*	25 0,201	6 0,048	13 0,105	124	0,2
301-600	40 0,334 1,4*	57 0,475 2,1*	11 0,091	12 0,100	120	0,2
601-900	10 0,054	31 0,166	40 0,214 1,4*	106 0,566 1,5*	187	0,3
Выше 900	-	8 0,075	23 0,217 1,5*	75 0,708 1,8*	106	0,2
Σ :	130	121	80	206	537	
$\rho(a_i)$:	0,242	0,225	0,149	0,384		

Примечания. 1. Целые числа слева - количество пробных площадей, встреченных в каждом типе сообщества на каждой ступени высоты; дробные числа - частные вероятности этих встреч от суммы пробных площадей в пределах каждой высоты ступени. 2. Звездочкой отмечены значения коэффициента коллигации (C) выше 1, т.е. выделяющие наиболее значимые ступени фактора для данных типов сообществ.

Как на деле применяют коэффициент коллигации можно показать на примере изучения распределения основных растительных формаций и типов растительности Восточного побережья Камчатки (табл.24). Напомним, что описания пробных площадей и в этом случае делались через каждые 100 м по профилям, пересекающим

основные формы горного рельефа Кроноцкого заповедника в направлении от океанического побережья до вершин Восточного хребта. В самой нижней отроке приводимой здесь табл.24 указаны априорные вероятности, а именно $P(a_i)$: 0,242; 0,225; 0,149 и 0,384, которые отражают распределение классов явления (в нашем случае типов и формаций растительности) во всей изучаемой совокупности описаний пробных площадей без учета особенностей их размещения по ступеням фактора (высоты над уровнем моря). В клетках таблицы приведены апостериорные вероятности, характеризующие частоту встречи каждого класса явления на конкретной ступени фактора. В нашем случае, это вероятности чисел $P(a_i/b_k)$: 80 от 124 = 0,645; 25 от 124 = 0,201 и т.д.

При сравнении частных вероятностей с общими видно, что частные вероятности некоторых высотных ступеней в пределах различных классов явления — типов и формаций растительности Камчатки — значительно больше общей вероятности встреч каждого класса явления во всей совокупности охарактеризованных описаний растительности. Например, апостериорная вероятность встреч камениоберезняков в ступени 0-300 м равна 0,645, что в 2,7 раза больше априорной вероятности встреч березняков, равной 0,242, в общей совокупности из 537 описаний. Также выше в несколько раз частные вероятности нахождения ольховниковых стлаников на высотах 301-600 м, кедровых отлаников на высотах 601-900 м и горных тундр выше 900 м над уровнем моря по сравнению с их общими вероятностями. Это указывает на явную приуроченность этих классов явления к определенным ступеням, и хотя они могут быть встречены и на других высотах, там нахождение их менее вероятно.

Нужно подчеркнуть, что данные анализа коллигаций дают много для понимания поведения разных состояний явления по отношению к разным градациям каждого фактора. Это открывает возможность, в частности, составлять экологические формулы для различных фитоценологических таксонов — ассоциаций, формаций или типов растительности. Так, в нашем случае мы можем сказать, например, что для березняков наиболее вероятностными ($C=2,7$ для первой и $C=1,4$ для второй ступеней) будут высоты 0-600 м над уровнем моря, для ольховникового стланика — 300-600 м, для

кедрового стланика и тундр - 600-900 м и выше. Тундровые сообщества могут встречаться в условиях восточной части Камчатки даже на побережье Тихого океана.

Приуроченность каждой формации и типа растительности к основным факторам рельефа в нашем примере (см. табл. 24) может быть изображена в виде так называемой формулы: каменноберезняки - 0-300 м над уровнем моря, СВ и КЗ, 16-25°, ольховниковые стланики - 300-600 м, КВ, 25-35°, кедровые стланики - 750-1050 м, В и Ю, 16-25°, тундры - выше 900 м, С и СЗ, 0-10°, т.е. в районе нашего исследования, например, ольховниковые стланики стлают предпочтение склонам юго-восточной экспозиции, причем крутизной 25-35°, в то время как тундры тяготеют к ровным или слабо покатым (сколо 10°) склонам северной и северо-западной экспозиций. Экологический смысл этих формул ясен, если иметь в виду четкие различия климатических условий на восточном побережье Камчатки теплых и влажных океанических восточных и юго-восточных склонов и холодных и сухих (в ветровой тени) северо-западных и западных континентальных склонов.

Коэффициент коллигации может найти широкое использование при анализе связей растительности с экологическими факторами. Он дает возможность судить о многих важных экологических связях. Его распределение представляет собой исходный этап дальнейшего анализа с использованием информационных мер связи через вычисление коэффициента сопряженности. При этом сначала необходимо произвести вычисление величины информации $T(A, B)$ передаваемой от изучаемого фактора B к явлению A . Она определяется через всю ту информацию, которая содержится во всех классах явления, т.е. $H(A)$, во всех градациях фактора, т.е. $H(B)$, а также через их совместную неопределенность, т.е. $H(A, B)$, представляя собой сумму информации всех наблюдаемых сочетаний классов явления и градаций факторов. Таким образом, передаваемая информация может быть выражена как

$$T(A, B) = H(A) + H(B) - H(A, B).$$

Отношение информации, передаваемой от фактора к явлению, т.е. $T(A, B)$ к общему уровню информации во всех градациях фактора, т.е. $H(B)$, указывает силу влияния фактора на изучаемое

явление, или тесноту связи явления и фактора. Оно называется информационным коэффициентом связи:

$$\lambda_I(A; B) = T(A, B) : H(B).$$

Но поведение какого-либо явления определяется не только исследуемыми факторами. На явление влияют также и другие факторы, действие которых не изучалось. Эта область системы, связанная с влиянием неизвестных факторов и эффектами случайных, не исследованных возможностей, в теории информации получила название "шума" и обозначается как $H(A/B)$. Г.Кастлером (1960) была предложена наглядная схема соотношения указанных выше понятий и их возможных изменений по мере усиления или уменьшения влияния фактора на явление (рис.10). В итоге в изображенной на рис.10 системе возможны следующие ситуации:

1) если $H(A) = H(B) = H(A, B)$, то связь в системе абсолютная и каждому состоянию A однозначно соответствует состояние B и наоборот, т.е. неопределенность системы равна нулю;

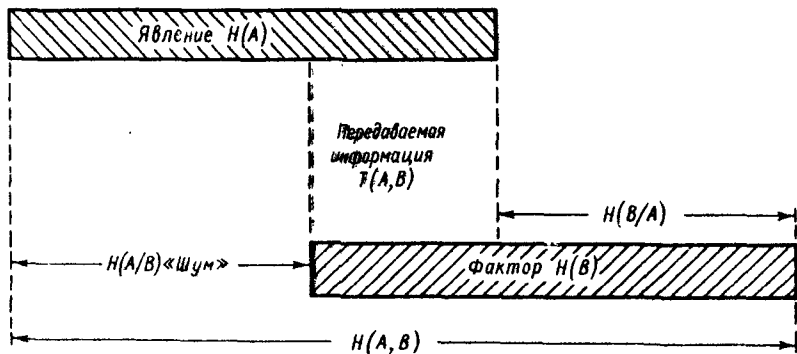


Рис.10. Схема соотношений информации при взаимодействии фактора и явления (по: Кастлер, 1960). Объяснение в тексте.

2) если $H(A) + H(B) = H(A, B)$, то $T(A, B) = 0$, т.е. оба компонента A и B не имеют связи;

3) если $H(A) \neq H(B)$, то передаваемая информация в системе не может быть больше минимальной неопределенности одного из компонентов. Например, при $H(A) < H(B)$ информация $T(A, B) < H(A)$.

Итак, полное описание поведения явления под влиянием какого-либо фактора можно ожидать лишь в том случае, если неопределенность фактора больше неопределенности явления.

При смещении в системе информации блоков $H(A)$ и $H(B)$ относительно друг друга возможны различные соотношения между передаваемой информацией и "шумом", что позволяет оценивать в какой-то мере степень достоверности коэффициента связи, определяемого через долю $I(A, B)$ по отношению к $H(B)$. В свою очередь, определение величины $I(A, B)$ требует вычисления условных неопределенностей и их суммы по ступеням фактора b_k :

$$H(A/b_k) = - \sum P(a_i/b_k) \log_2 P(a_i/b_k).$$

Если между явлением и фактором существует зависимость и условное распределение классов явления A по ступеням фактора B отличается от априорного, то $H(A/b_k) \neq H(A)$. Мерой того, насколько наше суждение о явлении A при знании о ступени фактора b_k становится определеннее, чем при знании лишь априорного распределения, является разность $H(A) - H(A/b_k)$. Она и есть информация о явлении A , содержащаяся в ступени фактора b_k :

$$I(A/b_k) = H(A) - H(A/b_k).$$

Необходимо отметить, что величина $I(A/b_k)$ не всегда положительна, так как не всегда $H(A) > H(A/b_k)$. Только в последнем случае неопределенность явления при известном состоянии фактора больше, чем общая неопределенность фактора. Таким образом, данное состояние фактора несет дезинформацию о явлении.

Зная величину $I(A/b_k)$ для каждой ступени фактора, можно уже судить, какая из ступеней фактора в большей мере определяет состояние явления A в целом.

В связи с тем, что вероятность проявления разных ступеней фактора бывает разной, доля информации, которую содержит каждое состояние фактора в величине информации, передаваемой этим фактором в целом, определяется величиной вероятности этого состояния, т.е. $P(b_k)$, умноженной на величину передаваемой от него информации $I(A/b_k)$. Отсюда общая информация $I(A, B)$, передаваемая от фактора A к явлению B , будет равна сумме информации каждой ступени фактора:

$$T(A, B) = \sum P(\delta_k) I(A/\delta_k).$$

Именно величина передаваемой информации $T(A, B)$ является показателем тесноты связи данного явления с изучаемым фактором. Для определения того, насколько полно данное явление описывается этим фактором, необходимо оценить передаваемую информацию в долях информации, содержащейся во всем факторе B . В итоге получаем коэффициент информационной связи

$$K_I(A; B) = T(A, B) : H(B),$$

который изменяется от 0, когда отсутствует передаваемая информация, до 1, когда последняя количественно равна информации фактора и состояние явления A полностью определяется фактором B .

Произведя замену части равенства на адекватные соотношения в системе информации, представленной на рис.10, т.е. используя обозначения $H(A)$, $H(B)$ и $H(A/B)$, можно выразить величину передаваемой информации как разность между общей информацией явления $H(A)$ и "шумом" $H(A/B)$:

$$T(A, B) = H(A) - H(A/B).$$

Соответственно величину отношения $T(A, B) : H(A/B)$ можно рассматривать как степень достоверности передаваемой информации по отношению к "шуму". Это соотношение может служить показателем значимости коэффициента информационной связи K_I и дает возможность судить, насколько "полезный сигнал", т.е. значимая информация $T(A, B)$, выделяется среди "шума", создаваемого другими факторами и состояниями.

В качестве примера вычисления коэффициента информационной связи рассмотрим зависимость распределения растительности Кроноцкого заповедника от высоты над уровнем моря. Сначала строится таблица (табл.25) распределения частот описаний пробных площадей каждой формации и тундрового типа растительности (явление A) и каждого состояния фактора B (высотных ступеней) и частот их совместных состояний ($a_i \delta_k$). Растительность в нашем случае представлена четырьмя состояниями: каменноберезняками, ольховниковыми отланиками, кедровыми стланиками и тундрами, которые могут быть обозначены как a_1, a_2, a_3 и a_4 соответственно. Фактор высоты над уровнем моря выражается также четырьмя

Таблица 25. Зависимость распределения растительности Кронецкого

Фактор B - ступени высоты, м	Явление A - растительность					
	Каменно- березняки, a_1		Ольховни- ковые стла- ники, a_2		Кедровые стланики, a_3	
До 300 (b_1)	80	0,645 0,407	25	0,201 0,465	6	0,048 0,210
301-600 (b_2)	40	0,334 0,528	57	0,475 0,510	11	0,091 0,315
601-900 (b_3)	10	0,054 0,227	31	0,166 0,430	40	0,214 0,476
> 900 (b_4)	-	-	8	0,075 0,280	23	0,217 0,478
Количество пробных площадей, n :	130		121		80	
Вероятность $P(a_i)$:	0,242		0,225		0,149	
Несправделенность $H(a_i)$:	0,455		0,484		0,409	

Примечание. Целые числа слева - количество км - вероятность встречи этих площадей по отношению к числу в нижней части - несправделенность вероятности

ступенями: b_1 - до 300 м; b_2 - 301-600 м; b_3 - 601-900 м и b_4 - выше 900 м.

После этого определяют условные вероятности каждого состояния явления A и фактора B , т.е. $P(a_1) - P(a_4)$ и $P(b_1) - P(b_4)$ и их совместные вероятности (апостериорные), т.е. $P(a_1, b_1), P(a_1, b_2), P(a_1, b_3), P(a_1, b_4), P(a_2, b_1) \dots P(a_4, b_4)$. Затем по табл. 2 Приложения I (см. в конце книги) определяют значения несправделенностей каждого состояния A и B . Так, несправделенность каменноберезняков $H(a_1) = -P(a_1) \cdot \log_2 P(a_1)$, т.е. $H(a_1) = -(0,242 \cdot \log_2 0,242) = 0,455$ бит.

В табл. 25 приведены значения несправделенностей состояний A и B . Эти данные позволяют определить общую несправделенность явления A и фактора B как сумму несправделенностей состояний явления разных ступеней фактора:

Тундры, a_4		Количество пробных площадей, n	Вероятность, $P(b_k)$	Неопределенность		Информация	
				$H(b_k)$	$H(A, b_k)$	$I(A, b_k)$	$T(A, b_k)$
13	0,105 0,341	124	0,230	0,488	1,423	0,495	0,114
12	0,100 0,332	120	0,224	0,484	1,685	0,233	0,052
106	0,566 0,465	187	0,349	0,530	1,598	0,320	0,111
75	0,708 0,353	106	0,197	0,462	1,111	0,807	0,159
206	0,384 0,530	$N = 537$	1,000	$\Sigma = 1,964$ $\Sigma = 1,918$			$\Sigma = 0,436$

пробных площадей, дробное число в верхней части каждой клеточки количеству площадок в каждой ступени фактора $P(a_i, b_k)$, дробное втреч этих площадей $H(a_i, b_k)$.

$$H(A) = 0,455 + 0,484 + 0,409 + 0,530 = 1,918 \text{ бит и}$$

$$H(B) = 0,488 + 0,484 + 0,530 + 0,462 = 1,964 \text{ бит.}$$

Точно также, используя табл. 2 Приложения I, определяем совместную неопределенность каждого наблюдаемого сочетания (a_i, b_k) по значениям их совместных вероятностей. Например:

$$H(a_1, b_1) = -0,645 \cdot \log_2 0,645 = 0,407 \text{ бит.}$$

Совместная неопределенность явления A в каждой градации фактора b_k определяется суммой совместных неопределенностей их сочетаний: $H(A, B) = -\sum P(a_i, b_k) \cdot \log_2 P(a_i, b_k)$. Для первой высотной ступени: $H(A, b_1) = 0,407 + 0,465 + 0,210 + 0,341 = 1,423$. Для остальных ступеней их совместная неопределенность будет: $H(A, b_2) = 1,685$, $H(A, b_3) = 1,598$, $H(A, b_4) = 1,111$. Так как

в величинах неопределенности, вычисленных для каждой ступени фактора содержится также информация о всем факторе $H(A)$, то необходимо определить ту информацию, которая идет от каждой ступени за вычетом $H(A)$. Отсюда информация каждой ступени фактора $I(A, b_k) = H(A) - H(A, b_k)$. Для первой ступени $I(A, b_1) = 1,918 - 1,423 = 0,495$. Для остальных эти величины следующие: $I(A, b_2) = 0,233$, $H(A, b_3) = 0,320$, $I(A, b_4) = 0,807$.

Величина информации уже в таком виде позволяет оценить вклад каждой ступени фактора (b_k) в распределение растительности в целом. Однако надо учесть, что количество пробных площадей для каждой ступени разное, что делает ступени разнове- роятностными. Поэтому в полученные ранее величины информации $I(A, b_k)$ необходимо внести поправку на вероятность числа описа- ний в каждой ступени фактора. В итоге для каждой ступени полу- чаем величину информации $T(A, b_k) = I(A, b_k) \cdot p(b_k)$. Эта величина лучше всего показывает вклад каждой ступени фактора в распе- деление растительности. Данные табл.25 показывают, что наибо- лее заметное влияние на распределение растительности ($T(A, b_4) = 0,159$), оказывает ступень выше 900 м над уровнем моря, где происходит смена лесного пояса поясом горных тундр. Меньшее, но заметное влияние $T(A, b_1) = 0,114$ оказывают ступень 0-300 м, где сформирован пояс каменноберезовых лесов тихоокеанского по- бережья Камчатки, а также ступень 601-900 м, характеризующая широким развитием кедровых стлаников и горных тундр $T(A, b_3) = 0,111$. Наименее информативной оказалась ступень 301-600 м, так как здесь при господстве ольховникового стланика еще за- метную роль играют островки каменноберезового леса, а также включены некоторые сообщества кедрового отланика и даже тундр.

На основании этих данных можно говорить о существовании важного ландшафтного рубежа на восточном побережье Камчатки, проходящем на высотах около 600 м. Здесь низлежащий пояс ка- менноберезовых лесов и ольховниковых отлаников сменяется выше- лежащим кедровостланиково-тундровым горным поясом.

Если теперь определить сумму всей информации, идущей от каждой ступени фактора, то получим величину информации, пере- даваемой от фактора B к явлению A , т.е. величину их связи:

$$T(A, B) = \sum T(A, b_k).$$

В нашем случае $T(A, B) = 0,114 + 0,052 + 0,111 + 0,159 = 0,436$.

Так как известно, что $K_T(A; B) = T(A, B) : H(B)$, то используя полученные числовые значения $T(A, B) = 0,436$ и $H(B) = 1,964$ (см. табл.25), получим следующий расчет:

$$K_T(A; B) = 0,436 : 1,964 = 0,222.$$

Определяя "шум", как показано на рис. 10: $H(A/B) = H(A) - T(A, B)$, получаем

$$H(A/B) = 1,918 - 0,436 = 1,482.$$

Зная величину "шума", на фоне которого передается "полезная" информация от фактора к явлению, можно определить среднюю ошибку прогноза или среднюю ошибку "полезной" информации, по которой можно судить о связи явления с фактором. Используя табл.3 Приложения I, определяем вероятность ошибки $P(e)$ коэффициента K_T для четырех классов явления при условии, что $H(A/B) = 1,482$. Вероятность ошибки примерно равна 0,35, что составит $0,222 \cdot 0,350 = 0,078$.

Таким образом, значение коэффициент информационной связи для нашего случая находится в некоторых пределах, а точнее $K_T(A; B) = 0,222 \pm 0,078$, т.е. он лежит в пределах от 0,144 до 0,300.

То обстоятельство, что получаемые приведенным выше способом численные значения коэффициент информационной связи невелики, объясняется, видимо, тем, что кроме высоты на размещение растительности на Камчатке влияют и другие факторы среды: экспозиция, крутизна склона, характер горных пород, особенности мезорельефа, местные особенности микроклимата и т.д. Действительно, анализ размещения этих же формаций и типов растительности на Камчатке в связи с экспозицией и крутизной склона показал, что для экспозиции $K_T(A; B) = 0,11$ и для крутизны $K_T(A; B) = 0,07$. Очевидно, что значение каждого из этих факторов для растительности меньше, чем значение высоты над уровнем моря. Но все же и они играют оущественную роль, так как в сумме коэффициент информационной связи этих трех факторов (высоты, экспозиции и крутизны) на восточном побережье Камчатки имеет высокое значение, а именно $K_T(A; B) = 0,40$. Иначе говоря, около 40% варьирования растительности может быть связано с

этими тремя факторами. Таким образом, остальные не учтенные факторы в сумме составляют около 60%, а следовательно, оказывают также большое влияние на распределение растительного покрова, что соответствует реальной обстановке в горных районах.

Выше отмечалось, что возможно применение и других информационных мер связи и мер взаимозависимости, в частности тех, при вычислении которых используются натуральные логарифмы. Заслуживает внимания и широкого применения алгоритм, приведенный Л. Орлоци (Orłóci, 1978) для вычисления информационных мер, в ходе которого непосредственно логарифмируют значения частот, указанных во всех клетках таблицы исходных данных (табл. 26). Основные символы, употребляемые Орлоци (1978) для

Таблица 26. Размещение описаний пробных площадей в растительных сообществах Кроноцкого заповедника на Камчатке в зависимости от высоты над уровнем моря

Ступени вы- соты над уровнем моря, м	Растительность				Σ
	Каменно- березняки	Ольховниково- отланики	Кедровые отланики	Тундры	
0-300	80	25	6	13	124
301-600	40	57	11	12	120
601-900	10	31	40	106	187
Выше 900	-	8	23	75	106
Σ :	130	121	80	206	537

мер информации, сопоставимы с приведенными выше обозначениями, а именно $H(A) = I(A)$, $H(B) = I(B)$, $H(A, B) = I(A, B)$ и $T(A, B) = I(A; B)$. Кроме того, у него использованы следующие обозначения: N - общее число элементов матрицы (т.е. в нашем случае - количество всех пробных площадей); a_1, a_2, \dots, a_n - количество описаний пробных площадей в каждом классе явления A ; b_1, b_2, \dots, b_m - количество описаний в каждой ступени фактора B .

Орлоци предлагает вычислять три важнейших показателя (которые затем и позволят определить основные меры):

1) информацию, содержащуюся во всех классах явления A и вычисляемую по формуле:

$$I(A) = N \ln N - (a_1 \ln a_1 + a_2 \ln a_2 + a_3 \ln a_3 + \dots + a_n \ln a_n);$$

2) информацию, содержащуюся во всех отупенях фактора B :

$$I(B) = N \ln N - (b_1 \ln b_1 + b_2 \ln b_2 + b_3 \ln b_3 + \dots + b_n \ln b_n);$$

3) полную совместную информацию системы, т.е. содержащуюся во всех классах явления A и отупенях фактора B при их взаимодействии (a_i, b_k) , ее рассчитывают по формуле:

$$I(A, B) = N \ln N - [(a_1, b_1) \ln (a_1, b_1) + (a_1, b_2) \ln (a_1, b_2) + (a_1, b_3) \ln (a_1, b_3) + \dots + (a_n, b_m) \ln (a_n, b_m)].$$

На основе этих вычислений можно определить взаимную полезную информацию, показывающую связь явления A в целом с фактором B также в целом:

$$I(A; B) = I(A) + I(B) - I(A, B).$$

Именно эта информация и дает возможность определить затем степень связи через какую-либо меру.

Орлоци для этой цели в качестве первой меры использует дистанцию, называемую им метрикой Райского:

$$d(A; B) = 1 - I(A; B) : I(A, B),$$

которая является мерой расотояния или мерой сходотва явления с фактором и изменяется от 0 (когда $I(A) = I(B) = I(A, B)$) до 1 (когда $I(A) + I(B) = I(A, B)$). Таким образом, при полном отсутствии связи явления с данным фактором метрика Райского равна "единице", т.е. $d(A; B) = 1$, т.е. расотояние: максимально.

Второй (после метрики Райского) мерой зависимости явления A от фактора B служит коэффициент когерентности, обозначаемый как $r(A; B)$, определяемый Орлоци через метрику Райского:

$$r(A; B) = \sqrt{1 - d^2(A; B)}.$$

Он изменяется от 0 (при отсутствии связи) до 1 (при полной связи явления с фактором).

На наш взгляд, используя несложную технику вычисления основных мер, т.е. $I(A)$, $I(B)$, $I(A, B)$ и $I(A; B)$, коэффициент информационной связи можно определить проще, а именно

$$K_I(A; B) = I(A; B) : I(B).$$

По абсолютной величине он полностью совпадает с приведенным выше коэффициентом $K_I(A; B) = I(A, B) : H(B)$, вычисленным по методу Ю.Г.Пузаченко и А.В.Мошкина (1969) с использованием двоичных логарифмов.

В качестве меры взаимозависимости A и B , когда есть влияние явления на фактор, можно использовать также величину коэффициент информационной взаимозависимости

$$K_I(A, B) = [2I(A; B)] : [I(A) + I(B)].$$

Он хорошо отражает как влияние фактора B на явление A , так и обратное влияние (Семкин, Усольцева, 1982).

В качестве иллюстрации рассмотренных выше мер зависимости явления и фактора и их взаимозависимости можно рассмотреть пример расчета данных о пробных площадях, встреченных в каждом типе растительных сообществ на каждой ступени высоты над уровнем моря (см. табл.24). Для расчетов информационных мер по приведенным выше формулам используем лишь оводку этих данных, приведенную в табл.26:

$$I(A) = 537 \ln 537 - (130 \ln 130 + 121 \ln 121 + 80 \ln 80 + 206 \ln 206) = 713; I(B) = 537 \ln 537 - (124 \ln 124 + 120 \ln 120 + 187 \ln 187 + 106 \ln 106) = 731; I(A, B) = 537 \ln 537 - (80 \ln 80 + 25 \ln 25 + 6 \ln 6 + 13 \ln 13 + 40 \ln 40 + 57 \ln 57 + 11 \ln 11 + 12 \ln 12 + 10 \ln 10 + 31 \ln 31 + 40 \ln 40 + 106 \ln 106 + 8 \ln 8 + 23 \ln 23 + 75 \ln 75) = 1282.$$

Так как $I(A; B) = I(A) + I(B) - I(A, B)$, то $I(A; B) = 713 + 731 - 1282 = 162$.

В свою очередь, метрика Райского, определяемая как $d(A; B) = 1 - I(A; B) : I(A, B)$, в нашем случае будет $d(A; B) = 1 - 162 : 1282 = 0,8736$.

Коэффициент когерентности, формула которого $r(A; B) = \sqrt{1 - d^2(A; B)}$, в нашем случае будет $r(A; B) = \sqrt{1 - 0,8736^2} = 0,4867$.

Коэффициент информационной связи, определяемый как $K_I(A; B) = I(A; B) : H(B)$, в данном случае будет $K_I(A; B) = 162 : 731 = 0,222$.

Коэффициент информационной взаимозависимости, формула которого $K_I(A, B) = 2I(A; B) : [I(A) + I(B)]$, после подстановки оо-

ответствующих числовых значений будет: $K_r(A, B) = 2 \cdot 162 : (713 + 731) = 0,224$.

Все приведенные значения мер зависимости распределения растительности Камчатки от высоты над уровнем моря либо дают близкие величины со значением информационного коэффициента связи $K_r(A; B)$, либо показывают степень близости через меры расстояния (метрика Райского) между явлением и фактором. Все эти меры отражают сравнительно невысокий уровень связи, или достаточно большое расстояние. Кроме того, надо отметить, что величину взаимозависимости имеет смысл определять при влиянии явления на фактор, а не только фактора на явление. В нашем случае безусловно нет такого влияния, т.е. воздействия растительности на высоту над уровнем моря.

Итак, относительная простота расчетов сенсвных информационных мер способом, предложенным Орлоци, заставляет предпочесть его при анализе связи. Пользуясь им, легче производить расчет как на простых калькуляторах, так и на ЭВМ, в том числе на языке БЭЙСИК.

Таким образом, используя простейший расчет с вычислением натуральных логарифмов по приведенному выше алгоритму можно достаточно быстро определить основные информационные меры связи и меры взаимозависимости, необходимые при ординации растительных сообществ. При этом заметим, что в тех случаях, когда необходимо выяснить влияние отдельных ступеней фактора на явление, а не только общее влияние фактора на явление, надо производить расчет по алгоритму Ю.Г. Пузаченко (Пузаченко, Мошкин, 1969).

§ 5. Консеквентный (последовательный) анализ фитоценозов

История развития выборочно-статистического метода изучения растительного покрова

Основными особенностями консеквентного анализа является репрезентативность выборки данных о растительности и простейшая их количественная обработка с целью классификации, ординации и картографирования растительных сообществ. В этом отноше-

нии консеквентный анализ, используемый для выявления элементарных единиц растительности, или ассоциаций, включает в себя все основные элементы выборочно-статистического метода. Широкий размах современных исследований растительности приводит к накоплению огромного фактического материала в виде описаний пробных площадей. В то же время существующий разнобой в методах сбора и анализа препятствует обработке и сравнению этих ценнейших научных фактов. Обработка материалов растительного покрова затруднена тем более, чем сложнее изучаемый объект, т.е. чем богаче флористический состав и чем сложнее его строение. Примерами таких сложных для изучения объектов в нашей стране могут служить широколиственные леса и луговые степи лесостепной географической зоны. Здесь для характеристики и тем более для выделения хотя бы только основных единиц растительности совершенно недостаточны применяемые до сих пор рекогносцировочные маршрутные исследования.

Не менее затруднены обработка и анализ материала, собранного в виде обычных сводных таблиц описаний, в случае особенно большого количества последних. В то же время именно массовости материала только и может обеспечить максимальное приближение к объективно существующей реальности.

При обычных рекогносцировочных исследованиях растительности производится описание лишь относительно небольшого числа пробных площадей, отобранных в типичных местах и на основе уже выявленных исследователем закономерностей. Такое списание осуществляется, как правило, мелко- и среднemasштабным картографированием растительности. Однако при детальном изучении региона этого, конечно, недостаточно. Детальное изучение требует проведения картографической съемки растительности уже в крупном масштабе, что, в свою очередь, требует повышения точности изображаемых объектов. Дело в том, что крупномасштабные карты должны не просто отражать современное состояние растительности, но и давать объективный материал для изучения ее динамики как для научных, так и для практических целей. Существенным условием детальных исследований является и то обстоятельство, что оба важнейших этапа полевых исследований — описание пробных площадей и оставление карты — должны быть увязаны во времени

и соответствовать друг другу по степени точности отражения объективных явлений.

Для этого необходимо такое планирование геоботанических исследований заданного региона, при котором на всех этапах — полевом и камеральном, применялись бы методы сбора и обработки количественных показателей с использованием статистических приемов.

Определение границ фитоценозов при крупномасштабном картографировании должно осуществляться также с применением количественных критериев, т.е. всегда должен соблюдаться определенный уровень точности.

Другое, очень важное обстоятельство, связанное с организацией детальных геоботанических исследований значительных территорий состоит в том, что к таким работам всегда приходится привлекать большое количество исполнителей, имеющих, естественно, различные индивидуальные особенности и различную профессиональную подготовку. Это сильно утяжеляет увязку собранных полевых материалов и дальнейшее их использование даже при условии единого руководства. Для устранения этих недостатков необходима стандартизация методов сбора полевого материала, а тем самым, значит, и некоторое упрощение его — это, с одной стороны, а с другой — фиксирование на плане всех мест закладки пробных площадей, что обеспечило бы возможность контроля.

Таким методом, который в состоянии обеспечить удовлетворительное решение задачи — получение объективного и сравнимого материала — является, на наш взгляд, выборочно-статистический метод. Для применения его в геоботанике имеются достаточные предпосылки, уже заложенные как в науках негеоботанического профиля, так и в дисциплинах, тесно связанных с геоботаникой. Известно, что лесная таксация, топография и картография давно используют статистические приемы не только для обработки получаемых данных и оценки их точности, но и для выделения территориальных единиц.

Зародившись в конце XIX в. в Финляндии, выборочно-статистический метод в 20-х годах применялся в нашей стране для таксации северных лесов, а в 30-50-е годы его разработке уде-

ляли внимание Н.П.Курбатский и М.Г.Здорж. Последний убедительно показал, что если закладывать небольшие пробные площади по ходам, расположенным на определенных расстояниях друг от друга, то можно получить план лесных насаждений с заданной точностью. При этом была выявлена тесная корреляционная зависимость между густотой ходов и площадью участков, выпадающих из поля зрения исследователя, и определены минимальные размеры этих участков при разной густоте ходов. Опираясь на данные Здоржи, можно считать установленным, что при расстоянии между ходами и точками на них в 100 м эта площадь равна 0,5 - 0,7 га. Эти размеры оказались близки к размерам минимальной площади выявления лесных фитоценозов. Так, исследованиями, выполненными под руководством В.Н.Сукачева в 1940 г. в заповеднике "Лес на Ворскле", а также более поздними нашими работами в этой же дубраве показано, что при густоте сети учетных площадей, равной одной площадке на одном гектаре, минимальная площадь выявления основных признаков фитоценозов дубравы лежит в пределах 0,25-0,50 га и в отдельных случаях достигает 0,6-0,7 га.

Относительно применения выборочно-статистических методов для учета травянистых растений в лесу можно сказать, что в этом заслуга принадлежит прежде всего А.Я.Гордягину, который в 20-х годах провел серию исследований в широколиственных лесах Чувашии. Он и его помощники закладывали под пологом леса серии учетных площадок разных размеров (от 0,25 м² до 1 м² и более), на которых учитывали проективное покрытие, количество побегов, вес надземной массы и встречаемость всех видов травостоя. Массовые количественные данные, полученные таким методом, представили собой достаточно хороший статистический материал. После статистической обработки его Гордягиным были выявлены коррелятивные связи ряда видов травяного покрова дубовых и еловых лесов. Аналогичные коррелятивные зависимости видов в те же годы были показаны А.П.Ильинским и М.А.Посельской для еловых лесов Калининской области. Ими же была составлена оригинальная геоботаническая карта встречаемости видов травяного покрова ельников в зависимости от рельефа и условий среды. При этом поведение вида отражалось на карте в виде ли-

ний равной встречаемости, аналогично изгибам топографических карт. При сборе материала эти авторы применяли методику закладки большого числа учетных площадок по трансектам.

В последние десятилетия в геоботанике терция статистики находит все большее применение. В частности, она используется при выборе мест закладки пробных площадей и дальнейшего анализа получаемых материалов (Браун, 1957; Грейт-Смит, 1967). Во многих западных странах выборочно-статистический метод стал одним из основных при учете лесного фонда.

Большую роль в современном развитии выборочных исследований в последние годы сыграли успехи самой статистики. Как известно, в статистической теории отбора различают два основных типа выборочных исследований: 1) случайный в узком смысле этого слова, или рандомизированный и 2) направленный (систематический или механический), когда сбор единиц осуществляется по заранее намеченному принципу. Очевидно, что техника сбора геоботанического материала должна быть направлена на получение представительной, репрезентативной выборки проб. Только в этом случае открывается возможность последующей математической обработки массовых данных и получения картографических материалов с известной (и даже заданной) точностью.

Однако большая трудоемкость выборочно-статистических методов пока еще ограничивает их широкое распространение в геоботанике. Только усовершенствование техники сбора, в частности, внедрение в практику лесной таксации метода круговых проб, использование технических средств — полнстемеров Биттерлиха, релюскопов, угловых шаблонов и призм, открывает возможности для развития и применения выборочно-статистических методов при геоботаническом изучении лесов.

Говоря о путях преодоления трудностей анализа и обобщения материалов, полученных разными исполнителями, также нельзя обойтись без напоминания о преимуществах выборочно-статистического метода. Использование его и в этом случае обеспечивает значительно большую сравнимость материалов, чем это возможно даже, казалось бы, при полной унификации работы разных исполнителей (Ипатов, 1962). Приведу пример. Так, в записке "Лес на Ворскле" были проведены специальные методические исследова-

ния с группой начинающих геоботаников. Всем участникам эксперимента было предложено произвести глазомерное картирование одного и того же участка дубравы одним и тем же методом параллельных ходов. В результате карты разных исполнителей оказались настолько различными, что их можно было отнести к разным территориям. Конечно, столь большое расхождение не всегда обязательно, но оно более всего возможно при изучении сложной растительности, что и имело место в данном случае. Эти обстоятельства заставили нас искать более объективные и легче контролируемые приемы первичной регистрации растительности в поле и методы последующей обработки массовых материалов, получаемых при детальном крупномасштабном картографировании.

Учитывая общую высокую трудоемкость выборочно-статистического метода, в настоящее время точность геоботанических исследований можно повышать пока лишь за счет более точных учетов и картографирования небольших участков местности.

Разумное сочетание положительных сторон выборочно-статистического метода, в частности, точности и массовости получаемых данных, с быстротой определения границ растительных сообществ при обычном глазомерном рекогносцировочном методе достаточно точно особенно в случае резких и ясных границ, дает заметный выигрыш и снижает производственные затраты при полевых работах.

Методологические и методические предпосылки консеквентного (последовательного) анализа фитоценозов

Консеквентный (последовательный) анализ фитоценозов как представляется собой набор приемов и методов как эмпирического обследования растительности, так и количественного анализа получаемых данных, тем самым являясь по сути своей эмпирико-статистическим. Однако от других, сходных эмпирико-статистических методов консеквентный анализ фитоценозов существенно отличается ряд присущих ему особенностей:

1) последовательное применение принципа репрезентативности как при сборе материала, так и при последующем анализе, т.е. без выбора только типичных участков и без выбраковки типологически переходных участков;

2) проведение полного геоботанического обследования изучаемой территории, включая анализ пространственных связей, геоботаническое картографирование и райсирование;

3) применение математически наиболее корректных и в то же время простых коэффициентов как сопряженности, так и сходства, позволяющих выделять реально существующие группы взаимосопряженных видов и группы сходных фитоценозов;

4) применение хотя и менее строгих математических, но зато более соответствующих природе растительного покрова методов ординации видов и сообществ с использованием экологических шкал, например Л.Г.Раменского и Х.Элленберга, а также приемов информационного анализа по Ю.Г.Пузаченку;

5) признание в качестве методологической основы ведущего значения фитоценологических признаков растительности, а именно показателей обилия видов и проективного покрытия или псчвы, выделение различных фитоценстипов среди растений разных жизненных форм и ярусов;

6) применение детального эколого-флористического анализа сообществ, который позволяет группировать сообщества в эколого-флористические группы, или конгесты, близкие по объему и единицам классификации школы Браун-Бланке;

7) ординация сообществ по факторам среды в соответствии с долей участия в структуре сообществ тех или иных эколого-фитоценологических групп видов, с учетом их флороценогенетических различий.

Таким образом, konsekventный анализ растительных сообществ исходит из того, что

- фитоценозы реально существуют, занимая определенный участок территории, хотя границы их могут быть не всегда резкими;

- важнейшим свойством фитоценозов являются фитоценологические отношения видов, хорошо отражающиеся физиономически в структуре сообществ;

- фитоценоз является важнейшим компонентом биогеоценоза и ландшафта в целом, что заставляет рассматривать его не только в связи с прямо действующими экологическими факторами (увлажнением, минеральным питанием, и т.п.), а и в зависимости

от всех других физико-географических показателей (рельефа, высоты над уровнем моря и т.п.);

- каждое растительное сообщество как элемент входит в другие пространственно-экологические единицы расчленения территории (комплексы, комбинации и т.п.), которые характеризуют большие территории и могут быть стражены при картографировании и районировании.

Подготовка исходных данных для обследования территории состоит из трех этапов. Самым первым из них следует считать анализ материала предыдущих исследований. Такими материалами являются отчетные, аналитические и картографические данные фитоценологического обследования территории, лесотипологические, лесоустроительные и землеустроительные плановые материалы, материалы аэрофотосъемок, и, наконец, материалы почвенных, геологических, геоморфологических и ландшафтных исследований прежних лет.

Вторым важным этапом является подготовка самого обследования. Она предусматривает прежде всего составление плана размещения опорных профилей и реперных точек на местности с учетом особенностей ее растительности и ландшафтных характеристик, а также с учетом технических возможностей обследования заданной территории (за один или несколько полевых сезонов) в оптимальные для учета растительности сроки. Затем производят закладку профилей и реперных точек на них в натуре с нивелировкой рельефа (в горных условиях с барометрической нивелировкой).

Третьим этапом является обор полевому материалу. Этот этап включает описание пробных площадей фитоценозов в районе реперных точек (размеры лесных площадок - 20x20 м, травяных - 10x10 м). Для лесных сообществ обычно производят учет важнейших таксационных показателей древостоя (средней высоты, среднего диаметра стволов и суммы площадей сечения стволов). В многовидовых травяных фитоценозах дополнительно к описанию на всей пробной площади производят количественный учет проективного покрытия всех видов на 10 учетных площадках размером 0,5x0,5 м. В процессе описания растительности на реперных точках глазомерно определяют границы фитоценозов с помощью профилей,

а также с этой целью производят обход соседних о фитоценозом участков, часто используя аэрофотоснимки.

Напомним, что в процессе полевого периода желательно перенести весь материал из бланков описаний пробных площадей на перфокарты, что может заметно облегчить последующую работу.

Проведение консеквентного анализа фитоценозов включает четыре этапа.

I этап направлен на анализ видового состава фитоценозов с эколого-флористических позиций, в результате чего осуществляется корреляционный анализ и ординация видов. Этап включает ряд операций:

1) вычисление константности всех видов растений в пределах формации (лесной) или типа растительности (лугового, степного);

2) выделение блоков видов: константных (60%), среднеконстантных (от 20(10) до 60%) и редких (10(20)%), составление описки видов по убыванию константности;

3) определение значений коэффициента сопряженности Брава для всех возможных пар видов средней константности по рабочей формуле;

4) анализ первичной матрицы коэффициентов с целью уплотнения информации и выявления наиболее информативных видов с помощью метода редукции матриц (см. § 3 гл. III);

5) выделение плеяд видов с использованием максимального корреляционного расстояния $(I - K_B)^2$;

6) оформление матрицы коэффициентов сопряженности;

7) ординация видов и плеяд сопряженных видов с учетом меры расстояния между видами, определяемой как $(I - K_B)^2$; меры расстояния между плеядами и степени конденсированности видов в плеядах по М. Вирту (Wirth e.a., 1966);

8) корректировка ординации видов и их плеяд по двум ведущим факторам (увлажнению и богатству почвы) в соответствии с экологическими шкалами Л. Г. Раменского;

9) выделение эколого-флористических групп описаний пробных площадей, т. е. конгест, по сходству входящих в фитоценозы плеяд видов и составление сводной таблицы описаний сообществ с учетом основных экологических факторов и режимов.

II этап - анализ фитоценологического сходства пробных площадей описаний также предусматривает выполнение нескольких операций, направленных на эколого-фитоценологическое изучение с целью предварительного ранжирования фитоценозов:

1) ординация сообществ по доминантам и содоминантам в пределах каждой конгесты или группы конгест;

2) вычисление значений коэффициента фитоценологического сходства Глисона или евклидовой дистанции между крайними описаниями предварительно ранжированного ряда сообществ и каждым последующим (при числе сообществ n количество коэффициентов будет $2n$);

3) линейная ординация сообществ согласно значениям коэффициента сходства по двум направлениям от среднего описания, т.е. равноудаленного по степени сходства от условно принятых концов всего ряда сообществ;

4) вычисление значений коэффициента сходства всех описаний с условным средним;

5) формирование групп сообществ по степени сходства, используя вычисление расстояния между ними и тремя опорными описаниями - средним и двумя концевыми, для чего определяют координаты последних по шкалам Раменского;

6) составление первичной сводной таблицы описаний пробных площадей с учетом значений коэффициентов сходства и распределения по конгестам;

7) оформление окончательной сводной таблицы описаний пробных площадей и выделение относительно однородных флористически и фитоценологически групп сообществ (кластеров), включение в таблицу данных о среде обитания - сведений о рельефе, увлажнении, заселении почвы и т.п.;

8) вычисление средних значений градиций основных факторов - увлажнения и богатства почвы - для каждого кластера; ординация последних по этим факторам;

9) выделение типов фитоценозов и текстовая характеристика их; отнесение выделенных кластеров к ассоциациям (или их вариантам), группам ассоциаций и классам ассоциаций в пределах формации или типа растительности.

III этап - ординация типов фитоценозов. Он включает следующие операции:

- 1) информационный анализ связи типов сообществ с факторами среды, учтенными при полевом описании пробных площадей;
- 2) составление экологических формул для каждого типа сообществ (или группы, класса) и их ординация по осям изученных факторов.

IV этап - картографический анализ пространственных связей сообществ. Он складывается также из ряда последовательных операций:

- 1) анализ площадей, занимаемых фитоценозами различных типов;
- 2) определение характера их размещения в пространстве по реперным профилям или точкам; составление карты типов сообществ с учетом масштаба;
- 3) градиентный анализ размещения сообществ по реперным точкам и профилям;
- 4) анализ характера границ между типами сообществ как по резкости, так и по рисунку;
- 5) выделение типов комплексов фитоценозов (или поясов растительности в горных районах);
- 6) выделение геоботанических районов по характерному набору комплексов фитоценозов и особенностям физико-географических условий; составление геоботанической карты исследованной территории.

Консеквентный анализ растительности среднерусской лесостепи

Придерживаясь изложенных выше принципов, нами был осуществлен консеквентный анализ участка леса в 36-м квартале Теллермановского опытного лесничества АН СССР. Это лесничество занимает часть большой дубравы южной лесостепи в Борнооглебском районе Воронежской области.

Здесь мы применили выборочно-статистический метод закладки круговых проб. Места взятия проб были равномерно распределены по всему изучаемому лесному массиву. Для этой цели была создана сеть точек, расположенных друг от друга на расстоянии 100 м по ходам и между ними. В итоге на 1 га леса приходилась одна круговая проба, обычно радиусом 5-7 м. В районе каждой пробы сделано таксационное описание древостоя, подлеска и под-

роста, а также произведен учет видов травяного яруса. По ходу учетов древесостя измеряли высоту и диаметр трех соседних деревьев каждой древесной породы и затем полнотомером Биттерлиха определяли сумму площадей сечений на 1 га в трехкратной повторности (как общую сумму, так и для каждой породы в отдельности). Специально проведенные нами методические исследования показали, что систематические ошибки в определении общей суммы площадей сечений обычно бывает около $\pm 8\%$ и для отдельных согооподотвущих пород — $\pm 18\%$. На основе учетных данных были вычислены общий запас древесины и запасы древесины каждой породы на 1 га, а также число стволов на 1 га, что позволяло судить о фитоценотической роли каждой породы.

Для учета роли видов травостоя в районе круговой пробы радиусом 5-7 м закладывали серию из 20 учетных площадок. Каждую площадку ограничивали деревянной рамкой размером 0,5x0,5 м и на ней глазомерно определяли проективное покрытие для всех видов, создавших покрытие на площадке свыше 1%. Виды с меньшим покрытием фиксировали лишь в списке растений без оценки покрытия. Среднее проективное покрытие доминирующих видов для серии из 20 учетных площадок было определено с точностью $\pm 24\%$.

Кроме того, на основе учета всего видового состава травостоя для 20 учетных площадок были определены значения коэффициента встречаемости каждого вида. Так как оценка фитоценотической роли вида зависит одновременно от двух показателей — проективного покрытия и встречаемости, то мы вычисляли особый показатель, а именно коэффициент фитоценотической значимости (КФЗ). Последний является производной величиной, представляя собой произведение величин среднего проективного покрытия и коэффициента встречаемости; он выражается в процентах. Хотя у этой искусственной величины много недостатков, но она все же лучше отражает фитоценотическую роль вида, чем проективное покрытие или встречаемость в отдельности. Таким образом, для каждой строго фиксированной на плане учетной площадки были получены количественные фитоценотические показатели всех основных видов (рис. 11). В среднем точность этих показателей при указанном числе учетных площадок и учетов полнотомером была $\pm 20-25\%$.

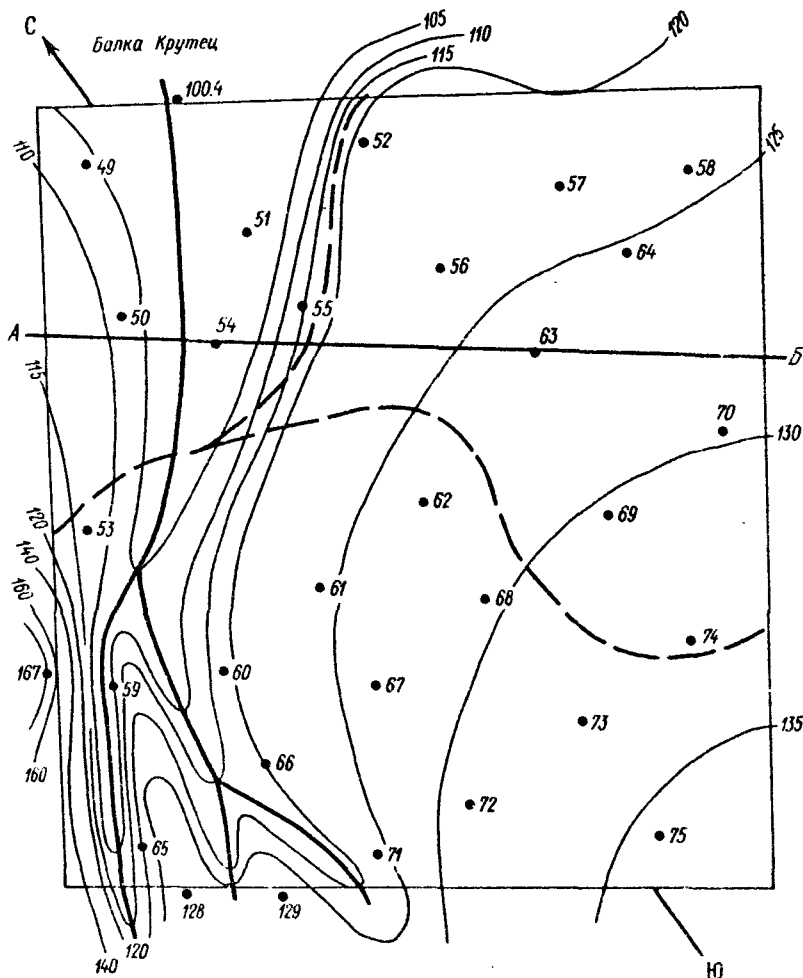


Рис. 11. Схема размещения реперных точек на территории 36-го квартала Теллермановского опытного лесничества.

Сечение рельефа показано через каждые 5 м, высотные отметки даны условно (получены барометрической нивелировкой); номера реперных точек (49-75) соответствуют номерам описаний пробных площадей; по линии *AB* - профиль, изображенный на рис. 19; прерывистая линия - тропа.

Каждая такая учетная площадка является в известной степени реперной точкой, аналогичной таковой в топографии, когда производят пикетажное нивелирование рельефа. При таком нивелировании для каждой точки определяется ее высота в метрах и сантиметрах. На основе интерполяции между реперными точками топографы вычерчивают рельеф путем нанесения горизонталей. По этим горизонталям можно судить о крутизне и направлении склонов и производить работы, связанные с морфометрическим анализом карты. Нечто подобное можно делать и при составлении геоботанической карты, если работа производится на основе количественных показателей, полученных для каждой реперной точки (рис. 12).

Сеть геоботанических реперных точек дает возможность пользоваться математически обоснованной интерполяцией фитоценологических показателей между ними, что позволяет определить количественные градиенты этих показателей и говорить в целом о градиентах фитоценологического поля. Пользуясь этими градиентами можно достаточно обоснованно проводить границы сообществ. Однако нельзя забывать о том, что делать это можно лишь соотносясь с точностью определения самих количественных показателей в каждой точке, так как точность нанесения границ сообществ (контуров) прямо зависит и от густоты точек и резкости переходов в натуре. Можно считать установленным, что минимальный размер выделяемых контуров не должен быть меньше площади выявления фитоценоза, в частности для дубрав она составляет 0,25–0,5 га. Этим как раз, согласно данным упомянутого выше М. Г. Здорика, и определяется расстояние между ходами и точками в 100 м.

В нашем случае градиенты фитоценологического поля можно выражать в градусах крутизны. Самые резкие границы имеют крутизну 90° , что соответствует на местности как бы "обрыву" или резкому "окачку" растительного покрова. Плавные переходы характеризуются небольшими градиентами, величины изменения которых чаще всего оказываются за пределами точности определения указанных выше показателей. Тогда границы контуров могут быть нанесены лишь условно, но и при этом не на глазок, а с известными допусками в пределах заданной точности исследования.

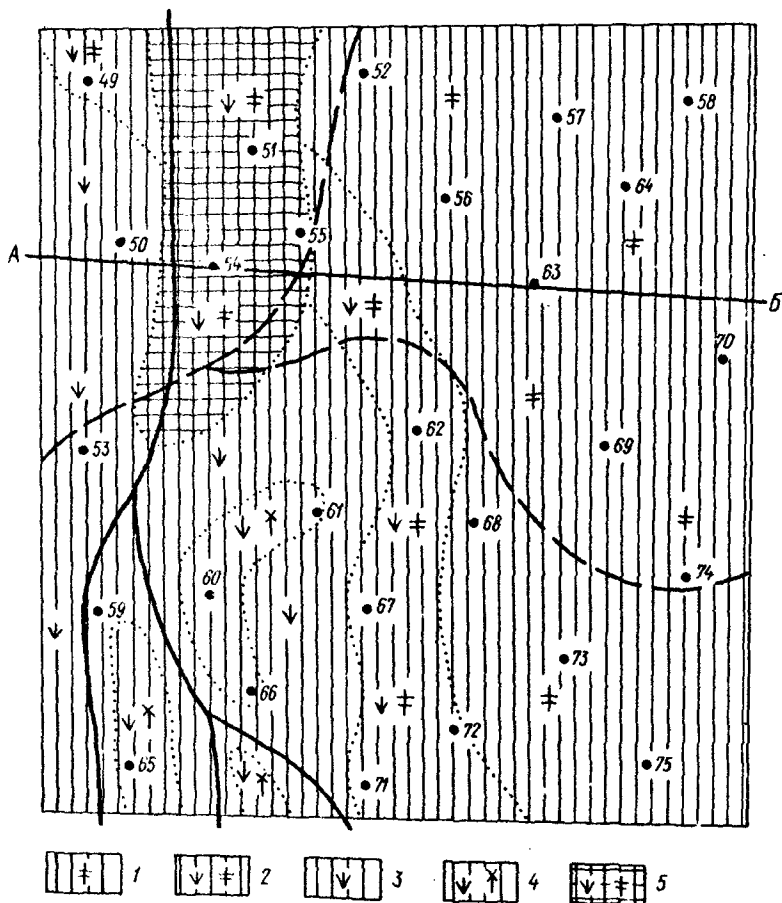


Рис.12. Карта растительности того же участка лесничества, составленная на основе фитоценологических градиентов основных доминантных и индикаторных видов разных ярусов лесных сообществ.

1 - дубняк снытевый, 2 - дубняк снытево-осоковый, 3 - дубняк осоковый; 4 - дубняк звездчатково-осоковый, 5 - липо-дубняк снытево-осоковый; точечные линии - границы сообществ; остальные обозначения те же, что на рис.11.

Градиенты фитоценотического поля на карте могут быть изображены в виде изолиний равного обилия — изоплет, аналогичных горизонталям топографических карт. Таким образом на геоботанической карте воспроизводится как бы рельеф фитоценотического поля. На таких ценотических профилях ясно видны резкие "перегибы ценорельефа" и участки с плавными переходами.

На основе реперных точек можно производить фитоценометрический анализ для всех основных видов сообществ, точность определения показателей которых позволяет это делать с достаточным основанием. Примером такого ценометрического анализа может служить серия карт, оставленных для главных древесных пород и видов травяного яруса изученной нами территории Теллермановского опытного лесничества АН СССР в 1964 г. (рис. 13-18).

С помощью так называемых изоплет, т.е. линий равного обилия, на рис. 13 показано размещение главной древесной породы — *Quercus robur* с учетом запаса ее древесины в процентах от общего запаса ее в каждой реперной точке. Интерполяция этого показателя между реперными точками дает возможность в изолиниях отразить напряженность фитоценотического поля этой породы в пределах исследованной территории. На такой карте ясно выделяются зоны с разным относительным участием этой породы в различных частях квартала, что связано с рельефом и влиянием других экологических факторов. В зоне заметного, но не полного господства дуба (50-80% от общего запаса древесины) играют роль и другие древесные породы. На некоторых участках доля в общем запасе древесины, например, *Tilia cordata* достигает 20% и более, и, в частности, на склонах и на дне балки Крутец эта порода выступает как содоминант (рис. 14).

Совершенно иной тип размещения наблюдается у *Acer platanoides* (рис. 15). Зоны его заметного участия (более 20% запаса) приурочены к местам вывала старых дубов и имеют форму небольших пятен. Эти пятна резко выделяются на фоне ясене-дубняков высоких местоположений и липо-дубняков по склонам балки. На этом же рис. 15 показано размещение в древостое *Betula pendula* и *Acer tataricum*, которые не играют большой фитоценотической роли в составе сообщества, но являются хорошими индикаторными видами: береза тяготеет ко дну лесных балок, а клен татарский четко приурочен к восточным и южным склонам этих балок.

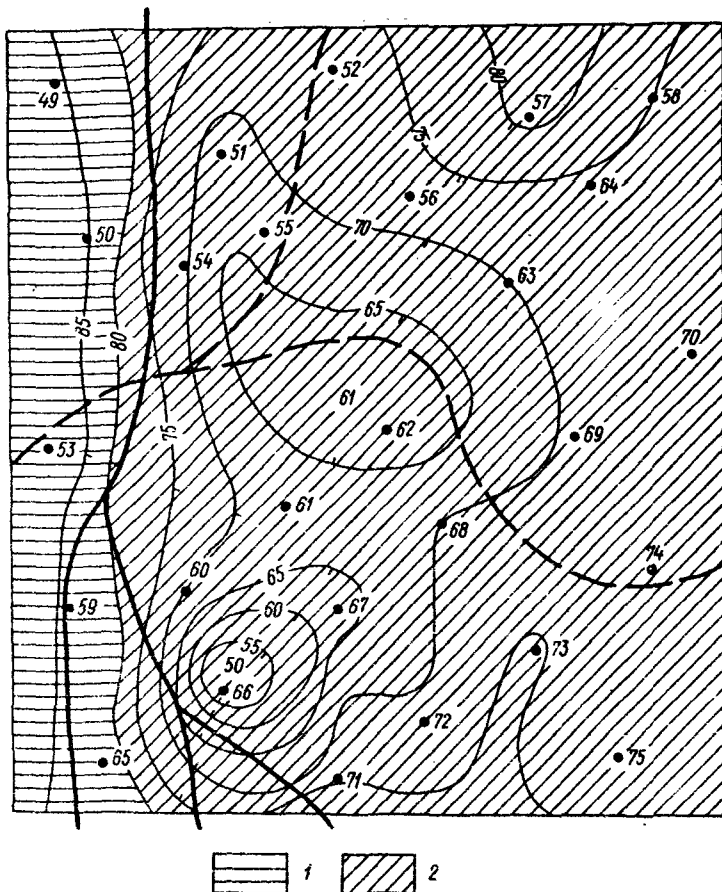


Рис.13. Распределение *Quercus robur* в процентах от общего запаса древесины на том же участке лесничества.

Изоплеты проведены через каждые 5% запаса: 1 - зона полного господства породы (более 80% от общего запаса), 2 - зона заметного ее господства (50-80%); остальные обозначения те же, что на рис.11.

Очень наглядную картину для характеристики травяного яруса дубравы на изучаемой территории представляют рис.16 и 17, на которых показано размещение основных травянистых видов *Aegopodium podagraria* и *Carex pilosa*. Обращает внимание, что участки с господством **сныти** довольно велики по площади и при-

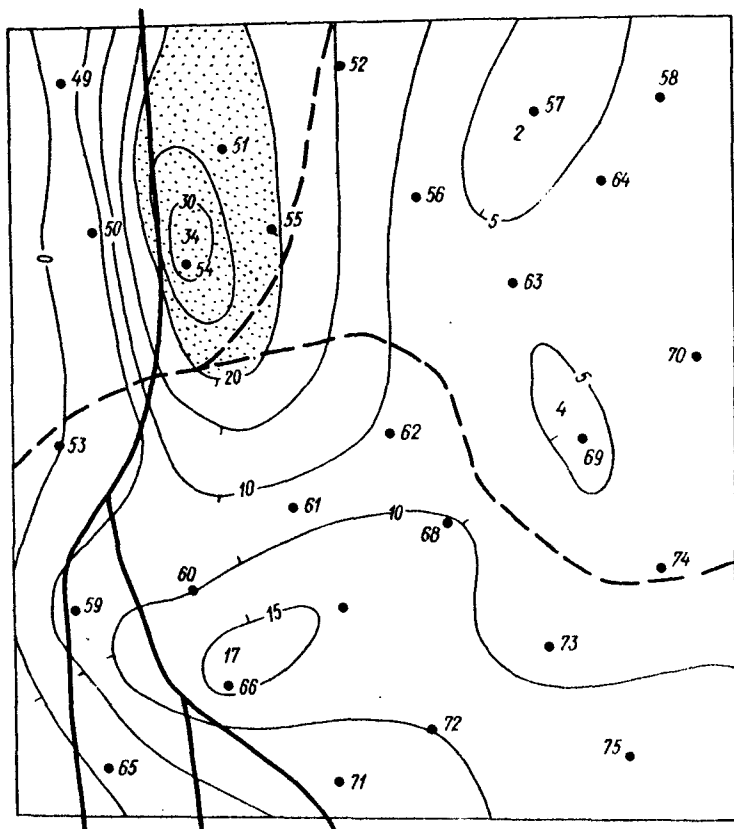


Рис.14. Распределение *Tilia cordata* на том же участке леса.

Изоплети проведены через каждые 5% запаса древесины; точками показана зона заметного участия породы (более 20% от общего запаса древесины); остальные обозначения те же, что на рис.11.

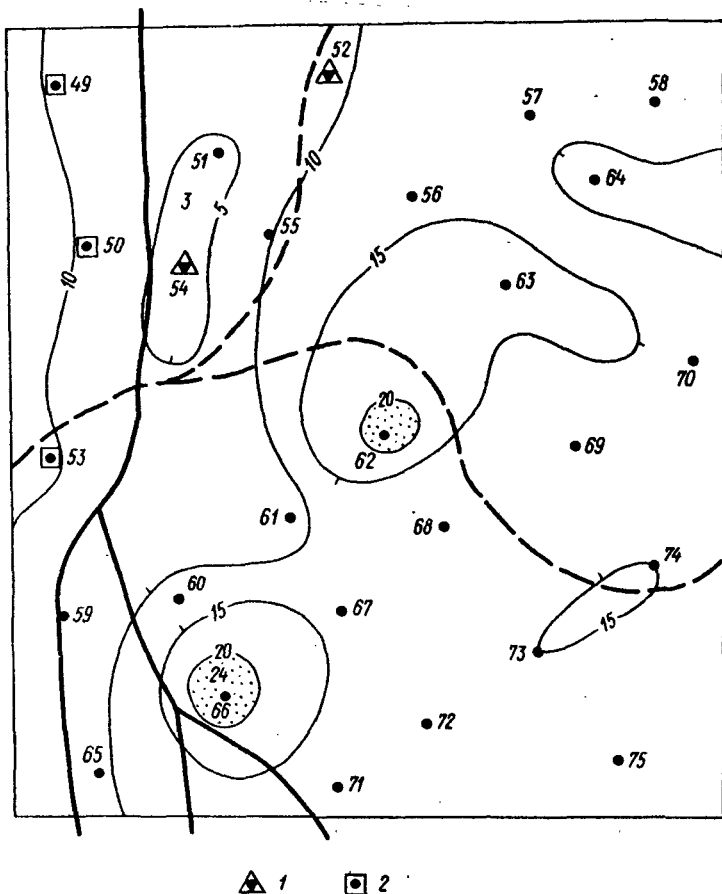


Рис.15. Распределение *Acer platanoides* (изоплеты) и важнейших дифференциальных видов *Betula pendula* (1), *Acer tataricum* (2) на том же участке лесничества; точками обозначены зоны заметного участия *A. platanoides* (более 20% от общего запаса древесины); остальные обозначения те же, что на рис.11.

урочены к более или менее ровному рельефу межбалочных водоразделов. В то же время фитоценостическая роль осоки волосистой проявляется лишь на склонах балки, где она либо почти пол-

ность господствует, либо разделяет свою господствующую роль со *Stellaria holostea*. Распределение последней хорошо отражает ее экологию и биологию. Она является эксплерентом в травостое дубрав и связана с осветленными и более сухими местоположениями (рис.18). На этом же рисунке видна четкая приурочен-

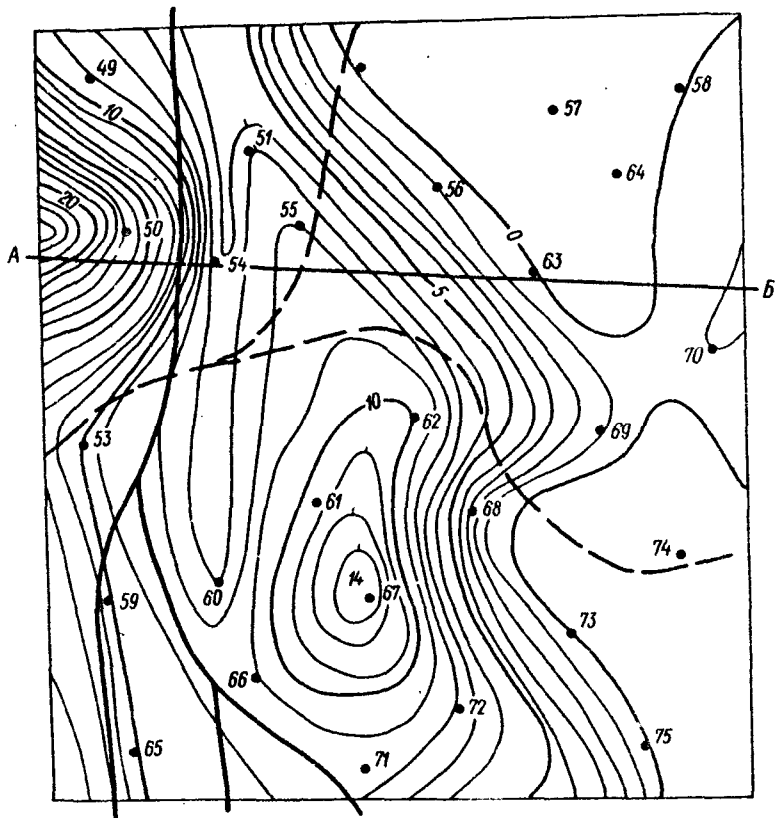


Рис.16. Распределение *Carex pilosa* в процентах коэффициента Фитоценоотической значимости (КФЗ) на том же участке лесничества.

Фитоценоозоплеты: тонкие линии проведены через каждый 1% КФЗ, более толстые - через каждые 5% КФЗ; остальные обозначения те же, что на рис.11.

ность теневыносливых и влаголюбивых видов (*Polygonatum multiflorum* и *Viola mirabilis*) к влажным экотопам, а коэрмезофильных представителей травостоя лесостепных дубрав (*Carex contigua* и *C. rhizina*) – к бровкам сухих и крутых склонов лесных балок.

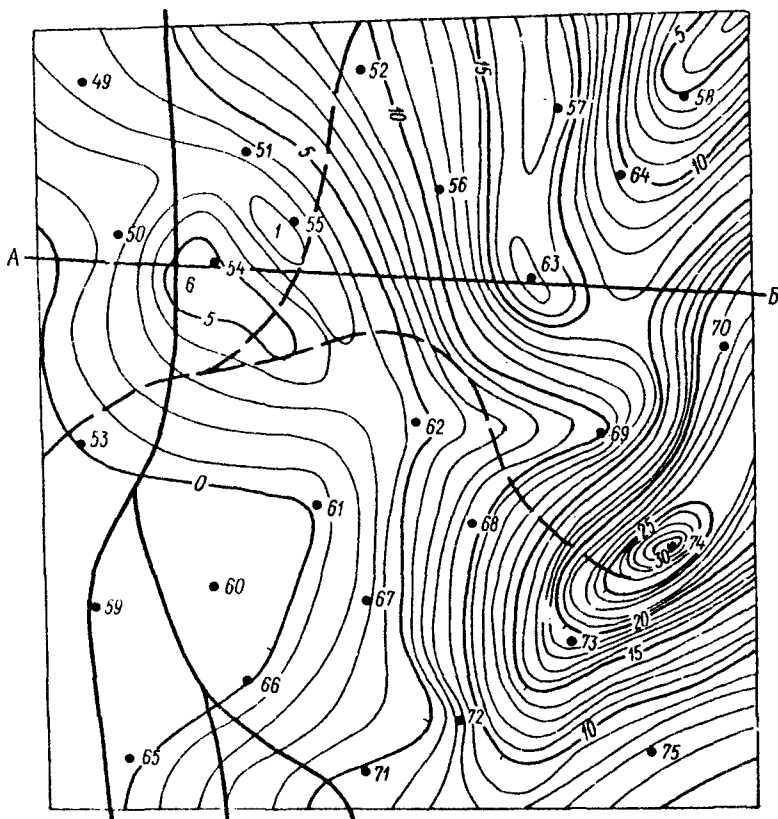
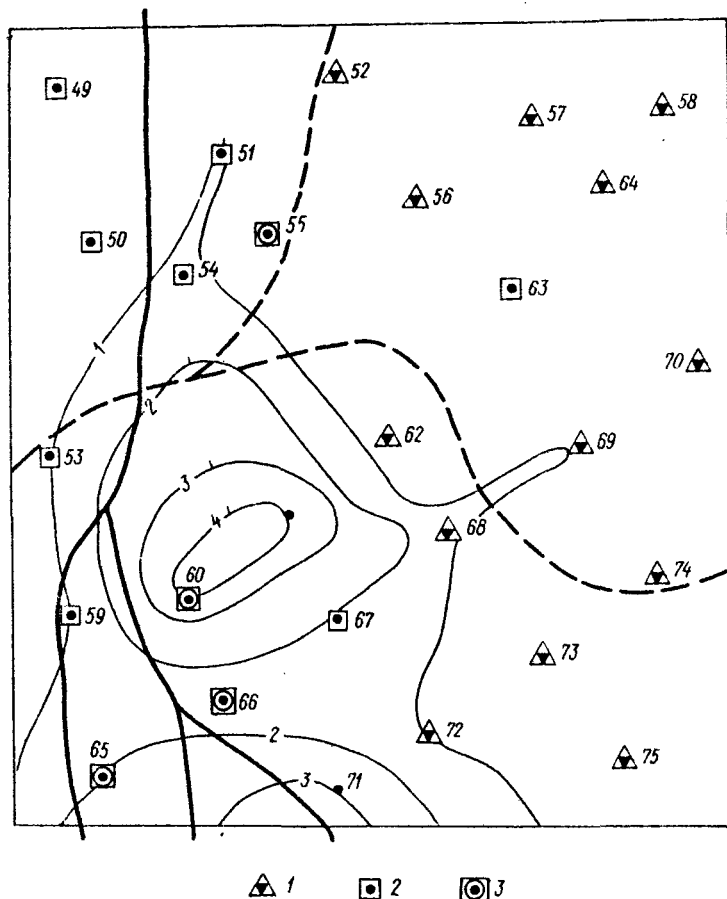


Рис.17. Распределение *Aegorodium podagraria* в процентах коэффициента фитоценотической значимости на том же участке лесничества. Обозначения те же, что на рис.11 и 16.

Общий характер распределения растительных сообществ в изученном лесничестве и градиенты изменения обилия основных



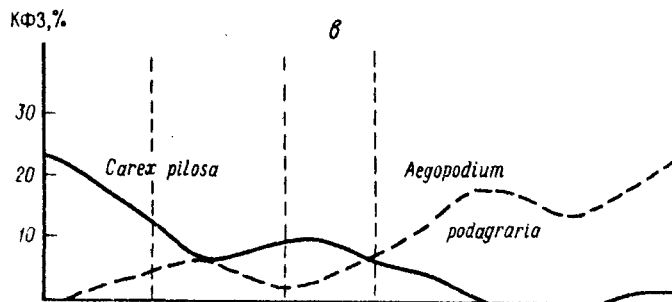
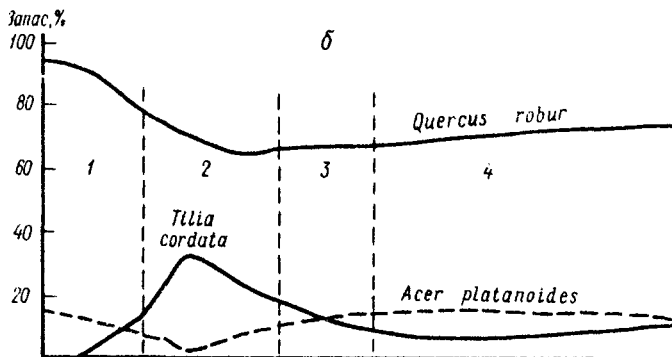
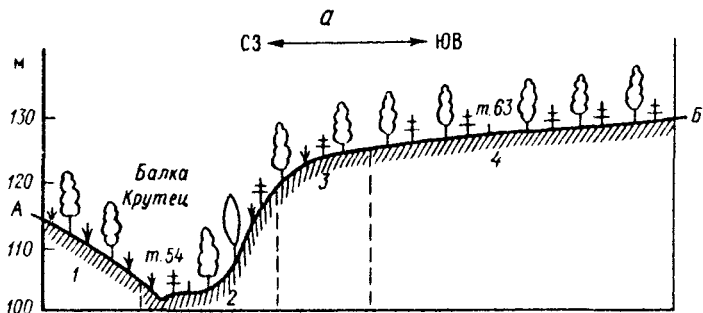
Фиг.18. Распределение *Stellaria holostea* (изофеты) в процентах коэффициента фитоценологической значимости и основных дифференциальных видов травостоя: *Polygonatum multiflorum* (1), *Vicia mirabilis* (3), *Carex contigua* и *C. rhicina* (2) на том же участке леонгичества; остальные обозначения те же, что на рю.11.

доминантов древостоя и травостоя показаны на профиле рельефа, пересекающем весь квартал по линии АБ (рис.19).

Выше уже говорилось о степени точности определения основных фитоценологических показателей, которые были получены нами в результате применения выборочно-статистического метода. Если при этом мы могли оценить точность определения суммы площадей сечения стволов, среднего проективного покрытия и других показателей, зная варьирование этих величин по многочисленным промерам их в одной точке или на одной серии площадок, то определить точность нанесения контуров карты очень трудно. Для этого необходимо составить большое количество карт на одну и ту же территорию, что, пожалуй, нерационально.

Поэтому мы решили прибегнуть к анализу искусственных, модельных карт. Мы составили такую искусственную, модельную карту масштаба 1:5000 с нанесенными контурами, близкими по размерам к обычным контурам фитоценозов в дубравах. Однако изрезанность границ "сообществ" в этом случае была повышенной, что, как будет показано ниже, повлияло на точность нашей работы в сторону ее понижения. На модельную карту мы нанесли сеть точек через каждые 2 см (т.е. через каждые 100 м в натуре) и для каждой точки дали количественную характеристику древостоя и травостоя в соответствии с выявленным в природе характером переходов между контурами. Затем группе студентов старших курсов были представлены списки точек с их краткой характеристикой и координатами их размещения на плане. Не зная исходной, контрольной карты, каждый исполнитель составил свой вариант карты. Затем все варианты были обработаны статистически на предмет соответствия границ контуров и площадей контуров с таковыми на контрольной карте.

В результате этого методического эксперимента выяснилось, что контуры, меньшие площади выявления (<0,60-0,75 га) в большинстве случаев достоверно не выявляются ни по площадям, ни по расхождению границ. Определение отклонений границ контуров карт, составленных разными исполнителями, от границ соответствующих контуров контрольной карты показало точность $\pm 19-24\%$, а точность определения площадей средних по размеру контуров (0,75-5,00 га) лежит в пределах $\pm 18-28\%$ и контуров размером от 5 до



20 га - в пределах 8-16%. В то же время выяснилось, что сходимость карт разных исполнителей между собой была более высокой и соответственно точность определения границ контуров не выходила за пределы $\pm 18\%$, а площадей контуров - за рамки $\pm 10\%$. Это позволяет считать, что при таком методе картографирования общая точность выделения контуров и нанесения их границ лежит в среднем в пределах $\pm 20-25\%$.

Таким образом, в итоге полевых работ с применением выборочно-статистического метода может быть получен массив описаний круговых проб, для которых вполне известна точность определения основных показателей. Составленная на основе этих описаний реперных точек карта также имеет известную точность нанесения границ контуров. Все это вместе взятое позволяет вести основные геоботанические работы с известной уверенностью в точности получаемых результатов, и, если требуют обстоятельства, то проводить исследования с уже заранее заданной точностью.

Широкое применение выборочно-статистического метода при сборе материала в наше время требует активного использования ЭВМ. Это позволяет не только быстро вычислять важнейшие показатели сообществ, но и создавать рабочие карты с помощью графопостроителя. Такая "предкарта" с изолиниями важнейших фитоценотических показателей может быть преобразована затем в обычную геоботаническую карту, где уже будут выделены контуры сообществ, близкие к естественным. В свою очередь, карта фитоценотических полей представляет удобный объект для дальнейшего картометрического анализа. Такого рода анализы тематических карт находят широкое распространение и использование в современной картографии.

Рис.19. Профиль рельефа и характер распределения растительных сообществ в 36-м квартале Теллермановского лесничества (соответствует линии *АВ* на рис.11).

а - общий характер распределения растительных сообществ, *б* и *в* - распределение отдельных доминантов и одоминантов древесного (*б*) и травяного (*в*) ярусов в процентах запаса древесины и в процентах коэффициента фитоценотической значимости; т.54 и т.63 - места пересечения профиля с соответствующими реперными точками (см.рис.11); прерывистые линии - границы сообществ: 1 - дубняка осокового, 2 - липо-дубняка снытево-осокового, 3 - дубняка снытево-осокового, 4 - дубняка снытевого.

Для анализа таких карт разработаны специальные приемы. В качестве особого варианта картометрического анализа следует привести метод "взвешивающего кружка", разработанный В.А.Червяковым (1978). Червяков предложил использовать специальную прозрачную палетку, которая разделена на квадраты. Палетку накладывают на карту и, передвигая ее, учитывают количество пересечений изолиний в каждом из квадратов палетки. Этот метод позволяет получить ценный статистический материал, необходимый для анализа плотности показателей и их трендов на карте. Естественно, что для повышения точности чаще всего приходится увеличивать число учетных площадок, а также огущать сеть реперных точек. Кроме того, если изучается лесной фитоценоз, то приходится увеличивать и число повторностей определения средних показателей высоты, диаметра и сумм площадей сечений.

Кроме составления карт с изоплетами равной ценотической значимости вида, полученных на основе математических приемов интерполяции, а также выделения контуров фитоценозов, на базе анализа градиентов ценотического поля можно дать подробную характеристику каждому контуру, т.е. растительному сообществу. При этом чем больше контур, тем более точными будут значения величины основных показателей сообщества, так как большое количество реперных точек в таком контуре дает возможность получить не только усредненную характеристику контура, но и определить варьирование его показателей как в контуре в целом, так и в отдельных его частях. Это, в свою очередь, дает возможность определить степень достоверности выделенных контуров по их показателям, т.е. правомочность их выделения в самостоятельные единицы.

Так, например, используя данные табл.27, можно определить с помощью коэффициента Стьюдента (t)¹⁹ достоверность разницы средних величин общего запаса древесины между древостоями дубняка сытевого (описания № 52, 56, 57, 58, 63, 64, 68, 69, 70, 73, 74, 75) и дубняка сытево-осокового (описания № 49, 62, 67, 71, 72). В нашем случае $t = 2,4$, что показывает приемлемую разницу при 95%-ном доверительном уровне. Различия в проектив-

¹⁹ Р о к и ц и й П.Ф. Биологическая статистика. Минск, 1973.

Таблица 27. Таксационные и фитоценологические показатели основных доминантов древесного и травяного ярусов дубняка сытевого и дубняка сытево-осокового Таллермановского лесничества

Показатели	Дубняк сытевый ($n = 12$)	Дубняк сытево-осоковый ($n = 5$)
Запас древесины <i>Quercus robur</i> , м ³		
Средняя, \bar{X}	610	513
Варианса, S	+57,7	+114,0
Коэффициент вариации, CV , %	93	21,8
Точность, ρ , %	2,7	9,8
Проективное покрытие <i>Aegorodium podagraria</i> , %		
Среднее, \bar{X}	15,5	6,4
Варианса, S	+6,8	+1,2
Коэффициент вариации, CV , %	43,5	18,3
Точность, ρ , %	12,5	8,2
Проективное покрытие <i>Carex pilosa</i> , %		
Среднее, \bar{X}	Не вычислялось	10,4
Варианса, S	"	+2,2
Коэффициент вариации, CV , %	"	21,2
Точность, ρ , %	"	9,9

ном покрытия *Aegorodium podagraria* - вида, который является общим и обильным в обоих фитоценозах, также достоверны при 95%-ном доверительном уровне, а именно $t = 2,4$.

Массовый материал, получаемый выборочно-статистическим методом, позволяет применять приемы статистики и к обработке всего видового состава изученных сообществ на предмет выявления сопряженных видов, которые можно выразить через коэффициент контингенции - частный случай коэффициента корреляции, о чем уже шел подробный разговор в гл. II. Заметим, что при наличии массового материала все подобные работы производятся нами с использованием перфорированных карт с краевой перфорацией (Нешатаев, 1968а), что значительно облегчает труд и повышает его производительность.

В результате обработки всех основных видов, зарегистрированных в бланках описаний на исследованной территории, та-

ким образом удается выявить группы взаимосопряженных видов. Заметим, что виды каждой из групп могут избегать виды других групп. Пример двух таких группировок показан на матрице значений коэффициента сопряженности основных видов травостоя дубового леса Теллермановского лесничества (матрица 9). Если эти

Матрица 9. Значения коэффициента сопряженности (λ_B) основных видов травяного покрова дубового леса Теллермановского лесничества

В и д ы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Lamium maculatum</i>	①	22	26	23	12	25	28	20	15	00	22	22	25
2. <i>Asperula odorata</i>		②	15	35	27	15	19	16	02	10	61	70	80
3. <i>Aegopodium podagraria</i>			③	37	28	16	14	15	08	07	02	30	70
4. <i>Polygonatum multiflorum</i>				④	04	01	09	08	08	00	32	33	34
5. <i>Asarum europaeum</i>					⑤	17	09	06	19	08	10	27	31
6. <i>Carex pilosa</i>						⑥	32	30	14	10	04	16	20
7. <i>Viola mirabilis</i>							⑦	30	12	07	10	12	19
8. <i>Pulmonaria obscura</i>								⑧	19	04	10	13	15
9. <i>Stellaria holcstea</i>									⑨	12	02	01	02
10. <i>Lathyrus vernus</i>										⑩	06	13	01
11. <i>Carex oontigua</i>											⑪	41	55
12. <i>Poa nemoralis</i>												⑫	14
13. <i>Dactylis glomerata</i>													⑬

Примечание. Коэффициенты сопряженности представлены в таблице в матричном виде. Нули и запятые не указаны, так как все коэффициенты умножены на 100, знак минус проставлен под первым разрядом числа. По главной диагонали помещены номера видов.

коррелятивные связи выразить графически, используя величину расстояния $(1 - \lambda)^2$, то две плеяды видов вырисовываются еще более четко (рис.20), чем это было показано ранее на примере видов, произрастающих на полянах (см. рис.5).

Основное ядро положительно связанных видов составляет группа видов неморального историко-флористического комплекса, включающая в себя *Asperula odorata*, *Aegopodium podagraria*, *La-*

Lamium maculatum, *Asarum europaeum*, *Polygonatum multiflorum*, *Carex pilosa*, *Viola mirabilis*, *Pulmonaria obscura*. Напомним, что неморальные виды произошли из третичных тургайских лесов и их последующее распространение связано со средневропейским центром. Обычно они относятся к теневнолюбивым мезофитам, наряду с другими признаками характеризующимися широкими листовыми пластинками. В дубравах лесостепи они типичны для естественных малонарушенных типов леса - ситневых, осоковых и звездчатковых дубняков.

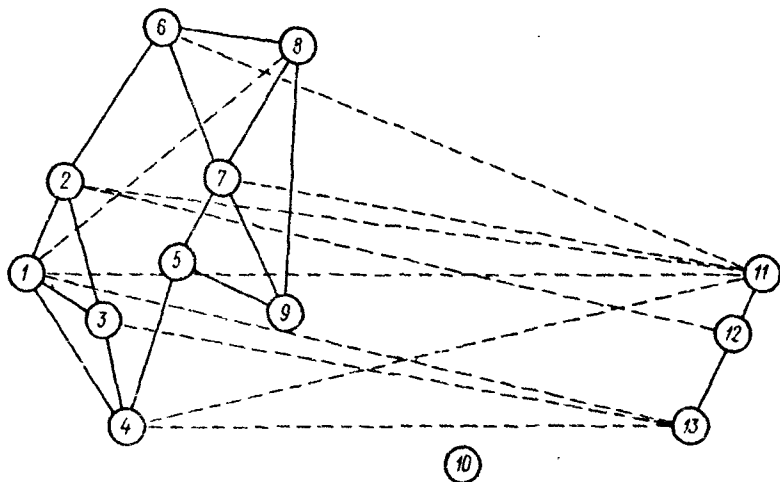


Рис. 20. Схема корреляционных связей видов травяного яруса дубняков Теллемановского лесничества при уровне значимости $\rho = 0,05$ и выше, выраженных через величину $(1 - K)^2$.

Сплошные линии - положительные, прерывистые - отрицательные достоверные связи; обозначение видов: 1 - *Lamium maculatum*; 2 - *Asperula odorata*; 3 - *Polygonatum multiflorum*; 4 - *Aegorhium podagraria*; 5 - *Asarum europaeum*; 6 - *Viola mirabilis*; 7 - *Carex pilosa*; 8 - *Pulmonaria obscura*; 9 - *Stellaria holostea*; 10 - *Lathyrus vernus*; 11 - *Dactylis glomerata*; 12 - *Carex contigua*; 13 - *Poa nemoralis*.

Вторая группа положительно сопряженных видов (*Poa nemoralis*, *Dactylis glomerata*) более молодая и более гетерогенная, чем группа неморальных видов. Чаще всего сюда входят виды бе-

тулярного историко-флористического комплекса по Ю.Д.Клеопову и Г.М.Зозулину. Вместе с ними иногда выступают и боровые виды. Обычно это виды, характеризующиеся широким и голарктическим типом ареала, светолюбивые, с признаками ксерофитизма. Они являются выходящими из осветленных лиственных (березовых) и сосновых лесов лесостепи, а также с полей и опушек. На территорию лесостепи эти растения проникли в сухие и холодные периоды межледниковых эпох. В настоящее время они свойственны чаще всего либо нарушенным дубравам (злаково-разнотравным дубнякам), либо лесам на сухих местоположениях (мятликовым дубнякам). Очень часто в зоне лесостепи они распространяются в искусственных лесах, особенно в культурах сосны.

Среди каждой плеяды видов заметно по несколько видов, наиболее тесно связанных как друг с другом, так и с наибольшим числом других видов своей плеяды. Именно эти "радикалы плеяды" наиболее полно отражают особенности видов плеяды в целом и в этом смысле приближаются к характерным видам Браун-Бланке. Так, в первой группе неморальных видов самыми характерными будут *Asperula odorata*, *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*, *Viola mirabilis*.

Если расположить виды в каждой группе в порядке уменьшения среднего значения коэффициента контингенции, то можно получить ряды видов по степени их корреляционной близости (сопряженности), что дает возможность оценивать степень их характерности для группы в целом.

Две четкие плеяды видов в дубравах позволяют использовать их для расчленения дубрав на два больших цикла ассоциаций: дубняки неморальные на свежих темно-серых и серых лесных почвах и дубняки суббореальные на более сухих и бедных серых и светло-серых почвах лесостепи. Местобитания первого цикла дубняков чаще всего не выходят за рамки типа D_2 (дубрава свежая), по П.С.Погребняку (1955), а ассоциации второго цикла приурочены к местобитаниям типов D_1 и C_1 (дубрава сухая и оудубрава сухая).

Эти циклы ассоциаций можно рассматривать в какой-то мере как две ассоциации ореднерусских дубрав в смысле Браун-Бланке: 1) ассоциация *Quercus robur-Asperula odorata-Asarum europaeum-*

Aegopodium podagraria и 2) ассоциация *Quercus robur-Carex contigua-Dactylis glomerata-Poa nemoralis*. Первая из них может быть названа *Querceto-Fraginetum mediogeranicum*; она генетически хорошо связана с другой средневропейской ассоциацией дубрав — *Querceto-Carpinetum medioeuropaeum* Tx.1930 (Scamoni, 1963). Вторая ассоциация с участием бетуляриных видов, видимо, также связана со средневропейскими дубравами, но является особым вариантом, свойственным главным образом восточно-европейским дубравам. В дальнейшем она была стнесена нами к конгесте сарматских бетулярино-неморальных дубрав, для сообществ которой характерно также постоянное участие в древостое *Asper tataricum*. В пределах каждого из этих циклов ассоциаций можно выделять ассоциации по доминирующим и содоминирующим видам в каждом ярусе, т.е. ассоциации, обычные для нашего довольно дробного их понимания.

В процессе полевого описания растительности с использованием круговых проб, т.е. выборочно-статистическим методом, обычно собирается массовый материал, который следует обрабатывать с помощью ручных перфорированных карт или на специальных вычислительных машинах. Однако конечные результаты обработки и сортировки большого количества описаний могут быть представлены и в виде сводных таблиц аналогично тому, как это делается при обработке материалов обычных рекогносцировочных исследований. Еще раз следует подчеркнуть существенную разницу в обработке и оставлении сводных таблиц, получаемых этими двумя методами исследования. Если при обычных методах составления сводной таблицы видовой состав травостоя разбивают чаще всего по хозяйственно-биологическим группам, а в пределах их — по алфавиту, редко разделяя виды по экологическим группам, то при распределении видов травостоя, описанных на круговых пробах и обработанных статистически на выявление их сопряженности целесообразно — и к этому есть все возможности — распределять виды по плеядам. В такой сводной таблице становится яснее приуроченность той или иной группы видов к определенным таксономическим единицам (см. табл.28).

Преимущества второй сводной таблицы очевидны: в ней расположение видов определяется прежде всего их связью с экологи-

флористическими пленками, а размещение описаний пробных площадей в пределах конгест обусловлено их фитоценотической близостью. Эта близость рядом расположенных сообществ оценивается с помощью коэффициентов сходства с учетом обилия видов. В случае необходимости большое число описаний, принадлежащих к одной ассоциации, позволяет вычислять средние значения основных показателей, размах их варьирования и на этой основе вычислять достоверность различий этих показателей между ассоциациями.

К такому сводному списку может быть приложена карта-схема с размещением реперных точек (круговых проб) и контурами выделенных единиц растительности, градиентами ценотической напряженности основных доминантов и поддоминантов. В результате каждая ассоциация получает не только подробную характеристику строения по ярусам с выделением доминирующих и поддоминирующих видов в каждом ярусе, но и перечень диагностических видов. При этом может быть оценено и пространственное размещение ассоциаций на обследованной территории, характер границ сообществ и их связь с условиями среды. Все это способствует более объективному выделению единиц растительного покрова, а следовательно, и большей сравнимости материалов даже разных исполнителей.

Так, например, при первичной группировке описаний пробных площадей изучаемой территории Теллермановского лесничества в сводной таблице были выделены три небольших участка клено-дубняков и липо-дубняков, каждый из которых имел лишь по одному описанию круговой пробы. Размеры этих участков были близки к площади выявления ассоциаций в дубравах. В первом варианте карты-схемы растительности эти участки были нами выделены как самостоятельные фитоценозы. Но в процессе дальнейшей обработки сводной таблицы и анализа карт-схем с фитоценоизоплетами основных видов древесного и травяного ярусов выяснилось (см. рис. 12, тт. 62, 66 и 67), что эти участки надо рассматривать лишь как фрагменты ассоциаций дубняков звездчатисто-осокового (т. 66) и снытево-осокового (тт. 62 и 67). Окончательный вариант карты-схемы (см. рис. 12) показывает более правильную картину размещения сообществ, что хорошо подтверждается связью их с определенными формами рельефа (см. рис. 11).

Консеквентный анализ особенно необходим для выявления структурных, фитоценотических, эколого-флористических, флоро-

генетических и ботанико-географических связей в регионах со сложной миграционной флорой. Это касается прежде всего средне-русских дубрав и луговых степей, а также в большой мере лесных и тундровых сообществ восточного побережья Камчатки.

В качестве примера можно привести результаты анализа 1074 описаний пробных площадей лесостепных средне-русских дубрав. Материал был собран в лесных массивах Курской, Белгородской и Воронежской областей выборочно-статистическим методом и обработан указанными выше приемами. При обработке этого массового материала случайным методом нами была произведена выборка по 12 описаний на каждую из пяти выделенных конгест, т.е. сводная таблица включила 60 описаний. Здесь мы приводим лишь ее фрагмент (табл.28).²⁰

Так, в пределах формации дубняков средне-русской лесостепи нами выделено пять конгест, близких по объему и ассоциациям в понимании И. Браун-Бланке:

1) средне-русские неморальные дубравы - *Fraxinetum-Quercetum medioruthenicum*, или *Quercus robur-Fraxinus excelsior-Tilia cordata-Carex pilosa-Aragum europaeum-Pulmonaria obscura*, со сложной структурой древостоя и богатым подлеском, но бедным травостоем с доминированием *Aegopodium podagraria* и *Carex pilosa*;

2) лесостепные южно-неморальные дубравы - *Quercetum sylvostepposum*, или *Quercus robur-Acer campestre-Torilis japoni-*

²⁰ В табл.28 для обозначения географического места описания использованы следующие сокращения: Гор. - урочище "Городище", Алексеевский район, Белгородская обл.; Каз.- урочище "Казачий лес" Центрально-черноземного заповедника, Курская обл.; Л. на В. - заповедник "Лео на Ворскле", Борисовский район, Белгородская обл.; Шип.л. - урочище "Шипов лес" Бутурлинского лесхоза, Воронежская обл. Обилие видов оценено в баллах проективного покрытия почвы (см. с.20). Константность видов каждой конгесты указана в процентах для всей совокупности описаний фитоценозов этой группы ($N=12$). Общая константность видов в последней графе таблицы означает константность в процентах от всей совокупности описаний дубняков ($N=1074$). Фитоценологическое участие вида в каждом из описанных фитоценозов с оценкой 3 балла и выше (т.е. более 15% проективного покрытия) отмечено кружком. Группы диагностических видов (определены по значениям коэффициента сопряженности) во всей совокупности описаний дубняков обведены рамками. Напомним, что в таблицу не включены редкие и малособильные виды.

ca-Viola suavis-Lysimachia nummularia, с простым древостоем и богатым подлеском, с господством в травяном ярусе Carex pilosa и Aegopodium podagraria.

3) сарматские березняково-неморальные дубяники - Acereto (tatarici)-Quercetum sarmaticum, или Quercus robur-Acer tataricum-Carex rhizina-Dactylis glomerata-Brachypodium sylvaticum, с участием в травостое видов березняковской исторической свиты;

4) сорно-рудеральные нитрофильные дубравы - Quercetum ruderale с постоянным присутствием в травостое нитрофильных (Geum urbanum, Galium aparine, Urtica dioica) и малым участием неморальных видов;

5) приречные (лугово-степные) березняковые дубравы - Pyreto-Quercetum substepposum, или Quercus robur-Pyrus communis-Convallaria majalis-Fragaria vesca-Veronica chamaedrys, без подлеска, с доминированием в травостое Aegopodium podagraria и Convallaria majalis и богатым видовым составом за счет лугово-степных и опушечно-полянских видов.

Ассоциации первых трех консорт могут входить в Среднеевропейскую неморальную фратрию, две последние - в Бетулярную евразийскую фратрию формации лесостепных дубрав, если пользоваться терминологией В.Б.Сочавы (1979).

Табл.28 показывает особенности фитоценозов, объединенных в эти консорты. Она отличается от сводной таблицы описаний этих же дубрав, выделенных лишь на основе принципов школы И.Браун-Бланке (см.: Нешатаев, 1971 б, а также табл. I в гл. I). Проведение кластеризации по близким видам и группам сходных фитоценозов, а также учет фитоценотических показателей (в частности, обилия видов) позволяет производить ординацию фитоценозов на более высоком уровне и с учетом структурных, а не только флористических особенностей.

На этих примерах видно, что консеквентный анализ включает в себя все основные этапы выборочно-статистического метода и позволяет обрабатывать геоботанические материалы с учетом большого арсенала количественных методов, имеющихся в наше время в геоботанике и картсграфии.

В заключение остается сказать, что трудоемкость выборочно-статистического метода все же не лишает его больших преимуществ.

шесть по сравнению с обычным рекогносцировочным исследованием. Главное его достоинство состоит в том, что этот метод в значительной степени снимает субъективизм в работе геоботаников и дает результаты с заранее установленной точностью, причем полностью оформляемые математически. Таким образом, массовые материалы, собираемые на основе этого метода, складываются более высокого качества, так как могут быть обработаны статистически. Именно это обстоятельство открывает возможность судить о степени дифференциации растительного покрова, характере границ фитоценозов, коррелятивных связях растений друг с другом и о условиях среды, и, самое главное, выразить эти явления в количественных показателях известной точности. Это, в первую очередь, способствует разработке более совершенной классификации растительности.

Все более широкое применение выборочно-статистических методов создает возможность быстрого накопления фактического материала. Поэтому в скором времени возникнет необходимость перехода от ручной обработки полученных данных к машинной, что позволит вычислять ряд других важных показателей, объективно отражающих связь выделяемых единиц классификации между собой. Распространение этих методов учета растительности позволит более достоверно, чем делается это сейчас, выявлять связь конкретных фитоценозов с конкретными факторами среды (характером почв, рельефа и т.п.), т.е. позволит применять различные приемы факторного анализа для углубленного изучения растительного покрова и в конечном счете приблизит выводы, даваемые геоботаникой, к выводам точных наук, уже имеющих разработанные технические приемы анализа явлений и широкие применяющие их на практике.

Приложение 1. ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЕ РАСЧЕТНЫЕ ТАБЛИЦЫ

Таблица 1. Расчет величины максимального корреляционного расстояния $\rho = (1 - K)^2$ для всех возможных значений коэффициентов сопряженности K_B (значения расстояний увеличены в 100 раз)

K	ρ	K	ρ	K	ρ	K	ρ	K	ρ	K	ρ	K	ρ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1,00	00	0,70	09	0,40	36	0,10	81	-0,20	144	-0,50	225	-0,80	325
0,99	01	0,69	10	0,39	37	0,09	82	-0,21	147	-0,51	228	-0,81	328
0,98	02	0,68	10	0,38	38	0,08	84	-0,22	149	-0,52	231	-0,82	331
0,97	03	0,67	11	0,37	39	0,07	86	-0,23	152	-0,53	235	-0,83	335
0,96	04	0,66	11	0,36	41	0,06	88	-0,24	154	-0,54	238	-0,84	340
0,95	05	0,65	12	0,35	42	0,05	90	-0,25	156	-0,55	240	-0,85	344
0,94	06	0,64	13	0,34	43	0,04	92	-0,26	159	-0,56	244	-0,86	347
0,93	07	0,63	14	0,33	45	0,03	94	-0,27	162	-0,57	247	-0,87	350
0,92	08	0,62	14	0,32	46	0,02	96	-0,28	164	-0,58	250	-0,88	354
0,91	09	0,61	15	0,31	47	0,01	98	-0,29	167	-0,59	254	-0,89	357
0,90	10	0,60	16	0,30	49	0,00	100	-0,30	170	-0,60	256	-0,90	361
0,89	11	0,59	17	0,29	50	-0,01	101	-0,31	172	-0,61	260	-0,91	365
0,88	12	0,58	18	0,28	51	-0,02	104	-0,32	174	-0,62	263	-0,92	369
0,87	13	0,57	18	0,27	53	-0,03	105	-0,33	177	-0,63	266	-0,93	374

Продолжение табл.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
0,86	02	0,56	19	0,26	54	-0,04	107	-0,34	180	-0,64	270	-0,94	377
0,85	02	0,55	20	0,25	56	-0,05	110	-0,35	182	-0,65	273	-0,95	380
0,84	03	0,54	21	0,24	58	-0,06	112	-0,36	185	-0,66	275	-0,96	384
0,83	03	0,53	22	0,23	59	-0,07	114	-0,37	188	-0,67	279	-0,97	388
0,82	03	0,52	23	0,22	60	-0,08	115	-0,38	190	-0,68	283	-0,98	392
0,81	04	0,51	24	0,21	61	-0,09	118	-0,39	194	-0,69	285	-0,99	396
0,80	04	0,50	25	0,20	63	-0,10	120	-0,40	196	-0,70	290	-1,00	400
0,79	04	0,49	26	0,19	65	-0,11	123	-0,41	199	-0,71	293		
0,78	05	0,48	27	0,18	66	-0,12	125	-0,42	202	-0,72	295		
0,77	05	0,47	28	0,17	68	-0,13	127	-0,43	205	-0,73	300		
0,76	06	0,46	29	0,16	70	-0,14	130	-0,44	208	-0,74	304		
0,75	06	0,45	30	0,15	72	-0,15	132	-0,45	210	-0,75	306		
0,74	07	0,44	31	0,14	74	-0,16	135	-0,46	213	-0,76	310		
0,73	07	0,43	32	0,13	75	-0,17	137	-0,47	216	-0,77	314		
0,72	08	0,42	33	0,12	77	-0,18	140	-0,48	220	-0,78	317		
0,71	08	0,41	35	0,11	79	-0,19	142	-0,49	223	-0,79	320		

Таблица 2. Таблица перевода вероятностей в неспределенности:

$$H_0 = -P \log_2 P$$

(по: Пузаченко, Мешкин, 1969)

P	H_0	P	H_0	P	H_0	P	H_0
0,01	0,0664	0,26	0,5053	0,51	0,4954	0,76	0,3009
0,02	0,1129	0,27	0,5100	0,52	0,4906	0,77	0,2903
0,03	0,1518	0,28	0,5142	0,53	0,4854	0,78	0,2796
0,04	0,1858	0,29	0,5179	0,54	0,4800	0,79	0,2687
0,05	0,2161	0,30	0,5211	0,55	0,4744	0,80	0,2575
0,06	0,2435	0,31	0,5238	0,56	0,4684	0,81	0,2462
0,07	0,2686	0,32	0,5260	0,57	0,4623	0,82	0,2348
0,08	0,2915	0,33	0,5278	0,58	0,4558	0,83	0,2231
0,09	0,3127	0,34	0,5292	0,59	0,4491	0,84	0,2113
0,10	0,3322	0,35	0,5301	0,60	0,4422	0,85	0,1993
0,11	0,3503	0,36	0,5306	0,61	0,4350	0,86	0,1871
0,12	0,3671	0,37	0,5307	0,62	0,4276	0,87	0,1748
0,13	0,3826	0,38	0,5304	0,63	0,4199	0,88	0,1623
0,14	0,3971	0,39	0,5298	0,64	0,4121	0,89	0,1496
0,15	0,4106	0,40	0,5288	0,65	0,4040	0,90	0,1368
0,16	0,4230	0,41	0,5274	0,66	0,3957	0,91	0,1238
0,17	0,4346	0,42	0,5256	0,67	0,3871	0,92	0,1107
0,18	0,4453	0,43	0,5236	0,68	0,3784	0,93	0,0974
0,19	0,4552	0,44	0,5211	0,69	0,3694	0,94	0,0839
0,20	0,4644	0,45	0,5184	0,70	0,3602	0,95	0,0703
0,21	0,4728	0,46	0,5153	0,71	0,3508	0,96	0,0565
0,22	0,4806	0,47	0,5120	0,72	0,3412	0,97	0,0426
0,23	0,4877	0,48	0,5083	0,73	0,3314	0,98	0,0286
0,24	0,4941	0,49	0,5043	0,74	0,3215	0,99	0,0140
0,25	0,5000	0,50	0,5000	0,75	0,3113	1,00	0,0000

Таблица 3. Определение приближенной оценки средней ошибки прогноза через величину "шума"

(по: Пузаченко, Мешкин, 1969)

Средняя ошибка	Количество классов явления							
	2	3	4	5	6	7	8	9
0,05	0,2864	0,3364	0,3654	0,3854	0,4024	0,4159	0,4264	0,4364
0,10	0,4690	0,5690	0,6270	0,6690	0,7010	0,7280	0,7490	0,7690
0,15	0,6098	0,7598	0,8398	0,9098	0,9578	0,9983	1,0298	1,0598
0,20	0,7219	0,9219	1,0379	1,1218	1,1859	1,2399	1,2819	1,3219
0,25	0,8113	1,0613	1,2063	1,3113	1,3913	1,4478	1,5113	1,5613
0,30	0,8813	1,1813	1,3553	1,4813	1,5773	1,6583	1,7213	1,7813
0,35	0,9341	1,2841	1,4871	1,6341	1,7461	1,8406	1,9141	1,9841
0,40	0,9710	1,3710	1,6030	1,7710	1,8990	2,0070	2,0910	2,1710
0,45	0,9928	1,4428	1,7038	1,8929	2,0368	2,1583	2,2528	2,3428
0,50	1,0000	1,5000	1,7900	2,0000	2,1600	2,2950	2,4000	2,5000

Приложение П. ПРОГРАММЫ ДЛЯ ВЫЧИСЛЕНИЯ
КОЭФФИЦИЕНТОВ НА ЗЕМ

1. Программа "INCONT" (к гл.П, § 1)

```
010 PRINT "Программа "INCONT" (INTERSPECIFIC CONTINGENCY)
020 REM Вычисление коэффициента межвидовой сопряженности Брауэ
030 REM для выделения групп сопряженных видов
040 REM Данные о встрече видов считываются по строкам (N1)
050 REM сводной таблицы описаний пробных площадей всех (N2)
060 REM фитоценозов для видов с константностью от 10 до 70%
070 REM Вычисленные коэффициенты выдаются в виде симметричной
080 REM матрицы
090 PRINT "===== "
100 DIM X(50,100)
110 PRINT "N1,N2":INPUT N1,N2
120 REM Ввод данных со сводной таблицы
130 FOR I=1 TO N1: FOR J=1 TO N2
140 PRINT "X("I","J")":INPUT X(I,J)
150 NEXT J: NEXT I
160 LET P=1
170 FOR Q=P+1 TO N1
180 LET A=0:LET M1=0: LET M2=0
190 FOR J=1 TO N2
200 IF X(P,J)=1 THEN IF X(Q,J)=1 THEN LET A=A+1
210 LET M1=M1 + X(P,J)
220 LET M2=M2 + X(Q,J)
230 NEXT J
240 LET N3=N2-M1: LET M4=N2-M2
250 LET K=(A-N2-M1*M2)/SQR(M1*M2*M3*M4)
260 PRINT "P="P, "Q="Q, "K="K
270 NEXT Q
280 LET P=P+1
290 IF P=N1 THEN 200
300 GO TO 170
310 END
```

Коэффициент флористического сходства Жаккара 73
Коэффициент флористического сходства Сьеренсена 74
Коэффициент фитоценотического сходства Глисона 79
Критерий согласия "хи-квадрат" Пирсона 113, 115
Максимальный корреляционный путь 90
Мера внешней прерывистости по Вирту и др. 95
Неопределенность состояния 125
Ошибка средней арифметической 107
Показатель сопряженности Чупрова 113
Средняя арифметическая величина 107
Среднее квадратическое отклонение 107

УКАЗАТЕЛЬ ИСПОЛЬЗОВАННОЙ И РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

(Источники, рекомендуемые для углубленного изучения курса, отмечены звездочкой)

Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л., 1969.

Блументаль И.Х., Попова Т.А. Геоботанический очерк формации оворяницы джимельской на Северо-Западном Кавказе // Труды Ленингр. общ-ва естествоисп., 1950. Т.30, вып.3.

Браун Д. Методы исследования и учета растительности. М., 1957.

* Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969.

* Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983.

Воробьев Д.В. Типы лесов европейской части СССР. Киев, 1953.

* Воробьев Д.В. Методика лесотипологических исследований. Киев, 1967.

* Воронов А.Г. Геоботаника. 2-е изд. М., 1973.

Галанин А.В. Математические методы в ботанике: В 2 ч. Сыктывкар, 1981.

Грейт-Смит П. Количественная экология растений / Пер. с англ. М., 1967.

Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Т.17. Л., 1972.

Дымина Г.Д. Луга юга Дальнего Востока. Зейско-Бурейское Приамурье. Новосибирск, 1985.

Дыренков С.А., Федорчук В.Н. Определитель и схема типов леса Ленинградской области. Метод. указания. Л., 1978.

Зале Д.А. Развитие множества и их применение в распознавании образов и кластерном анализе // Классификация и кластер. М., 1980.

Илатов В.С. Сравнение методов определения роли вида в структуре травяного покрова дубового леса // Ботан. журн., 1962. Т.47, № 3.

Карамышева З.В. Опыт обработки списаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке // Ботан. журн., 1967. Т.52, № 8.

Каутлер Г. Азбука теории информации // Теория информации в биологии / Пер. с англ. М., 1960.

Масинг В.В. Некоторые простые методы сбора и обработки геоботанических описаний // Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971.

Малиновский К.А. Сравнение классификаций на основе флористических критериев и по доминантам // Флористические критерии при классификации растительности. Уфа, 1981. (Тезисы докл. IV Всесоюз. совещания по классификации растительности. Уфа, сентябрь 1981 г.).

* Методические рекомендации по выделению групп типов леса в таежной зоне европейской части РСФСР. М., 1979.

Миркин Б.М. Метод классификации растительности по Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология // Бюл. МОИП, отд. биол., 1978а. Т.83, № 3.

Миркин Б.М. О некоторых требованиях, предъявляемых к исходным данным геоботанического исследования с использованием аппарата математической статистики // Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. Уфа, 1978б.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М., 1979. Т.3.

* Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М., 1983.

Нешатаев Ю.Н. Опыт применения перфокарт с краевой перфорацией для анализа сообществ лесостепных дубрав // Ботан. журн., 1968а. Т.53, № 4.

Нешатаев Ю.Н. Применение статистических методов при геоботаническом изучении лесостепных дубрав // Ботаника. Вып. X, Минск, 1968б.

* Нешатаев Ю.Н. Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971а.

* Нешатаев Ю.Н. Методика обработки геоботанических описаний в учебной практике кафедры геоботаники ЛГУ // Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971б.

Нешатаев Ю.Н. Простейшие алгоритмы для вычисления коэффициента межвидовой сопряженности Брауна для целей классификации растительности // Ботан. журн., 1976. Т.61, № 5.

Нешатаев Ю.Н. Разработка вопросов классификации растительности на кафедре геоботаники Ленинградского университета // Вестн. Ленингр. ун-та, 1981. № 21.

Нешатаев Ю.Н., Шапошников Е.С. Межвидовые сопряженности в травостое дубравы и их значение для выделения типов леса // Вестн. Ленингр. ун-та, сер. биол. наук, 1975. № 3.

Погребняк П.С. Основы лесной типологии. Киев, 1955.

Пузаченко Ю.Г. Принципы информационного анализа // Статистические методы исследования геосистем. Владивосток, 1976.

* Пузаченко Ю.Г., Мешкин А.В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки. Сер. Медицина. география. Вып.3. М., 1969.

* Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е изд. М., 1983.

* Раменский Л.Г., Цапенкин И.А., Чериков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956.

Розенберг Г.С. Семь программ количественных методов анализа растительности на БЭСМ-4. Уфа, 1976.

Самнер Г. Математика для географов / Пер. с англ. М., 1981.

Семкин Б.И. Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах // Информационные методы в системах управления, измерения в контроле. (Докл. II Всесоюзного семинара по системам автоматического управления). Т.1. Владивосток, 1972.

Семкин Б.И., Усольцева Л.А. Об использовании метода анализа разнообразий при исследовании взаимосвязи растительности и орды // Локальный мониторинг растительного покрова. Владивосток, 1982.

* Соболев Л.Н. Методика эколого-типологического исследования земель. Фрунзе, 1982.

Соколов С.Я. Таксономия лесных ассоциаций // Проблемы ботаники. Т.6. М.; Л., 1962.

* Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979.

Сукачев В.Н. Общие принципы и программа изучения типов леса // В.Н.Сукачев, С.В.Зонн. Методические указания к изучению типов леса. М., 1961.

Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та, 1959. № 9.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Пер. с англ. М., 1980.

Фелорчук В.Н., Диренков С.А. Выделение и распознавание типов леса. Методические указания. Л., 1974.

Фрей Т. Э.-А. Обработка геоботанических описаний методом анализа скоплений с применением критерия M и фенограммы // Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971.

Цапенкин И.А. Экологические шкалы для растений горабшищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе, 1967.

Папенкин И.А. Экологическая оценка кормовых угодий Кавказа по растительному покрову. М., 1968.

Папенкин И.А. Методические рекомендации по геоботаническому и культурно-техническому обследованию природных кормовых угодий. М., 1974.

Папенкин И.А., Касах А.Е. Экологическая оценка пастбищ и оенокосов Памира по растительному покрову. Душанбе, 1970.

Папенкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978.

Цыганов Д.Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983.

Червяков В.А. Концепция поля в современной картографии. Новосибирск, 1978.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964.

* Шиндт В.М. Математические методы в ботанике. Учебное пособие. Л., 1984.

* Княтов А.А. Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей // Полевая геоботаника. Т.Ш, М.;Л., 1964.

Barkman I.J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. 1976. Vol.32, N 3.

* Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Wein; New York, 1964.

Ellenberg H. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde // Einführ. in die Phytolog. Bd 4, Teil 1. Stuttgart, 1956.

* Ellenberg H. Zeigerwert der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica. Bd 9. Göttingen, 1974.

Goodall D.W. Numerical classification // Handbook of vegetation science. Pt 5. Ordination and classification of vegetation. The Hague, 1973.

Handbook of vegetation science. Pt 6. Vegetation and environment / Ed. by B.R. Strain a. W.D.Billings. The Hague, 1974.

Holzner W., Werger M.J.A., Ellenbrök G.A. Automatic classification of phytosociological data on the basis of species groups // Vegetatio. 1978. Vol.38, N 3.

Huntley B., Huntley J.P., Birks H.J.B. PHYTOPAK. A suite of computer programs designed for the handling and analysis of phytosociological data // Vegetatio. 1981. Vol.45, N 2.

Juhac-Nagy P. Some theoretical problems of synbotany. 2. Preliminaries on an axiomatic model-building // Acta Biol. Debrecina. 1966. Vol.4.

Jurko A. Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // Preslia (Praha). 1973. Bd 45, N 1.

Maarel E. van der, Janssen I.G.M., Louppen I.M.W. TABORD, a program for structuring phytosociological tables // Vegetatio. 1978. Vol.38, N 3.

McIntosh R.P. Matrix and plexus techniques // Handbook of vegetation science. Pt 5. Ordination and classification of vegetation. The Hague, 1973.

* Meusel H., Jäger E., Rauschert St., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. Bd II. Jena, 1978.

Orlóci L. Multivariate analysis in vegetation research. 2nd ed. The Hague, 1978.

Passarge H., Hofmann C. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. II // Pflanzensociologie. Bd 16. Jena, 1968.

Scamoni A. Einführung in die praktische Vegetationskunde. 2. Aufl. Jena, 1963.

Westfall R.H., Dednam G., Rooyen N. van, Theron G.K. PHYTOTAB - a program package for Braun-Blanquet tables // Vegetatio. 1982. Vol.49, N 1.

* Wildi O., Orlóci L. Management and multivariate analysis of vegetation data. 2nd ed. // Ber. Eidgenöss.Anst.forstl. Versuchsw. 1983. N 215.

Williams W.T., Lambert J.M. Multivariate methods in plant ecology. I. Association-analysis in plant communities // J. Ecol. 1959. Vol.47, N 1.

Williams W.T., Lambert J.M. Multivariate methods in plant ecology. III. Inverse association-analysis // J. Ecol. 1961. Vol.49, N 3.

Wirth M., Estabrook G.F., Rogers D.J. A graph theory model for systematic biology, with an example for the Oncidiinae (Orchidaceae) // System. Zool. 1966. Vol.15, N 1.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	3
Глава I. <u>Традиционные эмпирические методы обработки геоботанических материалов</u>	11
§ 1. Табличный эколого-фитоценотический анализ фитоценозов	-
§ 2. Табличный эколого-флористический анализ фитоценозов по методике И. Браун-Бланке	36
Глава II. <u>Простейшие количественные методы анализа фитоценозов</u>	53
§ 1. Анализ видового состава фитоценозов методом парной межвидовой сопряженности	-
§ 2. Анализ флористического и фитоценотического сходства фитоценозов	72
§ 3. Кластерный (нодальный) анализ фитоценозов	81
§ 4. Простейшие приемы композиционного анализа	89
Глава III. <u>Ординационные методы анализа фитоценозов</u>	98
§ 1. Экологический анализ фитоценозов по Л. Г. Раменскому	-
§ 2. Прямой градиентный анализ	105
§ 3. Приемы анализа главных компонент	116
§ 4. Информационный анализ в экологических и фитоценологических исследованиях	123
§ 5. Консеквентный (последовательный) анализ фитоценозов	141
Задачи для практических и семинарских занятий	176
Приложение I. Вспомогательные расчетные таблицы	178
Приложение II. Программы для вычисления коэффициентов на ЗЕМ	181
Указатель статистических индексов и формул	183
Указатель используемой и рекомендуемой литературы	185

ИБ № 2542

Юрий Николаевич Нешатаев

МЕТОДЫ АНАЛИЗА
ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ

Редактор О.Л.Петровичева
Художественный редактор В.В.Пожидаев
Обложка художника Ю.Н.Васильева
Технический редактор Г.М.Матвеева
Корректоры С.К.Школьникова, Н.В.Субботина